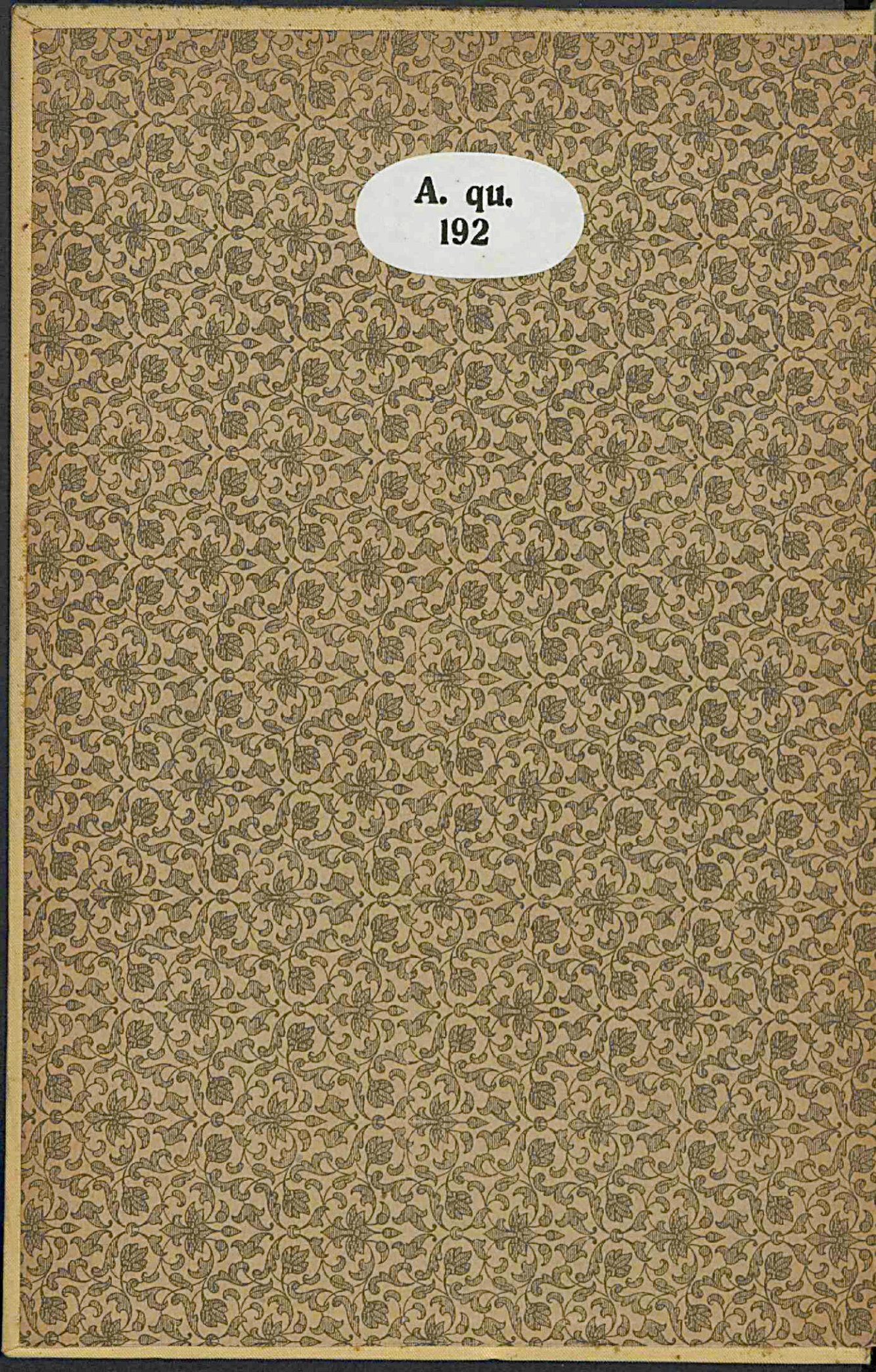


Bijdrage tot de kennis der zetmeelvorming bij de angiospermen

<https://hdl.handle.net/1874/238588>

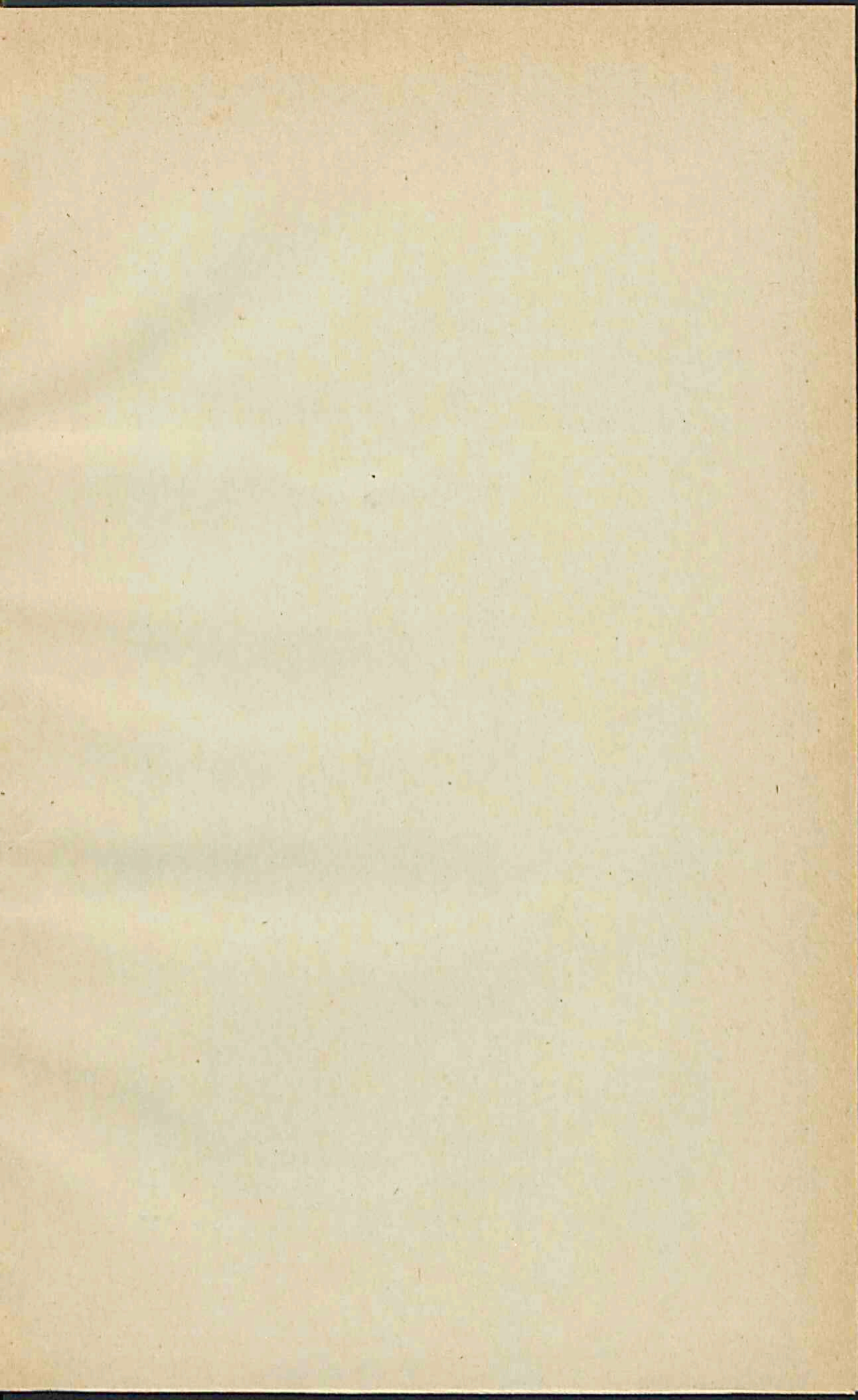
Bijdrage tot de Kennis
der
Zetmeelvorming
bij de
Angiospermen

J. C. KONINGSBERGER

The image shows the front cover of a book. The cover is decorated with a dense, repeating pattern of stylized flowers and leaves in a light brown or tan color on a slightly darker background. In the upper center, there is a white, horizontally-oriented oval label. Inside this label, the text "A. qu." is printed on the top line and "192" is printed on the bottom line, both in a black, serif font.

A. qu.
192





BIJDRAGE TOT DE KENNIS

DER

ZETMEELVORMING BIJ DE ANGIOSPERMEN.

A. 192

Phys. 28 Oct 1891.

BIJDRAGE TOT DE KENNIS
DER
ZETMEELVORMING BIJ DE ANGIOSPERMEN.

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN

Doctor in de Plant- en Dierkunde,

AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT,

NA MACHTIGING VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS

Dr. H. SNELLEN,

Hoogleeraar in de Faculteit der Geneeskunde

VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAT DER UNIVERSITEIT

TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE

TE VERDEDIGEN

op Woensdag 28 October 1891, des namiddags te 3½ uren,

DOOR

JACOB CHRISTIAAN KONINGSBERGER,

GEBOREN TE HAZERSWOUDE.



UTRECHT — J. L. BEIJERS — 1891

Haar mijne Ouders.

Bij het verlaten dezer Universiteit acht ik het een voorrecht aan de Hoogleeraren van de Faculteit der Wis- en Natuurkunde mijnen dank te mogen brengen voor het genoten onderwijs.

In het bijzonder zij een woord van hartelijken dank gericht tot U, hooggeachten Promotor, hooggeleerden RAUWENHOFF. Mocht ik reeds meer dan twee jaren als adsistent onder uwe onmiddellijke leiding werkzaam zijn en bij al mijne werkzaamheden mij steeds in uwe belangstelling verheugen, niet het minst heb ik uwe bereidwilligheid en hulpvaardigheid op prijs leeren stellen in de maanden, gedurende welke ik met het samenstellen van dit proefschrift bezig was.

Het aandeel, dat ook gij, hooggeleerde HUBRECHT, in mijne academische opvoeding gehad hebt, zal door mij nimmer vergeten worden. De uren, in uw bijzijn doorgebracht, zullen bij mij steeds in dankbare herinnering voortleven.

Mijnen vrienden en bekenden roep ik een hartelijk vaarwel toe.

UTRECHT, October 1891.

INHOUD.

	Pag.
Inleiding	1
HOOFDSTUK I. De zetmeelvorming in chloro- phylhoudende weefsels	11
HOOFDSTUK II. De zetmeelvorming in chloro- phylvrije weefsels bij verschillende fa- miliën der Angiospermen	16
A. <i>Monocotyledoneae</i>	16
Fam. Liliaceae.	16
Fam. Iridaceae	21
Fam. Aroideae	24
Fam. Zingiberaceae	26
Fam. Marantaceae.	28
Fam. Orchidaceae	30
B. <i>Dicotyledoneae</i>	53
Fam. Ranunculaceae	53
Fam. Fumariaceae	54
Fam. Rutaceae	55
Fam. Umbelliferae	55
Fam. Begoniaceae.	57
Fam. Boragineae	57

	Pag.
Fam. Solanaceae	59
Fam. Asclepiadaceae	61
Fam. Labiatae	61
HOOFDSTUK III. De zetmeelvorming bij de Angiospermen in 't algemeen beschouwd. .	63
Samenvatting der resultaten.	87
Overzicht der voornaamste literatuur. .	89
Verklaring der plaat.	91

INLEIDING.

De wijze waarop in het plantenrijk voor de instandhouding der soorten wordt gezorgd, is van verschillenden aard. In haren laagsten vorm doet zij zich voor als eene eenvoudige deeling in tweeën; zij bereikt hare hoogste ontwikkeling bij de openlijk bloeiende planten, wier geslachtelijke voortplanting complicaties vertoont, die eerst na langdurige en grondige onderzoekingen aan het licht gebracht en begrepen zijn. Er bestaat tusschen deze uitersten eene verscheidenheid van overgangsvormen, welker kennis nog verre van volledig is.

Uit de deeling als eenvoudigsten vorm van voortplanting heeft zich eenerzijds de geslachtelijke voortplanting ontwikkeld, andererseits een vorm van ongeslachtelijke, welke nog bij de hoogere planten voorkomt en aldaar, zoo al niet tot vermeerdering, dan toch tot instandhouding der soort dienst bewijst.

Zij heeft plaats door de vorming van knollen en bollen, welke in de ééne vegetatieperiode gevormd en van eene voldoende hoeveelheid reservevoedsel voorzien, in de volgende het aanzijn geven aan eene jonge plant, en deze tot voedsel verstrekken, totdat zij krachtig genoeg ontwikkeld is om zelfstandig verder te groeien.

Het reservemateriaal dezer organen is bij de hogere planten gewoonlijk zetmeel.

Maar tot instandhouding der soort is in de eerste plaats noodig de voeding van het individu. De plant moge uit den bodem het water en de daarin opgeloste anorganische stof opnemen, zij heeft ook behoefte aan organisch materiaal, en in die behoefte wordt voorzien door haar vermogen om te assimileeren, d. w. z., onder den invloed van het licht in haar chlorophylhoudende organen uit de elementen van het water, dat zij uit den bodem opneemt en van het kool-dioxyde, dat de atmosfeer haar verschaft, langs een nog niet met zekerheid bekenden weg, samengestelde organische stoffen op te bouwen.

Deze stoffen worden in zoo groote mate geproduceerd, dat niet alleen de plant er haren wasdom aan te danken heeft, maar dat zij ook voldoende zijn om aan de zaden eene voldoende

hoeveelheid reservevoedsel te verschaffen, en om bij meerjarige boomen en planten in het eerstvolgend voorjaar het materiaal voor de vorming der nieuwe vegetatie-organen te leveren.

De vaste toestand, waarin deze stoffen voorkomen, zoowel op de plaats harer eerste vorming als op die, waar zij definitief bewaard worden, is wederom veelal die van het zetmeel, dat in de levensgeschiedenis der planten eene gewichtige rol speelt.

Het zetmeel is dus het reservevoedsel zoowel van die organen, die aan een nieuw individu het aanzijn zullen geven (zaden, knollen, bollen) als van die, welke met het onderhoud van het oude individu belast zijn (rhizoma's, wortels, hout).

Deze producten der assimilatie nu, worden voor verschillende doeleinden aangewend. Een gedeelte wordt op de plaats zelve zijner vorming onmiddellijk verbruikt; een tweede gedeelte wordt naar een ander plantendeel vervoerd, om aldaar dienst te doen voor de opbouw van een of ander orgaan; een derde gedeelte wordt tijdelijk in of aan de chlorophylkorrels bewaard; een vierde gedeelte eindelijk vindt men later in de reservemateriaal-houdende organen

terug, en wel gewoonlijk in den vasten toestand van zetmeel.

De vraag rijst nu allicht, welke kracht er in de plant aanwezig is, die de van cel tot cel vervoerde opgeloste assimilatieproducten, als ze eenmaal op de plaats hunner bestemming gekomen zijn, in dien vasten toestand kan omzetten. Treedt hier eenvoudig het protoplasma der cel als agens op, of zijn er andere lichamen in de cel aanwezig, welke deze omzetting tot stand brengen?

De strijd over deze vragen, die toch zeer voor de hand liggen, is van betrekkelijk jongen datum.

Werd in vroeger jaren de voorstelling van oudere natuuronderzoekers (Nägeli, Sachs) algemeen gehuldigd, die in het protoplasma als drager van alle levenskrachten ook de kracht meenden te moeten zoeken, onder wier onmiddellijken invloed het zetmeel ontstaat, in 1880 werd aan deze opvatting een gevoelige stoot toegebracht, toen van de hand van A. F. W. Schimper eene verhandeling het licht zag, getiteld: „Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner.” *) Een geheel nieuw onder-

*) (Bot. Zeit. 1880, p. N^o. 52).

zoekingsveld werd daardoor geopend. Was het reeds zeer lang bekend, dat het de taak der chlorophylkorrels van groene plantendeelen is, onder den invloed van het licht uit de elementen van kooldioxyde en water de samengestelde moleculen van zetmeel op te bouwen, men had zich daarbij tevreden gesteld met de wetenschap, dat dit zetmeel, voor zooverre het niet onmiddellijk werd verbruikt, in opgelosten toestand naar de centrale deelen der plant werd overgebracht, en daar in zijn definitieven vorm als reservemateriaal werd bewaard.

Den loop van dit proces bij verschillende planten te hebben nagegaan en de aanwezigheid en betekenis van bepaalde lichamen te hebben aangetoond in die organen, waarin eene ophooping van zetmeel als reservevoedsel plaats vindt, is de verdienste van Schimper, waarvoor de botanische wetenschap hem dankbaar mag zijn.

In zijne zooeven genoemde verhandeling wijst hij namelijk op het voorkomen van eigenaardig lichtbrekende lichaampjes van ronde of spoelvormige gedaante, waarbinnen of waaraan zich jonge zetmeelkorrels bevinden. „Die Untersuchung der jüngsten Stadien,” zoo schrijft hij, „ergibt, dass diese Gebilde vor den Stärkekörnern bereits

vorhanden sind, und dass diese letzteren bei ihrem Auftreten ganz ähnliche Beziehungen zu ihnen zeigen wie die Stärkekörner, die in assimilirenden Zellen entstehen zu den Chlorophyllkörnern. Die Stärkekörner werden nämlich entweder an beliebigen Stellen oder ausschliesslich in dem peripherischen Theile dieser Körperchen gebildet." En iets verder: „Ihr ganzes Verhalten beweist dass sie die Organe der Stärkebildung in den nicht assimilirenden Zellen sind, d. h., dass die Umwandlung der aus anderen Pflanzentheilen zugeführten assimilirten Stoffe zu Stärke von ihnen volbracht wird."

Veel is sedert geschreven over de vraag, in hoeverre deze beschrijving de processen weergeeft, die in de plant plaats hebben. Reeksen van onderzoekingen zijn verschenen, deels om na te gaan of dergelijke lichamen, die deelnemen aan de vorming van zetmeel, eene groote verspreiding in het plantenrijk bezitten, en van welken aard hunne werkzaamheid is, deels om te trachten eene verwantschap te vinden met andere lichamen, met name met de chlorophylkorrels. Zoo was het Schimper zelf, die onder den naam van *plastiden* een stelsel van lichamen samenvatte, dat nagenoeg over het geheele

plantenrijk verspreid was, en drie zeer aan elkander verwante, dikwijls in elkander overgaande onderdeelen telde: de *chloroplastiden* of chlorophylkorrels, de *leucoplastiden* of kleurlooze lichamen, waartoe ook die behooren welke aan de zetmeelvorming in chlorophylvrije weefsels deelnemen, en de *chromoplastiden*, geel of rood gekleurde lichamen, die in bloemen en andere gekleurde plantendeelen voorkomen. Zoo was het Arthur Meyer, die deze zelfde drie categorieën, als *autoplasten*, *anaplasten* en *chromoplasten*, onder den algemeenen naam van *trophoplasten* vereenigde, terwijl eindelijk Schimper, zijne vroegere benamingen latende varen, op voorbeeld van Strasburger den thans nog algemeen gebruikten naam van *chromatophoren* bezigde als het geheel van *chloroplasten*, *leucoplasten* en *chromoplasten*.

Van de overige voorgestelde benamingen noem ik nog die van van Tieghem, die onder den naam van *leucites* de drie groepen van *chloroleucites*, *xantholeucites* en *chromoleucites* vereenigde.

Ik wil mij in 't vervolg aan de laatstgenoemde nomenclatuur van Schimper houden en bovendien den naam *amyloplasten* bezigen voor die chromatophoren die in chlorophylvrije weefsels

zetmeel vormen, dus voor de actieve leucoplasten.

Maar de geschriften, in het laatste tiental jaren verschenen, betreffen niet alleen de chromatophoren, zij houden zich ook bezig met het zetmeel, welks ontstaan en groei daarmede nauw verbonden is. Naast de namen van Schimper, Arthur Meijer en Strasburger behooren hier ook die van Belzung en Eberdt genoemd te worden, wier onderzoekingen nog van zeer jeugdigen datum zijn. Het is thans niet de plaats, ze te bespreken, ik zal later meermalen gelegenheid hebben er op terug te komen.

Niettegenstaande al deze onderzoekingen is onze kennis van de wijze waarop het zetmeel ontstaat en van het aandeel, dat andere lichamen daarin hebben, nog verre van volledig te noemen. Iedere plant, die onderzocht wordt, geeft nieuwe verschijnselen te zien, dikwijls lijnrecht in tegenspraak met de denkbeelden, die ons als resultaten van vroegere waarnemingen zijn bijgebleven, en dikwijls zien wij ons op eenmaal voor eene vraag geplaatst, waarop geene der tot nu toe ontwikkelde theorieën het antwoord vermag te geven. Vandaar dat de éénheid, die Schimper en anderen getracht hebben aan hunne beschouwingen over het ontstaan van

het zetmeel te geven, nog steeds op zich laat wachten.

En geen wonder. Bij de oneindige verscheidenheid van uitingen waarin het organisch leven der natuur zich aan den onderzoeker openbaart, was het ook niet te verwachten, dat waarnemingen, aan een betrekkelijk gering aantal planten verricht, genoegzame stof zouden opleveren tot opbouw van een stelsel, waarin men aan later te vinden feiten onmiddellijk eene plaats zou kunnen aanwijzen.

Daarom heb ik mij in de eerste plaats ten doel gesteld, bij een grooter aantal plantensoorten dan tot nog toe geschiedde, de vorming van het zetmeel waar te nemen en zodoende den voorraad van bekende feiten te helpen vermeerderen. Eerst wanneer deze voorraad eene zoo groote verscheidenheid bevat, dat nieuwe verschijnselen zich gemakkelijk als specifieke of generieke afwijkingen laten verklaren, geloof ik gerechtigd te zijn tot het maken van eenige algemeene gevolgtrekkingen.

Aan het door mij te behandelen onderwerp, de zetmeelvorming bij de Angiospermen, sluiten zich andere onderwerpen nauw aan. Zoo rijzen al zeer spoedig vragen naar den chemischen aard

van het proces der zetmeelvorming, naar de phylogenetische beteekenis der chromatophoren, naar tal van andere zaken, waarbij de kennis der eene onontbeerlijk is tot recht verstand der andere. Ook aan deze onderwerpen ofschoon in den titel niet opgenomen, wensch ik in dit proefschrift eenige bladzijden te wijden.

Ten aanzien der zetmeelvorming doen zich de volgende gevallen voor :

A. Zetmeelvorming in chlorophyllhoudende weefsels.

B. Zetmeelvorming in chlorophyllvrije weefsels.

I. De vorming van het zetmeel is gebonden aan de aanwezigheid van andere lichamen (amyloplasten) in de cel.

a. Deze lichamen hebben het vermogen de van elders toegevoerde opgeloste geassimileerde stoffen in zetmeel om te zetten.

b. Deze lichamen worden zelf in zetmeel omgezet.

II. De vorming van het zetmeel is niet aan de aanwezigheid van andere lichamen gebonden. Het zetmeel ontstaat direct uit het protoplasma.

HOOFDSTUK I.

De zetmeelvorming in chlorophyllhoudende weefsels.

De chlorophyllhoudende weefsels zijn de plaatsen, waar het organisch voedsel der plant langs den weg der assimilatie gevormd en vanwaar het naar andere deelen vervoerd wordt. Slechts dan treden de geassimileerde stoffen in den vorm van zetmeel op, als er meer geproduceerd wordt, dan weggevoerd kan worden.

Verschillende hypothesen zijn opgesteld om het chemische proces te verklaren, als welks eerste zichtbare resultaat het zetmeel optreedt. Het is niet mijn doel, thans deze hypothesen na te gaan; slechts wil ik hier de laatste vermelden, die afkomstig is van Bayer en later door Fischer is overgenomen, en die de vorming der opgeloste glucose-achtige stof tracht te verklaren door oplymerisatie van formaldehyde, volgens de formule



Naar het mij voorkomt, hebben in de chlorophylhoudende organen, wanneer daarin zetmeel optreedt, twee processen plaats; het eerste is dat, waarbij onder den invloed van het licht oplosbare koolhydraten worden gevormd; het tweede dat, waarbij uit die oplosbare koolhydraten zetmeel wordt afgescheiden. Beide processen hebben plaats in en door den chlorophylkorrel, maar het eerste geschiedt krachtens zijne natuur als chloroplast, het tweede krachtens zijne natuur als chromatophoor.

Het is dit tweede proces, waarbij ik een oogenblik wil stilstaan. Wij hebben (ik kom later hierop terug) voor alle chromatophoren oorspronkelijk het vermogen aan te nemen, uit opgeloste zetmeelachtige stoffen zetmeel te maken, maar is het ook waar, dat, zooals Schimper meent, de vorm en de bouw van den zetmeelkorrel afhankelijk zijn van de plaats in den chromatophoor waar hij gevormd is, en dat in een chlorophylkorrel slechts op bepaalde plaatsen zetmeelkorrels optreden?

De planten, die ik onderzocht met het doel een antwoord op deze vragen te vinden, zijn dezelfde die Schimper onderzocht, namelijk *Vanilla planifolia*, *Cereus speciosissimus*, *Pelargo-*

nium, Dieffenbachia e. a., maar evenmin als Eberdt kan ik tot een bevestigend antwoord komen.

Zoo blijven bij Pelargonium de zetmeelkorrels van het bladmesophyl in de chlorophylkorrels en behouden een centriscen bouw, maar onderzoekt men het mergparenchym van den stengel, dan is het niet moeielijk zetmeelkorrels te vinden, die nog geheel door den chlorophylkorrel ingesloten zijn en toch reeds excentrischen bouw hebben, wat met de theorie van Schimper niet overeenstemt.

Wat de tweede vraag betreft, zoo zouden, volgens Schimper, bij vele planten zetmeelkorrels slechts ontstaan in de peripherische deelen van den chlorophylkorrel, weldra daarbuiten geraken en excentrisch worden tengevolge van de voeding aan ééne zijde. Maar ook daartegen spreken de zetmeelkorrels in het stengelparenchym van Pelargonium, die reeds excentrisch zijn als zij zich nog in den chlorophylkorrel bevinden en dus nog over hunne geheele oppervlakte onder dezelfde omstandigheden verkeeren wat voeding betreft.

Voor het overige meen ik ten aanzien der zetmeelvorming in chlorophylhoudende weefsels

naar de verhandeling van Eberdt te mogen verwijzen, daar de mededeeling mijner resultaten slechts eene herhaling zoude zijn van hetgeen hij geschreven heeft (21, pag. 295—299).

Slechts eene opmerking naar aanleiding der groote zetmeelkorrels in het stengelparenchym van sommige planten, als *Dieffenbachia* en *Pelargonium*.

Bepalen wij ons tot *Pelargonium*, dan zien wij hoe de zetmeelkorrels in het bladmesophyl en in de chlorophylkorrels van den bladsteel, alsmede in die van het buitenste parenchym van den stengel, veel kleiner zijn dan die, welke in het mergparenchym van den stengel gevonden worden. Toch komt het mij onwaarschijnlijk voor, dat in het laatstgenoemde bleekgroene weefsel eene sterkere assimilatie zou plaats hebben dan in de drie eerstgenoemde levendig groene weefsels.

Het verschijnsel laat zich evenwel langs anderen weg verklaren, wanneer wij aannemen, dat in deze bleekgroene chlorophylkorrels het omzettingsvermogen, d. w. z. het vermogen de elders geassimileerde stoffen in zetmeel om te zetten, de overhand heeft gekregen boven het assimilatie-vermogen.

Eene dergelijke functie-verandering, waardoor de chlorophylkorrels eigenlijk een overgangsvorm worden tusschen chloroplasten en leucoplasten, wordt reeds door Sachs als mogelijk voorgesteld en door Schimper aangenomen.

HOOFDSTUK II.

De Zetmeelvorming in chlorophylvrije weefsels bij verschillende familiën der Angiospermen. ¹⁾

A. MONOCOTYLEDONEAE.

Fam. Liliaceae.

Onderzocht werden:

Ornithogalum umbellatum L.

Muscari botryoides Mill.

Convallaria majalis L.

Scilla praecox L.

1. ORNITHOGALUM UMBELLATUM L.

De nieuwgevormde bollen van Ornithogalum umbellatum, in het einde van Mei en het begin van Juni, dus tijdens en na den bloeitijd verzameld, waren niet zeer rijk aan zetmeel, doch leverden daarom materiaal dat des te meer geschikt

¹⁾ Voor de systematische rangschikking werd het handboek van Luerssen gevolgd.

was om het ontstaan van het zetmeel op te sporen, daar bij vele andere planten de dicht opeengedrongen inhoud der cellen dikwijls een beletsel is om bijzonderheden daarin waar te nemen.

De jonge zetmeelkorrels zijn bij *Ornithogalum* niet aan amyloplasten bevestigd; van zoodanige lichamen is geen spoor te vinden. Wel vindt men bij onderzoek van levend materiaal aan vele zetmeelkorrels kleine blaasjes, die ook vrij in de cel voorkomen, dikwijls in grooten getale en zeer afwisselend in grootte, maar deze hebben een anderen oorsprong. De bollen van *Ornithogalum* zijn namelijk eenigszins slijmerig, zooals gemakkelijk aan versche snedevlakten is waar te nemen. Onder het mikroskoop doet die slijmachtige zelfstandigheid, die door jodium bijna niet gekleurd wordt, zich als de zooeven genoemde blaasjes voor.

Gewoonlijk liggen de jonge zetmeelkorrels, dikwijls ten getale van drie of vier en dan door wederzijdsche drukking eenigszins afgeplat, in het wandstandig protoplasma (fig. 1), ter plaatse waar een plasmadraad met dit laatste samenvloeit. Niet zelden liggen ze ook tegen ronde vacuolen aan, of bevinden zich nabij de kern. In den

jongsten toestand waarin ze waarneembaar zijn, doen zij zich voor als ronde blauwachtig scheme-rende puntjes. De volwassen zetmeelkorrels hebben de ronde gedaante behouden; eene differentiatie in kern en afwisselende lagen treedt slechts in geringe mate op. Het zetmeel wordt hier mijns inziens door de onmiddellijke werking van het protoplasma uit de aangevoerde geassimileerde stoffen gevormd.

2. MUSCARI BOTRYOIDES MILL.

Vele zetmeelkorrels van *Muscari* hebben eene eigenaardige bochtige oppervlakte. Zij zijn samengesteld en geven den indruk van uit 3 of 4, soms uit meer korrels te bestaan, waarvan slechts één zich goed ontwikkeld heeft en de hoofdmassa uitmaakt. Amyloplasten zijn hier evenmin als bij *Ornithogalum* waar te nemen. In de vaatbundelscheden vindt men zeer kleine zetmeelkorrels, die met jodium reeds eene duidelijke blauwe verkleuring vertoonen en veelal groeps-gewijze bijeenliggen. Bij nog jongere stadiën verkrijgt men geen blauwe maar eene roodachtige verkleuring en het beeld stemt hier geheel overeen met de beschrijving, die Eberdt (21 pag. 306)

van de zetmeelontwikkeling in de epidermis van *Philodendron grandifolium* geeft. Liever echter dan mij met het aannemen eener „Stärke-Grundsubstanz” te vereenigen, houd ik de lichaampjes, waaraan Eberdt dezen naam geeft, eenvoudig hetzij voor jonge zetmeelkorrels en dan de roodachtige tint voor een gevolg van hunne uiterst geringe afmetingen, hetzij voor afzettingen van amyloextrine of eene verwante stof, die op het punt is in zetmeel over te gaan en dus bij toevoeging van jodium nog geen blauwe, maar eene andere, in dit geval roodachtig bruine tint vertoont. Men zou dan aan deze stof den naam „Stärke-Grundsubstanz” kunnen geven, maar eene dergelijke vergrooting der nomenclatuur komt mij overbodig voor, te meer omdat het dáár, waar de zetmeelvorming zonder eenigen twijfel door de Schimpersche amyloplasten plaats heeft, nog zeer de vraag is, of het eerste begin van den zetmeelkorrel chemisch zuiver zetmeel, dan wel eene na verwante stof is (verg. Eberdt, 21 pag. 322), in welk laatste geval men zou moeten aannemen dat door de amyloplasten eerst „Stärke-Grundsubstanz” en daaruit zetmeel gevormd werd. Deze beschouwing ware omslachtig, en bovendien is onze onbekendheid met den aard van dergelijke

mikrochemische processen oorzaak, dat wij geen voldoende gronden kunnen aanvoeren om haar te staven. Daarom acht ik het wenschelijk om bij *Muscari*, waar geen spoor van leucoplasten, noch van actieve, noch van rustende te vinden is, maar daarentegen alle verschijnselen er voor spreken, dat het zetmeel direct door het protoplasma gevormd wordt, deze laatste opvatting te huldigen, gelijk ik ook bij *Ornithogalum* gedaan heb.

3. *CONVALLARIA MAJALIS* L.

De wortelstokken en de bij de internodiën kransgewijs daaruit voortkomende worteltjes, die na den bloeitijd verzameld werden, bevatten eene groote hoeveelheid zetmeel, terwijl nog steeds nieuw gevormd werd. De zetmeelkorrels liggen in groepen van 3 of 4, zelden van meer bijeen, welke door de geheele cel verspreid, en niet zooals *Eberdt* beschrijft (21, pag. 316) rondom de kern gerangschikt zijn. In jonge gedeelten van het rhizoma ziet men, hoe ook hier zeer kleine korreltjes door het protoplasma afgescheiden worden. Noch het ontstaan, noch het voorkomen of de bouw der zetmeelkorrels vertoonen hier iets bijzonders.

4. *SCILLA PRAECOX* L.

De zetmeelvorming in de bollen van *Scilla praecox* heeft op dezelfde wijze plaats als bij *Muscari botryoides*. De jonge korrels liggen ten getale van 4—12 in groepen vereenigd, maar deze groepen vallen weldra uiteen, zoodat iedere korrel afzonderlijk verder groeit. Vandaar dat het zetmeel in den volwassen toestand niet eene polyedrische, maar eene afgeronde gedaante heeft.

Fam. Iridaceae.

Onderzocht werden:

Crocus vernus All.

Iris florentina L.

1. *CROCUS VERNUS* All.

De jonge knollen van *Crocus vernus* zijn zoo geheel met zetmeel gevuld, dat zelfs dunne doorsneden eene witte wolk verspreiden, wanneer men ze in een druppel water of zoutoplossing brengt. De dichte inhoud is hier een beletsel voor nader onderzoek. Echter vond ik aan de bovenzijde van den knol, in de nabijheid

van de plaats waar de vaatbundels van den stengel zich in den knol vertakken, minder dicht gevulde gedeelten, waar het mogelijk was het ontstaan van het zetmeel na te gaan.

Tal van kleine puntjes treden in iedere cel op als eerste aanleg der zetmeelkorrels; zij nemen weldra in omvang toe, worden door jodium blauw gekleurd, en daar zij tot groote bolvormige lichamen zijn samengepakt, zijn weldra hunne afzonderlijke omtrekken niet meer te onderscheiden. Dat zij door de op elkander uitgeoefende drukking eene sterk polyedrische gedaante krijgen, bewijzen de volwassen zetmeelkorrels. De meeste hebben de gedaante van eene afgeknotte 4- of 5-hoekige pyramide met gebogen grond- en bovenvlak, waarbij de buiging van het eerste naar buiten, die van het laatste naar binnen gericht is. Dikwijls ziet men ook niet-afgeknot-pyramide-vormige korrels; deze hebben zich in het midden van den zetmeelklomp bevonden.

2. IRIS FLORENTINA L.

De zetmeelvorming in het rhizoma van verschillende Iris-soorten is uitvoerig en nauwkeurig

door Arthur Meijer (4) beschreven; zij heeft plaats door middel van amyloplasten, die een zeer eigenaardig voorkomen hebben en zich het best in levenden toestand laten waarnemen. Alsdan doen zij zich voor als lichamen van vrij grofkorreligen bouw, die het ééne uiteinde van den langwerpigen zetmeelkorrel napvormig omgeven en door jodium geelbruin gekleurd worden. Merkwaardig is de wijze, waarop zij zich in water of verdunde zoutoplossing gedragen. Aanvankelijk blijven zij rustig liggen maar weldra beginnen de buitenste korrels moleculaire bewegingen te vertoonen, daarna de meer binnenwaarts gelegene, en na eenige oogenblikken is de geheele amyloplast uiteengevallen in tal van kleine lichaampjes, die zich naar alle richtingen verspreiden en eene groote gelijkenis vertoonen met Micrococcen. De Iris-amyloplasten bezitten het vermogen onder den invloed van het licht groen te worden. Dergelijke uit leucoplasten ontstane chloroplasten vindt men gemakkelijk in rhizoma's die aan het licht blootgesteld zijn. De korrelige bouw en de geringe stabiliteit blijven geheel bewaard.

Fam. Aroideae.

Onderzocht werden:

Richardia oculata Hort.

Steudnera colocasioides S.

Acorus gramineus Ait.

1. *RICHARDIA OCULATA* Hort.

De knollen van *Richardia oculata* zijn rijk aan zetmeel, welks korrels dezelfde polyedrische gedaante hebben als ik bij *Crocus vernus* beschreven heb. Aanvankelijk kwam het mij voor, dat ook de vorming van het zetmeel hier op dezelfde wijze plaats had, maar het onderzoek eener krachtig groeiende, sterk assimileerende plant overtuigde mij van het tegendeel. Wel is waar was in de binnenste deelen van den knol geen spoor van amyloplasten te vinden, doch dit laat zich verklaren uit het proces, dat in de periphere deelen plaats grijpt, wanneer aldaar de zetmeelvorming een aanvang neemt. De parenchymcellen van den knol zijn klein en in alle is eene duidelijke kern waarneembaar, in welker nabijheid tal van kleine, zeer doorschijnende, ronde of ovale lichaampjes te zien zijn, welke zonder twijfel als amyloplasten zijn te beschouwen.

Weldra treden in hen de eerste sporen van zetmeel op, die zich als kleine, blauwachtige puntjes voordoen.

Is bij vele planten het aantal zetmeelkorrels, dat in één amyloplast optreedt, vrij beperkt, hier doet zich het verschijnsel voor, dat dit aantal geheel onbepaald is, en zoowel één als vijftien en meer kan bedragen. Worden slechts weinige zetmeelkorrels in eenen amyloplast aangelegd, dan blijft deze langen tijd zichtbaar; zijn er echter vele, dan onttrekt hij zich spoedig aan de waarneming. Een gevolg van dit zeer varieerend aantal zetmeelkorrels is, dat men bij het volwassen zetmeel zoowel sterk polyedrische als ronde korrels aantreft, welke laatste dan afkomstig zijn van eenen amyloplast, die er slechts één, twee of drie heeft gevormd.

2. *STEUDNERA COLOCASIODES* S.

De wijze, waarop bij deze plant het zetmeel ontstaat, sluit zich nagenoeg geheel aan bij die van *Richardia oculata*. Het aantal zetmeelkorrels dat in éénen amyloplast gevormd wordt, is ook hier aanzienlijk, zoodat deze laatste spoedig verdwijnt. Het zetmeel bereikt in de stamvormige

reserve-organen slechts eene geringe grootte en de korrels blijven veelal tot bollen vereenigd.

3. ACORUS GRAMINEUS Ait.

Het zetmeel in het rhizoma van *Acorus gramineus* wordt onmiddellijk uit het protoplasma afgezet. Amyloplasten heb ik niet kunnen ontdekken; de kleinste zetmeelkorrels liggen reeds vrij in het protoplasma.

Fam. Zingiberaceae.

Onderzocht werden:

Hedychium flavum Wall.

Elettaria Cardamomum White.

1. HEDYCHIMUM FLAVUM Wall.

Het rhizoma van *Hedychium flavum* bevat eene vrij groote hoeveelheid zetmeel, welks korrels een eigenaardigen vorm vertoonen (fig. 2). De meeste zetmeelkorrels liggen geheel vrij in de cel; aan vele echter zijn kleine amyloplasten waarneembaar, die aanvankelijk rond zijn, maar later eene langwerpige gedaante aannemen. Een

gedeelte van den wortelstok der door mij onderzochte plant verhief zich boven den grond en was door den invloed van het licht groen geworden. In de buitenste lagen, waar geen zetmeel gevormd wordt, waren de leucoplasten in ronde, dikwijls ook biscuit-vormige chloroplasten overgegaan; in meer binnenwaarts gelegen lagen was hetzelfde gebeurd, en zag men nu de zetmeelkorrels aan de eene zijde door een dun, groen plasmatisch lichaam omgeven; in het midden van het rhizoma eindelijk was het licht niet doorgedrongen en waren derhalve de leucoplasten onveranderd gebleven.

Is de zetmeelkorrel nagenoeg volwassen, dan laat de leucoplast los. Vandaar dat men in oudere cellen deze lichamen veelvuldig afzonderlijk aantreft; zij hebben dan een napvormige gedaante en zijn zeer dun.

De plaats, waar in den amyloplast de zetmeelkorrel ontstaat, ligt vrij dicht onder de oppervlakte; aanvankelijk dus geheel door de substantie van den amyloplast omgeven, komt de zetmeelkorrel echter weldra gedeeltelijk vrij te liggen.

2. *Elettaria Cardamomum* White.

De wijze, waarop bij *Elettaria* het zetmeel

gevormd wordt komt geheel overeen met die van *Hedychium flavum*. *Elettaria* wordt ook reeds door Schimper genoemd als eene der planten, wier amyloplasten aanvankelijk rond, later langwerpig van gedaante zijn.

Fam. Marantaceae.

Onderzocht werden:

Maranta arundinacea L.

Canna indica L.

1. *MARANTA ARUNDINACEA* L.

De zetmeelvorming bij *Maranta arundinacea* is het gemakkelijkst na te gaan in tangentieele doorsneden van niet te oude rhizoma's. Bij het onderzoek daarvan blijkt, dat de jeugdige zetmeelkorrels aan vrij kleine, evenals bij de *Zingiberaceae* aanvankelijk ronde, later langwerpige leucoplasten verbonden zijn, die ook in de epidermiscellen van den wortelstok in grooten getale voorkomen. Jodiumoplossing brengt bij deze lichamen slechts eene lichtgele verkleuring teweeg; andere kleurstoffen worden evenzeer slechts in geringe mate opgenomen.

Reeds lang voordat de zetmeelkorrel volwassen is, laat de amyloplast los, zoodat de eerstgenoemde zelfstandig verder groeit.

Een dikwijls voorkomend verschijnsel is bij *Maranta* de vorming van twee, soms zelfs van drie of vier zetmeelkorrels aan eenzelfde amyloplast.

2. *CANNA INDICA* L.

Van verschillende *Canna*-species zijn reeds amyloplasten beschreven. Schimper (1 en 15) beschreef die van *Canna gigantea* en *Canna discolor*, later nog die van *Canna Warszewiczii*. In den volwassen toestand zijn zij langwerpig en bevatten meestal een kristal van tafelvormigen of soms van cubischen vorm, dat gewoonlijk eerst na inwerking van water zichtbaar wordt. (Schimper 1. pag. 891).

De amyloplasten nu van *Canna indica* beantwoorden niet aan deze beschrijving. Zelfs de grootste amyloplasten, die ik in een krachtig rhizoma heb aangetroffen, waren niet langwerpig, maar nagenoeg rond; ik heb er geen kristal in kunnen ontdekken, maar slechts een vrij grofkorreligen bouw waargenomen.

De zetmeelkorrels worden hier, in tegenstelling met andere Canna-soorten, niet aan de peripherie der amyloplasten aangelegd; zij ontstaan daarin en blijven langen tijd geheel er door omgeven. Zelfs is de oppervlakte van groote zetmeelkorrels dikwijls nog voor drie vierde gedeelte door de substantie der amyloplasten bedekt (fig. 3).

Fam. Orchidaceae.

Onderzocht werden:

Phajus grandifolius Lour.

Orchis maculata L.

Orchis latifolia L.

Orchis morio L.

Platanthera bifolia Rchb.

1. PHAJUS GRANDIFOLIUS Lour.

Phajus grandifolius speelt eene hoofdrol in de theorieën over amyloplasten en zetmeel. Het komt mij daarom wenschelijk voor, een eenigszins uitvoerig overzicht van hetgeen door anderen te dezen opzichte gedaan is te laten voorafgaan aan de beschrijving van mijn eigen onderzoek dezer plant.

Kort, maar duidelijk is hetgeen Schimper (1.) aangaande de wortels en de aanvankelijk glan-

zend witte, later door het afvallen der omhullende bladen aan het licht blootgestelde en alsdan groen wordende knollen mededeelt. De jonge zetmeelkorrels zijn in beide organen aan staafvormige lichamen, de amyloplasten bevestigd. Dat gedeelte van den amyloplast, dat aan den zetmeelkorrel grenst, is zachter en min of meer gezwollen. (1. fig. 41.) In lateren toestand wordt in den wortel de geheele amyloplast minder dicht; hij wordt tot eene slijmerige, gezwollen massa gereduceerd en verdwijnt eindelijk; in het parenchym van den knol nemen zetmeelkorrel en amyloplast een tijdlang samen in grootte toe en bereiken veel grootere afmetingen dan in den wortel. Wordt nu de knol groen, dan neemt de amyloplast nog meer in grootte toe en wordt onder gedeeltelijke oplossing van den zetmeelkorrel tot een staafvormig chlorophyllichaam; waar hij reeds tot slijm gereduceerd was, wordt ook dit groen. In de buitenste cellen van den bast vindt slechts eene gedeeltelijke omzetting tot een chlorophyllichaam plaats, en wel van dat deel van den amyloplast, dat aan den zetmeelkorrel bevestigd is en dat nu onder geheele of gedeeltelijke oplossing van dezen laatsten tot een langwerpig chlorophylklompje wordt, dat

aan de onveranderde rest van het staafje bevestigd blijft.

Dit is de hoofdzaak van hetgeen Schimper in 1880 mededeelde en door afbeeldingen (1. fig. 33—45) verduidelijkte. Een paar jaren later (Oct. 1882) komt de vraag omtrent de kristal-natuur der chromatophoren ter sprake; vooral Schimper (6, 7 en 10) en Arthur Meijer (9, 11 en 12) houden zich met haar bezig. Volgens den eersten zijn vele chromatophoren kristallen van levensvatbaar geheel of gedeeltelijk rustend plasma, die bij overgang in den actieven toestand voor een deel hunne gedaante verliezen en amorph worden; volgens den laatsten kunnen zoowel in als aan chloroplasten en leucoplasten kristalloïden ontstaan, en zoo zouden de kleurlooze, staafvormige lichamen bij Phajus, die door Schimper voor amyloplasten gehouden worden, niets anders zijn dan zoodanige kristalloïden, die aan de hier zeer kleine leucoplasten groeien.

Ik acht het overbodig beide onderzoekers te volgen in het twistgeschrijf, dat zich weldra tusschen hen ontspint; het zij genoeg er hier op te wijzen, dat Schimper (10) weldra een deel zijner inderdaad zonderlinge theorie over „lebensfähiges krystallisirtes Protoplasma” laat varen

en aanneemt dat het plasma van den amyloplast bij de vorming van zetmeel verbruikt wordt, welk proces zou berusten op eene splitsing van de eiwitachtige stoffen in zetmeel en stikstofhoudende stoffen (zuur-amiden en amido-zuren) en dat de kristallen, die zich soms in of aan amyloplasten bevinden, ontstaan doordat een deel van het eiwit overgaat in een reservetoestand, chemisch slechts weinig verschillend van den actieven toestand, waarin het later weder kan omgezet worden.

In eene latere, veel uitvoeriger verhandeling komt hij weder op *Phajus grandifolius* terug, waar hij spreekt over de proteïne-kristallen der chromatophoren. Vergelijken wij de afbeeldingen, die deze verhandeling vergezellen (15. Taf. III, fig. 1—6) met die van 1880, dan blijkt daaruit, dat wat in de eerste den naam van proteïne-kristal draagt, hetzelfde is als wat in de laatste amyloplast genoemd wordt. Het is te betreuren dat Schimper hier (15 pag. 66—70) niet met een enkel woord over zijne vroegere onderzoekingen spreekt, want daardoor ontstaat eene zekere verwarring van namen en begrippen. Zoo is het mij niet mogelijk, in zijne fig. 1 van Taf. III een leucoplast met een staafvormig

proteïne-kristal te zien; het is òf het eerste, òf het laatste, en uit fig. 6 Taf. III zou men moeten opmaken dat proteïne-kristal en leucoplast twee namen waren van ééNZelfde lichaam.

Dat dit niet het geval is, had reeds Strasburger gezien, die (8. pag. 154) schrijft: „Den Beschreibungen von Schimper habe ich nur hinzuzufügen dass stets von dem stäbchenförmigen, richtiger oval-scheibenförmigen Stärkebildner ein zartes Häutchen einseitig abgehoben erscheint, welches entweder das ganze Stärkekorn noch umgiebt oder es an der Basis umfasst.”

Wat Strasburger „stäbchenförmigen, richtiger oval-scheibenförmigen Stärkebildner” noemt, is niets anders dan het proteïne-kristal van Schimper, en wat hij met het „zartes Häutchen” bedoelt zullen wij aanstonds zien, daar ik thans wil overgaan tot de bespreking van het eerst onlangs verschenen onderzoek van Eberdt (21).

De onderzoekingen van Eberdt, die aanvankelijk werden ingesteld met het doel eene voldoende oplossing te vinden van het vraagstuk aangaande den groei van het zetmeel, maar die weldra slechts tot eene bevestiging van C. von Nägeli's theorie bleken te leiden, namen daarna eene andere wending, en betreffen in den vorm, waarin zij in

1890 zijn verschenen, voornamelijk de wijze waarop het zetmeel ontstaat. Hierin komt Eberdt bij *Phajus grandifolius* tot resultaten, welke aanmerkelijk van die van Schimper afwijken en op het volgende neerkomen.

Wanneer de staafvormige lichaampjes, die Schimper amyloplasten genoemd heeft, eene bepaalde grootte bereikt hebben, blijven zij nog eenigen tijd ingesloten in het protoplasma, dat zich daarna in twee gedeelten verdeelt. Het eerste gedeelte treedt langzamerhand naar den celwand terug, het andere blijft op dezelfde plaats en een klein deel daarvan zet zich vast tegen elk der staafjes en omhult ze weldra geheel (het „zartes Häutchen” van Strasburger). Nu treedt in dit plasmatisch gedeelte een zeer klein roodachtig schemerend puntje op, dat zeer snel groeit en zich gedurende dien groei naar den omtrek begeeft. Dáár gekomen, is zijn volumen verdubbeld en vertoont het bij toevoeging van jodium de blauwe zetmeel-reactie. De aldus ontstane zetmeelkorrel groeit eveneens snel; intusschen wordt het staafje kleiner en verdwijnt eindelijk geheel, zoodat ten slotte slechts het napvormig geworden plasmatische gedeelte aan den thans excentrischen, laagsgewijzen bouw vertoonenden

zetmeelkorrel verbonden blijft. Zoolang deze verbinding blijft bestaan, groeit ook de zetmeelkorrel; laat de „Plasmakappe” los, dan houdt die groei op.

Uit deze verschijnselen maakt Eberdt op, dat de staafvormige organen niet de rol vervullen, welke Schimper ze toeschrijft, en dat ze niets anders zijn „als eine Modification des Protoplasmas, welche Nährstoffe in besonderer Concentration enthält, die nach und nach durch das dasselbe einhüllende Plasma zu Stärke umgesetzt werden.” Hij geeft ze daarom den naam van „Stärke-Grundsubstanz.”

Wordt nu de knol groen, dan is dit een gevolg van het groen worden der bovengenoemde „Plasmakappen”, bij welk proces de zetmeelkorrel nu eens meer, dan weder minder wordt opgelost.

In dat gedeelte van Eberdt's verhandeling, dat over Phajus handelt, trekt de omstandigheid de aandacht dat hij, optredende tegen Schimper, alleen diens eerste mededeelingen schijnt te kennen, althans van de latere geene melding maakt en niet schijnt te weten dat, zooals wij zagen, Schimper zelf reeds veel heeft herroepen of verbeterd van zijne opgaven aangaande waar-

nemingen op een gebied, dat toenmaals (in 1880) nog geheel nieuw en onbetreden was.

Ik kom thans tot mijne eigen onderzoekingen.

Tot recht verstand mijner opvatting van het ontstaan der chromatophoren moge een woord voorafgaan over den bouw der volwassen chromatophoren van *Phajus*. Zoowel de leucoplasten van den wortel en den groeienden knol, als de chloroplasten van den groen geworden knol en van het bladmesophyl bestaan uit twee gedeelten, een staafvormig, homogeen, ongekleurd, en een protoplasmatisch, korrelig, bij de chloroplasten groen gekleurd gedeelte. Het eerste is bij beide soorten van chromatophoren niets anders dan het proteïnekristal van Schimper, bij de leucoplasten niets anders dan de Stärke-Grundsubstanz van Eberdt.

Men kan zich hiervan overtuigen, wanneer men het levende weefsel in eene $\frac{1}{2}$ 0/o keukenzoutoplossing bij vrij aanzienlijke vergroo-ting waarneemt; eveneens, wanneer men de doorsneden in eene 1 0/o waterige pikrinezuuroplossing brengt, daarin eenige minuten laat liggen en dan door allengs sterkeren alcohol

het pikrinezuur uitwascht, welke methode bij chlorophylhoudende weefsels het voordeel heeft, dat de groene kleur verdwijnt en men de inwerking van verschillende kleurstoffen gemakkelijk kan waarnemen.

Het staaformige, homogeeene deel nu, van den chromatophoor is het oudste, men vindt het reeds in zeer jonge deelen van wortel, knol en blad. De vraag doet zich thans voor. Hoe ontstaat het?

Wij zien, hoe de elementen van nog slechts zeer weinig gedifferentieerde weefsels zeer kleine, gewoonlijk spoelvormige lichaampjes bevatten; hoe later eenerzijds deze lichaampjes in omvang zijn toegenomen en van de spoelvormige in de staaformige gedaante zijn overgegaan, hoe zij aan de andere zijde, naar het punctum vegetationis toe, al kleiner en kleiner worden en zich verliezen in kleine puntjes, nauwelijks of niet meer te onderscheiden van de mikrosomen van het protoplasma, zoodat zij zich aan onze waarneming onttrekken. Het is mij dan ook niet gelukt ze op te sporen in de cellen der vegetatiepunten; evenmin ben ik er in geslaagd haar ontstaan uit het plasma aan te toonen, maar indien ik hier eene hypothese zou moeten ver-

dedigen, zoude het deze zijn, dat geene nieuwvorming dezer lichamen door differentiatie uit het protoplasma plaats heeft, maar dat zij door deeling uit elkander ontstaan. Letten wij namelijk er op, hoe het onderzoek van andere, in dit opzicht gunstiger onderzoekingsmateriaal aanbiedende planten (*Dendrobium spectabile*, *Lemna*, *Hydrocharis morsus ranae*) geleerd heeft, dat in de cellen van alle jonge meristemen chromatophoren voorhanden zijn, dan ligt deze hypothese voor de hand, wanneer wij weten, dat, zooals ik straks nader zal aantoonen, deze staafvormige lichamen het essentieele bestanddeel zijn der chromatophoren van *Phajus*.

Te gereeder ben ik deze meening toegedaan, daar het mijns inziens niet aangaat, zonder vasten grond van dergelijke lichamen te zeggen dat zij direct uit het plasma gevormd worden, dewijl wij ons dan wagen op een gebied, waar morphologische toestanden, die zelfs met de beste hulpmiddelen van onzen tijd niet waarneembaar zijn en waarschijnlijk nooit waargenomen zullen worden, optreden als een onmiddellijk gevolg van physiologisch-chemische moleculaire processen.

Eenmaal eene bepaalde grootte bereikt hebbende, omhullen de staafvormige lichamen zich

met een laagje protoplasma, dat in den wortel uiterst dun blijft, maar in den knol grootere dikte verkrijgt en in de jonge spruiten, die de groene plant zullen vormen, gewoonlijk eene ellipsoïdische, dikwijls ook eene half-bolvormige gedaante aanneemt. Het aldus ontstane samenstel is de normale chromatophoor van *Phajus*, die kleurloos blijft in den wortel en den knol, groen wordt en zich geheel afrondt in de bladen en de bladstelen. De chloroplasten van het bladmesophyl hebben veel geringer afmetingen dan die van den groen geworden knol, hetgeen een gevolg is van de omstandigheid dat zij in veel grooteren getale in de cel aanwezig zijn en zich derhalve een grooter aantal malen hebben moeten deelen, waarbij, al mogen de voorwerpen eener volgende generatie door groei en omvang toenemen, zij toch niet de grootte bereiken der generatie, die ze heeft voortgebracht. De chloroplasten en leucoplasten van den knol hebben nagenoeg dezelfde afmetingen; deze kunnen evenwel in de ééne cel van die in de andere cel eenigermate verschillen.

Beschouwen wij thans het proces dat door de werkzaamheid der chromatophoren plaats heeft. De in de groene bladen geassimileerde stoffen worden in opgelosten toestand naar den knol

vervoerd en aldaar in reservezetmeel omgezet. Deze omzetting heeft plaats door de leucoplasten, in wier protoplasmatisch gedeelte het eerste spoor van zetmeel als een klein stipje verschijnt, dat weldra in omvang toeneemt en met jodium eene duidelijke, blauwe verkleuring vertoont. Gaat de groei voort, dan heeft de basis van den eenigszins driehoekigen zetmeelkorrel weldra de lengte bereikt van den leucoplast, terwijl in dezen laatsten de scherpe grens tusschen het staafvormige homogeene deel, dat ik van nu af het kristalloïde zal noemen, en het protoplasmatische gedeelte minder duidelijk is geworden. Dit verschijnsel heeft Eberdt tot de gevolgtrekking geleid, dat het kristalloïd ten koste van den zetmeelkorrel verbruikt wordt. Het kristalloïd verdwijnt echter niet, en dikwijls hangt de tijd, gedurende welken men het zeer duidelijk kan blijven waarnemen, slechts af van de ligging van leucoplast en zetmeelkorrel; door een uiterst dun laagje plasma van den zetmeelkorrel gescheiden, wordt het door dezen passief uitgerekt en volgt zelfs eenigermate de kromming van de basis er van. Weldra heeft het zetmeel zijne definitieve grootte bereikt en is het plasmatische deel van den leucoplast tot een minimum gereduceerd.

Er treedt thans eene rustperiode in, de knol is gevormd en de groene plantendeelen vallen af. Niet te dunne doorsneden, op dit oogenblik door het parenchym van den nog kleurlozen knol gemaakt, vertoonen de geheel met zetmeel gevulde cellen, waarin het mij slechts in enkele gevallen mogelijk was de aanwezigheid der kristalloïden met zekerheid aan te toonen. Dat zij echter steeds aanwezig zijn, blijkt uit het volgende. Door het afvallen der omhullende bladen wordt de knol onder den invloed van het licht groen. Dit groen worden begint natuurlijk het eerst in de buitenste cellagen en bijzonder instructief zijn thans overlangsche radiaire doorsneden. Beschouwen wij zulk eene doorsnede (Fig. 4.) uitgaande van het midden van den knol, dan zien wij hoe de leucoplasten hunne werkzaamheid weder hervat hebben. Het weinige protoplasma, dat na de zetmeelvorming nog aan het kristalloïd was overgebleven, is groen geworden en als een fijn laagje tusschen zetmeelkorrel en kristalloïd zichtbaar. In meer naar den omtrek gelegen cellen vergroot het zich allengs ten koste van een deel van den zetmeelkorrel, nog meer buitenwaarts is het zetmeel geheel verdwenen. Men vindt daar slechts groote intensief groen gekleurde chloroplasten.

Twee zaken moeten hier scherp van elkander gescheiden worden: het zetmeel wordt namelijk op tweeërlei wijze aangegrepen. Want terwijl de knol groen wordt, vormt hij, gewoonlijk aan zijne onderzijde, jonge spruiten, waartoe zijn reserve-materiaal moet gebruikt worden. Daartoe tast, gelijkelijk door den geheelen knol heen, het celplasma de zetmeelkorrels aan, die dientengevolge hunne structuur verliezen en een gecorrodeerd aanzien vertoonen. Maar gelijktijdig wordt, zooals wij zagen, het zetmeel door de leucoplasten aangetast, die zich eveneens te zijnen koste vergrooten en in groote chloroplasten veranderen. Dit laatste proces heeft niet overal gelijktijdig plaats, maar het sterkst in de buitenste cellen. Vandaar dat in deze het zetmeel het eerst is verdwenen.

Er kan mijns inziens geen bezwaar bestaan tegen eene zoodanige beschouwing der leucoplasten, welke aan deze lichamen het vermogen toekent, het voorheen door hunnen invloed gevormde zetmeel weder gedeeltelijk op te lossen.

Immers men moet voor de chloroplasten hetzelfde vermogen aannemen. Wanneer de assimilatie zóó sterk is, dat de gevormde stoffen niet alle dadelijk kunnen vervoerd worden, heeft er

zetmeelvorming op de plaats zelve, aan of in de chloroplasten plaats. Ook dit zetmeel moet later opgelost worden, en al moge men voor de zetmeelkorrels, die aan de peripherie der chloroplasten gevormd zijn, de oplossende werking van het celplasma te hulp roepen, voor die, welke er binnen liggen is het oplossend vermogen der chloroplasten een vereischte.

Uit de bovenstaande beschrijving blijkt genoegzaam, dat Eberdt's opvatting van het homogene staafvormige deel van den chloroplast niet de juiste is. Er zijn nog meer gronden tegen zijne meening aan te voeren. Indien het kristalloïde deel door het plasmatische deel voor de zetmeelvorming verbruikt werd, hoe zoude het dan te verklaren zijn, dat men het later in de groen wordende leucoplasten terugvindt?

Een ander bewijs ligt ook in de omstandigheid, dat de chloroplasten van het blad eveneens twee bestanddeelen hebben, volkomen homolog met die van den leucoplast, zooals hunne ontwikkeling en de werking van kleurstoffen (Bismarckbruin, Anilineblauw, Haematoxyline, Martiusgeel) aantoonen. En welken zin zoude het hebben, de prae-existentie van reserve-materiaal aan te nemen in een chlorophylkorrel,

die bij uitnemendheid het lichaam is dat reserve-materiaal opbouwt? Hoeveel voortreffelijks de verhandeling van Eberdt overigens ook bevat ten moge, bij de studie der verschijnselen, welke *Phajus grandifolius* te zien geeft, heeft hij zich door onvolledige en gedeeltelijk onnauwkeurige waarnemingen tot verkeerde gevolgtrekkingen laten leiden.

De leucoplasten van *Phajus* zijn niet anders dan lichamen, wier functie het is, de in opgelosten toestand van elders aangevoerde geassimileerde stoffen in den vasten toestand om te zetten. Nadat zij deze functie hebben vervuld, maken zij eene korte rustperiode door, om daarna ten koste van een gedeelte van het door hen gevormde zetmeel, in chloroplasten over te gaan.

Ten slotte een woord over de verspreiding der chromatophoren bij *Phajus*. Het kristalloïde deel, dat reeds in zeer jonge cellen gevonden wordt en daar zelfstandig optreedt, komt in alle parenchymatische weefsels der volwassen plant voor; in groene weefsels als bestanddeel van den chloroplast, in ongekleurde weefsels als bestanddeel van den leucoplast, in de epidermis eindelijk, blijft het zelfstandig, maar schijnt daar geene functie meer te vervullen. Dit blijkt reeds

hieruit, dat het de spoelvormige gedaante blijft behouden en niet, zooals elders, staaformig wordt, dat het derhalve op een jeugdig stadium blijft staan en zich niet verder ontwikkelt.

2. ORCHIS MACULATA L.

Het eerste exemplaar van *Orchis maculata* dat ik onderzocht, was een voorjarige knol, waaraan zich een jong plantje ontwikkelde, welks buitenste blad een lengte van 5 à 6 c.m. bereikt had. Bij doorsneden door het parenchym van den knol werd dadelijk mijne opmerkzaamheid getrokken door het feit, dat tal van zetmeelkorrels zich in geheel eigenaardige omhulsels bevonden, die bij inwerking eener sterke jodium-oplossing eene roodbruine tint aannamen en verschillende vormen vertoonden. (fig. 5).

Over de beteekenis dezer omhulsels verkeerde ik lang in het onzekere, totdat het onderzoek der groene bladen mij op het spoor bracht. In de epidermiscellen van het blad, zoowel in die van de onderzijde als ook en nog duidelijker in die van de bovenzijde (fig. 6), vindt men geheel kleurlooze, ronde of ovale lichamen, waarin een of soms twee kleine plekken te zien zijn, die

men zich slechts door zetmeel ingenomen behoeft te denken om eenigermate het beeld voor oogen te hebben, dat de omhulde zetmeelkorrels van den knol te zien geven; de chloroplasten van het bladmesophyl vertoonen insgelijks een of meer kleine kleurloze plekken. Deze laatste zijn echter zeer moeilijk waar te nemen, daar de gewone conservatie-vloeistoffen (pikrinezuur, chroomzuur, chroomazijnzuur, chroomosmiumazijnzuur) de chloroplasten in vormloze klompjes veranderen. Slechts de waarneming van het levende weefsel in verdunde keukenzoutoplossing en bij aanzienlijke vergrooting brengt deze bijzonderheid in den bouw van den chloroplast aan het licht.

Eene buitengewoon sterke assimilatie heeft plaats in de groene carpellen van den uitgroeienden stamper. Terwijl aldaar in de epidermiscellen dezelfde leucoplasten zijn waar te nemen als in de opperhuid der bladen, bevatten de chloroplasten steeds één, twee, soms meer zetmeelkorrels welke bijna het geheele groene stroma verdringen, dat dan als een groen huidje zichtbaar blijft en na behandeling met alcohol, waardoor de groene kleur verdwijnt, het beeld van de actieve leucoplasten van den knol te zien geeft.

Het volgende proces heeft namelijk plaats in den knol tijdens diens vorming en de in hem plaats vindende afzetting van zetmeel. De zetmeelvorming begint in de binnenste deelen en gaat vandaar uit geleidelijk naar de peripherie voort, zoodat men in één knol de geheele vorming bestudeeren kan.

In de buitenste cellagen wordt geen zetmeel gevormd, hoewel daar talrijke leucoplasten gevonden worden, die in vorm geheel met die van het blad overeenstemmen. Meer binnenwaarts vindt men binnen de leucoplasten zeer kleine zetmeelkorrels, wier getal veelal 2 of 3, dikwijls ook 1, 4 of zelfs meer bedraagt. Door den snellen groei van het zetmeel wordt weldra de leucoplast minder duidelijk waarneembaar en doet zich voor als een dun, door behandeling met jodium, eene gele kleur aannemend vliesje, dat dicht tegen het zetmeel aanligt.

Wij hebben hier met een zeer bijzonderen vorm van chromatophoren te doen en het mag zeker een eigenaardig verschijnsel genoemd worden, dat in leucoplasten reeds vooraf eene plaats is aangewezen, welke in de periode, waarin de plant haren reservevoorraad vergadert, door een zetmeelkorrel wordt ingenomen.

Deze plaats is geene ledige holte; onder gunstige omstandigheden kan men eene fijne granulatie waarnemen, welke aan een lichaam van protoplasmatischen aard doet denken. Dit leert ook behandeling met jodium, waardoor de amyloplast wel is waar eene sterke schrompeling ondergaat, maar het korrelige gedeelte veelal duidelijk zichtbaar blijft en eene geelbruine verkleuring vertoont. Evenals bij *Phajus* onderscheiden wij dus bij *Orchis* een homogeen en een plasmatisch gedeelte van den leucoplast, en het is merkwaardig hierbij op te merken, dat bij *Orchis* veelal uit den vorm van het plasmatische deel reeds is op te maken, hoeveel zetmeelkorrels daarin zullen gevormd worden. Doch hierop kom ik later terug.

3. *ORCHIS LATIFOLIA* L.

Orchis latifolia, die zeer na aan *O. maculata* verwant is, heeft geheel dezelfde wijze van zetmeelvorming. Het aantal zetmeelkorrels, in iederen amyloplast gevormd, bedraagt ook hier meestal twee of drie.

4. ORCHIS MORIO L.

Hoewel in hoofdzaak met die der beide andere beschreven Orchis-soorten overeenkomende, biedt de zetmeelvorming bij Orchis Morio deze bijzonderheid aan, dat de jonge zetmeelkorrel die aanvankelijk binnen den amyloplast gelegen is, weldra peripherisch komt te liggen en, verder groeiende, niet meer in, maar aan den laatsten gelegen is. Gewoonlijk wordt in iederen amyloplast slechts één zetmeelkorrel gevormd.

5. PLATANTHERA BIFOLIA Rchb.

Platanthera bifolia is onder de inlandsche Orchideën een der meest geschikte objecten voor het onderzoek der zetmeelvorming. De leucoplasten van het blad en van den knol zijn wel is waar kleiner dan die bij de Orchis-soorten, met welke zij overigens in bouw nagenoeg geheel overeenkomen, maar, veelal groepsgewijze rondom de celkern gelegen, teekenen zij zich bijzonder scherp af tegen het omgevende protoplasma.

In iederen amyloplast worden drie of vier zetmeelkorrels gevormd, die veelal in elkander's onmiddellijke nabijheid liggen en eene regelmatige rangschikking vertoonen.

Ik wensch hier met een enkel woord terug te komen op de opmerking, die ik hierboven (bij *Orchis maculata*) maakte naar aanleiding van den vorm van het plasmatische, korrelige gedeelte van den amyloplast.

Beschouwt men de amyloplasten in die cellen, waarin het zetmeel weldra gevormd zal worden en die in radiaire overlangsche doorsneden van den langwerpigen, peervormigen knol gemakkelijk te vinden zijn ¹⁾, dan trekt het de aandacht, dat het plasmatische deel niet rond is, maar reeds in zijnen vorm de aanwijzing bevat van het aantal zetmeelkorrels dat gevormd zal worden. Het is eenigszins biscuitvormig, wanneer er twee, het bestaat uit 3 of 4 driehoeken met een cirkel-segment als basis, wanneer er 3, resp. 4 korrels zullen optreden. En dat hier nog geene zetmeelvorming begonnen is, blijkt vooreerst uit de bruin-gele verkleuring met jodium, ten tweede uit het feit, dat bij waarneming in water of keukenzout-oplossing weldra dezelfde moleculaire bewegingen optreden, welke voor de amyloplasten van *Iris* zoo karakteristiek zijn.

¹⁾ Alle waarnemingen werden ook hier aan levend materiaal verricht. Aan alcoholmateriaal, hoe ook geconserveerd, is van deze verschijnselen niets te zien.

In onderscheid met de Orchis-soorten, waar de zetmeelkorrels, zoodra zij eene zekere grootte bereikt hebben, gewoonlijk afzonderlijk in den amyloplast komen te liggen, blijven zij bij *Platanthera* aaneengevoegd, welke toestand ook bewaard blijft bij het volwassen zetmeel, welks korrels alzoo uit drie of vier enkelvoudige korrels zijn samengesteld.

Het is hier de plaats melding te maken van hetgeen door Eberdt bij *Epipactis palustris* werd waargenomen. Tot mijn leedwezen ben ik niet in de gelegenheid geweest, zelf deze plant te onderzoeken.

Eberdt beschrijft in het vegetatiepunt, in de epidermis van den stengel en in de spruiten van den knol kleine niervormige lichaampjes en beeldt ze af, van twee zijden gezien (21. Taf. XI fig. 11a en b). In meer binnenwaarts gelegen cellen vindt hij op eenmaal zetmeelkorrels van dezelfde gedaante, en is geneigd te gelooven dat deze door omzetting uit die eerstgenoemde lichaampjes ontstaan zijn. Overgangstoestanden heeft hij evenwel niet gevonden; evenmin gelukte het hem zetmeel-

korrels aan deze lichaampjes waar te nemen.

Vergelijken wij zijne fig. 11b van Taf. XI met de afbeelding die ik van de leucoplasten van *Orchis maculata* gegeven heb (fig. 6), dan kan het wel niet twijfelachtig zijn, of de door hem gevonden lichaampjes zijn de leucoplasten van *Epipactis*, die een eenigszins anderen vorm hebben dan die van *Orchis*. Ik vermoed dat, indien Eberdt, behalve de vegetatiepunten en de uitloopers van den knol, ook de buitenste cellagen van den jongen, zich vormenden knol onderzocht had, hij die leucoplasten dan ook wel in hun actieven toestand zou gevonden hebben.

B. DICOTYLEDONEAE.

Fam. Ranunculaceae.

FICARIA RANUNCULOIDES Moench.

Schimper geeft op (1. pag. 893), dat in de knolletjes van *Ficaria* kleine amyloplasten voorkomen. Ik heb ze daar niet kunnen vinden, maar wil Schimper's opgave niet tegenspreken, daar ik vermoed dat het materiaal door mij iets te

laat verzameld is, toen de knolletjes reeds volwassen waren en dus geen nieuwe zetmeelkorrels gevormd werden. De laatstgevormde hadden reeds eene zoodanige grootte bereikt, dat de cellen geheel gevuld waren en bijzonderheden dus niet waren waar te nemen.

Fam. Fumariaceae.

CORYDALIS SOLIDA Sm.

De zetmeelvorming bij *Corydalis solida* begint, wanneer op verschillende plaatsen in de cel, maar voornamelijk rondom de kern in het protoplasma eene korreling optreedt, waarna weldra de kleine korrels zich tot een bol samenvoegen. De tint, door jodium in deze bollen teweeggebracht, is aanvankelijk roodbruin. Zijn zij echter eenigszins in grootte toegenomen, dan worden zij blauw; tevens worden de bollen door zijdelingsche drukking allengs afgeplat.

Een gevolg dezer vormingswijze van het zetmeel is de polyedrische vorm der volwassen korrels. Bij geene der onderzochte planten heb ik de polyedrie zoo sterk op den voorgrond zien treden dan hier.

Fam. Rutaceae.

DICTAMNUS ALBUS L.

In de wortels van *Dictamnus albus* is eene groote hoeveelheid zetmeel aanwezig. Het wordt aldaar zonder tusschenkomst van amyloplasten direct door het protoplasma gevormd. Het vormingsproces is ook hier het best in de buitenste cellagen waarneembaar, en bestaat in het optreden van zeer talrijke korreltjes, die om de kern zijn gegroepeerd, en dikwijls de cel nagenoeg geheel vullen.

Fam. Umbelliferae.

1. FOENICULUM VULGARE Gärtn.

Bij *Foeniculum vulgare* doet zich het merkwaardig verschijnsel voor, dat het zetmeel door jodium niet blauw, maar roodbruin gekleurd wordt. De intensiteit dezer verkleuring is in verschillende deelen van den wortel zeer verschillend; zij is het geringst in de peripherische deelen en neemt naar het midden toe. Tevens gaat daar de kleur in het blauwachtige over.

Naar ik vermoed, staat dit verschijnsel in

verband met den ouderdom der zetmeelkorrels. Reeds vroeger had ik gelegenheid er op te wijzen, dat in eersten aanleg een zetmeelkorrel waarschijnlijk niet uit zuiver zetmeel, maar uit een aanverwante stof bestaat. Men behoeft zich dan slechts voor te stellen, dat bij *Foeniculum vulgare* de korrels een betrekkelijk grooten ouderdom moeten bereikt hebben, voordat zij uit zuiver zetmeel bestaan.

De vorming van het zetmeel levert hier overigens niets merkwaardigs op. In het protoplasma treden tal van kleine korrels op, meestal ééne groep in elke cel. Het gedeelte van het protoplasma, waarin zij zich bevinden, is zeer doorschijnend en wordt door jodium nagenoeg niet gekleurd.

2. *CARUM BULBO-CASTANUM* Koch.

De kleine, door mij onderzochte knolletjes van *Carum Bulbo-castanum*, bevatten eene aanzienlijke hoeveelheid van kleinkorrelig zetmeel. Amyloplasten waren ook hier niet te vinden.

3. *TORILIS NODOSA* Gärtn.

In tegenstelling met *Foeniculum* nemen bij

Torilis reeds uiterst kleine zetmeelkorrels eene duidelijk blauwe kleur aan, wanneer men ze met eene jodiumoplossing in aanraking brengt. Zij liggen in grooten getale in de parenchymcellen van den wortel en treden vrij in het protoplasma op.

Fam. Begoniaceae.

BEGONIA TUBEROSA Hort.

In de buitenste lagen der jonge knollen van Begonia ziet men, hoe zeer kleine amyloplasten aandeel hebben in de zetmeelvorming. Dit aandeel is echter gering, want spoedig na het optreden van den zetmeelkorrel is van den amyloplast geen spoor meer te vinden en het zetmeel groeit zelfstandig verder. De volwassen zetmeelkorrels hebben veelal eene ronde of eene ovale gedaante.

Fam. Boragineae.

SYMPHYTUM OFFICINALE L.

Gelijk bekend is, is het voorkomen van leuco-

plasten in de epidermis bij de Boragineae een vrij algemeen verschijnsel. Zoo vindt men ook bij *Symphytum officinale* in de epidermis van blad en stengel langwerpig ovale, soms spoelvormige lichaampjes, welke als chromatophoren zijn op te vatten. Het onderzoek van het bladmesophyl leert, dat ook de chloroplasten een zoodanig lichaampje als insluitsel bevatten (fig. 7.), terwijl even zoo in het rhizoma leucoplasten gevonden worden (fig. 8).

Wij hebben hier dus een dergelijken toestand als wij bij *Phajus grandifolius* hebben aangetroffen; echter heerscht er op één punt een groot verschil: de leucoplasten van het rhizoma nemen hier geen deel aan de vorming van het zetmeel. Dit laatste wordt door het protoplasma zelf afgezet, en van de weinig talrijke leucoplasten is hier de functie ons onbekend.

Vandaar laat het zich dan ook verklaren, hoe de leucoplasten van het rhizoma geheel hetzelfde voorkomen hebben als die van de epidermis; waren zij actief, dan zouden zij zich hier, gelijk bij *Phajus*, een plasmatisch gedeelte hebben geassumeerd, waaraan of waarin het zetmeel zoude gevormd worden, en zij zouden zich dan waarschijnlijk hebben voorgedaan als de chloro-

plasten, wanneer men zich deze lichamen van hunne groene kleur ontdaan denkt.

Fam. Solanaceae.

SOLANUM TUBEROSUM L.

De zetmeelvorming in de knollen van *Solanum tuberosum* heeft plaats door middel van amyloplasten. Deze amyloplasten waren reeds lang bekend; het zijn dezelfde lichamen, die door Sachs leucophylkorrels, door Wiesner etiolinkorrels genoemd zijn, zonder dat een dezer onderzoekers hunne betrekking tot het zetmeel op den voorgrond gesteld heeft.

Hunne ware natuur is het eerst aan het licht gebracht door Schimper, die hierin door Eberdt bestreden wordt. Deze laatste ziet in de amyloplasten van *Solanum* weder zijne „Stärke-Grundsubstanz” en geeft eene beschrijving van de wijze, waarop zij in zetmeel omgezet worden. Volgens hem geschiedt dit onder zeer eigenaardige vormveranderingen zijner „Grundsubstanz,” waarbij het protoplasma der cel als agens voor de omzetting zou optreden, en na voltooide omzetting langer of korter tijd bevestigd blijven

aan den zetmeelkorrel, voor wiens verderen groei het onontbeerlijk is, om onder den invloed van het licht groen te worden en eindelijk los te laten en als kapvormig lichaam in de cel te blijven bestaan.

Noch van dit proces, noch van eene bepaalde groepeerling der zetmeelkorrels ten opzichte van de celkern, welke zou bestaan totdat de zetmeelkorrels eene zekere grootte bereikt hebben, heb ik iets kunnen waarnemen.

Integendeel geloof ik, dat wij in de wijze waarop bij de aardappelplant het zetmeel gevormd wordt en waarop witte knollen eene groene kleur aannemen, volkomen hetzelfde verschijnsel te zien hebben als bijv. in het rhizoma van *Iris*, of van *Hedychium* (om niet te spreken van *Phajus*, waar de toestanden door het voorkomen van het proteïne-kristalloïd veel samengestelder zijn).

De amyloplasten worden niet in zetmeel omgezet, maar brengen één of meer zetmeelkorrels voort, waaraan zij langen tijd bevestigd blijven. Worden zij aan den invloed van het licht blootgesteld dan worden zij groen, ook wanneer zij nog maar als een dun laagje langs den zetmeelkorrel waarneembaar zijn.

Fam. Asclepiadaceae.

PERIPLOCA GRAECA L.

Het parenchym der wortels van *Periploca graeca* is zeer rijk aan zetmeel, welks korrels slechts eene matige grootte bereiken. Hun ontstaan is het best in de buitenste cellagen waar te nemen. Men ziet hoe zij zelfstandig optreden en in zeer grooten getale rondom de kern gelegen zijn. Reeds zeer spoedig vertoonen zij eene intensief blauwe kleur na toevoeging van jodium.

Fam. Labiatae.

1. MENTHA SYLVESTRIS L.

Een volwassen rhizoma van *Mentha sylvestris* gaf weinig te zien. De vrij dikwandige mergcellen waren zonder inhoud; slechts in de nabijheid der zeefplaten in het bastgedeelte der vaatbundels trof ik in vrij grooten getale uiterst kleine zetmeelkorrels aan. Over de wijze, waarop deze ontstonden, viel niets met zekerheid te zeggen.

Later onderzocht ik de jongste gedeelten van een rhizoma en had daar gelegenheid de zet-

meelvorming in den aanleg van het primaire phloem waar te nemen. Verspreid in de cel ontstonden groepjes ten getale van 3 of 4 korrels, die zich eerst als grove korreling van het protoplasma voordeden, allengs eene roodbruine, later eene blauwe verkleuring bij toevoeging van jodium vertoonden. Gelijk ik ook bij andere planten waargenomen heb, heeft het protoplasma rondom de jonge zetmeelkorrels een zeer hyalien voorkomen en wordt daar ter plaatse door jodium bijna niet gekleurd.

2. STACHYS TUBERIFERA Naudin.

De jonge knolletjes van *Stachys tuberifera* zijn zeer geschikt om de vorming van zetmeel waar te nemen. Gewoonlijk rondom de kern, dikwijls ook in andere deelen van de cel, ontstaan in het protoplasma groepen van talrijke kleine zetmeelkorrels, welke groepen verdeeld zijn in kleinere groepjes ten getale van 3 tot 7 korrels. Deze korrels worden na eenigen tijd voor een deel zelfstandig en zijn dan op volwassen leeftijd niet polyedrisch, maar rond.

HOOFDSTUK III.

De zetmeelvorming bij de Angiospermen in 't algemeen beschouwd.

De voorafgaande beschrijving der feiten, bij het onderzoek der verschillende vertegenwoordigers der Angiospermen waargenomen, geeft aanleiding tot eenige algemeene beschouwingen.

Voordat ik er echter toe overga, mijne meening te dezen opzichte uiteen te zetten, moge een overzicht voorafgaan van de verschillende theorieën, die in den laatsten tijd zijn opgesteld ten aanzien der zetmeelvorming in chlorophylvrije organen.

Reeds in de inleiding wees ik op de groote verdienste van Schimper, die het bestaan van zetmeelvormende lichamen in de plantencel aan het licht heeft gebracht en aan deze lichamen den thans algemeen gebruikten naam van amyloplasten heeft gegeven. Hij beschrijft deze amy-

loplasten bij eenige planten, die grootendeels tot de Monocotyledonen behooren en noemt een aantal andere, waar volgens hem, dezelfde toestanden gevonden worden. Dat zijne opgaven niet altijd juist zijn, zagen wij reeds in het vorige hoofdstuk; wellicht is dit voor een deel hieraan toe te schrijven, dat de optische hulpmiddelen van tien of twaalf jaar geleden nog veel te wenschen overlieten. Eenigszins voorbarig schijnt mij echter de algemeenheid, welke Schimper dadelijk aan het door hem ontdekte verschijnsel heeft toegekend.

Niettemin is de leer van Schimper, dat in het geheele plantenrijk in chlorophylvrije weefsels de omzetting van elders geassimileerde stoffen in zetmeel door amyloplasten plaats had, vrij algemeen als de ware gehuldigd, en heeft zelfs tot basis gediend aan verschillende pogingen om den groei van het zetmeel door appositie te verklaren.

Eerst in 1887 is E. Belzung tegen de leer van Schimper opgetreden in eene zeer uitvoerige verhandeling, getiteld: „Recherches morphologiques et physiologiques sur l'amidon et les grains de chlorophylle”. (Ann. d. Sc. nat. VII^e Sér. Tom. V.) De resultaten dezer onderzoekingen, in zooverre zij in onmiddellijk verband met

mijn onderwerp staan, zijn in het kort de volgende:

Volgens Belzung ontstaan zeer dikwijls zetmeelkorrels vrij in het protoplasma zonder de hulp van eenigen chromatophoor, eenvoudig door kristallisatie der in de cel aanwezige opgeloste zetmeelachtige zelfstandigheid. Er bestaat dus vrije vorming der zetmeelkorrels, zoowel van die van het transitorisch als van die van het reservezetmeel.

Deze feiten doen hem twijfelen aan de door sommige onderzoekers (Schimper, Arthur Meijer) aan chromatophoren toegeschreven rol, wanneer deze lichamen de plaats zijn, waar het zetmeel wordt afgezet, en de functie dezer lichamen (vorming van zetmeel, regeling van den groei er van) acht hij hoogst problematisch.

In sommige gevallen heeft hij het zetmeel zien ontstaan als zeer talrijke, uiterst kleine korreltjes in het protoplasma, dat rondom de kern ligt en zelf zeer fijnkorrelig is. In die gevallen was het hem niet mogelijk de betrekking op te sporen, die er tusschen de protoplasmatische en de zetmeelachtige korrels bestond; echter acht hij het waarschijnlijk, dat de zetmeelachtige substantie de protoplasmatische impregneert, in welk geval het niet onmogelijk is dat de volwassen zetmeel-

korrels sporen bevatten van stikstof van protoplasmatischen oorsprong.

Zooals men ziet, wijken zijne uitkomsten aanmerkelijk van die van Schimper en anderen af; ook valt er op zijne gevolgtrekkingen nog wel wat af te dingen.

Dat zetmeelkorrels vrij in het protoplasma kunnen ontstaan, hebben wij zelf in menig voorbeeld gezien, maar hieruit volgt nog in 't geheel niet, dat daarom de functie van leucoplasten bij die planten, waar aan of in deze lichamen zetmeelkorrels gevonden worden, eene problematische is.

Ook de wijze, waarop hij zich de vrije vorming van zetmeel voorstelt, is eenigszins vreemd. Er zouden twee soorten van korrels bestaan, protoplasmatische en zetmeelachtige, en tegelijkertijd zou de zetmeelachtige stof de protoplasmatische impregneeren, zoodat het niet onmogelijk zou zijn, dat het volwassen zetmeel sporen van stikstof bevat. Moeten wij daaruit opmaken dat er in ééne zelfde cel twee soorten van zetmeelkorrels gevormd worden, waarvan de eene soort afstamt van de zetmeelachtige korrels en dus geen stikstof kan bevatten, de andere soort van de protoplasmatische?

Men ziet dat de wijze, waarop Belzung zich

eene voorstelling van de toedracht der zaak tracht te maken, niet zeer duidelijk is. Ook komt mij, om later te noemen reden, ¹⁾ de keuze van een deel der planten, waaraan Belzung zijne onderzoekingen verrichtte, met name de Leguminosen, niet zeer gelukkig voor, en juist deze (*Phaseolus vulgaris*, *Phaseolus multiflorus*, *Lupinus albus*, *Pisum sativum*) zijn het, waarop zijne gevolgtrekking (19 pag. 203) berust: „Pendant la période de formation de grains l'embryon, l'albumen transitoire, les téguments, en un mot l'ovule entier (Papilionacées) est le siège d'une formation libre d'amidon, pour laquelle on ne saurait invoquer l'action d'aucun leucite, c'est à dire d'un générateur d'amidon, et je ne doute pas qu'on puisse étendre ce résultat à un grand nombre d'autres plantes. Les grains d'amidon naissent librement dans le protoplasma.”

Duidelijker dan die van Belzung is de voorstelling, die Eberdt zich van het ontstaan van het zetmeel maakt. Bij de door hem onderzochte planten heeft hij de lichamen teruggevonden, waaraan Schimper den naam van amyloplasten heeft gegeven. Daar echter volgens hem aan deze

¹⁾ Zie hieronder pag. 77.

lichamen geen actieve rol van zetmeelvorming toekomt, maar het hun lot is, door de werking van het protoplasma in zetmeel omgezet te worden, noemt hij ze „Stärke-Grundsubstanz” en geeft als zijne meening te kennen, dat zij niet van den aanvang af in de cel aanwezig zijn, maar door differentiatie uit het protoplasma ontstaan.

De gronden, welke hij tot verdediging van zijn standpunt aanvoert, komen mij onvoldoende voor, en zij berusten, gelijk ik bij de beschrijving van *Phajus grandifolius* meen aangetoond te hebben, voor een deel op onnauwkeurige waarnemingen. Bovendien is tegen zijne opvatting nog het volgende aan te voeren, waaruit men kan afleiden, dat het a priori reeds waarschijnlijk is dat de functie der leucoplasten eene actieve, dan dat zij eene passieve zij.

Het chromatophorenstelsel der plant is één geheel, zijne drie onderdeelen zijn ten nauwste aan elkander verwant. Dit blijkt vooreerst uit de gemakkelijkheid, waarmede zij in elkander overgaan, ten tweede uit toestanden, als wij bij *Phajus* en *Symphytum* hebben beschreven, waar wij bij chloroplasten en leucoplasten een geheel overeenkomstigen bouw constateerden, ten derde uit hunne gemeenschappelijke afkomst.

Zoowel door de voortreffelijke onderzoekingen van Schimper en Schmitz, als door eigen waarneming, ben ik namelijk de meening toegedaan dat de chromatophoren niet, zooals Eberdt wil, door differentiatie uit het protoplasma ontstaan, maar dat zij van den aanvang af in de cel aanwezig zijn, dat zij van moederplant op dochterplant overgaan en zich slechts door deeling vermenigvuldigen. Zij zijn dus ook in de eicel aanwezig; ik zelf heb ze in de eicel van *Iris Pseudacorus* gevonden, ook de afbeeldingen van Schimper (14 Taf. I fig. 1 en 2) laten dienaangaande geen twijfel over.

Nu kan er geen bezwaar bestaan, aan te nemen dat de chromatophoren in de eicel nog alle gelijkwaardig zijn, met andere woorden dat nog geen onderscheid gemaakt is tusschen die, welke chloroplasten of chromoplasten, en die, welke leucoplasten zullen worden. Alle zijn dus nog met dezelfde erfelijke eigenschappen bedeed; ook die eigenschappen zijn dezelfde, welke hen in verband brengen met de zetmeelvorming. Is het nu aan te nemen, dat in den korten tijd der ontwikkeling van één individu die laatstgenoemde eigenschappen op zóó ingrijpende wijze veranderd zouden kunnen worden, dat wij aan het ééne

deel, de chloroplasten, de actieve eigenschap zouden moeten toekennen van het vermogen der zetmeelvorming, daarentegen aan het andere deel, de leucoplasten, de passieve eigenschap van het in zetmeel omgezet te kunnen worden?

Er is echter nog een andere grond tegen Eberdt aan te voeren. Indien werkelijk de leucoplasten eene Stärke-Grundsubstanz zijn, en in zetmeel omgezet worden, zijn zij als een vorm van reserve-voedsel op te vatten. Houden wij dit in het oog, en denken wij daarbij aan de wijze waarop Eberdt zich hunne ontwikkeling voorstelt, namelijk door differentiatie uit het protoplasma, en wel reeds in zeer jeugdige cellen, dan komen wij tot de gevolgtrekking dat het protoplasma in die jonge cellen reeds een surplus heeft, waarvan het leucoplasten (Stärke-Grundsubstanz) maakt en dat het dit surplus blijft behouden, want anders zouden deze laatste niet kunnen groeien.

De vragen doen zich dan voor: Vanwaar dit surplus? Waarom komt het de ontwikkeling der plant niet ten goede en waarom „liegen diese Eiweisskörperchen scheinbar völlig unbenutzt und zwecklos während der Periode im Leben der Pflanze, und in den Theilen wo diese energisch wächst und keine Reservestoffe niederlegt”?

Op deze vragen vermag de theorie van Eberdt geen antwoord te geven.

Ik voor mij ben van meening dat de leucoplasten werkelijk de actieve lichamen zijn waarvoor Schimper ze steeds gehouden heeft, dat zij van den aanvang af in de cel aanwezig zijn, dat zij groeien ten koste van het protoplasma en dat het protoplasma hun dit voedsel geeft, niet als iets dat het te veel heeft en dat eenigen tijd ongebruikt blijft liggen, maar als iets dat er zijn moet, omdat de leucoplast zijnen volwassen toestand moet bereikt hebben, wanneer de plant haar reservevoedsel begint te maken, ten einde dit laatste, in opgelosten toestand toegevoerd, in den vasten toestand van zetmeel te kunnen omzetten.

Dat dit hunne functie is, trachtte ik reeds langs verschillende wegen duidelijk te doen uitkomen. Er zijn echter nog andere feiten die voor deze opvatting pleiten.

Zoo ziet men bij verschillende planten, zooals bij *Iris florentina* en *Canna gigantea*, hoe de amyloplasten, die zich aan vrij groote zetmeelkorrels bevinden, in geen opzicht afwijken van die, wier zetmeelkorrels nog zeer jong zijn. Welnu, dit zou niet mogelijk zijn, indien de amyloplast zelf in zetmeel werd omgezet.

Het in een later stadium plaats hebbend verdwijnen van den amyloplast kan evenmin als bewijs voor de theorie van Eberdt dienst doen. Immers behoeven de meeste chromatophoren slechts gedurende ééne vegetatieperiode werkzaam te zijn; de chloroplast gaat in den herfst met het afvallend blad te gronde; de chromoplast ondergaat een dergelijk lot; zoo zijn ook vele leucoplasten, met name die welke in knollen, bollen en zaden voorkomen, slechts éénmaal werkzaam. Want de uit deze plantendeelen voortgekomen jonge plant maakt een nieuwen knol of bol, en nieuwe zaden, alle met nieuwe leucoplasten. Er is dus geen reden waarom de oude leucoplasten, nadat het zetmeel gevormd is en eene bepaalde grootte bereikt heeft, bewaard zouden blijven. Wij zien dan ook in den regel dat zij, in een bij verschillende planten verschillend stadium, of spoedig verdwijnen, of loslaten en dan, na nog langeren of korteren tijd waarneembaar te zijn geweest, in, soms eerst met de cel te gronde gaan.

Het is ons echter gebleken, hoe de vorming van zetmeel door middel van amyloplasten geen

algemeen verschijnsel is, maar het meest bij monocotyle planten gevonden wordt. Zoo troffen wij haar zeer duidelijk aan bij Orchideae, Marantaceae, Zingiberaceae en bij verschillende Iris-soorten, minder duidelijk bij sommige Aroideae; wij zochten haar te vergeefs bij Liliaceae en bij *Crocus vernus*.

Van de dicotyle planten was het slechts *Solanum tuberosum* waar amyloplasten een duidelijk aandeel in de zetmeelvorming hadden; geringer was dit aandeel bij *Begonia tuberosa*; bij vele andere Dicotylen zagen wij het zetmeel door de onmiddellijke werking van het protoplasma ontstaan, zelfs, gelijk bij *Symphytum*, wanneer in dezelfde cel tevens leucoplasten aanwezig waren.

Wanneer men in aanmerking neemt, dat de monocotyle planten van ouderen datum te achten zijn dan de dicotyle, en dat een verschijnsel, hetwelk bij de eerste vrij algemeen voorkomt, bij de laatste vrij sporadisch wordt aangetroffen, dan ligt het voor de hand, om in het werkzaam optreden van leucoplasten eene levensuiting te zien, die tijdens de ontwikkeling der Angiospermen allengs achteruit is gegaan en ten slotte bij vele planten heeft opgehouden te bestaan.

Verschillende gronden pleiten voor deze opvat-

ting; niet het minst het voorkomen van alle overgangsstadiën tusschen het ééne uiterste, waarbij door alle leucoplasten en chloroplasten der plant de functie der zetmeelvorming vervuld wordt, en het andere uiterste, waarbij alleen de chloroplasten zetmeel vormen, daarentegen in de chlorophylvrije weefsels het protoplasma der levende cel zelf in dit opzicht werkzaam is ¹⁾).

Zoo wordt bij *Philodendron grandifolium*, volgens Schimper en anderen, ook in de epidermiscellen van stengel en bladsteel door de daarin voorkomende leucoplasten zetmeel gevormd ²⁾. Bij de Orchideae is een toestand opgetreden waarin dit niet meer plaats heeft, en de leucoplasten der epidermis blijven daar zonder functie. Bij andere planten hebben de actieve leucoplasten van chlorophylvrije weefsels reeds eenige reductie ondergaan. Op een dergelijken toestand wijzen de kleine en spoedig verdwijnende leucoplasten van *Richardia oculata*, *Steudnera colocasioides*, sommige *Scitamineeën* e. a.

¹⁾ In mijne onderzoekingen heb ik de chromoplasten niet opgenomen, daar mij dit te ver zou gevoerd hebben.

²⁾ Ik onderzocht in dit opzicht *Philodendron Sodiroi* en *Ph. macrochrysum*. Beide stemden geheel overeen met *Ph. grandifolium*.

Bij wederom andere zijn zij verdwenen; vele der besproken dicotyle planten leveren hiervan een voorbeeld.

De stamboom der Angiospermen, dien men ongetwijfeld als polyphyletisch heeft aan te nemen, is oorzaak van de groote verscheidenheid, die er in den graad van ontwikkeling van het chromatophorenstelsel bij verschillende planten valt waar te nemen. Kenden wij dien stamboom in al zijne vertakkingen, dan zoude het niet moeielijk zijn na te gaan, in hoeverre mijne opvatting van het chromatophorenstelsel en zijne functie de juiste is, maar het is er verre vandaan, dat wij genoegzaam bekend zouden zijn met de plaats, welke iedere plantengroep ten opzichte der andere inneemt.

Als den oorspronkelijken toestand, die bij de Angiospermen heerschte, beschouw ik dien, waarin de zetmeelvorming geheel door middel van chromatophoren plaats had, maar omgekeerd ook alle chromatophoren zetmeel vormden. Het vermogen der zetmeelvorming is het eerst verloren gegaan voor de chromatophoren der epidermis. Dit geschiedde reeds op een zeer vroeg tijdstip, zooals het onderzoek van phylogenetisch oude planten, gelijk de Orchideae, ons geleerd heeft. Nu is het een bekend

feit, dat organen, die hunne functie verloren hebben, neiging tot reductie vertoonen, rudimentair worden en dikwijls verdwijnen. Dit nemen wij ook bij de leucoplasten in de epidermiscellen waar; dikwijls zijn zij nog als zeer kleine lichamen aanwezig, bij vele dicotyle planten ontbreken ze geheel.

Maar de reductie van het chromatophorenstelsel gaat verder en breidt zich uit over de leucoplasten der chlorophylvrije plantenweefsels. Ook deze worden kleiner en het protoplasma der cel neemt hunne functie over.

Neemt men aan, dat in de verschillende takken van den stamboom der Angiospermen de reductie van het chromatophorenstelsel op verschillende wijze en in verschillende mate heeft plaats gehad, dan laat het zich gemakkelijk verklaren, waarom er eene zoo groote verscheidenheid in zijn voorkomen en zijne verspreiding heerscht.

In sommige plantengroepen is de oude toestand zeer lang bewaard gebleven, hetzij geheel, zooals bij *Solanum tuberosum*, hetzij gedeeltelijk, zooals bij de *Boragineae*, in wier epidermis veelal goed ontwikkelde leucoplasten gevonden worden, terwijl wij zelfs in het rhizoma van *Symphytum* deze lichamen aantreffen, doch tegelijk zagen dat zij

geen deel meer nemen aan de zetmeelvorming. In andere plantengroepen heeft een sterke teruggang van het chromatophorenstelsel plaats gehad. Tot dezulken reken ik de Leguminosae, en hierin is de reden gelegen, waarom ik Belzung's keuze van onderzoekingsmateriaal niet gelukkig noemde. Soms heeft die teruggang zeer snel plaats gehad; zoo is het mij bij de Liliaceae niet gelukt leucoplasten aan te toonen.

Werpen wij thans een korten blik op het chromatophorenstelsel der andere klassen van het plantenrijk, ten einde eene vergelijking te kunnen maken met dat der Angiospermen.

In de klasse der Algen ontbreken met eene enkele uitzondering nog de leucoplasten. Bij de Chlorophyceae komen veelal slechts chloroplasten voor, slechts bij Chara chromoplasten en leucoplasten; bij de Phaeophyceae phaeoplasten (Schimper 14, pag. 34); bij de Rhodophyceae rhodoplasten (ibid. pag. 40).

De phaeoplasten en rhodoplasten gaan nooit in chromoplasten over, slechts eene enkele maal in leucoplasten, maar deze staan dan in geenerlei betrekking tot de zetmeelvorming en ik zou ze

niet vergelijkbaar willen stellen met de leucoplasten van hogere planten, maar liever als gedegenerende lichamen willen beschouwen.

Eenigszins samengestelder dan het chromatophorenstelsel der Algen is dat der Mossen. Bij sommige eenvoudig georganiseerde levermossen (*Anthoceros*) treft men reeds de drie vormen der chromatophoren aan, hoewel de chloroplasten nog verreweg de overhand hebben. De rol, welke de leucoplasten bij de mossen spelen, is nog van weinig belang; wellicht zijn het ook hier gedegenerende chloroplasten of chromoplasten; slechts in de paraphysen van sommige loofmossen komen zetmeelvormende leucoplasten voor.

Wat de Vaatkryptogamen betreft, wij zouden daar eene hogere ontwikkeling verwacht hebben, dan ons door de onderzoekingen van Schimper is bekend geworden. Chloroplasten zijn algemeen, chromoplasten komen slechts in de fertiele takken van *Equisetum arvense*, leucoplasten slechts in de wortels van *Azolla* en in de topcellen voor. Het chromatophorenstelsel der prothalliën stemt in vele opzichten met dat der lagere levermossen overeen. Aan de Vaatkryptogamen sluiten zich de Gymnospermen aan, gelijk zich uit de verwantschap dezer twee klassen verwachten liet.

De hoogste ontwikkeling bereikt het chromatophorenstelsel in de klasse der Monocotylen, om, gelijk wij zagen, in de klasse der Dicotylen weder eenigszins achteruit te gaan, vooral wat de leucoplasten betreft.

Indien ik mij dan eene voorstelling tracht te maken van de geschiedenis van het chromatophorenstelsel bij de hogere planten, in het algemeen bij de Cormophyten, dan komt het mij wenschelijk voor, de Bryophyten als uitgangspunt aan te nemen.

Wij zagen hoe bij de Bryophyten reeds alle drie vormen van chromatophoren aanwezig zijn, al hadden de chloroplasten de overhand, en dat in de leucoplasten der paraphysen van sommige loofmossen reeds het vermogen der zetmeelvorming was neergelegd.

In tweeërlei richting heeft zich nu het chromatophorenstelsel ontwikkeld.

In de ééne richting, die der Pteridophyten, waaruit zich later de Gymnospermen hebben ontwikkeld, is, terwijl de chloroplasten hunne ontwikkeling behielden, voor de chromoplasten en leucoplasten geen vooruitgang waar te nemen. Zoo laat het zich verklaren, hoe het mij niet gelukt is een spoor van leucoplasten te vinden

in het zetmeelrijke rhizoma van *Pteris aquilina*, of in de wortels van sommige *Cycas*-species. Ik heb aldaar niets anders dan eene vrije vorming van het zetmeel uit het protoplasma kunnen constateeren.

Geheel anders is het in die richting, waarin zich de Angiospermen hebben ontwikkeld. Dáár heeft zich voor de Monocotylen het zetmeelvormend vermogen der chromatophoren tegelijk met hunne verspreiding tot eene groote hoogte uitgebreid, om in de latere vormen der Dicotylen weder af te nemen, zoodat, al bleef bij vele Dicotylen de oude toestand, of ten minste de herinnering daaraan, lang voortleven, een belangrijk deel der zetmeelvorming, de vorming van het reservezetmeel, weder door het protoplasma plaats heeft.

Het zij hier de plaats een paar opmerkingen te maken over den chemischen aard van het proces der zetmeelvorming.

In vroeger jaren werd algemeen de hypothese van v. Nägeli aangenomen, dat de zetmeelkorrels uit twee bestanddeelen samengesteld waren, granulose en cellulose. Deze hypothese steunde voor-

namelijk op het bekende feit dat men, zetmeelkorrels van *Solanum tuberosum* bij 40—55° C. met speeksel behandelende, skeletten verkreeg, die geheel overeenkomstige reacties vertoonden als de cellulose van den celwand.

In 1886 is evenwel een opstel van Arthur Meijer (19) verschenen, waarin hij het onhoudbare dezer hypothese aantoonst en eene andere verklaring van het verschijnsel geeft.

Reeds was het in 1863 aan v. Nægeli gebleken, dat skeletten niet alleen door inwerking van speeksel, maar ook door behandeling met verdunde zuren verkregen worden, en dat deze twee soorten van skeletten zoodanige overeenkomst in reacties vertoonen, dat men ze sedert voor dezelfde lichamen hield.

Het groote onderscheid tusschen de hypothese van v. Nægeli en die van Arthur Meijer bestaat daarin, dat volgens den eersten de skeletten bestaan uit eene stof, die reeds tevoren in den zetmeelkorrel aanwezig was, volgens den laatsten uit een omzettingsproduct der zetmeelzelfstandigheid.

Dit omzettingsproduct is volgens Meijer niets anders dan het in 1870 door Musculus ontdekte amyloextrine.

Amyloextrine ontstaat wanneer men zuren

of fermenten langzaam en bij niet te hooge temperatuur op zetmeel laat inwerken. Het is evenals zetmeel onoplosbaar in koud water, en wordt in den vorm van sphaerokristallen verkregen. Echter moet de inwerking der zuren of der fermenten niet te hevig noch van te langen duur zijn, daar alsdan de omzetting verder gaat en suiker gevormd wordt.

De vergelijking dezer sphaerokristallen met de zetmeelskeletten, zoowel de door speeksel als de door zuren gevormde, brengt Meijer er toe, deze drie soorten van lichamen voor identisch te verklaren en naar mijne meening is hij door de resultaten zijner proefnemingen daartoe gerechtigd.

In de levende plant wordt het zetmeel door lichamen van denzelfden aard aangetast, en ook daar zal dus amyloextrine het eerste omzettingsproduct zijn. Om deze gevolgtrekking te staven, heb ik, bij verschillende planten het zetmeel onderzocht op een tijdstip waarop het werd gebruikt voor de vorming van jonge plantendeelen, en inderdaad is het mij bij sommige, met name bij *Hedychium* en bij *Phajus*, gelukt, reacties teweeg te brengen, die geheel overeenkomen met die van amyloextrine. Vooral bij

Hedychium was, terwijl de structuur van den zetmeelkorrel nog volkomen bewaard was, eene duidelijke roodbruine verkleuring met jodium waar te nemen in die deelen van het rhizoma, aan welke een jonge spruit ontstond.

Nu maakte het gedurende mijne onderzoekingen meermalen mijne aandacht gaande, dat geheel dezelfde reactie bij de jonge zetmeelkorrels van sommige planten valt waar te nemen. Reeds bij de bespreking van *Muscari botryoides* wees ik op dit verschijnsel, en onderstelde toen de mogelijkheid dat het eerste begin van den zetmeelkorrel geen zuiver zetmeel, maar eene na verwante stof was, en bij *Foeniculum vulgare* zag ik, hoe korrels, die reeds eene vrij aanzienlijke grootte bereikt hadden, met jodium nog een roodbruine tint aannamen, die allengs in het blauwachtige overging naarmate men meer het midden van den wortel naderde, waar de korrels het oudst en het grootst zijn.

Ik waag het dan ook, hier de hypothese uit te spreken, dat het eerste begin van den zetmeelkorrel eene afzetting van amyloextrine is; dat wij dus hier, op het oogenblik dat het reservemateriaal in een vasten vorm optreedt en zich daardoor onttrekt aan de aantastende

werking der in de plant aanwezige zuren en fermenten, geheel hetzelfde proces, maar in tegengestelden zin, voor ons hebben, hetwelk wij waarnemen wanneer het reservemateriaal verbruikt wordt, en weder aan de werking der aantastende lichamen wordt onderworpen.

Dit bij de zetmeelvorming tijdelijk optreden van amyloextrine heb ik waargenomen zoowel bij die planten, wier zetmeel door amyloplasten wordt gevormd, als bij die, waar het protoplasma deze functie vervult. Uiterst verschillend is echter de duur der periode, gedurende welke amyloextrine zich langs mikrochemischen weg laat aantoonen.

Noemde ik *Foeniculum vulgare* als een voorbeeld, waar die periode zeer lang is, ik kan de tot dezelfde familie behorende *Torilis nodosa* als een voorbeeld van het andere uiterste aanhalen, daar bij deze plant reeds zeer kleine korrels duidelijk blauw worden. Waarschijnlijk zijn hier factoren werkzaam, die in verband staan met de samenstelling van protoplasma en celvocht, welke, om bij hetzelfde voorbeeld te blijven, bij *Foeniculum* vermoedelijk eenigszins anders is dan bij *Torilis*, maar zoowel bij deze als bij andere planten nog weinig bekend.

Aan de bovenstaande beschouwingen knoopt zich andere vast aangaande het vermogen, zoo wel van chromatophoren als van protoplasma, om de opgeloste koolhydraten in zetmeel om te zetten. Arthur Meijer heeft dit het condensatievermogen genoemd, en wel omdat dit vermogen hen in staat stelt de koolhydraten met het geringste moleculairgewicht (dextrose. α -acrose, levulose) te polymeriseeren (condenseeren) tot zetmeel, welks moleculairgewicht veel grooter is, en volgens Sachse ongeveer het zesvoudige, volgens Griessmayer zelfs het twaalfvoudige bedraagt van dat der zooeven genoemde stoffen.

Naar aanleiding dezer moleculairgewichten verdeelt Meijer de koolhydraten in vier groepen:

- α . Glucosen, $C_6 H_{12} O_6$. Dextrose, Levulose,
Galactose.
- β . Rietsuikergroep. $C_{12} H_{22} O_{11}$. Rietsuiker.
- γ . Inulinegroep. $(C_6 H_{10} O_5)^6$ Inuline, Lactosine,
Sinistrine.
- δ . Zetmeelgroep. $(C_6 H_{10} O_5)^{12}$ (?) Zetmeel.

Proeven, te dien aanzien genomen, hebben hem geleerd dat die koolhydraten het gemakkelijkst diffundeeren, die het kleinste moleculairgewicht hebben, en dit, ongerekend de uitkomsten van andere onderzoekingen, maakt het reeds op utili-

teitsgronden waarschijnlijk, dat de vorm, waarin de geassimileerde voedingsstoffen in de plant van cel tot cel vervoerd worden, die van de α -groep is.

In het vermogen, gemakkelijk vervoerd te worden, zou dan de rietsuiker het naast bij de α -groep staan. Dit blijkt uit het voorkomen dezer stof in het voorjaarshout van vele boomen.

Waar echter de koolhydraten niet meer vervoerd behoeven te worden, vinden wij ze in den vorm der γ - en δ -groep, namelijk als inuline en zetmeel. Bepalen wij ons tot het zetmeel, dan blijkt dat er een agens moet zijn, dat de glucosen tot zetmeel condenseert. Dit agens nu is gegeven in de chromatophoren, en, waar geen chromatophoren bij de zetmeelvorming werkzaam zijn, in het protoplasma.

Brengen wij dit in verband met de vroeger door mij uitgesproken meening, dat in den loop der tijden in de meeste groepen van dicotyle planten de functie der zetmeelvorming in chlorophylvrije organen allengs door het protoplasma overgenomen werd, dan komen wij tot de gevolgtrekking dat het condensatie-vermogen oorspronkelijk een eigenschap der chromatophoren is. De chloroplasten hebben, naast het assimilatie-vermogen, dit condensatie-vermogen behouden;

voor de leucoplasten is het verloren gegaan, waardoor deze lichamen, geenerlei functie in de plantencel meer vervullende, zijn achteruit gegaan en dikwijls geheel verdwenen. Het protoplasma, dat nu geen stoffen meer behoeft te leveren voor den groei der leucoplasten en het condensatie-vermogen der laatsten allengs heeft overgenomen, vormt nu zelf de reservestoffen voor de plant, zoodat bij de meeste der hoogste planten, der Dicotylen, tevens eene kortere wijze van zetmeelvorming is bereikt.

Samenvatting der resultaten.

1. De vorming van het reservezetmeel bij de Angiospermen heeft plaats zoowel door de werkzaamheid van leucoplasten als door de onmiddellijke werking van het protoplasma.

De eerste toestand, die bij vele monocotyle en slechts weinige dicotyle planten gevonden wordt, is te beschouwen als de oorspronkelijke. Uit dezen primairen toestand heeft zich de tweede ontwikkeld, die bij vele dicotyle planten de heerschende is.

2. In verband hiermede treedt bij de Dicotylen eene reductie van het chromatophorenstelsel op, wat de leucoplasten betreft. Deze lichamen, geene functie meer te vervullen hebbende, worden kleiner en zijn bij vele planten verdwenen.

3. Het eerste begin van den zetmeelkorrel is vermoedelijk eene afzetting van amyloextrine.

4. Het vermogen, koolhydraten met kleiner moleculairgewicht (de van cel tot cel vervoerd wordende assimilatieproducten) te polymeriseeren tot koolhydraten met grooter moleculairgewicht (den definitieven vorm van het reservemateriaal) moet oorspronkelijk aan de leucoplasten toegekend worden. Dit condensatie-vermogen is later bij vele hogere planten op het protoplasma overgegaan.

Overzicht der voornaamste Literatuur.

1. A. F. W. Schimper. Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner. Bot. Ztg. 1880, n° 52.
2. A. F. W. Schimper. Untersuchungen über das Wachsthum der Stärkekörner. Bot. Ztg. 1881, n° 13, 14, 15.
3. C. von Nägeli. Das Wachsthum der Stärkekörner durch Intussusception. Bot. Ztg. 1881, n° 41, 42.
4. Arthur Meijer. Ueber die Structur der Stärkekörner. Bot. Ztg. 1881, n° 51, 52.
5. Schmitz. Die Chromatophoren der Algen.
6. A. F. W. Schimper. Ueber die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Bot. Ztg. 1883, n° 7, 8, 9.
7. A. F. W. Schimper. Ueber die Gestalt der Stärkebildner und Farbkörper. Bot. Centralbl. 1882, n° 48.
8. Ed. Strasburger. Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. Jena, 1882.
9. Arthur Meijer. Ueber Chlorophyllkörner, Stärkebildner und Farbkörper. Bot. Centralbl. 1882, n° 48.
10. A. F. W. Schimper. Ueber die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper (Nachtrag). Bot. Ztg. 1883, n° 10.
11. Arthur Meijer. Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung. Leipzig, 1883.

12. Arthur Meijer. Ueber krystalloide der Trophoplasten und über die Chromoplasten der Angiospermen. Bot. Ztg. 1883, n° 30, 31, 32.
 13. A. F. W. Schimper. Erwiderung. Bot. Ztg. 1883, n° 49.
 14. Schmitz. Beiträge zur Kenntniss der Chromatophoren. Pringsheim's Jahrb. Bd. XV.
 15. A. F. W. Schimper. Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Pringsheim's Jahrb. Bd. XVI.
 16. Arthur Meijer. Ueber die Assimilationsproducte der Laubblätter angiospermer Pflanzen. Bot. Ztg. 1885, n° 27, 28, 29, 30, 31, 32.
 17. A. F. W. Schimper. Ueber Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Bot. Ztg. 1885, n° 47, 48, 49.
 18. Arthur Meijer. Bildung der Stärkekörner aus Zuckerarten, Mannit und Glycerin. Bot. Ztg. 1886, n° 5, 6, 7, 8.
 19. Arthur Meijer. Ueber die wahre Natur der Stärke-Cellulose Nägeli's. Bot. Ztg. 1886, n° 41, 42.
 20. E. Belzung. Recherches morphologiques et physiologiques sur l'amidon et les grains de chlorophylle. Ann. d. sc. nat. VII^e Série. V. pag. 179—310 (1887).
 21. O. Eberdt. Beiträge zur Entstehungs-geschichte der Stärke. Pringsheim's Jahrb. Bd. XXII.
 22. Emil Fischer. Synthesen in der Zuckergruppe. Berichte der deutschen chemischen Gesellschaft. Jahrgang XXIII.
 23. E. Belzung. Sur le développement de l'amidon. Journal de Botanique. 5^e Année pag. 5—13 (1 Janv. 1891).
-

E R R A T A

In het voorschrift, 6^{de} regel
staat: hooggeachten, hooggeleerden lees: hooggeachte, hooggeleerde.
pag. 73 regel 8 v. o. staat: eerste lees: eersten.
„ 73 „ 7 „ „ laatste „ laatsten.
Door vergissing van den binder is de plaat verkeerd aangebracht.

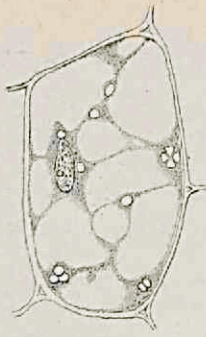


fig. 1.



fig. 2.



fig. 3.



fig. 4.

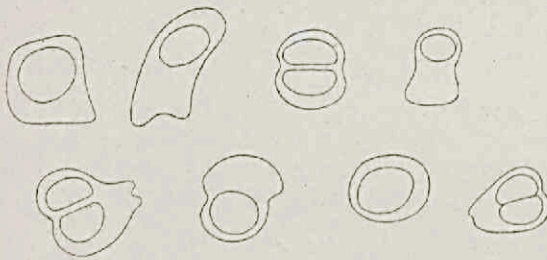


fig. 5.

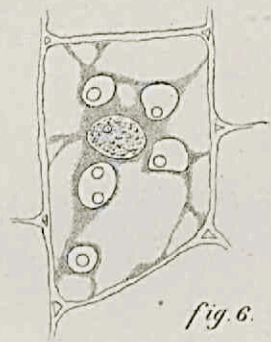


fig. 6.



fig. 7.

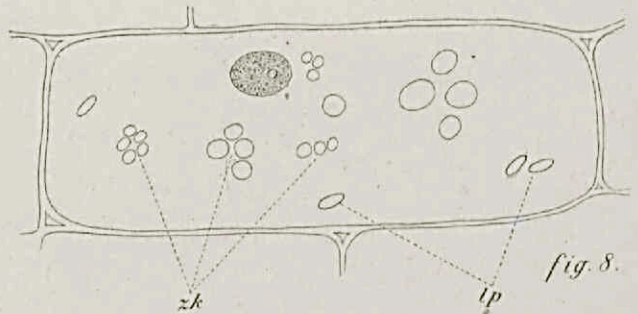


fig. 8.

Verklaring der Plaat.

Fig. 1. *Ornithogalum umbellatum*. Cel met jonge zetmeelkorrels uit het parenchym van een jong bolletje. (Zeiss 2, F.).

Fig. 2. *Hedychium flavum*. Zetmeelkorrel met het overblijfsel van den amyloplast uit het rhizoma. (Zeiss 2, F.).

Fig. 3. a—d. *Canna indica*. Vorming van een zetmeelkorrel in een amyloplast. (Zeiss 2, $\frac{1}{18}$.).

Fig. 4. *Phajus grandifolius*. Gedeelte eener overlang-sche radiaire doorsnede door den groen geworden knol. (Zeiss 2, F.).

Fig. 5. *Orchis maculata*. Zetmeelkorrels met hunne omhulsels (amyloplasten) uit een voorjarigen spruitenden knol. (Zeiss 2, F.).

Fig. 6. *Orchis maculata*. Cel der blad-epidermis met leucoplasten. (Zeiss 2, F.).

Fig. 7. *Symphytum officinale*. Chloroplasten van het bladmesophyl (Zeiss 2, $\frac{1}{18}$.).

Fig. 8. *Symphytum officinale*. Cel uit het rhizoma met zetmeelkorrels en leucoplasten (Zeiss 2, $\frac{1}{18}$.).

zk. zetmeelkorrels. lp. leucoplasten.

STELLINGEN.

STEELE

STELLINGEN.

I.

Er bestaat geen verband tusschen de ligging van de kern en de plaats, waar groei van den celwand plaats heeft.

II.

Berthold's opvatting van het ontstaan der hofstippels (Umhüllung einer peripherischen Vacuole mit Cellulosemenbran) is onhoudbaar.

III.

De beschouwing van het zetmeel als bestaande uit cellulose en granulose is onjuist.

IV.

Cellulose is niet een chemisch nauwkeurig te definieeren lichaam.

V.

De benaming *trioecisch*, door Darwin gebezigd voor planten, waarvan zoowel mannelijke als vrouwelijke en tweeslachtige exemplaren voorkomen, is verkeerd.

VI.

Het bloemdek wordt bij de Gramineae gerepresenteerd door de lodiculae. Glumae en paleae zijn omwindsels.

VII.

De theorie van Kohl aangaande de vorming van calcium-oxalaat is beter dan die van Schimper.

VIII.

De wand van een onderstandig vruchtbeginsel wordt niet gevormd door den bloembodem, maar door de vruchtbladen, wier insertievlakken tengevolge van het uitgroeien van een deel van den vruchtbodem sterk vergroot zijn.

IX.

Ten onrechte zegt Wiesner (Biologie der Pflanzen, pag. 125). „Es scheint von vornherein

nicht unmöglich dass ein Organismus zeitweilig infolge Entzuges aller Lebensbedingungen völlig functionslos, also leblos wird und nach Eintritt der erforderlichen Lebensbedingungen seine Functionen wieder aufnimmt, also eine Wiederbelebung, eine *Anabiose* sich einstellt."

X.

a. De tegenwoordig levende Cetaceae stammen af van de Zeuglodontidae en Squalodontidae;

b. de stamboom der Sirenia heeft hetzelfde uitgangspunt als die der Ungulata, welk punt zich in de nabijheid der Hyracotheridae bevindt;

c. De Pinnipedia hebben dezelfde voorouders als de Carnivora; als zoodanig zijn de eocene Creodonta te beschouwen.

XI.

Het oorspronkelijke gebit der zoogdieren is het homodonte.

XII.

De Tornaria-larve van Balanoglossus vertoont grooter verwantschap met het larventype der Echinodermen dan met de Trochophora-larve der Anneliden.

XIII.

De oorsprong der nephridia is te zoeken in eene huidklier, die de functie der excretie op zich genomen heeft.

XIV.

Het optreden van metamerie wordt door uitwendige invloeden veroorzaakt.

XV.

Bij de Infusoria is de nevenkern te beschouwen als de zetel van het kiemplasma.

XVI.

Door voor Peripatus de groep der Protracheata te scheppen wordt ten onrechte grooter gewicht gelegd op de verwantschappen van dezen vorm met de Arthropoden dan op die met de Anneliden.

XVII.

Lendenfeld heeft ongelijk, waar hij zegt (Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. XLVII, pag. 263), dat de dorsale pigmentvlekken aan het randlichaam van Aurelia aurita wegens hunne ligging niet als oogen mogen opgevat worden.

XVIII.

De coelom-theorie der gebroeders Hertwig is te verkiezen boven de mesoderm-theorie van Rabl.

XIX.

De mesoblaststukken in het voorste gedeelte van den kop der Vertebrata zijn niet als voorwervels op te vatten.

XX.

Ten onrechte zegt Lameere (Bull. scientif. de la France et de la Belgique. Tome XIII pag. 406): „Les Coelomates comprennent trois embranchements dérivant d'Actinozoaires différents, les *Astérozoaires* ou *Hydrocoeliens*, les *Helminthozoaires* ou *Aplocoeliens* et les *Chordozoaires* ou *Myocoeliens*.”

XXI.

Het is niet waarschijnlijk dat gedurende de krijtperiode de flora over de geheele aarde dezelfde geweest is.

XXII.

De tektonische aardbevingen worden slechts

door de theorie van Hö r n e s voldoende verklaard.

XXIII.

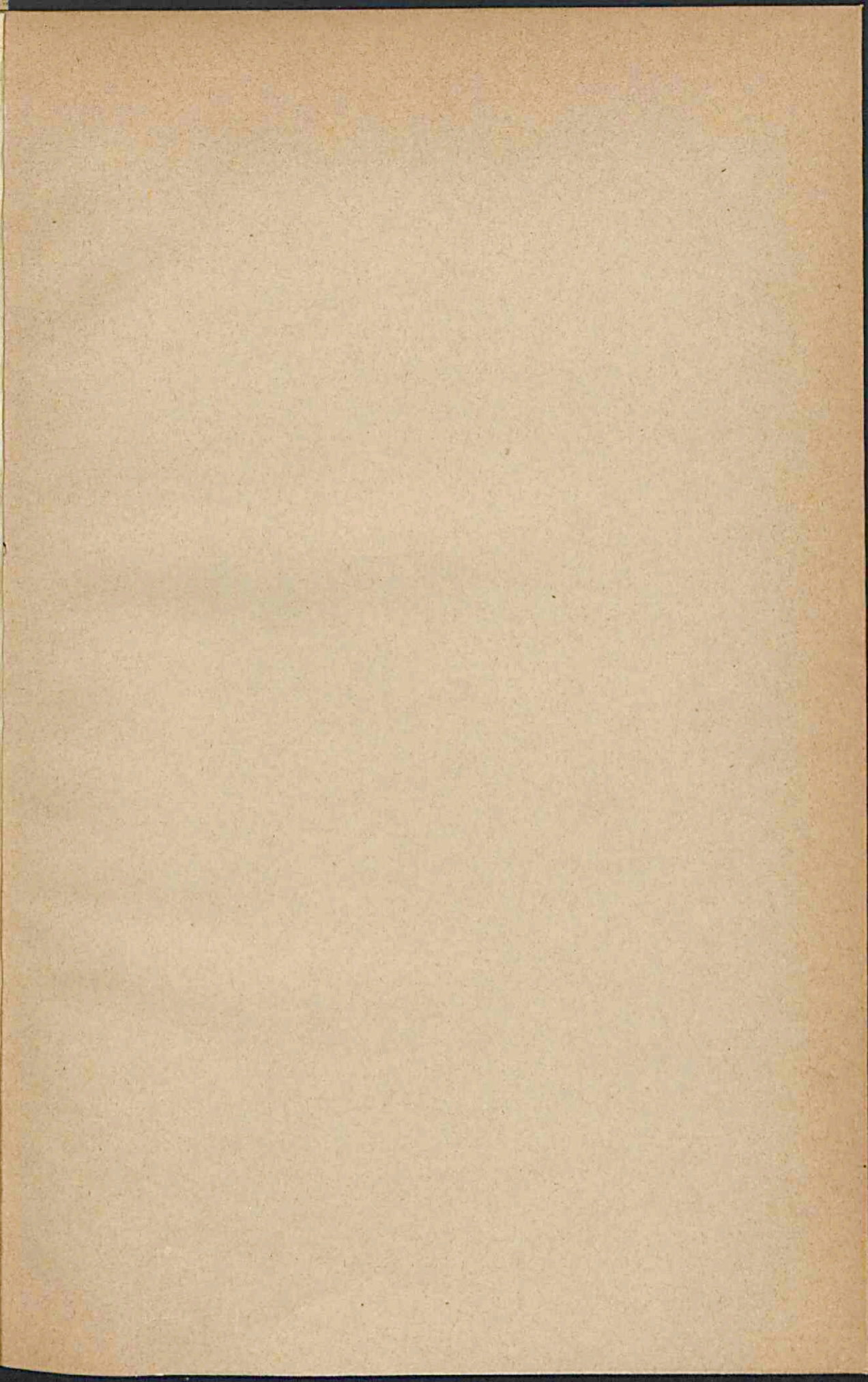
Bij het toxicologisch onderzoek verdient de methode van D a n g e r en F l a n d i n, zooals zij door D o n a l d s o n en C h i t t e n d e n verbeterd is, de voorkeur boven die van F r e s e n i u s en B a b o.

XXIV.

Als constitutie-formule voor chloral is C Cl_3 . COH te verkiezen boven CHCl_2 . COCl .

XXV.

Voor de bereiding van soda verdient de methode van L e B l a n c de voorkeur boven de methode van S o l v a y.







A