



Onderzoekingen en beschouwingen over endogene callusknoppen aan de bladtoppen van *Gnetum Gnemon* L.

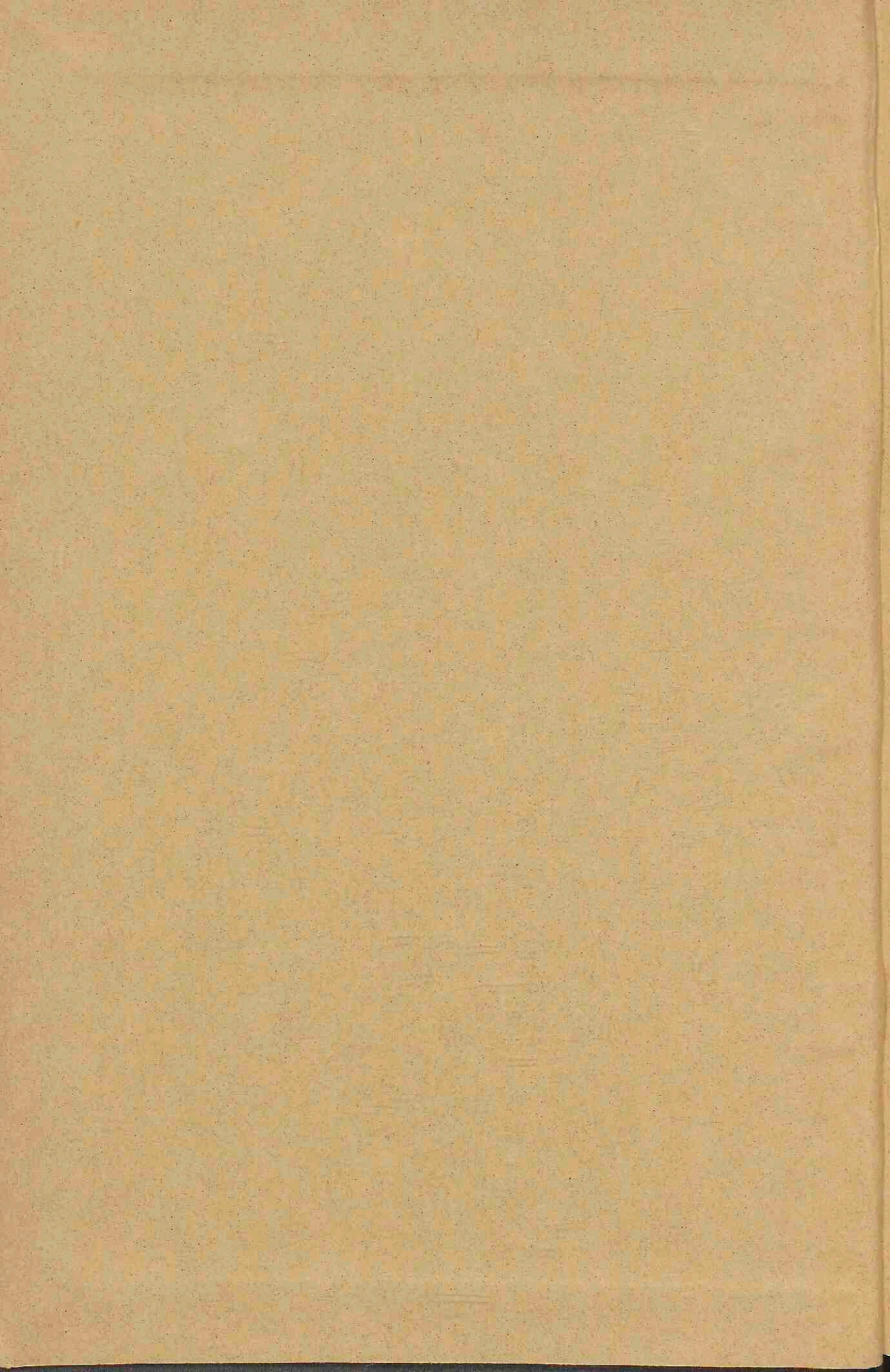
<https://hdl.handle.net/1874/255006>

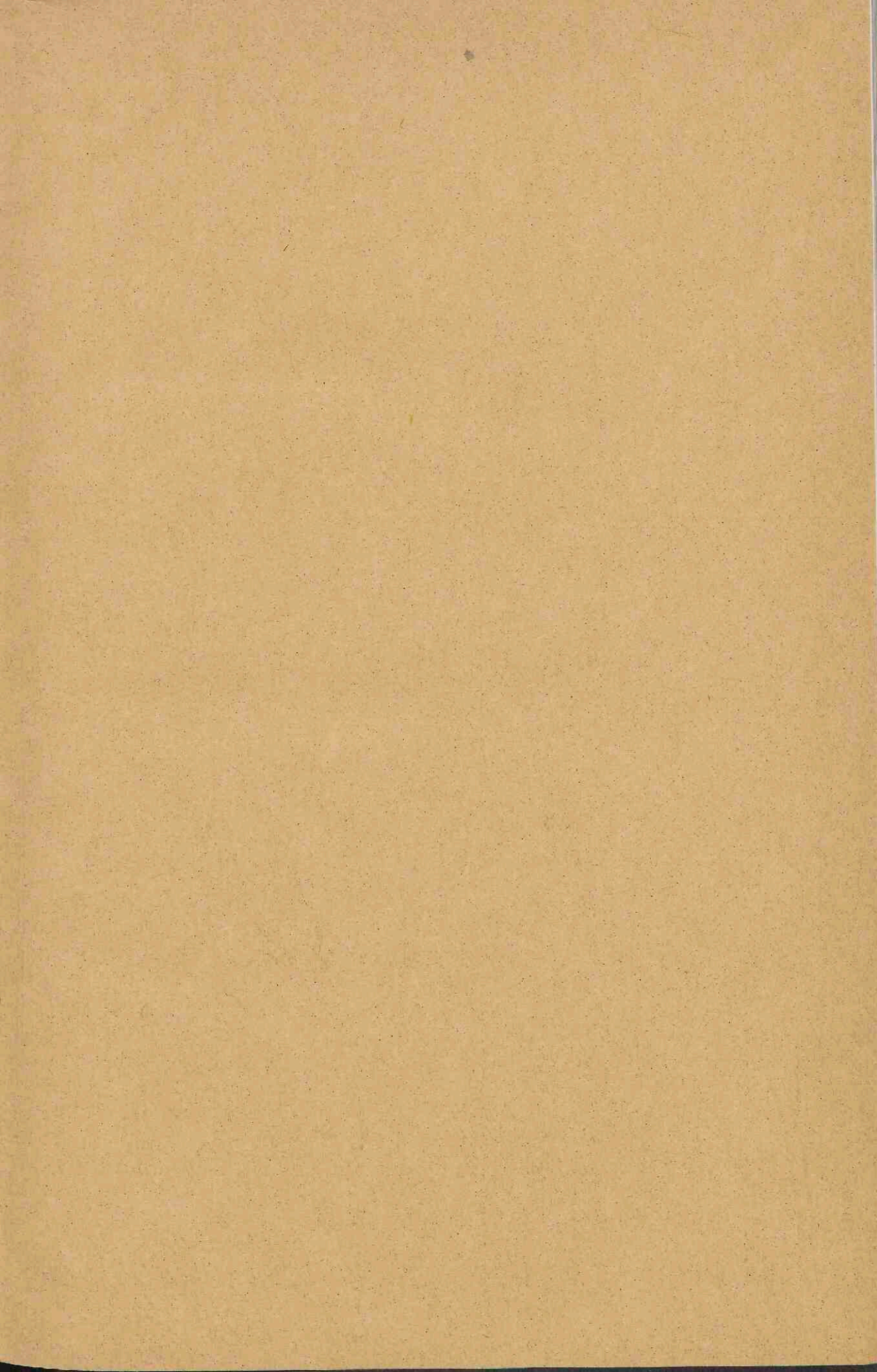
H 4^o 192.

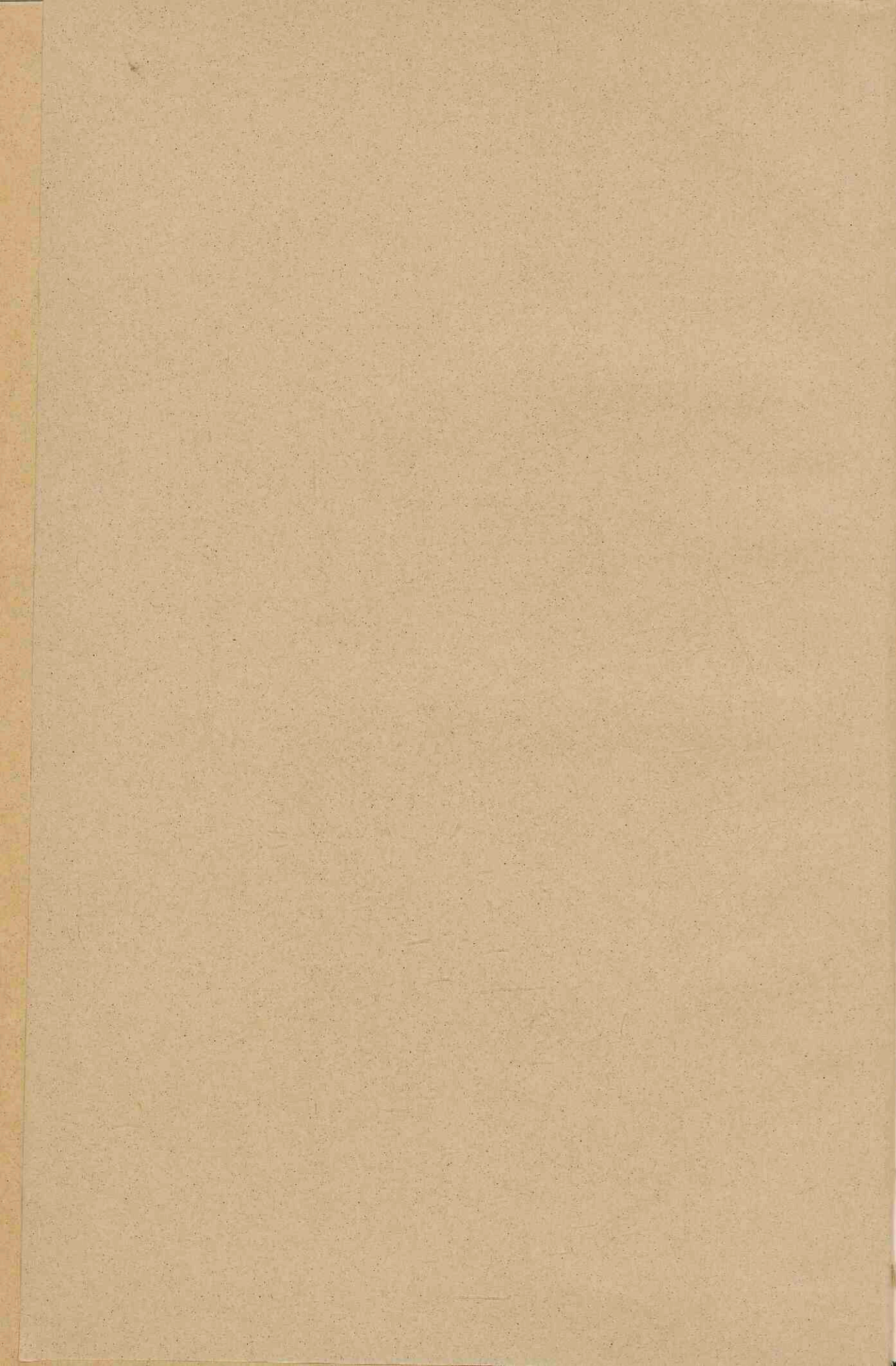
Streef. 15 November 1921

Onderzoekingen en be-
schouwingen over endo-
gene callusknoppen aan de
bladtoppen van GNETUM
GNEMON L. * * * *

J. VAN BEUSEKOM.







Diss Utrecht 1907

Onderzoekingen en beschouwingen over
endogene callusknoppen aan de blad-
toppen van *Gnetum Gnemon* L. :-:

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. W. H. JULIUS HOOGLEERAAR
IN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE
VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAT DER
UNIVERSITEIT TEGEN DE BEDENKINGEN VAN
DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE
TE VERDEDIGEN OP VRIJDAG 15 NOVEMBER
1907 DES NAMIDDAGS TE 3 UUR DOOR

JAN VAN BEUSEKOM

GEBOREN TE TIEL



Deel: Zoelingen en beschouwingen over
andere catholische en de
rijken van Gintam (Gintam I)

Deel: Zoelingen en beschouwingen over
andere catholische en de
rijken van Gintam (Gintam I)

DEEL: ZOELINGEN EN BESCHOUWINGEN OVER



Nu voor mij het oogenblik gekomen is, afscheid te nemen van de Academie, vervul ik gaarne den diepgevoelden plicht, dank te brengen aan U, Hoogleraren in de Faculteit der Wis- en Natuurkunde, voor hetgeen door U tot mijne wetenschappelijke vorming is bijgedragen. —

In de eerste plaats heb ik U te danken, Hooggeleerde WENT, Hooggeachte Promotor! Uwe lessen riepen in het begin van mijn studententijd de in mij latente liefde voor de biologische wetenschap wakker. En toen later teleurstelling en tegenspoed die liefde voor goed in mij dreigden te vernietigen, hebt Gij door Uw opbeurend woord en Uw vriendelijken raad mij troost en nieuwe energie weten te geven. Dit vooral, hooggeschatte Leermeester, en daarbij Uw niet genoeg te waardeeren steun bij mijn later werk, zullen mij steeds met innige dankbaarheid jegens U vervuld doen blijven.

Ook U, Hooggeleerde HUBRECHT en WICHMANN, blijf ik ten zeerste dankbaar voor Uw onderwijs en voorlichting.

Ten slotte zij 't mij vergund, mijnen vrienden, DR. A. PULLE en I. BOLDINGH, dank te betuigen voor hun immer bereidwillig geboden bijstand.

The first part of the paper is devoted to a general
 consideration of the various methods of measuring the
 rate of change of a function of a complex variable.
 In the second part we shall see that the rate of
 change of a function of a complex variable is not
 the same as the rate of change of a function of a
 real variable. This is due to the fact that the
 rate of change of a function of a complex variable
 is a vector quantity, while the rate of change of
 a function of a real variable is a scalar quantity.
 The rate of change of a function of a complex
 variable is a vector quantity because it is defined
 as the limit of the difference quotient as the
 increment approaches zero. The rate of change of
 a function of a real variable is a scalar quantity
 because it is defined as the limit of the difference
 quotient as the increment approaches zero. The
 rate of change of a function of a complex variable
 is a vector quantity because it is defined as the
 limit of the difference quotient as the increment
 approaches zero. The rate of change of a function
 of a real variable is a scalar quantity because it
 is defined as the limit of the difference quotient
 as the increment approaches zero.

INLEIDING.

Reeds sedert lang was nu en dan waargenomen, dat zich adventieve spruiten vormden op bladeren van een in den Hortus Botanicus te Utrecht gekweekt exemplaar van *Gnetum Gnemon* L.

Deze spruiten ontwikkelden zich uit knoppen, welke optraden aan den top der bladeren. De knoppen liepen uit en de spruiten ontwikkelden zich geheel, terwijl 't blad, dat ze droeg, nog aan de plant bevestigd was.

Nadat in Januari 1906 Prof. **Went** mijne aandacht hierop gevestigd had, besloot ik op zijn raad, de ontwikkeling dezer adventieve spruiten te bestudeeren en te trachten de oorzaak hunner vorming op te sporen.

Zoover ik heb kunnen nagaan, is nergens buiten den Utrechtschen hortus de vorming van knoppen aan de bladeren bij *Gnetum Gnemon* ooit waargenomen, noch bij exemplaren, die zich op hun natuurlijke standplaats bevonden, noch bij die, welke in botanische tuinen gekweekt werden.

In Tegal is 't verschijnsel door Prof. **Went** nooit waargenomen. Dr. **A. Pulle**, die er op mijn verzoek speciaal op gelet heeft, heeft gedurende zijn verblijf op Java in

1906 geen enkele *Gnetum Gnemon*-plant met knopvorming aan de bladeren gezien. Zooals ook Dr. **Pulle** mij meedeelde, weten de ambtenaren van 's Lands Plantentuin te Buitenzorg niet, dat knopvorming aan de bladeren daar ooit bij *Gnetum Gnemon* geconstateerd is.

Wat gekweekte exemplaren betreft, met betrekking hierop werden mij inlichtingen verschaft uit de andere botanische tuinen in ons land, terwijl Mejuffrouw Dr. **Joh. Westerdijk** mij den dienst bewees, in den botanischen tuin te München een onderzoek in te stellen.

Ook in de litteratuur heb ik 't nergens vermeld gevonden.

De Utrechtsche hortus is drie exemplaren van *Gnetum Gnemon* rijk. Een daarvan is bij voortduring gekweekt in een kas (de zogenaamde houten kas), waar de temperatuur 's winters op ongeveer 25° C. werd gehouden en de atmosfeer zeer vochtig was. De beide andere bevonden zich, toen ik mijn onderzoek begon, in een andere kas (de zogenaamde ijzeren kas), waar de temperatuur lager ('s winters gemiddeld 15° C.) en de vochtigheid geringer was ¹⁾. Terwijl ik van de eerstgenoemde plant steeds bladeren heb kunnen krijgen, die in verschillende stadiën der knopvorming verkeerden, zijn de beide andere 't verschijnsel pas gaan vertoonen, nadat ze in de warmere en vochtigere kas waren overgebracht.

Hoewel alle drie de planten, afgezien van de vorming van adventieve knoppen, zich blijkbaar in goede conditie bevonden en volstrekt geen ziekelijken indruk maakten,

¹⁾ De beide kassen, waarvan hier sprake is, zijn bij de in Juni 1907 aangevangen verbouwingen in den hortus verdwenen.

bloeden ze uiterst zelden. Ik zelf heb 't alleen maar waargenomen bij een der uit de ijzeren kas afkomstige planten. Deze heeft één enkele ♂ bloeiwijze voortgebracht, waardoor ik in de gelegenheid kwam, de juistheid van de determinatie nog eens na te gaan.

Alvorens tot de bespreking van mijn eigen onderzoek over te gaan, wensch ik een overzicht te geven van 't geen ik in de litteratuur over en naar aanleiding van adventieve vormingen bij andere planten vermeld heb gevonden. Om niet te wijdloopig te worden, zal ik mij tot de behandeling der adventieve vormingen bij Pteridophyta en Phanerogamen beperken. Hierbij zullen we ons vooral met de knopvorming aan bladeren bezighouden, terwijl van 't geen over adventieve vormingen aan stengels en wortels gepubliceerd is, slechts datgene behandeld zal worden, wat voor mijn onderzoek van belang geacht kan worden.

Wij zullen deze verhandeling besluiten met na te gaan, in hoeverre de resultaten van ons eigen onderzoek in overeenstemming zijn te brengen met de theorieën, welke door andere onderzoekers over de vorming en het uitloopen van adventieve knoppen zijn opgesteld.

HOOFDSTUK I.

OVER DE BETEKENIS VAN DE BEGRIPPEN „ADVENTIEVE KNOP” EN „ADVENTIEVE WORTEL”.

Het woord adventief in botanischen zin is 't eerst in 1809 door **Du Petit-Thouars** gebezigd. In n^o. 12 van zijne *Essais sur la végétation considérée dans le développement des bourgeons* ¹⁾ beschrijft hij o. a. het snoeien der boomen en de gevolgen daarvan.

De verwonde spruiten vormen een callusring (Bourrelet) en aan de takken of den stam loopen op verscheidene plaatsen krachtige loten uit. Deze loten nu kunnen zich ontwikkelen:

1^e. uit slapende knoppen (des Bourgeons ordinaires qui n'ont pas fait leur Évolution dans le temps qui leur étoit assigné, le Printemps qui a suivi leur formation);

2^e. uit de bijknoppen in de oksels der bladeren (les Bourgeons des stipules, nommés supplémentaires);

3^e. uit knoppen, die door de calluswoekering nieuw gevormd worden ²⁾:

»Mais le cas le plus extraordinaire, c'est lorsqu'il n'y a aucune trace ni des uns ni des autres; cependant on ne tarde pas à en voir paroître.»

1) A. Aubert **Du Petit-Thouars**, *Essais sur la végétation considérée dans le développement des Bourgeons*. Paris. 1809.

2) l. c. pag. 237.

»C'est du Bourrelet même qu'ils sortent: d'abord ce sont des protubérances informes qui se manifestent dans tout son partour; bientôt on y distingue des Écailles; il sort des Bourgeons un peu mieux caractérisés, ils donnent naissance à des Feuilles qui s'écartent souvent beaucoup par leur petitesse et leur forme, des précédentes; mais par des degrés insensibles elles parviennent à une parfaite ressemblance.»

»Nous avons cru pouvoir donner le nom d'Adventif à ces sortes de Bourgeons, en attendant que leur origine, mieux développée, permette de les caractériser par une dénomination mieux appropriée.»

Zoals uit deze aanhaling ten duidelijkste blijkt, wilde **Du Petit-Thouars** de callusknoppen door een afzonderlijken naam van slapende knoppen en okselknoppen onderscheiden. Daar hij echter van hun oorsprong en vorming niets wist (l. c. pag. 241: »Les Bourgeons adventifs. Nous le répétons encore, leur origine nous paroît toujours très obscure»), moest deze naam zoo neutraal mogelijk zijn en koos hij voorloopig daarvoor 't woord adventief.

Door **A. P. De Candolle**¹⁾ werd 't woord adventief overgenomen, doch in veel ruimeren zin toegepast dan door **Du Petit-Thouars** bedoeld was:

»Je désigne sous le nom de racines adventives ces filets radicaux qui, au lieu de naître des troncs radicaux, se développent sur la tige, les branches, ou quelquefois sur d'autres organes''²⁾.

Laat **De Candolle's** definitie van adventieve wortels aan

1) Ang. Pyrame De Candolle, Physiologie végétale T. I en II. Paris 1827 en 1832.

2) Physiologie végétale T. I, pag. 258.

duidelijkheid en toepasselijkheid weinig te wenschen over, die, welke hij geeft van adventieve knoppen, zou thans niet meer bruikbaar zijn ¹⁾:

»On sait que les bourgeons ordinaires des plantes naissent tantôt à des places fixes et déterminées: ce sont les bourgeons ordinaires; et tantôt à des places accidentelles: ce sont les bourgeons adventifs.»

Bij *Bryophyllum* vormen zich regelmatig knoppen in de insnijdingen der bladeren, bij verschillende varens (soorten van *Aneimia*, *Adiantum*, *Asplenium*) treedt altijd een knop aan den top van het blad op; van deze knoppen kan niet gezegd worden, dat zij »des places accidentelles» innemen en zij zouden dus, hoewel **De Candolle** 't zoo toch wel niet bedoeld zal hebben, volgens zijne definitie gewone knoppen (»des bourgeons ordinaires») zijn.

Braun, die in twee beroemde, omvangrijke verhandelingen ²⁾ talrijke voorbeelden van de vorming van spruiten en broedknoppen aan bladeren en bloeiwijzen etc. geeft, schijnt onder adventieve knoppen slechts verstaan te hebben de knoppen, waaruit de loten, die na verwonding uit oude stammen en wortels voor den dag komen, ontspruiten ³⁾: »Die individuelle Natur der Sprosse findet ferner nicht bloss in der Art, sondern auch in dem Ort der Entstehung derselben ihre Bestätigung. Während die Organe des individuellen Organismus, die Blätter der

¹⁾ T. II, pag. 671.

²⁾ A. Braun. a. Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältniss zur Species etc. (Abh. d. Königl. Akad. d. Wiss. zu Berlin a. d. J. 1853. Berlin 1854 pag. 19—122). b. Ueber Polyembryonie und Keimung von Caelebogyne (Abh. d. Königl. Akad. d. Wiss. a. d. J. 1859. Berlin 1860, pag. 109 e. v.).

³⁾ l. c. b. pag. 75 en 76.

Pflanze, ihre mit geometrischer Genauigkeit bestimmten Plätze haben, so können dagegen Sprosse fast aus jedem beliebigen Theil der Pflanze, wo überhaupt noch ein bildungsfähiges Gewebe sich findet, entstehen und selbst da, wo sie gewöhnlich nicht erscheinen, durch Kunst hervorgehört werden. Es giebt Sprosse aus dem Stengel, aus der Wurzel und aus dem Blatt. Am krautartigen Stengel erscheinen sie an durch die Blätter bestimmten Stellen (in den Blattachsen), am alten Holzstamm dagegen können sie, als sogenannte Adventivknospen (Stamm-sprosse und Wurzelausschlag), an jeder beliebigen Stelle sich bilden, ebenso an der verholzten Wurzel der meisten dicotyledonischen Holzgewächse, und selbst einiger monocotyledonischer z. B. der Schirmpalme. Seltener erscheinen Wurzelsprosse bei krautartigen Pflanzen. — Die Sprossbildung aus dem Blatt ist an mehreren Pflanzen vielfach besprochen und beschrieben worden....”

Een werkelijk zeer bruikbare voorstelling, althans van 't begrip adventieve knop, is gegeven door **Schacht** ¹⁾. »Jeder Stamm”, zegt hij, »entwickelt sich aus einer Stammknospe, aber dennoch unterscheidet man 3 Arten der letzteren. 1. Endknospe (Terminalknospe), 2. Achselknospe (Axillarknospe), 3. Nebenknospe (Adventivknospe)”. M. a. w. dus, adventief is elke knop, die geen eindknop van een spruit en geen okselknop is.

Het eigenlijke criterium is voor **Schacht** de plaats, waar de knop ontstaat; bovendien wijst hij nadrukkelijk op den endogenen oorsprong van vele adventieve knoppen ²⁾:

¹⁾ **H. Schacht**, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Th. II. Berlin 1859, pag. 9.

²⁾ l. c. pag. 10.

»Die Nebenknospe endlich kann sich an allen Theilen der Pflanze entwickeln, wo Gefäßbündel mit einem Fortbildungsfähigen Zellgewebe zusammentreffen. Deshalb erscheint sie vorzugsweise am Cambiumring des Stammes sowohl als auch der Wurzel. Die junge Knospe bricht in diesem Falle später aus der Rinde hervor. Aber sogar am Blatte kann eine Nebenknospe entstehen, wie wir dies häufig bei *Bryophyllum*, *Malaxis paludosa*, *Cardamine pratensis*, u. s. w., desgleichen bei einigen Farrenkräutern wahrnehmen“.

»Am Stamm, wie an der Wurzel erscheint die junge Nebenknospe an der Rindenseite des Cambiums; es bildet sich an diesem Ort ein kleiner Zellkegel, welcher mit dem Cambium innig verbunden ist, dagegen sich bald von den Zellen der Rinde isolirt. Indem nun die junge Nebenknospe den Saft des sie umgebenden Rindenparenchyms verzehrt, vertrocknen die Zellen desselben, sie sinken zusammen, die Knospe aber bahnt sich ihren Weg und durchbricht endlich die Rinde. Sie empfängt ihre Gefäßbündel von dem Ort, wo sie am Cambium des Stammes oder der Wurzel entstanden ist und bildet selbige in der gewöhnlichen Weise weiter. Von nun ab gilt für sie alles dasjenige, was auch für die beiden anderen Knospenarten Geltung hat.“

Hofmeister ¹⁾ geeft als kenmerk van de adventieve spruiten aan, dat ze uit volwassen weefsel ontstaan: »Auch an Theilen des Pflanzenkörpers, welche aus dem Zustande der Vegetationspunkte herausgetreten, in der Um-

¹⁾ W. Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse. § 4 Adventive Achsen, Adventivsprossen (Handb. der physiol. Botanik. Leipzig 1868, pag. 421—423).

bildung zu Dauergewebe begriffen oder völlig zu Dauergewebe geworden sind, können unter günstigen Verhältnissen neue Achsen sich bilden. Solche Achsen sind *adventive*; Knospen und Sprossen, zu denen sie sich entwickeln, heissen *Adventivknospen*, *Adventivsprossen*.

Terwijl **Schacht** alleen van de aan spruiten en wortels optredende adventieve knoppen aangaf, dat ze endogeen ontstaan, beweert **Hofmeister** dit ook van knoppen, die aan bladeren gevormd worden. »Der Heerd des Wachstums der meisten adventiven Sprossen von Gefässkryptogamen und Phanerogamen liegt dagegen im Inneren der Gewebe: Der Ursprung der Adventivsprossen lässt sich hier auf eine einzelne Zelle oder kleine Gruppe von Zellen zurückführen, welche allseitig von Gewebe umschlossen ist.»

.....

»Innerlichen Ursprungs sind, ausser vielen anderen, alle zu Wurzeln sich ausbildenden, und alle auf und an Wurzeln entstehenden Sprossen (von Gabelungen wachsender Wurzelenden abgesehen); Wurzelzweige sowohl als beblätterte Achsen, die als Wurzelbrut aus den Wurzeln z. B. von *Ophioglossum*, *Epipactis microphylla*, *Linaria vulgaris*, *Cirsium arvense*, *Populus Tremula*, *Pyrus Malus*, u. v. A. hervorbrechen; ferner alle Zweige von Equiseten, die Brutpflänzchen, welche den auf feuchte Erde gelegten Blättern von Begonien, den in den Boden vergrabenen Stücken von Stipeln der Marattien entspringen.»

De bewering van den endogenen oorsprong der adventieve spruiten steunde niet op een onderzoek van hun ontwikkelingsgeschiedenis, doch men achtte zich daartoe

gerechtigd door de waarneming, dat bij oude stammen en wortels de buitenste weefsellagen door de uitlopende knoppen doorboord worden.

Hierbij werd uit 't oog verloren, dat niet alle spruiten, welke uit oude stammen en takken te voorschijn kunnen komen, ook werkelijk adventief zijn, doch dat ze in vele gevallen uit slapende knoppen ontstaan en dan volstrekt geen endogenen oorsprong hebben. Op deze dwaling schijnt 't eerst gewezen te zijn door **Th. Hartig**, waar hij zegt: ¹⁾

»Alle Triebbildung aus unverletzter Rinde älterer als einjähriger Schaft- und Zweigtheile: Wasserreiser, Räuber, Stammsprossen, Ausschläge gehören hierher (tot de »schlafende Augen») und sind wohl zu unterscheiden von dem, was die Botaniker Adventivknospen nennen, wohin ich nur diejenigen Knospen zähle, die zu jeder Zeit an allen, auch den ältesten Baumtheilen *im Keime neu entstehen* können, wenn durch gewaltsame Verletzungen ein Wulst neuer Rinde (Rindencallus) sich bildet, mit dem die Adventivknospen gleichzeitig entstehen. Wir haben hier nur die schon am wachsenden einjährigen Triebe gebildeten, aber in weitererer Entwicklung zurückgebliebenen Knospengebilde (Präventivknospen) zu betrachten. Die Entstehungsweise der ächten Adventivknospen gehört der Reproductionslehre an. In den Lehrbüchen der Pflanzenkunde ist der Unterschied dieser in der Entstehungsweise ganz verschiedenen Knospengebilde bis jetzt

¹⁾ **Th. Hartig**, Vollständige Naturgeschichte d. forstl. Kulturpflanzen Deutschlands, Berlin 1851, Kupfertafelerklärung pag. 7 en Anatomie u. Physiologie d. Holzpflanzen, 1878, pag. 229, (geciteerd naar **Hansen**).

nicht hervorgehoben. Auch die schlafenden Augen werden mit dem Namen Adventivbildungen bezeichnet."

Op 't verschil tusschen echte en onechte »Adventivbildungen" wordt ook gewezen door **Sachs** in zijn leerboek (IV^e druk pag. 174); ook hij echter neemt voor de laatste veel te algemeen aan, dat zij van endogenen oorsprong zijn: »Da die Verzweigung und Neubildung seitlicher Glieder aus dem Vegetationspunkte bei fast allen Pflanzen vorkommt, und dadurch ihre regelmässige Wiederholung in bestimmten Punkten für die Architectonik der Pflanze maassgebend ist, so kann sie als die normale betrachtet werden, gegenüber der adventiven Erzeugung von Gliedern, die an älteren Theilen des Axengebildes *entfernt vom Scheitel und ohne bestimmte Ordnung* erfolgt; solche Neubildungen sind für die Architectonik der Pflanze gleichgültig, überzählig (adventiv), wenn sie auch physiologisch oft sehr wichtig sind."

»Adventive Sprosse entstehen meist *im Innern*¹⁾ neben den Fibrovasalsträngen des Sprosses, *Blattes*¹⁾ oder der Wurzel, sind also endogen, daraus folgt aber nicht, dass alle endogenen Sprosse adventiv sind;.... ebensowenig sind alle Wurzeln adventiv, obgleich sie im Innern des Stammes, der Blätter oder Wurzeln entstehen; nur wo sie an älteren Theilen auftreten, sind sie oft adventiv; wenn sie dicht hinter der fortwachsenden Spitze einer Mutterwurzel oder eines Stammes entstehen, sind sie streng acropetal geordnet und eben darum nicht adventiv".

Hier zijn dus »Entstehung entfernt vom Vegetationspunkt ohne bestimmte Ordnung" en »Bildungsherd im

1) Ik cursiveer.

Innern des Gewebes liegend" de eigenschappen, welke kenmerkend zijn voor een adventieve vorming.

In een later verschenen verhandeling »*Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen*''¹⁾ wordt van adventieve spruiten gezegd, dat zij zich ontwikkelen uit vegetatiepunten, die zich in volwassen weefsel nieuw gevormd hebben: ²⁾

»Durch diese Behandlung gewinnt man auch eine richtige Unterscheidung der normalen und adventiven Sprossung, über welche sich die Schriftsteller noch nicht geeinigt haben. Sprossungen, welche sich aus irgend einem Vegetationspunkt entwickeln sind normale, sie lassen sich alle als direkte Descendenz des embryonalen Anfangsgewebes der Pflanze auffassen.»

»Gelegentlich aber können *im Dauergewebe selbst neue Vegetationspunkte* entstehen; *diese sind dann adventive*''³⁾.

Hansen⁴⁾ onderscheidt twee categorieën van adventieve vormingen. Tot de eerste rekent hij de door hem zoogenoemde »natürliche Adventivbildungen'', welke regelmatig optreden onder gewone, in de natuur gegeven omstandigheden. Als voorbeelden van deze groep behandelt hij de knoppen en wortels aan de bladeren van *Cardamine*, de broedbolletjes bij *Atherurus ternatus* Bl. en de wortels, die ontstaan aan de stengels van *Nasturtium*, *Veronica*

1) **J. Sachs**, Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen (Arb. des botan. Inst. Würzburg, Bd. II, 1882).

2) **J. Sachs**, Gesammelte Abh. über Pflanzenphysiologie. Bd. II, 1893, pag. 1125.

3) Ik cursiveer.

4) **A. Hansen**, Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen (Abh. herausgeb. v. d. Senckenberg. naturf. Gesellsch. Bd. XII, 1881, pag. 147—199).

beccabunga, *Polygonum amphibium*, *Ranunculus fluitans* en *Hottonia palustris*. Deze natuurlijke adventieve vormen komen onder gewone omstandigheden wel niet alle tot volledige ontwikkeling, doch voor hunne vorming worden geen bijzondere omstandigheden vereischt, waardoor ze zich juist onderscheiden van die der tweede categorie, de knoppen en wortels aan gestekte plantendeelen. (Hansen zelf onderzocht de vorming van spruiten en wortels aan gestekte bladeren van *Begonia*, *Achimenes*, *Peperomia*, welke »durch willkürlich geschaffene Bedingungen überhaupt erst zur Anlage kommen und sonst nicht erscheinen würden.»)

Gedeeltelijk steunende op vroegere publicaties van Berge ¹⁾, Beinling ²⁾, Peter-Peterhausen ³⁾, Trécul ⁴⁾, Arloing ⁵⁾, Regel ⁶⁾, e. a., voornamelijk echter daartoe geleid door zijn eigen uitgebreide en nauwkeurige onderzoekingen, komt hij er toe, de betrekking der adventieve vormen tot de normale spruit- en wortelvorming als volgt te formuleeren:

»Morphologisch und anatomisch sind die Adventivbil-

1) H. Berge, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Bryophyllum calycinum. Zürich 1877.

2) E. Beinling, Untersuchungen über die Entstehung der adventiven Wurzeln und Laubknospen an Blattstecklingen von Peperomia (Cohns Beiträge zur Biol. d. Pflanzen. Bd. III, Breslau 1883, pag. 25).

3) H. Peter-Peterhausen, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Brutknospen. Hameln 1876.

4) A. Trécul, Recherches sur l'origine des bourgeons adventifs (Ann. d. sc. nat. 3ième Série. Bot. T. VII, 1847).

5) S. Arloing, Recherches anatomiques sur le bouturage des Cactées (Ann. d. sc. nat. 6ième Série. Bot. T. IV. 1876, pag. 1 e. v.).

6) F. Regel, Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern (Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. X, N. F. Bd. III. Jena 1876, pag. 447—493).

dungen den normalen gleichwertig. Ersteren zeigen einen Aufbau aus denselben Elementen, wie die normalen, welke zu denselben Gewebeformen zusammentreten, wie bei diesen. Das Wachsthum und die Zelltheilung ist nicht verschieden von diesen Erscheinungen bei normalen Gliedern. Die schliessliche Gliederung der heranwachsenden Adventivbildungen ist die gleiche, wie bei normal entstandenen. — Auch die exogene Entstehung der Sprosse und die endogene der Wurzeln theilen die adventiven mit den normalen.”

Exogene vorming van wortels nam **Hansen** zelf waar aan de bladeren en stengels van *Cardamine pratensis* en aan de stengels van *Nasturtium officinale* en *silvestre*. **Beyerinck**, wiens verhandeling »*Over het ontstaan van knoppen en wortels uit bladen*” bijna gelijktijdig met **Hansen's** artikel het licht zag, deed onafhankelijk van dezen dezelfde ontdekking ¹⁾: »Het is mij gebleken, dat de bijwortels, welke zich onder normale omstandigheden in groepjes van drie tot zeven rondom en uit de zijknoppen in de oksels der bladen van *Nasturtium officinale*, *N. amphibium* en *N. sylvestre* vormen, evenals die der adventiefknoppen, exogeen ontstaan.” Ook *Neottia nidus avis* en *Cochlearia armoracea* zijn als voorbeelden van exogene bijwortelvorming aan de stengels bekend. ²⁾

Hansen is van oordeel, dat de exogene wortels bij *Cardamine* en *Nasturtium* tegenover 't groote aantal dergene

¹⁾ M. W. Beyerinck, Over het ontstaan van knoppen en wortels uit bladen (Nederl. Kruidk. Archief, 2^o série, Deel III, 1882, pag. 474).

²⁾ M. W. Beyerinck, Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. (Verh. d. Koninkl. Akad. v. Wetensch., Deel XXV, Amsterdam, 1887, pag. 57).

die zich endogeen ¹⁾ vormen als uitzonderingen beschouwd moeten worden, terwijl **Beyerinck** het op grond van de onderzoekingen van **Janczewsky** ²⁾ waarschijnlijk acht, dat zich een lange reeks van alle mogelijke grensgevallen zal laten aanwijzen, en dat de ouderdom der weefsels, waaruit de wortelvorming plaats heeft, hierbij een rol speelt.

»Auch die exogene Entstehung der Sprosse.... theilen die adventiven mit den normalen!»

Wel mocht **Hansen** dit zeggen voor de door hemzelf onderzochte gevallen; maar hij had zich uitsluitend met door bladeren gevormde knoppen beziggehouden. En was tot op heden geen enkel geval van endogene spruitvorming aan bladeren bekend geworden, aan wortels en spruiten zijn zoowel endogene als exogene knoppen waargenomen. Door dus van de adventieve spruiten in 't algemeen te verkondigen, dat zij exogeen ontstaan, maakte **Hansen** zich evengoed aan overdrijving schuldig als **Hofmeister** en **Sachs** met hun dogma der endogene spruitvorming.

Keeren wij na dit onvermijdelijke intermezzo tot **Hansen's** formulering terug:

»Ein durchgreifender Unterschied der normalen und

1) Men vergelijkte: **M. d'Arbaumont**, Contribution à l'histoire des racines adventives à propos des lenticelles du *Cissus quinquefolia* (Bulletin d. l. Soc. bot. de France, 1878, pag. 185); **A. Lemaire**, Origine et développement des racines latérales (Ann. d. sc. nat. 7ième série, Bot., T. III, 1886, pag. 237); **Ph. van Tieghem** et **H. Doullot**, Rech. comp. sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasc. (Ann. d. sc. nat. 7ième série, Bot. T. VII, 1888) en ook **G. Bonnier** et **Leclerc du Sablon**, Cours de Botanique T. I, Paris 1901, pag. 380.

2) **Janczewsky**, Recherches sur le développement des radicules dans les Phanérogames (Ann. d. sc. nat., Bot., 1874, pag. 208).

adventiven Bildung tritt also nur in Bezug auf die Art und Weise und der Ort der Entwicklung hervor."

«Während der Ort der normalen Bildung ein bestimmter ist (durch welche Kräfte lassen wir hier dahin gestellt), wechselt der Ort der entsprechenden adventiven Bildung; bald liegt dieser auf dem Blatt, bald am Internodium, bald an der Wurzel."

»Bei den natürlich entstandenen Adventivbildungen ist der Ort für die betreffende Species zwar auch ein constanter, aber dieser Ort ist immer ein anderer, als der des gleichnamigen normalen Gliedes."

»Der Ort des normalen Sprosses ist die Blattaxel, der des adventiven das Blatt, das Internodium, die Wurzel."

»Die normale Wurzel entsteht aus dem Embryo oder aus einer Wurzel als Nebenwurzel, die adventive aus einer Blattaxel, aus einem Blatt oder aus dem Internodium."

»Bei der künstlich erzeugten Adventivbildung ist der Ort der Bildung nicht constant. Er ist abhängig von den jeweiligen äusseren Bedingungen und kann durch Regulierung derselben annähernd willkürlich bestimmt werden."

Behalve door de plaats van ontstaan, onderscheidt zich volgens **Hansen** de adventieve vorming van de normale ook nog door hare afstamming: »Während das normale Glied stets aus einem Meristem, aus einem Vegetationspunkt des Scheitels, der Blattaxel oder einem Wurzelvegetationspunkt hervorgeht, ist das adventive Glied ganz wechselnder Abstammung, entsteht aber nicht direct aus einem Meristem. — Es kann aus Dauergewebe jeglicher Form hervorgehen, oder aus einem sich neubildenden Gewebe, dem Callus, welches aber kein Meristem genannt werden kann."

Er zijn evenwel knoppen, die door de plaats, welke zij innemen, tot de adventieve gerekend moeten worden, maar die zich vormen uit een weefsel, dat nooit in den »Dauerzustand" is overgegaan, steeds meristematisch is gebleven. Ik bedoel de knoppen aan de bladeren van *Aneimia* en andere varens, van *Bryophyllum* en *Cardamine*; in het tweede hoofdstuk zullen we deze knoppen uitvoeriger behandelen. Bij eenige soorten der varengenera *Platyserium* en *Asplenium* kan zich een spruit direct uit den vegetatietop van den wortel vormen ¹⁾. Zijn deze knoppen daarom niet adventief? Normaal in den zin, waarin **Hansen** dit woord gebruikt, toch zeker niet, want de top van een wortel is niet 't zelfde als de oksel van een blad.

Hansen heeft ook wel gevoeld, dat er met die vorming uit een volwassen weefsel iets niet in orde was (»es bleibt schliesslich im fertigen Zustand für die Entstehung kein anderes Merkmal übrig als der Ort"). Hij was in dezen, en naar 't mij voorkomt ten kwade, beïnvloed door **Sachs**. (Conf. pag. 12).

Hoewel **Sachs** zelf later toegegeven heeft, dat niet alleen die vegetatiepunten, welke uit volwassen weefsel ontstaan, adventief zijn ²⁾, is toch het voorschrift, dat hij eens gegeven had, sedert dien altijd twijfel en verwarring blijven veroorzaken.

¹⁾ Rostowzew, Flora, Bd. 48, 1890, pag. 155.

²⁾ »Es ist aber bekannt, dass bei ungestörtem Wachsthum der allermeisten Pflanzen nur äusserst selten eigentlich adventive Vegetationspunkte in dem eben bestimmten Sinne auftreten: viele sogenannte Sprossungen werden bekanntlich in frühester Jugend ihrer Mutterorgane, wo diese selbst noch aus embryonalem Gewebe bestehen angelegt . . ." [Stoff und Form der Pflanzenorgane. § 10 Betrachtungen über die Natur der Vegetationspunkte (Ges. Abh über Pflanzenphys. Bd. II, 1893, pag. 1226)].

Men is onderscheid gaan maken tusschen eigenlijke en oneigenlijke adventieve knoppen, tusschen adventieve vormingen in engeren en in wijderen zin. Zoo b.v.b. **Goebel** ¹⁾:

»Bei einigen Pflanzen werden schon im normalen Verlauf der Vegetation auf Blättern Knospen angelegt, die zur Weiterentwicklung bestimmt sind. Man hat diese Knospen ebenso wie die aus dem Dauergewebe abgetrennter Blätter hervorgehenden als »adventive» (Dieser Ausdruck wird als Rumpelkammer benutzt, in der Dinge untergebracht werden, die in das sonstige Schema nicht passen) bezeichnet.»

»Indes wird dieser Begriff in verschiedenem Sinne angewandt.»

»Einmal umfasst er Knospen und Wurzeln, die an anderen Stellen als den gewöhnlichen entstehen (bei den Knospen also die, die nicht in den Blattachsen stehen), sodann hat man ihn im engeren Sinne für die aus alten, nicht mehr im embryonalen Zustand befindlichen Pflanzenteilen entstehenden Neubildungen verwandt. Weder bei weiterer noch bei engerer Fassung lassen sich, wie gezeigt werden soll, »adventive» Organe scharf gegen normal entstehende abgrenzen....»

Gaan we nog even na, welke voorstellingen in eenige der meest gebruikte nieuwere botanische leerboeken van 't begrip adventief gegeven worden.

Jost stelt in zijn »Vorlesungen» ²⁾ »normale Entstehung neuer Vegetationspunkte» tegenover »adventive». Eene

¹⁾ K. Goebel, Ueber Regeneration im Pflanzenreich (Biol. Centralbl. Bd. XXII, Leipzig, 1902, pag. 383).

²⁾ L. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Jena, 1904, pag. 345—346.

definitie wordt niet gegeven, doch als voorbeeld van de »adventive Entstehung'' de vorming van spruiten uit epidermiscellen van gestekte Begoniabladeren besproken. Daar er met nadruk op gewezen wordt, dat zoo'n epidermiscel »das Prototyp einer ausgewachsenen Zelle'' is, krijgt de lezer van deze »Vorlesungen'' de voorstelling, dat een vegetatiepunt, om aanspraak te kunnen maken op den naam »adventief'', per se uit volwassen cellen ontstaan moet zijn.

In den »*Cours de Botanique*'' van **Bonnier** en **Leclerc du Sablon** leest men:

»On appelle *bourgeons adventifs* les bourgeons formés ainsi en dehors des lois de la ramification (pag. 239) en (pag. 331). »D'une façon générale, on donne le nom de *racines adventives* aux racines qui naissent latéralement sur la tige.... (pag. 333). Les racines adventives peuvent naître sur la tige à des places déterminées, au voisinage de l'insertion des feuilles ou à la base des bourgeons (en e, C, fig. 470, par exemple); dans d'autres cas leur insertion n'est pas morphologiquement déterminée. Il arrive même que des racines adventives prennent naissance sur des feuilles (*Begonia*) ou sur des cotylédons (*Haricot*).''

In het dikwijls zoo genoemde »*Bonner Lehrbuch*''¹⁾ wordt door **Strasburger** aangegeven:

»Sprossanlagen, die an vorbestimmten Stellen noch jugendlicher Pflanzenteile entstehen, werden als *normale* bezeichnet und solchen gegenübergestellt, welche beliebigen Stellen, sowohl jüngerer als auch älterer Pflanzen-

1) E. Strasburger, F. Noll, H. Schenck, G. Karsten, Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, 8^e Auflage, Jena, 1906, pag. 16—17.

teile entspringen. Letztere pflegt man als *adventive* Bildungen zusammenzufassen."

De spruitprimordia aan de bladeren van *Bryophyllum* moesten eigenlijk als »normale" gelden, zegt **Strasburger**, daar »die aus diesen Anlagen hervorgehenden Knospen an vorbestimmten Stellen des Pflanzenkörpers entstehen, einem jugendlichen Gewebe ihre Entstehung verdanken und tatsächlich in den normalen Entwicklungsgang der Pflanze gehören." »Adventiv dürften im strengen Sinne des Wortes nur solche Knospen heizen, die aus älteren, belibigen Stellen des Pflanzenkörpers, die in erneute Tätigkeit eintreten, erzeugt werden, so etwa die Knospen, die an der Basis abgetrennter Begonienblätter entstehen, die der Gärtner auf feuchten Boden legt. Doch der Begriff der »normalen Knospen" wird dessen ongeachtet meist enger gefasst und auf die an den Sproszachsen, im normalen Gang der Entwicklung entstehenden Knospen beschränkt."

Ook in 't »Bonner Lehrbuch" is dus nog de drukkende invloed van 't eenmaal door **Sachs** gegeven voorschrift merkbaar.

Het is zeer waarschijnlijk, dat de oorzaak hiervan is te zoeken in de gewoonte, als tegenstelling van het begrip »adventief" de uitdrukking »normaal" te gebruiken. Als men dat doet, krijgt 't woord »adventief" onwillekeurig de bijbeteekenis abnormaal en wordt 't bezwaarlijk, aan zulke normale verschijnselen als de knoppen aan de bladeren in 't leven van *Bryophyllum*, *Cardamine*, *Asplenium* e. a. zijn, het praedicaat adventief toe te kennen.

Laat men evenwel deze gewoonte varen en zet men eenvoudig, zooals **Schacht** gedaan heeft, adventieve knop

tegenover eind- en okselknop, adventieve wortel tegenover hoofd- en zijwortel, dan is 't grootste bezwaar tegen de algemeene toepassing van deze begrippen uit den weg geruimd ¹⁾.

1) Toen deze verhandeling reeds persklaar was, verscheen de »Vergleichende Morphologie der Pflanzen" (Teil II, Prag 1907) van **Jos. Velenovsky**, waarin een met onze opvatting overeenstemmende definitie van het begrip adventieve knop gegeven wordt (l. c. pag. 696): »Knospen, welche ausserhalb der Achsel an welcher Stelle der Pflanze immer zum Vorschein gelangen, heissen Adventivknospen."

HOOFDSTUK II.

OVER KNOPVORMING AAN BLADEREN.

Knopvorming aan bladeren kan op verschillende wijzen en onder verschillende omstandigheden plaats grijpen. Zoo vormen bij sommige planten de bladeren pas knoppen, nadat zij van de plant afgezonderd zijn, bij andere daarentegen reeds, terwijl zij nog aan de plant bevestigd zijn. In het eerste geval ontstaan de knopvormende meristemen òf in de weefselwoekering van het blad, die als gevolg van de verwonding optreedt, en zijn dus callusknoppen, òf direct uit het bladweefsel zonder tusschenkomst van een callus. Bij de bladeren, die knoppen voortbrengen, terwijl ze nog met de moederplant verbonden zijn, kan men weer onderscheid maken tusschen de gevallen, waarin de knopmeristemen gedurende het geheele leven van het blad aanwezig zijn en die, waarin deze meristemen uit het volwassen weefsel secundair ontstaan.

Van al deze gevallen zullen wij een voorbeeld behandelen en ons daarbij van de zoo juist meegedeelde en schijnbaar zoo natuurlijke indeeling om der overzichtelijkheid wille bedienen. Echter hopen wij tevens duidelijk te maken, dat de verschillen tusschen de diverse wijzen van knopvorming niet zoo groot en de onderscheiden groepen niet zoo scherp omgrensd zijn als 't op het eerste gezicht wel lijkt.

Beginnen wij onze besprekingen met het behandelen van de knopvorming aan van de plant afgezonderde bladeren.

I^o Afdeeling. Knopvorming aan van de plant
gescheiden bladeren.

CALLUSKNOPPEN.

Wanneer men een blad van *Begonia discolor* van de plant neemt en men steekt het met den steel in vochtig zand, dan duurt 't gewoonlijk niet lang, zoo voor voldoende warmte en vochtigheid van de omgeving gezorgd wordt, of het basale gedeelte van den bladsteel vormt endogeen ontstaande wortels. Spoedig ziet men aan den bladsteel ook knoppen verschijnen, waarvan de ontwikkeling door **Wakker** is nagegaan en als volgt beschreven ¹⁾;

»Het begin van alles is een deeling der parenchymcellen, die in de nabijheid der wondvlakte om en tusschen de vaatbundels liggen, door wanden in allerlei richtingen; ook hier is het gevolg van dit proces het optreden van een cambiummantel, waaruit later kortcellige vaatbundel-elementen gevormd worden. Wanneer de deeling in het parenchym eenigen tijd voortgeduurd heeft, begint het ook in de epidermiscellen en wel door tangentialen wanden. Het collemchym, dat beide scheidt, is dan nog onveranderd. De deeling van de epidermis gaat door, totdat een merkbaar dikke laag gevormd is; deze heeft al groeiende een min of meer onregelmatige gedaante aangenomen en vertoont diens-tengevolge groot verschil in ontwikkeling. De dikkere plaat-

¹⁾ J. H. Wakker, Onderzoekingen over adventieve knoppen. Academisch Proefschrift, Haarlem, 1885, pag. 49 e. v.

sen kenmerken zich spoedig door het aannemen van een eigenaardige donkere tint als meristemen, vanwaar de vorming der eerste schubben, zoowel als van de as uitgaat. Ook hier duurt het langen tijd, voordat het vaatbundelverband met het moederblad tot stand komt en altijd wordt dit voorafgegaan door een vorming van vaatbundel-elementen in de zich deelende epidermis zelve. Eerst na het ontstaan der eerste schubben, ziet men ook deelingen in het collenchym optreden en wel zoodanig, dat de langste as der zich vormende cellen min of meer overeenstemt met den straal van den bladsteel, en op deze wijze worden de verbindende vaatbundels gevormd. Hier, zoowel als in de opperhuid, vindt men de karakteristieke korte elementen in deze bundels terug.”

»Is de verbinding door vaatbundels tot stand gekomen, dan groeien de knoppen snel verder; zij vormen dan grootere bladen, die zich boven het oppervlak van den bodem verheffen en weldra begint ook de stengel zich te strekken en de nieuwe plant is gereed.”

Het is evenwel volstrekt niet noodzakelijk, dat een blad met bladsteel en al gestekt wordt. Men kan evengoed knoppen krijgen, wanneer men alleen de bladschijf, of zelfs gedeelten van deze laatste op vochtig zand legt. (Wakker, l. c. pag. 23).

Stekt men afgesneden stukken bladschijf, dan begint de nieuwvorming eveneens met een deeling van de parenchymcellen, rondom de vaatbundels bij dunnere nerven of om en tusschen de vaatbundels, wanneer men met dikkere nerven te doen heeft. Evenals bij den bladsteel volgt hierop spoedig een begin van de deeling der epidermiscellen. Dit gebeurt aan de bovenzijde over de ge-

heele lengte van de snijvlakte, aan de onderzijde alleen op de hoogte van de nerf zelf. De verklaring hiervoor vindt **Wakker** in de structuur van de epidermis. Ter hoogte van de dikke nerven bestaat de bovenste epidermis uit kleine, dikwandige cellen, het overige deel is uit groote, dunwandige cellen opgebouwd; in de bovenste epidermis bevinden zich geen stomata. De opperhuid der onderzijde bestaat uit zeer dunwandige, kleine cellen en talloze stomata.

Bij zwakkere nerven ontbreken aan de bovenzijde de dikwandige cellen en ook het collenchym, dat steeds aan de dikwandige opperhuid grenst; wordt daar niet aangetroffen en grenzen dus de dunwandige groote epidermiscellen direct aan het palissade-parenchym.

»Het is nu bij voorkeur en het eerst aan de onderzijde, dat zich de adventieve knoppen ontwikkelen. Aan de dikke nerven ontstaan zij ook aan de bovenzijde, ja soms vindt men ze hier op geringen afstand van de nerf. Voor alle gevallen geldt, dat de epidermiscellen beginnen met een tangentialen dwarswand te maken, welke niet door een zoo groot aantal evenwijdige gevolgd wordt als bij de bladstelen. De deeling in allerlei richtingen begint zeer spoedig, waardoor een meristeem ontstaat, dat zich later boven de omliggende cellen verheft, en waarin zich hier en daar vaatbundels vormen. In het parenchym deelen zich dan ook de cellen, om een vaatbundelverbinding te doen tot stand komen.»

Een interessant verschijnsel, dat **Wakker** bij deze knopvorming waarnam, zij hier nog even vermeld. Bij *Begonia discolor* vormt zich een knol aan 't ondereinde van de plant en ontstaan ook knolletjes in de oksels der bladeren;

aan 't eind van het jaar, als de eerste volwassen is en bladeren en stengel leeggezogen zijn, valt de stengel aan de knopen uiteen. De okselknolletjes komen zodoende vrij en van de plant zelf blijft boven den grond niets over. In 't volgende voorjaar kunnen zich uit den hoofdknol en de okselknolletjes nieuwe planten ontwikkelen. Opmerkenswaardig is nu, dat, wanneer men in 't najaar afgesneden bladeren, 't zij in hun geheel, 't zij gedeelten van de bladschijf, stekt, de dan gevormde knoppen niet uitloopen tot bebladerde stengels, maar den vorm van knolletjes aannemen, die volkomen overeenkomen met de bovengenoemde okselknolletjes en evenals deze overwinteren.

Een wondweefsel, waarin zich knopmeristemen differentieeren, vormt zich volgens **Wakker** (l. c. pag. 36) ook aan de bolrokken van *Hyacinthus orientalis*. Bij *Hyacinthus orientalis* evenwel ontstaan de adventieve knoppen, die hier de gedaante van bolletjes aannemen, niet zooals bij *Begonia discolor* uitsluitend uit dat deel van de calluswoekering, dat door de epidermis geleverd is. Precies op dezelfde wijze heeft knopvorming plaats door gestekte bladeren, zooals **Magnus** reeds beschreven heeft ¹⁾.

Bij de Lelies (**Beyerinck** onderzocht *Lilium tigrinum* ²⁾, **Wakker** *Lilium candidum* ³⁾) vormen zich de knoppen op

¹⁾ **P. Magnus**, in Sitzungsber. der Gesellsch. für naturforschende Freunde zu Berlin. (Bot. Zeitg. Jahrg. XXXVI, 1878, pag. 765) en Abh. d. bot. Vereins der Provinz Brandenburg, 1878, pag. 765.

²⁾ **Beyerinck**, Nederl. Kruidk. Archief, 2^e série, Deel III, 1882, pag. 460.

³⁾ **Wakker**, l. c. pag. 36.

dezelfde wijze als bij de Hyacinthen, met dien verstande evenwel, dat de epidermis bij de eersten een minder belangrijke rol bij de knopvorming speelt dan bij de laatsten.

Nog geringer is 't aandeel van de epidermis in de knopvorming bij geïsoleerde bolrokken van *Oxalis Vespertilionis*, waarvan **Wakker** vertelt ¹⁾: »Plaatst men dergelijke geïsoleerde schubben gedurende den zomer in vochtig zand, dan begint ook hier de vorming van een phellogeen onder de wondvlakte, wat gepaard gaat met een gedeeltelijke oplossing van het zetmeel in de onderste deelen der schubben, waarop deze op de gewone wijze van uiterlijk veranderen. In dit weefsel nu differentieert zich een meristeem, dat volkomen exogeen geplaatst is, maar waarbij de epidermis geen actieve rol speelt, zooals bij de Hyacinthen.»

KNOPVORMING AAN GEÏSOLEERDE BLADEREN ZONDER TUSSCHENKOMST VAN CALLUS.

Als voorbeeld hiervan kunnen we bespreken de door **Hans Winkler** ²⁾ onderzochte knopvorming aan de bladeren van *Torenia asiatica*.

Winkler sneed de bladeren aan de basis van den steel af en plantte ze geïsoleerd uit. Aan de basis van den steel ontstond dan een callus en talrijke wortels ontsprongen gedeeltelijk uit dit callus, gedeeltelijk uit den bladsteel zelf. Na enkele weken begon de vorming van sprui-

¹⁾ l. c. pag. 40.

²⁾ **H. Winkler**, Über regenerative Sprossbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica* L. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXI, 1903, pag. 96 e. v.).

ten aan de bladeren. Zij ontstonden uit knoppen, die volstrekt niet tot de basis van den bladsteel beperkt waren, maar zich ook vormden op den bladsteel zelf of op elk willekeurig punt van de bladschijf. Verscheidene van deze knoppen ontstonden gelijktijdig en op de meest uiteenlopende deelen van het blad.

De ontwikkeling dezer knoppen beschrijft **Winkler** als volgt (l. c. pag. 98):

»Die ersten Spuren der beginnenden Sprossbildung sind natürlich makroskopisch noch nicht erkennbar, aber mikroskopisch leicht nachzuweisen. Sie bestehen darin, dasz sich zunächst die Epidermiszellen der morphologischen Oberseite längs der Spreitennerven erster und zweiter Ordnung und über dem Hauptbündel des Blattstieles lebhaft teilen, und zwar fast ausnahmslos durch Querwände, d. h. durch Wände, die senkrecht zum Verlauf der Nerven orientirt sind. Manchmal teilt sich von den vier bis fünf Zellenzügen, die sich von der Basis des Blattstieles an bis in die Spitze des Blattes hinein in kontinuierlichen Reihen hinziehen, jede einzelne Zelle 5 – 10 und noch mehr mal, manchmal nur eine bestimmte, immer aber sehr erhebliche Anzahl. Nur selten greift der Prozesz auf die weiter links und rechts von den Nerven gelegenen Epidermiszellen mit gewellten Contouren ¹⁾ hinüber.

Eine Bevorzugung der Stellen, wo Seitennerven abzweigen, lässt sich nicht nachweisen, ebensowenig etwa eine zeitliche Bevorzugung der basalen Zellen; der Tei-

¹⁾ Alle cellen der epidermis hebben gegolfde zijwanden, alleen die, welke onder en boven de 3 groote vaatbundels liggen, zijn parallelwandig en parenchymatisch gestrekt.

lungsprozess setzt an allen Stellen ungefähr gleichzeitig ein, gleichgültig, ob sie der Basis oder der Spitze des Blattes mehr genähert sind."

»Eine Längsstreckung in der Richtung des Nervenverlaufes folgt dieser intensiven Teilung nicht. Die einzelnen Zellen fächern sich also in weitgehendem Masse, ohne zunächst eine Volumeänderung zu erfahren, ein Vorgang der natürlich zu einer erheblichen relativen Vermehrung der Plasma- und Kernsubstanzen führt und den wir als *Furchung* bezeichnen wollen. Wir werden später sehen, dass ganz allgemein jede nicht mehr embryonale Zelle vor der Regeneration einen solchen Furchungsprozess durchzumachen hat.

Sehr bald beginnen sich nun die Sprosse zunächst als flachgewölbte Protuberanzen über die Oberfläche der Spreite und des Blattstieles emporzuheben. Sie können von einer einzigen Epidermiszelle ausgehen, wie die Adventivsprosse mancher Begonienblätter, meist aber treten mehrere, 4 oder 5 neben einander liegende Zellen zu einem Vegetationspunkte zusammen."

Knopvorming op deze wijze aan geïsoleerde bladeren is ook waargenomen bij verschillende *Droseraceae*, zooals *Drosera intermedia* (Naudin ¹), *Drosera rotundifolia* (Nitschke ²), *Drosera capensis* (Heinricher ³), Winkler), *Dionaea mus-*

¹) Naudin, Note sur des bourgeons nés sur une feuille de *Drosera intermedia* (Ann. d. sc. nat. 2^e série, Botanique, T. XIV. Paris 1840, pag. 14—16).

²) Th. Nitschke, Wachstumsverhältnisse des rundblättrigen Sonnentaues (Bot. Zeitg. Jahrg. 18, 1860, pag. 56—61 en 65—69).

³) E. Heinricher, Zur Kenntnis von *Drosera* (Zeitschr. d. Ferdinandeums für Tirol und Vorarlberg, 3^{te} Folge, Heft 46. Innsbrück 1902, pag. 1—31).

cipala (**Beyerinck** ¹⁾) en *Aldrovanda vesiculosa* (**Nitschke** l. c.).

Bij de *Droseraceae* worden, wanneer de bladsteel aan de schijf gelaten wordt, alleen knoppen gevormd door de laatste. Toch is ook de steel in staat spruiten voort te brengen, doch slechts dan, wanneer hij afzonderlijk, afgescheiden van de schijf in daarvoor gunstige omstandigheden gebracht wordt. Dat bij de *Droseraceae* inderdaad de knoppen onafhankelijk van callus nieuw gevormd worden en men hier niet met de verdere ontwikkeling van geproformeerde meristemen of embryonaal gebleven celgroepen te doen heeft, is aangetoond door **Beyerinck** (l. c. pag. 120) en **Winkler** (l. c. pag. 105).

Over knopvorming aan geïsoleerde bladeren van varens zijn waarnemingen gedaan door **Karsten** en **Hofmeister** aan de stipulae van *Marattiaceae*, door **Hofmeister** aan afgescheurde bladstelen van *Athyrium Filix femina* e. a. Nauwkeurige onderzoekingen zijn op dit gebied vooral door **Heinricher** ²⁾ en **Palisa** gedaan.

¹⁾ **Beyerinck**, Verh. d. Koninkl. Akad. v. Wetensch. Deel XXV, 1887, pag. 121.

²⁾ **E. Heinricher**, a. Adventivknospen an der Wedelspreite einiger Farne (Sitzungsber. der K. Akad. der Wissensch. in Wien Jahrg. 1878 en Jahrg. 1881).

b. Ueber die Widerstandsfähigkeit der Adventivknospen von *Cystopteris bulbifera* gegen das Austrocknen (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XIV, 1896, pag. 242).

c. Ueber die Regenerationsfähigkeit der Adventivknospen von *Cystopteris bulbifera* (L.) *Bernhardi* und der *Cystopteris*-Arten überhaupt (Botanische Untersuchungen. Festschrift. f. Schwendener, Berlin 1899, pag. 150—164).

Heinricher, die o. a. de knoppen bestudeerde, welke ontstaan aan de basis van geïsoleerde schubben der broedknoppen van verschillende *Cystopteris*-soorten en van de gewone bladeren van *Cystopteris montana*, *fragilis*, *alpina* en *bulbifera*, had uit zijne waarnemingen de volgende conclusies getrokken (l. c. *d*):

»Die Knospen kommen mehr oder minder in den untersten Partien der Wedelbasen auf ihrer Oberseite zu Entwicklung. Meist entwickeln sie sich mehr den Flanken genähert und vorwiegend nur in Einzahl oder in Zweizahl (dann auf jede Flanke eine). Doch ist die Zahl der Knospen offenbar nicht streng begrenzt, es wurden auch drei Knospen (*Cystopteris alpina*), und vier (*Cystopteris fragilis*) beobachtet; und so wie für die Niederblätter der *Cystopteris bulbifera* gezeigt wurde, dasz der Ort der Knospenbildung nicht so eng begrenzt sei und Knospen auch in der Mediane des Blattes sich entwickeln können (vergl. Fig. 1) so wurde Aehnliches auch hinsichtlich der Knospenstellung an den regenerirenden, ausgelegten Wedelbasen festgestellt.»

De ontwikkelingsgeschiedenis van deze knoppen had **Heinricher** zelf niet nagegaan, doch als zijn vermoeden uitgesproken, dat zij niet uit gepraeformeerde cellen zouden ontstaan, maar zich *nieuw* zouden vormen uit enkele weinige, oppervlakkig gelegen cellen. De eerste veronder-

E. Heinricher, *d*. Nachträge zu meiner Studie über die Regenerationsfähigkeit der *Cystopteris*-Arten (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XVIII, 1900, pag. 109—121).

J. Palisa, Die Entwicklungsgeschichte der Regenerationsknospen, welche an den Grundstücken isolirter Wedel von *Cystopteris*-Arten entstehen (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XVIII, 1900, pag. 398—400.)

stelling, dat er geen gepraeformeerde cellen aanwezig zouden zijn, is door **Palisa** bevestigd, doch hij vond, dat de knoppen zich eenigszins anders ontwikkelen dan **Heinricher** zich had voorgesteld. Zij ontstaan namelijk niet direct uit enkele oppervlakkige cellen. Door de deelingen van verscheidene epidermiscellen ontstaat eerst eene woekering, waarin zich vroeg of laat eenige topcellen differentieeren. En pas als die topcellen zich gedifferentieerd hebben, is er van knoppen sprake, zegt **Palisa** («Erst vom Zeitpunkte der Bildung einer Scheitelzelle kann man eigentlich von Regenerationsknospen sprechen, da erst hiermit die Anlage einer neuen Pflanze gegeben ist»). De overgang tot den toestand, zooals **Heinricher** zich dien voorstelde, wordt echter gevormd door gevallen, waarin de woekering slechts uit enkele weinige cellen bestaat en de topcel zich direct in 't begin vormt.

In 't laatst besproken geval, de knopvorming aan geïsoleerde bladeren en knopshubben van *Cystopteris* soorten, waar aan de differentiatie van de eigenlijke adventieve knoppen de vorming van een grootere of kleinere callusachtige woekering voorafgaat, heeft men klaarblijkelijk te doen met een wijze van knopvorming, die tusschen de beide groepen van knoppen aan geïsoleerde bladeren instaat.

Het is meer dan waarschijnlijk, dat bij beide wijzen van knopvorming deze het resultaat is van één en dezelfde eigenschap der elementen van het bladweefsel. Deze eigenschap is echter in 't eene geval, knopvorming zonder

voorafgaande callusvorming, meer actief dan in 't tweede, waarin de cellen van het bladweefsel niet direct zelf in den meristematischen toestand kunnen overgaan, maar dit vermogen zich pas openbaart in de afstammelingen dezer cellen, waaruit het callus is opgebouwd. Protoplasma en kernen van de calluscellen stammen direct af van de gelijknamige elementen der cellen, waaruit zij ontstaan zijn. Daar toch de kernen de dragers der erfelijke eigenschappen zijn en de kernen van het callus de deelproducten zijn van de kernen van het oorspronkelijke bladweefsel, ligt ook de veronderstelling voor de hand, dat de eigenschap der meristeemvorming, die de calluscellen bewijzen te bezitten, in de kernen van het onveranderde bladweefsel reeds latent aanwezig was.

Maar dan zijn ook de beide wijzen, waarop zich aan van de moederplant gescheiden bladeren knoppen kunnen vormen, niet twee geheel op-zichzelf staande, doch slechts gradueel verschillende verschijnselen.

Behalve in de door **Palisa** bij de knopvorming der *Cystopteris*soorten waargenomen verschijnselen ligt voor deze opvatting ook een steun in 't gedrag van gestekte bladeren van *Begonia Rex*. Stekt men deze bladeren, na op de in de praktijk gebruikelijke manier in de blad-schijf de nerven op verschillende plaatsen doorgesneden te hebben, dan ontstaat apicaal van de wonden een callus, waardoor evenals bij *Begonia discolor* knoppen gevormd worden. Maar behalve deze callusknoppen vormt het blad nog andere knoppen op plaatsen, die van de sneevlakten verwijderd zijn, langs de geheele lengte der nerven en op de plaats, waar steel en schijf in elkaar overgaan. Deze knoppen ontstaan uitsluitend uit 6 à 8

meristematisch geworden epidermiscellen (**F. Regel, Hansen, Wakker**).

In de meegedeelde citaten hebben we eenige malen voor de knoppen, die aan geïsoleerde bladeren of stukken van bladeren ontstaan, den naam *regeneratieknoppen* zien gebruiken.

Tegenover *regeneratie* pleegt men te stellen *reproductie*.

De eerste, die in dit verband van regeneratie en reproductie gesproken heeft, schijnt **Wakker** te zijn. Van regeneratie is door **Wakker** alleen gesproken bij de verschijnselen aan geïsoleerde deelen van wortels en stengels (**Wakker**, l. c. pag. 43 en 44). Bij wortels b.v.b. dienen, volgens zijne voorstelling, de stengels, die zich aan de basale wondvlakte vormen, om den stengel, die verloren is gegaan, te vervangen, te regenereren en daarom noemt hij de knoppen, waaruit zij ontstaan, regeneratieknoppen. De knoppen daarentegen, die door een blad gevormd worden, 't zij nadat dit van de plant verwijderd is, 't zij terwijl het nog daarmee verbonden is, leveren een geheel nieuw individu, reproduceeren de plant en worden door **Wakker** daarom genoemd reproductieknoppen.

Tegenwoordig rekent men alle veranderingen, die aan plantendeelen, welke op de een of andere manier verwond zijn, en dus ook die, welke aan van de plant afgescheiden bladeren plaats grijpen, tot de regeneratie-verschijnselen. Regeneratie in de door **Wakker** aan dat woord gehechte beteekenis, nieuwvorming dus van een deel, dat verloren gegaan is, een verschijnsel, dat in 't dierenrijk zeer algemeen, bij planten evenwel slechts in beperkte

mate schijnt voor te komen, noemt men thans *echte regeneratie* of met **Küster** ¹⁾ *restitutie* (zie ook **Němec** ²⁾ en **Figdor** ³⁾.

Tot de regeneratie-verschijnselen in wijderen zin behoort dan ook de knopvorming aan van de moederplant gescheiden bladeren, en vat men deze knoppen samen als regeneratieknoppen. Maar eenheid in het toepassen van deze benaming is er niet. Zoo spreekt **Goebel** in zijn *Organographie* ⁴⁾ van het *reproductie*-vermogen van geïsoleerde bladeren en **Riehm** ⁵⁾ van de *regeneratieverschijnselen* bij *Cardamine pratensis*. Daarom en ook om redenen, die later duidelijk zullen worden, heb ik 't zorgvuldig vermeden, den naam regeneratieknoppen te gebruiken en zal ik mij ook verder aan dit principe houden.

IIe Afdeling. Knopvorming aan bladeren, die met de plant in samenhang blijven.

Voorbeelden van knopvorming aan bladeren, terwijl zij met de moederplant verbonden blijven, zijn voornamelijk bij de *Pteridophyta* te vinden. Het is niet mijn plan, deze knopvorming bij varens met de variaties, wat betreft de plaats, die de knoppen op de bladeren innemen, ook maar overzichtelijk te behandelen.

Dit zou trouwens overbodig zijn, daar zulk een over-

¹⁾ E. Küster, Pathologische Pflanzenanatomie, Jena, 1903, pag. 8—20, I Kapitel.

²⁾ B. Němec, Studien über die Regeneration, Berlin 1905.

³⁾ W. Figdor, Über Restitutionsvorgänge an Blättern von Gesneriaceen (*Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Botanik*, Bd. 44, 1907, pag. 41—56).

⁴⁾ K. Goebel, Organographie der Pflanzen, Jena 1898—1901, pag. 39.

zicht, waarin alle mogelijke gevallen en de litteratuur, die er betrekking op heeft, besproken worden, voor korten tijd gegeven is door **Walter Kupper** ¹⁾.

In alle gevallen, waarin hunne ontwikkelingsgeschiedenis is nagegaan, is gebleken, dat deze knoppen exogeen ontstaan en, wat ons op 't oogenblik 't meest interesseert, reeds aangelegd worden, terwijl het blad nog pas enkele millimeters lang is en nog geheel uit embryonaal weefsel bestaat (**Kupper**, l. c. pag. 391 e. v., **Goebel** ²⁾).

Minder algemeen dan bij de Vaatkryptogamen worden deze knoppen aangetroffen bij de Phanerogamen. Doch zijn ook in deze groep een vrij groot aantal gevallen waargenomen. Vooreerst behooren hiertoe naar alle waarschijnlijkheid eenige gevallen, die echter nog niet nauwkeurig onderzocht zijn, zooals de knoppen op de bladeren van *Lycopersicum* ³⁾, *Malaxis paludosa* ⁴⁾, *Chelidonium majus* ⁵⁾, *Levisticum officinale* ⁵⁾, *Yucca gloriosa* ⁶⁾, *Curculigo orchidioides* ⁷⁾, en eenige andere.

Evenals bij de varens worden deze knoppen ook bij

⁵⁾ **E. Riehm**, Beobachtungen an isolirten Blättern (Zeitschr. f. Naturw. Bd. 77, Stuttgart 1905, pag. 281).

¹⁾ **W. Kupper**, Über Knospnbildung an Farnblättern. (Flora oder allg. Bot. Zeitg. 96 Bd. 1906, pag. 337—408).

²⁾ **K. Goebel**, Ueber Regeneration im Pflanzenreich (Biol. Centralbl. Bd. XXII, 1902), pag. 388 e. v.

³⁾ **P. Duchartre**, Note sur des feuilles ramifères de tomates (Ann. d. sc. nat., Sième série. Bot. T. XIX, Paris 1853, pag. 241—251).

⁴⁾ **Beycrinck**, Verh. d. Koninklijke Akad. v. Wetensch. Deel XXV, 1887, pag. 30.

⁵⁾ **A. Braun**, Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältniss zur Species etc. (Abh. Königl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, a. d. J. 1853, Berlin 1854), pag. 76.

⁶⁾ **L. Lutz**, Sur un cas de viviparité observé sur les feuilles de Yucca (Journal de Botanique. T. XVII, 1903, pag. 377—378).

⁷⁾ *Buds out of place*. Gardeners Chronicle, 21 Februari 1885, pag. 249.

de *Phanerogamen* gewoonlijk reeds aan 't nog in embryonalen toestand verkeerende blad aangelegd. Met zekerheid is dit aangetoond voor de knoppen aan de bladeren van *Bryophyllum* en *Utricularia*.

Het voorkomen van knoppen in de insnijdingen der bladeren van *Bryophyllum calycinum* en *B. crenatum* is een reeds sedert lang algemeen bekend verschijnsel. Voor *Bryophyllum calycinum* is de ontwikkelingsgeschiedenis dezer knoppen nagegaan door Berge ¹⁾. Aan 't geen door **Berge** met betrekking hierop wordt meegedeeld, ontleenen wij 't volgende (l. c. pag. 95, 96): »Die Adventivknospen der Blätter von *Bryophyllum* entstehen exogen. Im Grunde der Kerbeinschnitte befinden sich zwei von einander verschiedene farblose Gewebe, von welchen das eine in der mittleren Partie einer Einsenkung des Blatt-randes gelegene ein *meristematisches*, ein Bildungsgewebe, das andere in der untern Blatthälfte befindliche ein *collenchymatisches* ist. Ein Gefäßstrang des Mutterblattes läuft bis zum meristematischen Gewebe, welches letzteres allein die Knospe erzeugt. Bei der Weiterentwicklung der Bildungsgewebe bleibt der eigentliche Scheitel der Adventivknospen im Wachstum sehr zurück, und entstehen die beiden Primordialblätter (die Glieder des ersten Blattpaares) *nicht gleichzeitig*, das zuerst angelegte ist der untern Fläche des Mutterblattes zu gelegen, eine auf beiden Primordialblättern senkrechte Ebene steht also auch senkrecht auf dem Mutterblatte.

Die Knospenanlagen sind schon an sehr jungen Blät-

¹⁾ H. Berge, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Bryophyllum calycinum*, Zürich 1877.

tern ¹⁾ deutlich zu erkennen und bilden sich bereits an am Sprosse vegetirenden weiter aus ²⁾, man nimmt nämlich schon an noch nicht erwachsenen Mutterblättern das erste Primordialblättchen wahr, das zweite tritt jedoch meist erst an völlig ausgewachsenen hervor. Zu jungen Pflanzen bilden sich jedoch die Knospenanlagen nie an den noch am Sprosse vegetirenden Blättern aus, hingegen an den losgelösten, und zwar auch an noch nicht völlig ausgebildeten, geschieht dies bei genügender Wärme (20—30° C.) und Feuchtigkeit schnell, die Pflänzchen werden nämlich bereits nach vier Tagen sichtbarer

Die Bildungsgewebe von Mutterblättern gleichen Alters oder eines und desselben Mutterblattes sind nicht von gleichem Grade der Entwicklung, und nie entstehen aus den Kerbeinschnitten aller Blattpartien Pflänzchen."

De meristemem, welke de knoppen vormen, zijn dus reeds aanwezig, wanneer het weefsel van het geheele blad nog in meristematischen toestand verkeert.

Eveneens uit embryonaal gebleven weefsel ontstaan, volgens **Goebel**, de spruiten, die aan de bladeren van verschillende soorten van 't geslacht *Utricularia* ontstaan ³⁾.

Daarentegen vormen zich uit volwassen weefsel nieuw

1) De primordia der knoppen zijn i. a. reeds in een blad, dat pas 7 m.m. lang is, aanwezig.

2) Ik cursiveer.

3) **K. Goebel**, a. Organographie der Pflanzen, Jena 1898—1901, pag. 446.

b. Ueber die Jugendzustände der Pflanzen (Flora, Bd. 72, N. R. Bd. 47, 1889), pag. 41.

c. Morphologische und biologische Studien. (Ann. du Jardin Botanique de Buitenzorg. Vol. IX. Leide 1891), pag. 46, 63, 75, 79, 80.

de meristemen, waardoor de knoppen op de bladeren van *Atherurus ternatus* Bl. (*Pinellia tuberifera* Ten.) gevormd worden (Hansen, l. c. pag. 164 e. v.).

Atherurus ternatus Bl. ontwikkelt zich in 't voorjaar uit 'n diep in den bodem verborgen bol. De aan de oppervlakte gekomen bladcrèn hebben, wanneer zij volwassen zijn, een driedeeligen vorm; de middelste slip van het blad is belangrijk grooter dan de beide laterale slippen. Waar de bladschijf in den bladsteel overgaat, wordt een kleine inzinking gevormd. In deze inzinking nu ontstaan de adventieve knoppen, die den vorm van bolletjes aannemen.

Bovendien ontwikkelen zich nog bolletjes op het zeer lange, onderaan scheedeachtig opgerolde gedeelte van den bladsteel, dat onder den grond verborgen blijft.

De adventieve knop, die op de grens van bladschijf en bladsteel ligt, wordt pas aangelegd, als 't blad volwassen is: »Wenn nun die Bildung des adventiven Sprosses ihren Anfang nimmt, so geht das am bezeichneten Orte liegende Dauergewebe in ein meristematisches über. In den Epidermiszellen werden die Wandverdickungen resorbirt und dieselben zeigen sammt denen des Grundgewebes neue Theilungen, welche durch erneut auftretendes Wachsthum bedingt werden.»

Zeer interessant en wel waard, dat wij er eenige oogenblikken langer bij stilstaan, is de knopvorming aan de bladeren van *Cardamine pratensis* ¹⁾.

¹⁾ Knopvorming aan de bladeren is behalve bij *Cardamine pratensis* ook waargenomen bij *C. amara*, *C. hirsuta*, *C. impatiens* (P. Magnus in de Sitzungsber. der Gesellsch. naturforschender Freunde zu Berlin — Bot. Zeitg. Jahrg. XXXI,

Zooals bekend is, zijn de onderste bladeren van *Cardamine pratensis*, die een wortelroset vormen, gewoonlijk enkelvoudig, doch diep-vindeelig, terwijl de hooger aan den stengel geplaatste bladeren onevengevind zijn.

Alle bladeren vormen knoppen, terwijl ze nog aan de plant bevestigd zijn. Ofschoon er een enkele maal wel eens een knop uitloopt op een nog aan de plant bevestigd blad, ontwikkelen de knoppen zich toch in den regel pas verder, als de foliola afgevallen of de bladeren van de plant afgenomen zijn.

Er vormt zich een knop aan de basis van elk foliolium en een aantal knoppen op de schijf.

De knoppen op de wortelbladeren zijn krachtiger dan die op de hooger aan den stengel geplaatste bladeren; op elk blad wederom is de knop aan de basis van het eindblaadje het krachtigst en zijn de knoppen op de blaadjes van het onderste juk 't minst ontwikkeld.

Van knoppen aan de bladeren bij *Cardamine pratensis* is 't eerst melding gemaakt door **J. S. Naumburg**.¹⁾

Een uitvoerige beschrijving van de plaats, die de knoppen op het blad innemen, werd gegeven door

1873, pag. 629 —) en *C. latifolia* (P. Asscherson, Ueber eine biologische Eigenthümlichkeit der *Cardamine pratensis* L. — Bot. Zeitg. Jahrg. XXXII, 1874, pag. 622 en Festschr. z. Feier des hundertjährl. Bestehens der Ges. naturforsch. Freunde zu Berlin, Berlin 1873 —) en eveneens bij *Nasturtium*. De knopvorming bij *Nasturtium* is 't eerst vermeld door Turpin (Comptes rendus 1839) en nauwkeurig onderzocht door Beyerinck, (Over het ontstaan van knoppen en wortels uit bladen, pag. 469 e. v.). De resultaten van Beyerinck's onderzoek betreffende *Nasturtium* stemmen volkomen overeen met 't geen hij bij *Cardamine* vond en behoeven we dus niet afzonderlijk te bespreken.

¹⁾ J. S. Naumburg, Über eine neue Art der Pflanzenvermehrung. (Römers Archiv für die Botanik, 1stes Stück, Bd. 2, 1799).

Cassini ¹⁾; hij maakt zoowel melding van de knoppen aan de basis der foliola als van die op de bladschijf.

Cassini's waarnemingen werden bevestigd en verdedigd tegen **Schleiden**, die er zich op een twijfelachtige manier over uit had gelaten, door **Münter**. Alleen maakt **Münter** ²⁾ daarbij de opmerking (l. e. pag. 562), dat de plaats, welke de knoppen aan de basis der foliola innemen, geen onbepaalde is; zooals men uit de door **Cassini** gegeven beschrijving zou kunnen opmaken: »dieser Punkt ist nämlich kein unbestimmter, wie es fast bei **Cassini** scheint, sondern er ist stets da zu suchen (und sicher auch zu finden), wo die 3 Hauptnerven des Foliolum aus einander ins Blatt hineinstrahlen, oder was dasselbe ist, im Brennpunkte der 3 Blattnerven; dieser Brennpunkt liegt aber dicht am Blattstiel des Foliolum, auf der innern, d. i. der der Axe zugekehrten Oberfläche.»

Van de plaats, die de knop op de bladschijf inneemt, wordt meegedeeld, dat deze eveneens een zeer bepaald punt is. Dit punt zou dan liggen in 't midden van een der dikke nerven en gewoonlijk zouden op dit punt van de dikke nerven twee dunne zignerven uitgaan.

Asscherson ³⁾ laat er zich zeer beslist over uit, dat de plaats der knoppen op de bladschijf is daar, waar de

1) **Cassini**, Observation sur les feuilles du Cardamine pratensis (Opuscules phytologiques, T. II, Paris 1826, pag. 340. — Journal de Physique, T. 82, Mai 1816, pag. 408. — Bulletin des sciences, Mai 1816, pag. 71).

2) **J. Münter**, Bemerkungen über besondere Eigentümlichkeiten in der Vermehrungsweise der Pflanzen durch Knospen. 1. Artikel. Ueber die Vermehrung der Cardamine pratensis L. vermittelst der Blätter (Bot. Zeitg. 3ter Jahrgang, Berlin 1845, pag. 537, 561, 563, 689).

3) Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin (Bot. Zeitg. Jahrg. XXXI, 1873, pag. 629).

nerven zich vertakken en nergens anders: »Die Knospen sassen immer nur auf der Oberseite über der Gabelung der Nerven.»

Ditzelfde geven ook aan **Vöchting** (l. c. pag. 103), **Beyerinck**¹⁾ en **Goebel**²⁾. **Riehm** evenwel kan zich met deze uitspraak niet geheel vereenigen³⁾.

Wel zag ook **Riehm** (l. c. pag. 282) in de meeste gevallen de knoppen boven de vertakkingen der vaatbundels optreden, doch bij een groot aantal der door hem onderzochte bladeren vormden ze zich ook op andere punten, d. w. z. ook boven de vaatbundels, maar op plaatsen, waar deze zich niet vertakten.

Vöchting (l. c. pag. 103) had reeds aangegeven, dat de primordia der knoppen al op jonge bladeren aanwezig zijn. Deze waarneming is door **Beyerinck** bevestigd (l. c. pag. 55): »Meristematische Zellgruppen, welche offenbar Knospen werden mussten, konnte ich schon an noch sehr jungen und wachsenden Blättchen an den Gabelstellen der Nerven auffinden.»

Daarentegen deelt **Hansen** (l. c. pag. 158) mee, dat de meristemen ontstaan uit reeds volwassen cellen. Hij beschrijft uitvoerig, hoe vooreerst van de dikwandige epidermiscellen de wanden door oplossing der verdikkingen dunner worden en de cellen zich vervolgens door radiale wanden deelen. Gelijktijdig hiermee beginnen ook de onder de epidermis gelegen cellen, nadat de celwanden zich verdund hebben, zich te deelen en gaan in meriste-

1) **Beyerinck**, Verh. d. Koninkl. Akad. v. Wetensch., Deel XXV, 1887, pag. 55.

2) **Goebel**, Biol. Centralbl., Bd. XXII, 1902, pag. 424.

3) **E. Riehm**, Beobachtungen an isolirten Blättern (Zeitschr. f. Naturw. Bd. 77, Stuttgart 1905, pag. 281—314).

matischen toestand over. Deze verandering schrijdt, volgens **Hansen**, zoo langzaam voort, dat men den overgang van volwassen in verjongd weefsel duidelijk kan waarnemen: »Zum Theil haben die Zellen noch ungleichmässige Membranen.»

Hoe 't mogelijk was, dat twee zulke exact werkende onderzoekers als **Beyerinck** en **Hansen** tot zulke tegenstrijdige resultaten konden komen, daarvoor heeft **Riehm** de verklaring gevonden. **Riehm** deed n.l. de ontdekking, dat de knoppen aan de basis en die op de schijf der foliola zich in dit opzicht niet volkomen gelijk gedragen. Van de eerstgenoemde vertelt hij: »Bei allen Pflanzen, bei den im Gewachshaus kultivierten und bei den im Freien gewachsenen, findet man an der Basis aller Blättchen ein Komplex meristematischer Zellen. Ich hebe ausdrücklich hervor, dasz man diese Zellkomplexe an allen, auch den jugendlichen Blättchen (Fig. 2) findet.»

De meristemen dus, waaruit de *knoppen aan de basis der foliola* zich ontwikkelen, ontstaan niet uit volwassen weefsel, maar zijn evenals bij *Bryophyllum* en *Utricularia* *embryonaal gebleven celgroepen*.

Anders is 't evenwel met de knoppen, die op de blad-schijf gelegen zijn.

De schijf der bladeren van planten, die onder gewone omstandigheden in 't wild waren opgegroeid, bleek steeds geheel uit volwassen weefsel te bestaan. Zulke bladeren hebben evenwel 't vermogen knoppen op de blad-schijf te vormen en, concludeert »**Riehm**»: »*diese Knospen entstehen also aus Dauergewebe.*»

Bij een reeds geruimen tijd in een kas gekweekte plant evenwel vond **Riehm** ook bij de kleine nog jonge bladeren

boven de vertakkingen der dikke nerven meristematische cellen. Hier ontstonden dus de knoppen op de bladschijf uit *embryonaal gebleven celgroepen*.

Hansen had alleen de knoppen op de bladschijf en vermoedelijk alleen van buiten verzamelde planten onderzocht. **Beyerinck** daarentegen liet zijne planten zich binnenshuis ontwikkelen onder omstandigheden, die den bloei belemmerden en de knopvorming in de hand werkten en zoo kwam 't, dat hij op bladeren van allerlei leeftijd primordia vond.

Riehm vindt, dat uit zijne waarneming blijkt, hoe ongelukkig 't begrip »Adventivbildung» gekozen is. Volgens de definitie van **Sachs**, zouden de knoppen aan de basis der foliola normaal zijn, en zou men door wijziging der omstandigheden op de lamina naar believen normale of adventieve spruiten kunnen doen ontstaan.... »Und ich glaube aus dem, was eben über die Knospenbildung bei *Cardamine* gesagt ist, geht deutlich hervor, wie nötig es ist, den Begriff »adventiv» fallen zu lassen.»

»Nach der Definition von **Sachs** (1892 p. 1125), und das ist noch die beste, die existiert», zegt **Riehm**. Maar deze definitie is *niet* de beste, integendeel! Uit **Riehm's** waarneming bij *Cardamine* volgt dan ook niet de noodzakelijkheid, 't begrip »adventief» te laten vallen, maar met de feiten, die wij in Hoofdstuk I vermeld hebben, bewijst zij, hoe wenschelijk 't is, de definitie van **Sachs**, als zijnde beslist onbruikbaar, over boord te werpen.

Maar uit 't geen **Riehm** bij *Cardamine* waarnam, kunnen wij nog een andere niet minder gewichtige gevolgtrekking maken. Men heeft 't bij *Cardamine*, als 't ware, in de hand, een en 't zelfde knopprimordium uit embryo-

naal gebleven bladweefsel of uit »Dauergewebe» te doen ontstaan. Tusschen een knopmeristeeem, dat uit volwassen weefsel nieuw ontstaat, zooals bij *Atherurus ternatus* Bl. en een, dat als embryonale celgroep te midden van een omgeving, die volwassen werd, bestaan bleef, zooals bij *Bryophyllum* en *Aneimia*, bestaat dus geen eigenlijk geen principieel verschil.

Evenals we dus bij onze beschouwingen over de knopvorming aan geïsoleerde bladeren tot de conclusie kwamen, dat er tusschen de beide soorten van knoppen, die men daarbij kan onderscheiden, geen eigenlijk, doch slechts een gradueel verschil bestaat, zoo zijn we tot dezelfde gevolgtrekking gekomen voor de beide wijzen, waarop knopvorming aan nog met de moederplant verbonden bladeren kan plaats hebben.

Maar evenmin is de grens scherp tusschen de beide hoofdafdeelingen, tusschen knopvorming aan geïsoleerde bladeren en knopvorming aan bladeren, die met de plant in samenhang blijven.

Goebel zegt ¹⁾:

»1. Bei den Regenerationserscheinungen handelt es sich um eine Entfaltung schlummernder (latenter) Anlagen. Sie lassen sich deshalb nicht scharf trennen von den Fällen, in welchen die Entfaltung normal angelegter Organe durch äussere und innere Reize veranlasst wird, mit anderen Worten, die Regeneration ist bedingt durch »Korrelation».

2. Bei verletzten Pflanzenteilen wird der entfernte Teil

¹⁾ K. Goebel, Über Regeneration im Pflanzenreich (Biol. Centralbl. Bd. XXII, 1902), pag. 386.

neugebildet (»restituiert»), im allgemeinen nur bei embryonalem Gewebe. Bei Pflanzenteilen, die in den Dauerzustand übergegangen sind, wirkt die Abtrennung und Verletzung dahin, dass ein Teil der Zellen wieder in den embryonalen Zustand übergeht und dadurch zu Neubildung befähigt wird. Es reagiert auch hier also nur das »Keimplasma» ebenso wie im ersten Fall, nur nicht direkt, sondern indirekt, weil es in den Dauerzellen sozusagen in inkrustiertem Zustand vorhanden ist.»

Welke zijn nu de overwegingen, welke er ons toe leiden, te beweren, dat er tusschen knopvorming aan van de plant gescheiden bladeren en knopvorming aan bladeren, die daarmee in samenhang blijven, geen scherpe grens te trekken is?

1. Er is een plantengenus, binnen de grenzen waarvan voorbeelden van beide soorten van knopvorming te vinden zijn. Ik bedoel het juist door z'n knopvormingsvermogen zoo bekende geslacht *Begonia*.

Van *Begonia*-soorten, wier bladeren na van de plant gescheiden te zijn, knoppen vormen, callusknoppen of knoppen zonder tusschenkomst van een callus hebben we alreeds gesproken; wij noemden als voorbeelden *Begonia discolor* en *Begonia Rex*.

Een *Begonia*, welker bladeren spruiten voortbrengen, terwijl 't verband met de moederplant ongestoord blijft, is *Begonia sinuata*. **Meissner** ¹⁾ vertelt hiervan:

»Man bemerkt an denselben, auf der Basis der herzförmigen Blattfläche ein halbkugeliges, braunes Höckerchen von der Grösze eines Hirsekornes bis zu der eines

¹⁾ Linnæa 1838; pag. 15 van het »Litteraturbericht».

Pfefferkornes, welches an vielen Blättern noch als unentwickelte Knospe erscheint, an andern aber schon ein gestieltes Blatt, ja oft sogar einen Blumenstiel entwickelt hat. Die aus jenen Blattknöllchen entsprungen Blättern tragen gewöhnlich selbst bereits wieder ein gleiches Knöllchen, welches oft ebenfalls schon ein junges Pflänzchen getrieben hat, so dasz oft drei bis vier Generationen, teils blühend, teils schon mit reifen Früchten, auf einander sitzen."

Duchartre ¹⁾ zag aan de basis der schijf van vele bladeren inflorescenties optreden bij een culturbastaard, *Begonia Amaliae*, terwijl **Peter-Peterhausen** ²⁾ van eenzelfde waarneming bij *Begonia coriacea* melding maakt.

2. Dezelfde omstandigheden, welke de gepraeformeerde knoppen aan het blad van *Bryophyllum* er toe brengen, zich verder te ontwikkelen, bewerken én de vorming én het uitloopen van de knoppen op de bladeren van *Begonia Rex*.

De knoppen op de bladeren van *Bryophyllum* loopen onder gewone omstandigheden pas uit, als 't blad van de plant gescheiden is; niet voor 't verband tusschen blad en plant verbroken is, ontstaan onder gewone omstandigheden bij *Begonia Rex* in het volwassen bladweefsel de knopvormende meristemen en ontwikkelen zich uit de laatste de adventieve spruiten.

Het was **Goebel** reeds vroeger gelukt, bij *Bryophyllum* knoppen op bladeren, die nog in ongestoord verband

¹⁾ **Duchartre**, Note sur un *Begonia* qui produit des inflorescences epiphyllies. (Bull. d. la Soc. Bot. de France. T. XXXII, 1885; pag. 86 c. v.).

²⁾ **H. Peter-Peterhausen**, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Brutknospen, Hameln, 1876, pag. 46.

met de plant stonden te doen uitloopen, door van de plant den top en alle zijspruiten weg te nemen ¹⁾. In 1903 ²⁾ heeft hij 't resultaat van een dergelijke proef met *Begonia Rex* gepubliceerd. Van deze plant waren eerst de vegetatiepunten van alle spruiten verwijderd. 't Gevolg daarvan was 't uitloopen van de slapende knoppen, welke voor 't bloote oog niet zichtbaar zijn. Nadat ook deze verwijderd waren, ontwikkelden zich adventieve spruiten aan den stengel. Ook deze werden afgesneden en zoo gelukte het, de planten na veel moeite tot de vorming van spruiten op de bladeren te brengen. **Goebel** is er dus in geslaagd, *de vorming van adventieve spruiten te voorschijn te roepen op nog aan de plant bevestigde bladeren, welke onder gewone omstandigheden pas tot de differentiatie van knopmeristemen overgaan, nadat het verband met de moederplant is opgeheven.*

3. De eigen waarnemingen betreffende de knopvorming aan de bladeren van *Gnetum Gnemon*, zooals in de volgende hoofdstukken uiteengezet zal worden.

1) Über Regeneration im Pflanzenreich, pag. 418, 419.

2) K. Goebel, Morphologische und biologische Bemerkungen. 14. Weitere Studien über Regeneration (Flora, Bd. 92, 1903; pag. 132—146).

HOOFDSTUK III.

HET OPTREDEN VAN KNOPPEN AAN DE BLADEREN VAN GNETUM GNEMON L.

De eerste uiterlijke verandering, die men aan een blad, dat tot de vorming van adventieve knoppen zal overgaan, waarneemt, is, dat zich op den top van dat blad uiterst kleine, gele stipjes vertoonen, die, daar zij doorschijnender zijn dan 't omgevende bladweefsel, vooral dan duidelijk in 't oog vallen, wanneer men het blad bij doorvallend licht bekijkt. Ze doen in dit opzicht wel eenigszins denken aan de oliestippen in de bladeren van de *Rutaceae* of *Hypericum*.

Althans bij de grootere stipjes is met behulp van een loep te zien, dat op die plaats de epidermis van boven- of onderzijde of ook wel van beide zijden tegelijk een weinig naar buiten gewelfd is, zoodat men met een klein blaasje te doen heeft.

Zooals later uitvoeriger zal worden besproken, is de vorming van zulk een blaasje het gevolg van den steek eener schildluis, *Aspidiotus dictyospermi* Morg., en kunnen de blaasjes als zoodanig dan ook op iedere willekeurige plaats van de bladschijf optreden. Tot de vorming van adventieve knoppen echter is normaliter alleen de top van het blad in staat. Het verdere deel van de bladschijf kan alleen dan knoppen vormen, wanneer het

organisch verband met den top op een of andere manier verbroken is. Ook dan evenwel ontstaan ze op dat deel apicaal. Dus alleen die blaasjes, welke aan 't apicale deel van een blad ontstaan zijn, vormen de inleiding tot 't proces der knopvorming.

Eenvoudigheidshalve zullen we bij onze verdere besprekingen alleen maar den bladtop noemen, daar de beschrijving van de hieraan waargenomen verschijnselen ook in de andere gevallen van toepassing is.

Terwijl de blaasjes aanvankelijk, bij doorvallend licht namelijk, gemakkelijk zijn te onderkennen, wordt dit na eenigen tijd moeilijker doordat ook hun omgeving begint te verkleuren. De intensiteit dezer verkleuring is niet altijd dezelfde; meestal wordt de top van het betrokken blad al spoedig beslist geel; in sommige gevallen evenwel behoudt hij nog lang een min of meer groenachtige tint.

Hoewel dat in den beginne macroscopisch niet zoo gemakkelijk waarneembaar is, ondergaat het blad in het gebied der verkleuring tevens een verdikking, welke mede oorzaak is van het moeilijker waarneembaar worden der gele blaasjes.

Langzamerhand wordt de verdikking van den bladtop sterker, waarvan men zich gemakkelijk kan overtuigen door het blad te betasten; zij gaat ten slotte meestal zoover, dat de bladtop stijf en moeilijk te buigen wordt.

Van de gele blaasjes is dan niets meer te zien.

De uitbreiding van dit verkleurings- en verdikkingsgebied in basale richting is zeer verschillend; langs den rand van het blad strekt het zich in de meeste gevallen verder basipetaal uit dan in het midden; doch steeds

blijft het verschijnsel tot het apicale deel van het blad beperkt.

Een nieuw stadium treedt in, wanneer het oppervlak van den verdikten bladtop, dat tot dusver als gevolg van de gelijkmatige zwelling glad was gebleven, oneffen begint te worden. Dit is gewoonlijk zoowel aan 't onderste als 't bovenste oppervlak waar te nemen, doch de bovenkant vertoont 't in den regel in de sterkste mate. Gedurende de eerste weken zijn nu in 't algemeen verder geen opvallende veranderingen te constateeren, tot meestal na ongeveer een maand een wisselend aantal locale verhevenheidjes, geel als de bladtop, die ze voortbrengt, op den voorgrond treedt, en de differentiatie van speciale woekeringscentra aan den dag brengt.

Deze verhevenheidjes zijn 't, waarop we in 't vervolg in 't bijzonder onze aandacht zullen hebben te vestigen.

Terwijl ze aanvankelijk plat zijn en pas bij nauwkeurige beschouwing van den bladtop opvallen, ontwikkelen ze zich geleidelijk, doordat ze vooral in de richting loodrecht op het bladoppervlak grooter worden, tot formeele knobbeltjes. (Pl. I, fig. 4).

Een eigenaardigheid dezer knobbeltjes is, dat ze hun gele kleur tegen een bruinachtige verwisselen. Deze kleursverandering wordt, terwijl de knobbeltjes nog betrekkelijk klein zijn, ingeleid door het verschijnen van bruin-grijze streepjes op hun top. De streepjes breiden zich voortdurend uit, waardoor ten slotte 't oppervlak der knobbeltjes geheel bruin wordt.

Gedurende eenigen tijd zijn aan zulk een knobbel geen andere veranderingen waar te nemen dan dat hij grooter en dikker wordt; daarna vormt zich op zekeren dag

in zijn top een kleine opening, waardoor een groen puntje voor den dag komt, dat tot een bebladerd spruitje zal uitgroeien.

Wanneer we trachten ons een overzicht te vormen van de voornaamste veranderingen, die we aan een blad, dat adventieve knoppen vormt, achtereenvolgens macroscopisch waarnemen, komen we vanzelf tot de onderscheiding van de volgende stadia:

- I. De bladtop vertoont gele, eenigszins doorzichtige blaasjes.
- II. De blaasjes worden moeilijk waarneembaar, doordat ook hun omgeving geel wordt en zich gaat verdikken.
- III. De top van het blad is geheel geel en merkbaar verdikt.
- IV. Het oppervlak van het verdikte deel wordt onef-
fen als gevolg van de differentiatie van speciale
woekeringscentra.
- V. Er hebben zich bepaalde, aanvankelijk nog geel-
gekleurde knobbeltjes gedifferentieerd. (Pl. I, fig. 4).
- VI. De knobbels hebben een bruine kleur aangenomen.
- VII. In den top van een (of enkele) der knobbels ont-
staat een opening, waardoor de adventieve spruit
naar buiten komt. (Pl. I, fig. 1, fig. 5 a en a').

De algemeene indruk, dien men bij de geregelde contrôle van een groot aantal gevallen krijgt, is, dat 't vormingsproces der adventieve knoppen uiterst langzaam voortgaat.

Een schema van den duur der verschillende stadia te geven, is niet mogelijk; daartoe loopden de resultaten der waarnemingen, die hierop betrekking hebben, te zeer uit-

een. De tijd, die verliep tusschen de eerste waarneming van schildluizen of gele blazen op een bladtop en het II^{de} stadium, was afhankelijk van het aantal dier schildluizen of gele blazen. Wanneer dit aantal niet te gering was, dan was de gele verkleuring der randzône van den bladtop reeds na 2 à 3 weken duidelijk zichtbaar en was de top na 5 à 6 weken geheel geel en merkbaar verdikt.

Gewoonlijk werd dan in den loop der volgende maand het oppervlak oneffen, ofschoon in sommige gevallen dit verschijnsel langer, verscheidene maanden zelfs, op zich liet wachten.

Was het oppervlak eenmaal oneffen geworden, dan kon dikwijls 3 à 6 weken daarna de aanwezigheid van enkele speciale knobbeltjes worden genoteerd; het is evenwel ook wel voorgekomen, dat dit na een half jaar nog niet kon gebeuren.

Het vlugst werden de verschillende stadia doorlopen door de bladeren, die zich aan de bovenste takken of in de peripherie van de kroon bevonden en dus de gunstigste positie met betrekking tot het licht innamen. Op deze waren gewoonlijk een half jaar na het optreden der gele blaasjes flinke, verbruinde knobbels gevormd.

Zoowel op den onder- als op den bovenkant van den bladtop kunnen zich knobbels vormen. De meeste echter ontstaan op den bovenkant.

Daar ik voor 't eerst op den (morphologischen) onderkant knobbels aantrof bij een blad, dat zoodanig getordeerd was, dat de morphologische onderkant boven was gekomen, meende ik aanvankelijk, dat de zwaartekracht hierop van invloed zou kunnen zijn.

Om dit uit te maken draaide ik eenige bladeren om en hield ze door middel van een toestelletje van gegalvaniseerd ijzerdraad in deze positie. 't Resultaat van deze proef was echter, dat de knobbels zich toch vormden op den morphologischen bovenkant.

Trouwens later nam ik bij enkele bladeren knobbelvorming op beide zijden tegelijk waar.

Hoe oud en hoe groot een knobbel moet zijn, om zich te openen en den adventieven knop gelegenheid tot uitloopen te geven, ook hiervoor is geen regel te geven. Van een tweetal knobbeltjes, die ik den 6den April 1906 voor 't eerst als zoodanig herkend had, was er een den 15den Mei van hetzelfde jaar, dus 5 weken later, reeds uitgelopen. Op een anderen bladtop werden bij de controle van 31 October 1906 een aantal kleine speciale verhevenheden opgemerkt; op den 8sten Januari 1907 werden twee daarvan genoteerd als nog gele, doch reeds tamelijk groote knobbels. Een van deze was op den 15den Maart 1907 uitgelopen, dus $5\frac{1}{2}$ maand na de eerste waarneming.

In weer een ander geval was een knobbel 7 maanden nadat hij voor 't eerst was opgemerkt nog steeds gesloten.

In verband hiermee is de grootte, die een knobbel bereikt vóór hij uitloopt, eveneens zeer verschillend. Terwijl ik knobbels, die nauwelijks meer dan 1 m.M. boven 't oppervlak van den bladtop uitstaken, zich zag openen, bleven andere, die twee- of zelfs driemaal zoo hoog waren, hardnekkig gesloten.

Zooals bij nader onderzoek van dergelijke knobbels steeds bleek, bevatten zij toch wel degelijk een meer of minder ver ontwikkelden knop en niet zelden zelfs meer dan een; waarom zij dan toch niet of pas zoo laat uitliepen, zal duidelijk worden bij de bespreking der resultaten, die het microscopisch onderzoek heeft opgeleverd.

Soms is 't wel gelukt, den adventieven knop van zulk een knobbel tot uitloopen te brengen door voorzichtig een kunstmatige opening te maken; maar het resultaat van dit ingrijpen was ook wel eens, dat de knobbel te gronde ging, terwijl het ook is voorgekomen, dat zelfs herhaald ingrijpen niets opleverde.

Wanneer de adventieve spruit, die zich na 't opengaan van den knobbel als een groen puntje vertoonde, eenige millimeters boven den knobbel is uitgegroeid, wordt de aanwezigheid van het eerste paar blaadjes macroscopisch merkbaar door den gelobden vorm, dien de top van het spruitje aanneemt. Een knobbel met een adventieve spruit, die in dit stadium verkeert, is in fig. 1 (Pl. I) vier maal vergroot weergegeven, terwijl ook op den in fig. 5 afgebeelden bladtop twee zoo ver ontwikkelde spruiten te vinden zijn. (Pl. I. fig. 5, a en a').

Gewoonlijk blijven deze beide eerste blaadjes schubvormig; in enkele van de door mij waargenomen gevallen differentieerden ze zich in steel en schijf en bereikten een lengte van 4 à 5 m.M.; indien ze schubvormig blijven worden ze niet langer dan ongeveer 1 m.M. Bij één enkele der adventieve spruiten, wier ontwikkeling ik gevolgd heb, was van het eerste paar blaadjes het eene schubvormig en het andere in steel en schijf gedifferentieerd.

De blaadjes aan den tweeden knoop evenals die, welke

zich eventueel daarna ontwikkelen, vertoonen steeds de differentiatie in steel en schijf.

De bladstand der adventieve spruiten is alterneerend; de nervatuur der blaadjes de voor *Gnetum Gnemon* typische ¹⁾.

De laatst ontstane blaadjes krijgen ten slotte gewoonlijk grootere afmetingen dan hun voorgangers, zoodat aan spruiten als die in de figuren 2 en 6 (Pl. I) de jongste blaadjes 't grootst zijn.

Ditzelfde verschijnsel was trouwens ook aan de okselspruiten van onze exemplaren van *Gnetum Gnemon* waar te nemen.

Bij de meeste der adventieve spruiten werd ik getroffen door een vrij regelmatig zich herhalend grootteverschil tusschen de beide blaadjes aan elken knoop. Deze anisophyllie trad wel niet altijd even sterk op den voorgrond, maar was toch in de meeste gevallen vrij opvallend. Bij de afgebeelde spruiten (Pl. I, fig. 2, 3 en 6) is dit verschijnsel duidelijk waar te nemen.

Naar aanleiding van de anisophyllie der adventieve spruiten heb ik trachten na te gaan, in hoeverre ook de uit okselknoppen afkomstige spruiten deze eigenschap vertoonden. Daartoe mat ik van een aantal bladeren de lengte en bepaalde de verhouding tusschen de lengten bij elk paar, 't aantal paren van niet door abnormale omstandigheden in hun groei belemmerde bladeren was echter uit den aard der zaak te gering, om van deze

1) D. w. z. n^o. 3 van de door **Karsten** voor de species van *Gnetum* onderscheiden bladnervaturen [**G. Karsten**, Untersuchungen über die Gattung *Gnetum*. I. (Ann. du Jardin Bot. de Buitenzorg. Volume XI. 1893. pag. 195—218)].

eigenschap een betrouwbare kromme te kunnen samenstellen. De indruk, dien ik kreeg, was, dat zoowel 't voorkomen aan denzelfden knoop van precies even lange bladeren als van bladeren, die groote lengteverschillen vertoonen, tot de uitzonderingen behoort, dat evenwel een klein lengteverschil tussehen de bladeren aan den zelfden knoop regel genoemd mag worden.

't Komt mij voor, dat de ongelijkheid der bladeren aan denzelfden knoop een eigenschap is, die bij de meeste bladerparen der gewone spruiten in kleine verschillen zich uit, maar bij de adventieve spruiten tot grootere activiteit gekomen is.

Daar evenwel 't aantal der adventieve spruiten, die zich ver genoeg ontwikkelden, om 't verschijnsel der anisophyllie er aan te kunnen bestudeeren, niet groot genoeg was, is dit niet meer dan een vermoeden.

De snelheid, waarmee een adventieve spruit zich ontwikkelt, is afhankelijk van verschillende factoren. Zoo is daarop van grooten invloed de tijd van 't jaar, waarop de knobbel zich geopend heeft; wanneer dit in het begin van den zomer gebeurt, zal de spruit sneller groeien dan wanneer zij in den aanvang van den winter te voorschijn komt.

De omstandigheid, of er op hetzelfde blad tegelijkertijd nog andere knoppen uitgelopen zijn, is mede van veel gewicht (vergel. pag. 64).

Ten slotte was, ook wanneer geen andere spruiten zich op hetzelfde blad gevormd hadden, duidelijk de invloed waar te nemen van den graad van ontwikkeling, die de spruit bereikt had op 't oogenblik, dat zij uit den knobbel voor den dag kwam. Kleine knobbels, die zich betrek-

kelijk vroeg, nadat ze voor 't eerst als zoodanig herkend waren, openden, brachten een dun, dwergachtig spruitje voort, dat, dikwijls zonder een paar duidelijke blaadjes gevormd te hebben, na een bestaan van 3 tot 5 maanden te gronde ging.

Hoewel daaraan dus geen algemeene beteekenis te hechten zal zijn, wil ik toch in 't kort de data in de ontwikkelingsgeschiedenis van een der spruiten, die zich precies een jaar lang heeft staande gehouden, mededeelen.

Nadat deze spruit den 13^{den} Januari 1906 uit den knobbel te voorschijn was gekomen, was zij 27 dagen later tot een stengeltje uitgegroeid, aan den top waarvan de eerste blaadjes als lobjes zichtbaar waren. Na verloop van 20 dagen waren deze lobjes tot schubjes uitgegroeid, tusschen welke het asje was doorgeschooten. 'n Week later kon men aan den top van 't tweede internodium 't tweede paar blaadjes in aanleg waarnemen, die, nadat wederom 2 weken verstreken waren, duidelijk de differentiatie in steel en schijf vertoonden. Twee maanden na deze waarneming verscheen het 3^{de} paar blaadjes, nog 2 maanden later het 4^{de} paar.

Toen het laatste paar blaadjes een maand oud was, werd van deze spruit een teekening gemaakt, waaraan fig. 2 Pl. I ontleend is.

Om de adventieve spruiten te vergelijken met de kiemplant van *Gnetum Gnemon*, moest ik mijn toevlucht nemen tot de beschrijving (de eenige, welke in de litte-

ratuur te vinden is), die **Bower** ¹⁾ van de laatste gegeven heeft.

Deze beschrijving (l. c. pag. 283) luidt als volgt: »The hypocotyledonary stem, which is pink, gradually becomes erect, and elongating rapidly, attains a length of about six inches. The cotyledons, which have hitherto remained small (c. f. fig. 17), now begin to expand and turn green; finally they assume the appearance of the ordinary foliage leaves of *Gnetum*, being petiolate with a thick midrib and reticulate venation. They sometimes exceed three inches in length. The stout primary root grows to a considerable length, and forms lateral roots at an early stage (fig. 18)''.

»The plumula remains a simple papilla of tissue till the cotyledons begin to expand; it then forms two opposite plumular leaves decussating with the cotyledons and these are followed by other pairs of leaves having a similar mutual arrangement. Soon after the plumular leaves appear; an axillary bud begins to be formed in the axil of each of the cotyledons, and these form opposite pairs of leaves in planes parallel to those of the plumule. Further secondary axillary buds appear between the primary buds and the cotyledons.»

Veel belangrijks levert onze vergelijking niet op.

De adventieve spruiten blijven altijd dwergen ²⁾ in vergelijking met de kiemplant, waarvan de hypotocyle as

1) **F. O. Bower**, Germination and Embryogenie of *Gnetum Gnemon*. (Quarterly Journ. of Microscop. Science, N. S. Vol. XXII with Plate XXV. 1882).

2) De grootste, welke ik heb waargenomen, bereikten een hoogte van ongeveer 3,5 c.M. en bestonden uit een stengel met 5 internodiën — het basaalstuk meegerekend —, waarvan het bovenste 't langst werd — bijna 2 c.M. — (Vergel. Pl. I, fig. 6).

alleen reeds vóór 't uitgroeien der cotylen een lengte verkrijgt, welke meer dan tweemaal die van de grootste adventieve spruiten overtreft.

Wanneer de primaire bladeren zich van die aan de volwassen plant in vorm of structuur onderscheidden, zou **Bower** er wel melding van gemaakt hebben.

Die van de adventieve spruit blijven, ook de grootste (lengte 3 c.M.), vergeleken bij de bladeren van de plant zelf zeer klein (vergel. fig. 6); ze behouden steeds een lichtgroene kleur en blijven altijd zacht en teer. — Bij de spruiten, die uit de okselknoppen ontstaan, heeft gewoonlijk het eerste paar bladeren den gewonen vorm. Pas als de bladeren aan den eersten knoop volwassen zijn, groeit de as plotseling door en vormt zich het 2^{de} paar bladeren; hoogst zelden ontwikkelde zich dit 2^{de} paar nog in hetzelfde voorjaar ¹⁾.

Onder deze okselspruiten waren er enkele, die van de andere afweken, doordat de bladeren aan den eersten knoop schubvormig bleven en onmiddellijk na 't eerste het 2^{de} paar bladeren ontwikkelden. Wat het al dan niet schubvormig blijven van het eerste paar bladeren betreft, gedragen zich dus èn adventieve èn okselspruiten bij *Gnetum Gnemon*, om 't zoo maar eens uit te drukken, even willekeurig. Zooals ik bij één adventieve spruit de beide blaadjes van het eerste paar zich verschillend zag gedragen, zoo heb ik ook een tweetal okselspruiten waargenomen, waarbij van de bladeren aan den eersten knoop het eene schubvormig bleef, het andere daarentegen tot een gewoon blad uitgroeide.

¹⁾ In het voorjaar namelijk ziet men bij de *Gnetum Gnemon*-planten in onze kas oksel- en eindknoppen in grooten getale uitloopen.

Tegelijk met het uitloopen van een groot aantal oksel- en eindknoppen, zag ik in dit voorjaar (1907), niet bij de plant, welke de talrijke adventieve knoppen aan de bladeren vertoont, doch bij de beide andere exemplaren, verscheidene snelgroeiende spruiten ontstaan. Enkele daarvan ontsproten uit den stam, de meeste evenwel uit de bovenste, tengevolge van de cultuur in de kas omgebogen takken. De beide eerste bladeren van deze spruiten waren steeds schubvormig, terwijl ook die van het tweede paar vaak min of meer schubvormig bleven (fig. 7, Pl. I). Deze spruiten ontwikkelden zich zeer krachtig en vormden binnen korten tijd een aantal internodiën; zij vertakten zich onmiddellijk, kortom zij gedroegen zich als echte waterloten. Of zij uit slapende knoppen ontstonden dan wel als adventieve vormingen van stam en takken te beschouwen waren, heb ik niet nader onderzocht. Ik vermoed, dat dergelijke waterloten en geen eigenlijke okselspruiten **Bower** de opmerking in de pen gegeven hebben ¹⁾: »...in the old plant of this species growing at Kew axillary buds have developed into foliage shoots in a single instance on the strong main axis. Though this is of frequent occurrence in some species of *Ephedra* it seems to be the exception in *G. Gnemon*.

In overeenstemming met 'tgeen door verschillende onderzoekers van adventieve spruiten op bladeren is opgemerkt (o. a. **Duchartre**, **Nitschke**, **Beyerinck**, **Sachs**, **Winkler**), kunnen ook wij voor *Gnetum Gnemon* zeggen, dat de adventieve spruiten, welke op de bladeren ontstaan, minder aan de kiemplant dan aan gewone okselspruiten herinneren.

¹⁾ l. c. pag. 283

Zooals **Bower** (l. c. pag. 283) meedeelt, vormen zich in de bladoksels bij *Gnetum Gnemon* twee okselknoppen, die hij als primairen en secondairen knop onderscheidt. Nu had ik aanvankelijk eenige neiging te veronderstellen, dat de okselspruiten met gewone bladeren aan den eersten knoop b.v.b. uit een primairen, die, welker eerste bladerpaar schubvormig blijft, uit een secondairen knop ontstaan zouden zijn. En dan denkende aan **Hans Winkler's** theorie ¹⁾: »der Ort, an dem das Blatt an der Mutterpflanze stand, hat nicht nur Einfluss auf die äussere Form des Blattes, sondern auch auf die Qualität der von diesem regenerierten Sprosse», kwam ik er vanzelf toe de volgende hypothese op te stellen: »Of een adventieve spruit aan den eersten knoop schubjes of gewone blaadjes draagt, zal daarmee samenhangen of de spruit, welke het blad draagt, dat de adventieve spruit voortbrengt, uit een secundairen dan wel uit een primairen okselknop ontstaan is.

Was 't voor dergelijke speculaties al niet bemoedigend, dat er ook okselspruiten met één schub en een gewoon blad aan den eersten knoop werden waargenomen, ik kwam daarvan geheel terug, nadat ik op een en hetzelfde blad kort na elkaar twee spruiten zag ontstaan, waarvan de eene gewone blaadjes, de andere schubjes aan den eersten knoop droeg.

C. De Candolle ²⁾ schrijft naar aanleiding van zijne stu-

¹⁾ **H. Winkler**, Über regenerative Sprossbildung aus den Ranken, Blättern u. Internodien von *Passiflora coerulea* L. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXIII, 1905, pag. 45 e. v.)

²⁾ **C. De Candolle**, Questions de morphologie et de biologie végétales. I. Les bourgeons adventifs endogènes (Bibl. univ., Arch. des sc. phys. et nat. 108ième année, 4ième période. T. XVI Genève 1903, pag. 50—70).

dies over de adventieve spruiten, die ontstaan kunnen aan stam en takken van *Eucalyptus globulus*, *Quercus robur*, *Juglans regia* e. a. (l. c. p. 66): »Les bourgeons adventifs de toutes les espèces dont il vient d'être question sont d'origine endogène. Je dois ajouter qu'ils sont tous munis d'écailles au moment où ils arrivent au jour. Ceci paraît être un caractère général des bourgeons endogènes.¹⁾ Il se retrouve même chez des espèces qui, telles que les *Pterocarya*, ont des bourgeons axillaires dépourvues d'écailles, ainsi que chez elles dont la plantule n'a pas d'écailles basilaires, comme dans le cas du maronnier».

De schubvorm der eerste bladeren moge inderdaad een algemeene eigenschap voor aan stammen en takken endogeen gevormde adventieve spruiten zijn, voor spruiten die endogeen aan bladeren ontstaan, gaat de regel, zooals wij gezien hebben, niet algemeen door.

Vorming van zijtakken heb ik bij de adventieve spruiten nooit waargenomen, behalve in een enkel geval (fig. 3, Pl. I). Bij deze spruit groeide de as niet op de gewone wijze tusschen de schubjes door, maar vormden zich twee takjes, die, zooals de figuur duidelijk te zien geeft, beide in sterke mate de boven besproken anisophyllie vertoonden. Al dadelijk was het eene takje flinker dan het andere; dit verschil werd steeds opvallender, tot ongeveer 2½ maand na 't uitloopen van den knop, het zwakste der beide takjes werd afgestooten.

1) Ik cursiveer.

Het aantal knobbels, dat terzelfder tijd op één bladtop te vinden is, is soms vrij aanzienlijk; een tiental duidelijk waarneembare knobbels tegelijk is wel geen regel, doch ook geen zeldzaamheid. Zoo treffen we op den in fig. 5 afgebeelden bladtop behalve twee uitgelopen knoppen (a en a'), nog vijf knobbels in 't VI^e stadium (b, c, f, g, k) en drie in stadium V (d, e en h) aan.

Hoewel dus de aanwezigheid van een knobbel de vorming van andere op denzelfden bladtop niet verhindert, oefenen ze toch een zeer beslist invloed op elkander uit.

Dit blijkt reeds daaruit, dat ik slechts eenmaal, toen zich na elkaar 3 knoppen openden, meer dan twee uitgelopen knoppen tegelijk op één blad aantrof.

Maar zelfs twee spruiten kunnen zich op 't zelfde blad niet tegelijk normaal ontwikkelen. Herhaalde malen heb ik het geval waargenomen, dat twee knobbels, waarvan de een grooter was dan de andere, bijna gelijktijdig zich openden. Terwijl dan de knop in den grootsten knobbel een spruit leverde, die zich normaal ontwikkelde, kwam het groene puntje, dat het uitloopen van n^o. twee verraden had, soms maanden lang maar steeds niet verder, om ten slotte te verdrogen. Blijkbaar trok de zich normaal ontwikkelende spruit alle door 't moederblad beschikbaar gestelde voedingsstoffen tot zich.

Het is ook wel voorgekomen, dat van de beide spruiten, die, welke zich aanvankelijk 't sterkst ontwikkelde, gebroken werd of door een andere uitwendige oorzaak te gronde ging en daarna plotseling de andere begon te groeien.

Slechts eenmaal heb ik gezien, dat twee knoppen zich tegelijk goed ontwikkelden; in de derde week van Mei

1906 openden zich twee vrijwel even groote knobbels, die tegelijk de stadia IV tot en met VII hadden doorloopen. Met slechts geringe afwijkingen groeiden beide spruiten even snel en even flink op; de eene vormde direct aan den eersten knoop, de andere aan den tweeden knoop een paar gewone blaadjes en verder geene. Tot einde Juli waren beide gezond en flink; toen ging plotseling een der twee te gronde.

Wanneer het blad, op den top waarvan een knop is uitgelopen, ongestoord aan de plant wordt gelaten, sterft ten slotte altijd de spruit af, zonder een spoor van wortelvorming vertoond te hebben. Op zekeren dag laat dan de spruit de blaadjes vallen, terwijl 't stengeltje bij de minste aanraking afbreekt. Dikwijls bleek 't in zoo'n geval, dat 't moederblad zelf bezig was af te sterven, terwijl soms alleen de top van 't blad dood ging en verdroogde. In andere gevallen ging alleen de adventieve spruit te gronde en zal de oorzaak daarvan wel geweest zijn, dat 't blad de grooter wordende spruit niet meer voldoende kon voeden.

Vormden de spruiten geen wortels, wanneer 't blad, dat ze droeg, aan zich zelf werd overgelaten, evenmin is 't mij gelukt, ze tot wortelvorming te brengen door op een of andere manier in te grijpen.

Ik heb van bladeren den top, waarop òf spruiten òf nog ongeopende knobbels aanwezig waren, doen omgeven met veenmos, dat voortdurend vochtig gehouden werd. Hoe lang deze proeven ook werden voortgezet, nooit vertoonden zich worteltjes, ook niet, wanneer in den bladtop onder de adventieve knoppen kleine insnijdingen werden aangebracht.

Herhaalde malen heb ik 't verder beproefd door de bladeren van de plant te nemen en ze op vochtig zand te leggen, maar noch de spruiten, noch de bladeren zelf vormden dan wortels. Wel vormde zich aan den steel van het gestekte blad een weinig callus, waardoor het blad blijkbaar voldoende water kon opnemen. Gedurende 3 à 4 maanden bleven de gestekte bladeren met de spruiten, die zich er op bevonden, frisch en gezond, om dan vrij plotseling te gronde te gaan.

Men zou kunnen meenen, dat van dit stekken wel 't moederblad zelf weinig nadeel ondervond, maar toch voor de adventieve spruit de omstandigheden zoo ongunstig werden, dat deze zich niet verder ontwikkelde en daarom ook geen wortels vormde.

Dat een dergelijke veronderstelling evenwel ongegrond zou zijn, blijkt uit het volgende.

Het blad met de adventieve spruit, waarvan we de ontwikkeling op bladz. 58 besproken hebben, werd op den 19^{den} September 1906 gestekt. De spruit deed zich toen voor, zooals zij in fig. 2, Pl. I is afgebeeld en had dus behalve de schubjes aan den eersten knoop drie paar gewone blaadjes. Gedurende de eerste drie weken werd geen groei van de spruit geconstateerd, tot half October een nieuw internodium met het 5^{de} paar blaadjes zich begon te ontwikkelen. De nieuwe blaadjes groeiden flink en in de laatste week van December waren moederblad en adventieve spruit, zoo te zien, nog in uitstekende conditie. Den 8^{sten} Januari 1907 werd bevonden, dat het blad gestorven en rottende was, terwijl ook de adventieve spruit, die geen wortels gevormd had, natuurlijk verloren was.

Daar dus de adventieve spruiten aan de bladeren van *Gnetum Gnemon* zich noch direct, noch door bemiddeling van het blad, waarop ze ontstaan zijn, kunnen bewortelen, kunnen ze nooit als zelfstandige individuen optreden en hebben ze voor de propagatie van de soort niet de minste waarde.

HOOFDSTUK IV.

ANATOMISCH EN ONTWIKKELINGSGESCHIEDKUNDIG ONDERZOEK DER ADVENTIEVE KNOPPEN BIJ GNETUM GNEMON L.

Het microscopisch onderzoek is voor 't grootste deel uitgevoerd aan microtoom-paeparaten.

Voor de fixatie van het materiaal heb ik gebruikt het door **Juel** ¹⁾ aanbevolen chloorzink-ijsazijn-alcoholmengsel (2 gr. chloorzink en 2 ccm. ijsazijn op 100 ccm. alcohol 45—50 pCt.). De fixatie geschiedde bij 50 à 70° C.

De bijzondere hardheid van het bladweefsel maakte 't noodzakelijk, het materiaal vóór 't insmelten in paraffine gedurende 3 à 4 × 24 uur met een 40 pCt. oplossing van fluoorwaterstof in water te behandelen. Daarna werd 't dan 8 à 12 uur in stroomend water uitgespoeld, volgens de gewone methode gedehydreerd en na behandeling met chloroform in paraffine (smeltp. 62° C.) ingesmolten.

Om de doorsneden te kleuren, heb ik me aanvankelijk bediend van Haematoxyline-Delafield en saffranine volgens de in **Chamberlain's** »Methods in Plant Histology» gegeven recepten ²⁾; deze methode bleek echter niet te voldoen voor 't differentieeren der uiterst dunwandige meristeem-

1) **H. O. Juel**, Ueber den Pollenschlauch von Cupressus (Flora, Bd. 93, 1904, pag. 56—62).

2) **C. J. Chamberlain**, Methods in Plant Histology 2nd ed. Chicago, 1905, pag. 30, 38 en 54.

cellen. Daarom heb ik later altijd gekleurd met methylgroen en zure fuchsine ¹⁾, waarmee zeer bevredigende resultaten verkregen werden.

De behandeling met fluorwaterstof had tengevolge, dat de microtoompraeparaten niet voor alle waarnemingen geschikt waren; in die gevallen bediende ik me van uit de hand gesneden praeparaten, welke zoo noodig gekleurd werden met haematoxyline-Delafield.

De afbeeldingen der microscopische praeparaten, waarbij als vergrooting 200 staat opgegeven, werden op de volgende manier vervaardigd. Eerst werd een camerateekening van 't praeparaat gemaakt met toepassing van 't lenzensysteem Objectief 6 en Oculair I van **Leitz**. Daar de zoo verkregen teekeningen voor mijn doel veel te groot waren, werden ze door den amanuensis van het botanisch laboratorium, den Heer **De Liefde**, op de halve grootte gefotografeerd. Van de fotografische plaat copieerde ik de teekening met behulp van een retoucheerspiegel op teekenpapier en werkte ze vervolgens op.

De anatomie van het normale blad, waarover in de litteratuur een en ander is te vinden bij **Bertrand** ²⁾, **De Bary** ³⁾, **Scheit** ⁴⁾ en **Haberlandt** ⁵⁾, is als volgt. De epidermis der onder- en bovenzijde bestaat uit betrekkelijk kleine,

1) **Chamberlain**, l. c. pag. 40, 44 en 68.

2) **C. E. Bertrand**, Anatomie comparée des tiges et des feuilles chez les Gnétacées et les Conifères. (Annales d. Sc. nat. Bot. 5ième Série T. XX, 1874).

3) **A. De Bary**, Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. (Handb. der Physiol. Botanik von **W. Hofmeister**, Leipzig, 1877).

4) **M. Scheit**, Die Tracheiden—Säume der Blattbündel der Coniferen etc. (Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVI, N. F. Bd. IX, 1883).

5) **G. Haberlandt**, Physiologische Pflanzenanatomie, 2te Aufl., Leipzig, 1896.

cubische cellen, wier buitenwand sterk verdikt en van een stevige cuticula voorzien is en waarvan grillig gevormde en gecanaliceerde verdikkingen in 't cellumen naar binnen springen. (Vergel. Pl. I, fig. 8 en volgende en **Bertrand**, l. c. Pl. II, fig. 6, 7, 8). In de epidermis der onderzijde bevinden zich talrijke zonder regelmaat geplaatste stomata (Pl. I, fig. 8 *st.*).

Onder de bovenste epidermis ligt het palissadeparenchym (Pl. I, fig. 8 *p*), gevormd door één aaneengesloten rij van weinig in de richting loodrecht op het bladoppervlak gerekte cellen (afmetingen 13 à 21 μ bij 21 à 30 μ). Tusschen de palissadecellen en de onderste epidermis ligt het sponsparenchym (Pl. I, fig. 8 *sch.*), bestaande uit buisvormige cellen, wier diameter gemiddeld 18 μ , op de plaats van een scheidingswand tusschen twee buizen gewoonlijk niet meer dan 9 μ is en hoogstens tot 28 μ kan toenemen. Tusschen de cellen van het sponsparenchym blijft een systeem van ruime intercellulaire holten over. In het sponsparenchym worden talrijke dikwandige sklerenchymvezels (Pl. I, fig. 8 *skl.*) aangetroffen, die meestal vertakt zijn en vaak een kolossale lengte hebben.

In de figuren 9 en 10 van Pl. I zijn doorsneden door een bladtop, waarop gele blaasjes voorkwamen, afgebeeld. Hieruit ziet men, dat die blaasjes veroorzaakt worden door hypertrophie van cellen van het sponsparenchym; deze hebben den buisvorm geheel verloren en men treft er cellen onder aan met de afmetingen 91 bij 109 μ , 100 bij 73 μ , 100 bij 113 μ etc. Onder de cellen, waaruit de blazen bestaan, zijn er steeds eenige te vinden, welke in ongekleurde praeparaten opvallen, doordat de wand min of meer gezwollen en bruin gekleurd is (bij *x* in fig. 9;

de iets dikker geteekende celwanden in 't midden van fig. 10). In met zure fuchsine en methylgroen behandelde praeparaten is de wand van deze cellen blauw, die van de andere cellen rood gekleurd. Zooals bij toepassing der gebruikelijke reacties blijkt, zijn deze wanden verkurkt ¹⁾. Ook onder de cellen van de epidermis zijn er steeds enkele met verkurkte wanden.

Zooals b.v.b. in het door fig. 10 weergegeven geval, kunnen zich ook van het palissadeparenchym enkele cellen vergroot hebben, doch steeds in geringe mate.

Terwijl in de blazen zelf 't proces nog iets verder gaat, doordat in sommige der vergrootte cellen, wier wanden niet verkurkt zijn, deelwanden gaan optreden, begint ook de omgeving der blazen, klaarblijkelijk op een van deze uitgaanden prikkel antwoordend, dergelijke veranderingen te ondergaan. Macroscopisch worden we dit gewaar door de min of meer gele tint, die de omgeving der blazen aanneemt — stadium II van pag. 52. Microscopisch onderzoek van de doorsnee (Pl. I, fig. 11) doet zien, dat nu ook buiten de blazen de sponsparenchymcellen gehypertropheerd zijn. Evenals bij de vorming der gele blazen wordt het chlorophyl in de gehypertropheerde cellen gedesorgeriseerd.

Eenige belangrijke strekking van tot 't palissadeparenchym behorende cellen is nu nog niet waar te nemen.

¹⁾ De verbruinde wanden waren resistent tegen de werking van geconcentreerd zwavelzuur; bij behandeling met koude oplossing van kaliumhydroxyde kleurden ze zich intensief geel. Met chloorzinkjodium gaven ze een geelbruine verkleuring; bij koken met salpeterzuur en kaliumchloraat ontstond een geel residu, dat oplosbaar was in kaliumhydroxyde. De wanden kleurden zich sterk met Sudan III, saffranine en methylgroen, zwak met alcannatinctuur en volstrekt niet met haematoxyline-Delafield.

In de meeste praeparaten valt nu reeds op 't bijzondere gedrag van die sponsparenchymcellen, welke onmiddellijk grenzen aan het palissadeparenchym. Terwijl de overige cellen van het sponsparenchym zich zooveel mogelijk in alle richtingen uitzetten, vergrooten die, welke onmiddellijk onder het palissadeparenchym gelegen zijn, zich voornamelijk in radiale richting, waardoor ze den indruk geven van een tweede rij van palissadecellen te vormen (Pl. I fig. 11). Daar zij ook in latere stadia herhaaldelijk de aandacht op zich zullen vestigen, zal ik in 't vervolg in plaats van de zoo lastige omschrijving voor deze cellen den naam van »subpalissadaire cellen" gebruiken.

Ter illustratie van deze voornamelijk in radiale richting plaats hebbende vergrooting der subpalissadaire cellen moge het volgende tabelletje dienen.

A. Subpalissadaire cellen van een normalen bladtop.	Hoogte μ : 16	16	14,5	18	14,5	16	14	14,5	14,5	22
	Breedte μ : 31	18	16	25,5	27	27	18	25,5	31	31
B. Subpalissadaire cellen van een gelen bladtop (II ^e stadium).	Hoogte μ : 33	26	38	44	47	42				
	Breedte μ : 31	29	18	31	33	33				

In de doorsnee door een bladtop, die zich macroscopisch behalve door de gele kleur door een duidelijke verdikking onderscheidt (Pl. II, fig. 13), vindt men de intercellulaire holten van 't sponsparenchym geheel verdwenen op hier en daar een klein hoekje na. De wederzijdsche druk, dien de cellen tengevolge hiervan op elkaar gaan uitoefenen, doet ze een meer polygonale gedaante aannemen. De cellen, die grenzen aan de subpalissadaire cellen, en dikwijls ook de naar de onderste epidermis gekeerde rijen vertoonen neiging, zich te strekken in de richting loodrecht op 't

bladoppervlak. In vele sponsparenchymcellen zijn deelwanden opgetreden.

Het aandeel, dat de subpalissadaire cellen in het verdikkingsproces nemen, is meestal zeer belangrijk. Zoo vond ik in een bladtop op een plaats, waar hij 332 μ dik was (de doorsnee van een normalen top is gemiddeld 170 μ), celrijen, gevormd uit subpalissadaire cellen, die door 2 of 3 dwarswanden gedeeld waren, van 90, 110, 115 en 127 μ hoogte. — De palissadecellen hadden op deze plaats geen merkbare vergrooting ondergaan (Pl. II, fig. 13).

Dat de verschillende weefsels ook in denzelfden bladtop niet overal dezelfde rol in 't verdikkingsproces spelen, blijkt uit de volgende cijfers, ontleend aan metingen, gedaan op 2 verschillende plaatsen van een zelfden bladtop:

Hoogte der palissade cellen.	36 à 45 μ	} de meeste door 2 of 3 dwarswanden gedeeld.	27 μ (ongedeeld).
Hoogte der subpaliss. cellen.	73 à 82 μ (de meeste gedeeld).		146 μ (met talrijke deelwanden).
Hoogte van het sponsparenchym.	273 μ .		273 μ .

Als IV^{de} stadium hebben we in het vorige hoofdstuk datgene onderscheiden, waarin zich op den gelen, verdikten bladtop oneffenheden gaan vertoonen, die aanvankelijk klein zijn, maar later steeds duidelijker worden. Deze speciale verhevenheden komen daardoor tot stand, dat dezelfde woekeringsprocessen, die de verdikking van den geheelen bladtop veroorzaken, op sommige plaatsen met bijzondere activiteit doorgaan, terwijl de omgeving tot rust schijnt te komen.

Op den bovenkant worden zij gevormd door plaatselijk

sterke woekering van de subpalissadaire cellen. Soms ook dragen de onderliggende van het sponsparenchym afkomstige cellen er toe bij en dan is 't gewoonlijk niet meer uit te maken, welk deel afkomstig is van de subpalissadaire cellen en welk van 't oorspronkelijke sponsparenchym. In de meeste gevallen is de bijdrage van 't palissadeparenchym tot de vorming der speciale verhevenheden tamelijk onbeduidend.

De speciale verdikkingen op den onderkant van 't blad worden geheel gevormd door genetisch tot 't sponsparenchym behorende cellen, doch overigens precies zooals die op de bovenzijde.

Herhaaldelijk hebben we melding gemaakt van de gele verkleuring, waardoor de bladtoppen, waarin de boven beschreven processen zich afspelen, reeds voordat macroscopisch verdikking is te constateeren, onmiddellijk in 't oog vallen. A priori was te voorzien, dat deze verkleuring veroorzaakt werd door een desorganisatie van 't chlorophyl.

Een uit de hand gemaakte doorsnee van levend materiaal geeft de gelegenheid te constateeren, dat dit inderdaad het geval is. In fig. 12 is een gedeelte van zulk een doorsnee door een bladtop in het III^{de} stadium 400 \times vergroot geteekend. Het verst is de desorganisatie van de chlorophylkorrels voortgeschreden in de cellen van het sponsparenchym, waarin men slechts kleine, gele fragmenten van de chromatophoren terugvindt; dergelijke resten treft men aan in de subpalissadaire cellen, hoewel

de desorganisatie daar nog niet zoover is gegaan als in 't sponsparenchym. Het langst blijven de chlorophylkorrels in de palissadecellen bewaard, waarin men naast gele fragmenten en min of meer verkleurde en gezwollen chloroplasten er nog vindt, die hun normale kleur en vorm behouden hebben, wanneer in de andere cellen nog slechts die gele, vormlooze resten worden aangetroffen.

Doordat de cellen, waaruit zij zijn opgebouwd, zich deelen evenwijdig aan het bladoppervlak en de daardoor gevormde deelcellen zich weer strekken, groeien de speciale verdikkingen, waarvan hierboven sprake was, uit tot de voor het V^o stadium karakteristieke knobbels.

Hoe heeft de epidermis de met deze verdikkingsprocessen gepaard gaande oppervlakte-vergrooting kunnen volgen?

Bij een normalen bladtop vinden we voor de afmetingen der epidermiscellen 9 à 18 μ hoog en 9 à 29 μ breed, terwijl in de over een speciale verdikking gespannen epidermis te midden van cellen, wier afmetingen geen afwijking vertoonden, er andere werden aangetroffen, waarvoor gemeten werd:

Hoogte μ 9	11	13	13	13	9	11	11	9	9
Breedte μ 31	36	45,5	36	49	45,5	45,5	42	54,6	45,5

Werkelijk schijnen dus enkele epidermiscellen zich te verbreedden; of dit alleen uitrekking is dan wel actieve groei, durf ik niet beslissen.

Hoe 't dan ook zij, weldra geeft de epidermis 't op en scheurt. Evenals het voor den druk uitwijkend deel

der epidermis, sterven eenige cellen van het daaronder gelegen weefsel onder verbruining der celwanden af. Zoodoende ontstaan de bruine streepjes op het oppervlak der knobbels, dat tenslotte door uitbreiding in tangentielle richting van dit verkurkingsproces geheel bruin wordt.

Bij de eerste beschouwing van sommige praeparaten, voornamelijk die van oudere knobbels, krijgt men den indruk, dat er een speciaal kurkvormend meristeem, een phellogeen dus, gevormd is. Die voorstelling evenwel is onjuist, *een phellogeen wordt niet gevormd*. Deze verkeerde voorstelling krijgt men, wanneer de buitenste lagen van verkurkte cellen door een of andere oorzaak verdwenen zijn en lager gelegen, door een aantal dwarswanden gedeelde cellen tot verkurking overgaan. Een duidelijk voorbeeld hiervan hebben we in Pl. II, fig. 16a. Men ziet hierin bij *ep.* de nog onveranderde epidermis, bij *k* afgestorven cellen met verkurkte wanden, bij *ep'* door resten van de opgeheven epidermis bedekt. Geheel rechts in de figuur bevindt zich zulk een pseudo-periderm.

De knobbels, wier oppervlak geheel verkurkt is, heb ik samengevat als behorende tot het VI^e stadium. Ik ben er mij volkomen van bewust, dat deze indeeling in stadia een uiterst willekeurige en van weinig reële waarde is, vooral waar 't betreft de onderscheiding der stadia V en VI. In weerwil hiervan en hoewel zooals uit onze verdere beschouwingen blijken zal, men noch uit 't uiterlijk van een knobbel, noch uit zijn grootte met zekerheid kan opmaken, wat de microscopische praeparaten ervan te zien zullen geven, heb ik mij in 't vorige hoofdstuk toch van deze indeeling bediend, omdat bij de contrôle van het *levende* materiaal een dergelijk schema onmisbaar en

een ander als 't geen, dat ik gegeven heb, niet denkbaar is.

Het regelmatige in den bouw der knobbels gaat verloren, zoodra daarin de differentiatie van een meristeem wordt voorbereid.

Eenige in een groepje bij elkaar liggende cellen. (Pl. II, fig. 14, *m.a.*) komen dan in een nieuw stadium van sterken groei, wat ze in de praeparaten door een meer afgeronden vorm te midden der aangrenzende, cubische cellen doet opvallen. Een aantal der omgevende cellen wordt door de spanning, welke deze primordiaalcellen door hun uitzetting veroorzaken, platgedrukt en gaat te gronde (fig. 14 *pr. c.*)

Weldra deelen zich de primordiaalcellen in een aantal dochtercelletjes met uiterst dunne wanden en dichten inhoud, waarna het primordium tot meristeem geworden is (Pl. II, fig. 15 *m.*).

Tot beantwoording van de vragen, op welke plaats in een knobbel het meristeem ontstaat en welke de afkomst der initiaalcellen is, staan ons de volgendé gegevens ten dienste.

Een overigens 415 à 450 μ dikke bladtop had door locale aanzwelling tot circa 840 μ een knobbel gevormd, die door een kleine inzinking in 't midden, als 't ware, in twee helften gedeeld was. Elke helft bevatte een meristeemprimordium; een dier primordia was het in fig. 14 in doorsnee afgebeelde. Het oppervlak van den knobbel was geheel en tot op vrij groote diepte verkurkt.

In de eene helft lag 't primordium 220μ beneden den top van den knobbel en stamden zijne cellen naar alle waarschijnlijkheid van de subpalissadaire cellen af; in de andere helft was 't primordium 180μ beneden 't oppervlak gelegen en van dezelfde afkomst als in 't eerste geval.

Een ander primordium werd aangetroffen in een veel kleineren knobbel; deze had een hoogte van 460μ en stak dus slechts weinig boven de omgeving, waar de bladtop zich tot 250μ verdikt had, uit. De verkurking van 't knobbeloppervlak was juist begonnen, waardoor gemakkelijk was te controleeren, dat het palissadeparenchym aan de verdikking geen deel had genomen. De afstand van het primordium tot de epidermis was 210μ en zijne cellen behoorden genetisch tot het oorspronkelijke sponsparenchym.

Dat ook de cellen van het palissadeparenchym tot de vorming van een meristeem kunnen bijdragen, bleek uit de volgende waarneming.

In een knobbeltje, dat zich niet meer dan 85μ boven z'n omgeving verhief en nog door de intacte epidermis bedekt was, werd een duidelijk jong meristeem aangetroffen. De knobbel was geheel gevormd door speciale woekering van het palissadeparenchym en het meristeem lag onmiddellijk onder de epidermis.

De epidermiscellen zelf echter namen aan de vorming van het meristeem geen deel.

Kortom, meristeemvorming kan plaats hebben zoowel door cellen, die afstammen van het sponsparenchym en de subpalissadaire cellen als door zoodanige, die door hyperplasie van 't palissadeparenchym ontstaan zijn; de epidermis evenwel is van alle deelname uitgesloten.

M. a. w. de adventieve knoppen aan de bladeren van *Gnetum Gnemon* ontstaan ENDOGEEN.

Het jonge meristeem neemt in omvang toe, in den beginne, behalve door eigen actieven groei, ook doordat weer nieuwe cellen uit de onmiddellijke omgeving meristematisch worden.

De spanningen, die zulk een rondom ingesloten, groeiend centrum in zijn omgeving doet ontstaan, maken, dat daar verscheidene cellen samengedrukt worden en voor een deel te gronde gaan. De praeparaten van knobbels, waarin zich een meristeem gedifferentieerd heeft, vertoonen vooral bij zwakke vergrooting opvallende, eigenaardige min of meer aan den meristeemomtrek evenwijdige systemen van strepen, welke uit zulke platgedrukte cellen bestaan. Van het typische en fraaie aspect dezer praeparaten bij zwakke vergrooting geeft Pl. III, fig. 18, de eenige afbeelding buiten fig. 14, waarin ik deze systemen van strepen (*pr. c.*) heb aangegeven, eenig idee.

De vorm der meristematen is tamelijk verschillend; soms zijn zij vrijwel bolvormig, doch gewoonlijk in eenige richting meer gerekt.

Wanneer het meristeem zekere afmetingen gekregen heeft, maakt het zich gedceltelijk los van het omgevende weefsel. Dit proces was juist begonnen voor het meristeem *m 1* in den knobbel van Pl. II, fig. 16, op de plaats, die in de figuur met een stippellijn is omgeven. Dit gedeelte van het praeparaat is in fig. 16*a* bij sterkere vergrooting geteekend. Bij *s* (fig. 16*a*) zijn enkele van de cellen, die

den overgang vormen tusschen het meristeem en het omgevende weefsel, verdwenen; eenige zeer dunne en in 't praeparaat bijna niet zichtbare resten van de wanden en fragmenten van den celinhoud vindt men van deze cellen terug. Alles wijst er op, dat hier cellen zijn opgelost en andere bezig zijn opgelost te worden.

Dit oplossingsproces schrijdt langs den geheelen bovenkant van het meristeem voort, waardoor het groeipunt van den adventieven knop in een spleetvormige ruimte (Pl. II, fig. 17 *s*) komt te liggen.

Hoever de ontwikkeling van den knop zal gaan binnen den knobbel, is, zoover ik heb kunnen nagaan, alleen afhankelijk van de dikte der weefsellaag, die den knop van de buitenwereld scheidt, wat dus weer direct samenhangt met de diepte, waarop het meristeem zich oorspronkelijk binnen den knobbel gevormd heeft.

In fig. 18 (Pl. III) treffen we binnen den knobbel een reeds volkomen ontwikkelde knop aan, met het eerste paar blaadjes in aanleg; de weefsellaag, die zich hier tusschen den knop (*m*) en het kurkdek (*k*) bevindt, heeft een dikte van 265μ (hoogte van den geheelen knobbel $\pm 1895 \mu$).

Nog verder was de ontwikkeling van den adventieven knop gegaan in den circa 3580μ hoogen knobbel, waarvan fig. 19 (Pl. II) een doorsnee is. Het tweede paar bladeren van den knop *m* 1 was reeds aangelegd; in de figuur ziet men in den oksel van een der blaadjes van het eerste paar een okselknop (*ax*). Dezelfde knobbel omsloot, zooals eveneens in de figuur te zien is, nog een tweeden knop *m* 2.

Het optreden van 2 meristemen binnen denzelfden knobbel is een zeer gewoon verschijnsel; eens zelfs heb

ik in een knobbel 4 verschillende meristemen aangetroffen.

De knoppen nemen een groene kleur aan, terwijl ze nog geheel binnen den knobbel opgesloten zitten, en hebben dus, evenals de kiemplanten van *Ephedra* en de *Coniferen*, waarschijnlijk wel het vermogen, onafhankelijk van het licht chlorophyl te vormen.

Pl. II, fig. 20 is de overlansche doorsnee van een knobbel, die zich geopend heeft, met de spruit, die er uit voor den dag is gekomen. In fig. 21 van Pl. III ziet men de radiale doorsnee door den top van een oudere, de in fig. 6 (Pl. I) in haar geheel weergegeven adventieve spruit.

Zooals uit de figuren 19—22 te zien is, worden in de oksels der bladeren van de adventieve spruiten wel degelijk okselknoppen aangelegd. Toch heb ik de adventieve spruiten zich nooit zien vertakken, uitgezonderd in het geval van de in fig. 3 afgebeelde spruit, toen, zooals ik vermoed, van het basaalstuk de eindknop om een of andere reden niet tot ontwikkeling kwam en in plaats daarvan de knoppen in de oksels der schubjes uitliepen.

Een tweeden (secundairen) knop, zooals die bij *Gnetum Gnemon* normaliter in de oksels der bladeren en volgens **Bower** (l. c. pag. 283, Pl. XXV, fig. 19) ook in de oksels der cotylen gevonden wordt, heb ik bij de adventieve spruiten niet aangetroffen.

Evenals bij de gewone spruiten worden bij de adventieve spruiten de jonge eindknop en de okselknoppen ingesloten door basale verdikkingen op de bladstelen;

onmiddellijk boven de knoppen heeft het periphere weefsel dezer aanzwellingen klierstructuur (fig. 21 *gl.*). Denselven glandulairen bouw vertoonen de schubvormige blaadjes op de ventrale zijde.

Over eene differentiatie van histiogenen aan het vegetatiepunt heb ik mij door mijne praeparaten van adventieve spruiten geen oordeel kunnen vormen.

Zooals wij reeds in 't vorige hoofdstuk besproken hebben, zijn alle pogingen, die ik in 't werk heb gesteld, om de adventieve spruiten zich te laten bewortelen, zonder resultaat gebleven. Uit mijne praeparaten blijkt, dat zelfs geene wortels worden aangelegd. Trouwens, voor zoover mij bekend is, komt bij *Gnetum Gnemon* vorming van adventieve wortels in het geheel niet voor.

Voor het tot stand komen van eene verbinding tusschen het vaatstelsel van een adventieve spruit en het nervensysteem van het moederblad wordt gezorgd door procambiale bundels, die gevormd worden door cellen van het weefsel, dat tusschen 't meristeem en een bladbundel gelegen is.

Gewoonlijk vindt men, als eerste aanduiding van deze vaatbundelverbinding, in de onmiddellijke nabijheid van zelfs nog zeer jonge meristemen eenige tracheïden en cellen, die bezig zijn daarin over te gaan. Zoo ziet men in Pl. II, fig. 15 boven het meristeem nog iets van een bundeltje tracheïden, dat rechts naast 't meristeem ligt en vervolgd kan worden in de doorsneden, welke voorafgaan aan die, waarvan de figuur een gedeelte weer-

geeft. In diezelfde doorsneden vertoonen zich tracheïden onder het meristeem in de groep van cellen, die in de figuur met een sterretje (*) is aangegeven. In een dergelijk geval als 't zoo juist behandelde zag ik niet alleen bij 't meristeem, doch ook in de buurt van den dichtst bijzijnden bladbundel procambiale vormingen.

De graad van ontwikkeling, die deze vaatbundelverbinding op zeker oogenblik bereikt heeft, is niet direct afhankelijk van den ontwikkelingstoestand van den adventieven knop, iets wat een onderlinge vergelijking der gegeven afbeeldingen direct duidelijk maakt. In Pl. II, fig. 17 ziet men een meristeem, dat zich nog pas gedeeltelijk van het omgevende weefsel heeft losgemaakt, terwijl toch reeds een volkomen procambiaal verband (*proc.*) met den naburigen grooten bladbundel (*b.b.*) tot stand is gekomen. Voor de veel verder ontwikkelde meristememen van de figuren 18 en 19 is van zulk een volkomen verbinding nog geen sprake. Zelfs de adventieve spruit, die in fig. 20 is afgebeeld, staat in dit opzicht bij het meristeem van fig. 17 ver ten achter.

Het schijnt mij toe, dat de factoren, welke op de ontwikkeling van de vaatbundelverbinding een beslissenden invloed uitoefenen, zijn de afstand tusschen meristeem en bladbundel en de diameter van den laatste.

Wanneer een volkomen verbinding tot stand is gekomen, ziet men de vaatbundels van de adventieve spruit binnen den knobbel, waarin de knop ontstaan is, zich naar elkaar toebuigen en zich vereenigen met een min of meer cylindervormige groep van ter plaatse ontstane vaten en tracheïden, waarvan de vertakkingen in verband staan met de vaatbundels van het moederblad.

Ter verduidelijking hiervan diene Pl. III, fig. 22, een schema, gereconstrueerd uit ongeveer 130 overlansche doorsneden door de basis van de adventieve spruit, waarvan de fotografie op Pl. I gereproduceerd is (fig. 6); hierin zijn α en α' in 't vlak van teekening gelegen vaatbundels van de adventieve spruit; β en β' , in de figuur slechts gedeeltelijk aangegeven, komen uit een achter de figuur gelegen deel van de spruit; γ is de verbindende groep van vaten en tracheïden in den knobbel.

HOOFDSTUK V.

DE INVLOED VAN WONDPRIKKELS OP DE VORMING VAN ADVENTIEVE KNOPPEN BIJ GNETUM GNEMON L.

Bij de beschrijving van de veranderingen, die macroscopisch waarneembaar zijn aan een blad, dat tot de vorming van adventieve knoppen overgaat, is reeds terloops gezegd, dat de gele blaasjes, welke het proces der knopvorming inleiden, veroorzaakt worden door een schildluis, *Aspidiotus dictyospermi* Morg.

Daar 't mij, ten eerste door gebrek aan de noodige routine, ten tweede omdat mij noch de desbetreffende litteratuur, noch 't onmisbare vergelijkingsmateriaal ten dienste stonden, onmogelijk was, zelf den naam van de *Coccide* te vinden, wendde ik mij, om dien te weten te komen, op raad van Dr. J. C. H. de Meyere tot Prof. Cockerell, hoogleeraar aan *the University of Colorado* te Boulder, U. S. A. Door de bemiddeling van Prof. Cockerell, die wegens drukke bezigheden verhinderd was, zelf de determinatie uit te voeren, werd de schildluis gedetermineerd aan het **U. S. Department of Agriculture, Bureau of Entomology** te Washington. Vandaar kreeg ik de volgende inlichting: »The scale insect proves to be *Aspidiotus dictyospermi* Morg., a species often found on a considerable variety of greenhouse plants, notably on palms. It is also common in tropical countries, and has a world-

wide distribution, out of doors in the tropics, and in hothouses in temperate countries."

't Is op deze plaats, dat ik wensch dank te brengen aan Dr. de Meyere voor zijn goeden raad, aan Prof. Cockerell voor zijn vriendelijke bemoeiingen en aan de entomologen van het U. S. Department of Agriculture te Washington voor de determinatie van de schildluis.

Dat de verdenking op deze *Aspidiotus dictyospermi* viel, had een zeer eenvoudige oorzaak.

Hoewel lang niet alle bladeren, die gele blaasjes vertoonden, nog schildluizen droegen, was 't omgekeerde gewoonlijk wel waar en viel 't al spoedig op, dat aan de bladeren, welke met schildluizen bezet waren, meestal ook eenige gele blaasjes konden worden aangetroffen.

De pogingen evenwel, door middel van microtoompraeparaten zekerheid te krijgen en beter inzicht in 't geen door deze macroscopische waarneming reeds zoo waarschijnlijk werd gemaakt, leverden onverwachte moeilijkheden op.

Een zeer groot bezwaar was al dadelijk, dat 't meeren-deel der schildluizen niet op de stukjes blad, waarvan de microtoompraeparaten gemaakt zouden worden, wilden blijven zitten. Terwijl een groot deel reeds losliet gedurende de behandeling, welke aan 't eigenlijke insmelten voorafgaat, werd dit voorbeeld nog door de meeste andere gevolgd, wanneer de bladfragmenten in de gesmolten paraffine werden overgebracht. Het lag voor de hand, de oorzaak van het loslaten der schildluizen daarin te zoeken,

dat zij bij 't in aanraking komen met de fixeervloeistof, hun zuigorgaan misschien tengevolge eener praemortale reactiebeweging uit het bladweefsel terugtrokken. Daarom werden na deze ongunstige ervaringen de schildluizen dragende bladeren vóór de fixatie steeds met een anaestheticum en wel aether behandeld. Doch ook deze voorzorgsmaatregel deed geen aanmerkelijk gunstiger resultaat verkrijgen.

Onder de microtoompraeparaten, die ik niettegenstaande deze tegenspoeden nog gekregen heb, is er geen enkel, waarin een schildluis in zuigenden toestand te zien is. Steeds evenwel werden op die plaatsen, waar zich een schildluis op 't blad bevond, in 't weefsel dezelfde veranderingen geconstateerd, die we als karakteristiek voor de gele blazen beschreven hebben.

Ook hier hypertrophie, gepaard met desorganisatie van 't chlorophyl, van cellen tot 't mesophyl behoorende; enkele dezer cellen hebben verbruinde wanden. Ook in de epidermis, waarop de schildluis zich bevindt, worden enkele cellen aangetroffen, wier wanden verkurkt zijn en welke bovendien soms in lichte mate gezwollen zijn.

Gelukkiger ben ik geweest met uit de hand vervaardigde praeparaten, waarvan er enkele 't zuigapparaat van de schildluis binnen het bladweefsel te zien gaven.

Hieruit is te zien, dat in de gele blaasjes die cellen, wier wand verkurkt is, in onmiddellijk contact zijn geweest met het zuigapparaat van de schildluis en dat de overige cellen, die zich hypertropheeren, slechts reageeren op een door de verwonde cellen uitgeoefenden prikkel. Over den aard dezer prikkelwerking komen we straks nog nader te spreken.

Dat hier, zooals voor vele van dergelijke hypertrophische processen wordt aangegeven, de vergrooting der cel zou plaats hebben ten koste van haar eigen inhoud, is niet de indruk, dien ik gekregen heb. Wel kan in vele der zeer sterk gehypertropheerde cellen een groote centrale vacuole worden waargenomen, doch reductie van het protoplasma tot een uiterst dunne wandbekleding zag ik nergens. De kern vertoont niets afwijkends en de celwand ondergaat geen merkbare verdunning.

Dat inderdaad nu de steek der schildluis niet alleen de oorzaak is van de vorming der gele blaasjes, maar als 't ware door bemiddeling van deze ook van alle verdere verandering tot en met de vorming der adventieve knoppen is mij duidelijk geworden door:

1. Het microscopisch onderzoek van een zeer groot aantal op deze stadiën betrekking hebbende praeparaten;
2. de voortdurende waarneming van een aantal bladeren aan den boom, waarbij die, welke schildluizen of de door deze veroorzaakte gele blaasjes vertoonden, de verdere door ons beschreven veranderingen ondergingen, terwijl de contrôlebladeren daarvan vrij bleven.

Den 13^{den} September 1906 werden de top van de plant, die in de sterkste mate adventieve knoppen vormt, en een harer takken, na eerst zorgvuldig nagekeken en schoon-gemaakt te zijn, elk omgeven met een ballon van neteldoek. Deze ballons werden gesteund door een geraante van gegalvaniseerd ijzerdraad en van onderen gesloten door ze dicht te trekken op een om de spruit gewikkelde

wattenprop. Aan den top van de plant bevonden zich toen nog uitsluitend jonge, aan den tak volwassen bladeren; al deze bladeren waren vrij van schildluizen of blaasjes. De ballon, die den top der plant omgaf, moest naarmate deze zich verder ontwikkelde, herhaaldelijk door een grooteren vervangen worden.

Den 22^{sten} Januari 1907 werd de ballon, die den tak omgaf, verwijderd en de bladeren onderzocht. Van twee dezer bladeren was 't uiterste deel van den top vergeeld. Uit het microscopisch onderzoek van deze bladtoppen evenwel bleek, dat we hier niet met een beginstadium van de knopvorming te doen hadden. Gehypertropheerde cellen, zooals we die in dat geval in 't mesophyl hadden moeten vinden, waren niet aanwezig. De gele kleur werd veroorzaakt door 't afsterven van het weefsel, waarbij de inhoud der cellen verkleurde.

Den 10^{den} Mei 1907 werd de top der plant in vrijheid gesteld. Een aantal volwassen bladeren, welke bij 't begin der proef nog jong waren en jonge bladeren aan zij-spruiten, die gedurende de afzondering door 't uitloopen van okselknoppen ontstaan waren, kwamen nu aan den dag. Al deze bladeren waren volkomen normaal, krachtig en gezond met normaal groene kleur, bij geen hunner was iets te zien van gele blaasjes of vlekken, van geen enkel blad vertoonde de top eenige verkleuring of verdikking. De afsluiting door middel van den ballon van neteldoek had deze bladeren volstrekt niet in hunne normale ontwikkeling gehinderd. Alleen waren daardoor schildluizen en andere dieren verhinderd geworden zich op de bladeren te vestigen met het meegedeelde resultaat.

Dergelijke gezwellen, als de gele, verdikte bladtoppen van *Gnetum Gnemon* eigenlijk zijn, heeft men ook bij andere planten herhaaldelijk waargenomen en onder den naam van geelvlekkigheid (Gelbfleckigkeit), oedemata of intumescencies beschreven.

Het woord »Intumescencia» is in de phytopathologische nomenclatuur ingevoerd door **Sorauer** ¹⁾ met de definitie:

»Intumescencia» sind »diejenigen Erscheinungen, die das gemeinsame Merkmal haben, als kleine knötchenförmige oder drüsige Auftreibungen der Blätter aufzutreten, die meist an diesen Stellen gelb verfärbt erscheinen und eine aussergewöhnliche Zellstreckung ohne wesentliche Zellvermehrung zeigen.»

De meeste intumescencies zijn aan bladeren waargenomen, toch komen ze ook aan stengels niet zelden voor; de meer zeldzame voorbeelden van intumescencyvorming aan bloemen en vruchten zijn door **Sorauer** ²⁾ zelf met eenige vermeerderd geworden. De intumescencies aan bladeren komen in verreweg de meeste gevallen tot stand door woekering van cellen, die tot 't mesophyl behooren; de epidermis wordt gewoonlijk doorbroken en gaat te gronde.

Uitsluitend epidermale intumescencies vormen zich volgens Miss **E. Dale** ³⁾ aan de bladeren van *Hibiscus vitifo-*

¹⁾ **P. Sorauer**, Die symptomatische Bedeutung der Intumescenzen (Bot. Zeitg. 48 Jahrg. 1890, pag. 241).

²⁾ **P. Sorauer**, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, 1ster Bd., 5tes Kapitel, Berlin (Lieferung 10, 1906, Lieferung 12, 1907).

³⁾ Miss **E. Dale**. *a.* On certain outgrowths (Intumescences) on the green parts of *Hibiscus vitifolius* L. (Proc. Camb. Phil. Soc., Vol. 10, Part IV, 1900, pag. 192). *b.* Investigations on the abn. outgrowths or Intum. on *Hibiscus vitifolius* Linn. (Philos. Transact. Ser. B. Vol. 194, 1901, pag. 163—182). *c.* Further experiments etc. (Philos. Transact. Serie B, Vol. 198, 1906).

lius en *Ipomoea Woodi*, terwijl door de gezamenlijke woekering van epidermis en mesophyl gevormde intumescencies zijn waargenomen bij *Vitis pterophora*¹⁾ en *Dianthus caryophyllus*²⁾ door **Sorauer** en bij *Ruellia formosa* door **Steiner**³⁾.

In alle overige totnutoe onderzochte gevallen ontstaan de intumescencies uitsluitend door woekering van het mesophyl. Dan worden ze gevormd òf uitsluitend door de cellen van 't palissadeparenchym, zooals b. v. b. bij *Solanum tuberosum*⁴⁾ is waargenomen, òf alleen door die van 't sponsparenchym (b. v. b. bij *Vitis vinifera*⁵⁾ en *Eucalyptus globulus*⁶⁾), of ook wel draagt het geheele mesophyl er toe bij, zooals bij de door Miss **G. E. Douglas**⁷⁾ onderzochte intumescencies aan de bladeren van de aardappelplant.

Tot deze laatste categorie behooren dus ook de intumescencies aan de bladeren van *Gnetum Gnemon*.

Afgaande op de door **Sorauer** gegeven definitie, zou men evenwel tegen de opvatting van de verdikte blad-

1) **P. Sorauer**, Die symptomatische Bedeutung der Intumescenzen (Bot. Zeitg. 48 Jahrg. 1890, pag. 245).

2) **P. Sorauer**, In Deutschland beobachtete Krankheitsfälle (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. Bd. VIII, 1898, pag. 291).

3) **R. Steiner**, Über Intumescenzen bei *Ruellia formosa* Andrews und *Aphelandra Portleana* Morel. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXIII, 1905, pag. 105).

4) **P. Sorauer**. Einige Beobachtungen bei der Anwendung von Kupfermitteln gegen die Kartoffelkrankheit (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., Bd. III, 1893, pag. 32).

5) **P. Viala** et **P. Pacottet**, Sur les verrues des feuilles de la Vigne (Comptes Rendus, T. CXXXVIII, Paris 1904, pag. 161—163).

6) **P. Sorauer**, Ueber Intumescenzen (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XVII 1899, pag. 455).

7) Miss **G. E. Douglas**, The formation of intumescences on Potatoplant (Bot. Gazette Vol. XLIII, 1907, pag. 233—250).

toppen bij *Gnetum Gnemon* als intumescenties bezwaar kunnen hebben.

Vooreerst gaat 't niet aan, bij *Gnetum Gnemon* van »kleine knötchenförmige oder drüsige Auftreibungen der Blätter'' te spreken. Dit is evenwel een bezwaar van zeer weinig of geen beteekenis. Immers 't begrip »klein'' is zeer rekbaar. Bovendien zijn zeer groote intumescenties door **von Schrenk**¹⁾ beschreven voor de bloemkoolplant (l. c. pag. 125: »Many of the warts grew to a very large size, projecting out from the surface of the leaf, in some cases for one eighth of an inch''), terwijl versmelting van verschillende intumescenties werd waargenomen bij *Vitis vinifera* (**Viala et Pacottet**), *Solanum tuberosum* (**Douglas**), *Populus tremula* (**Küster**²⁾), *Pandanus javanicus*³⁾ en *Solanum floribundum*⁴⁾, in de beide laatste gevallen nog wel door **Sorauer** zelf.

Dat de verdikte bladtoppen van *Gnetum Gnemon* wel degelijk »wesentliche Zellvermehrung'' vertoonen, behoeft ons evenmin te verhinderen, ze tot de intumescenties te rekenen.

In z'n »Pathologische Pflanzenanatomie'' behandelt **Küster** de intumescenties wel in het hoofdstuk »Hypertrophie'', maar maakt naar aanleiding daarvan de opmerking: »Schliesslich bleibt noch zu erwähnen, dasz bei

1) **H. von Schrenk**, Intumescences formed as a result of chemical stimulation (Missouri botan. Garden. 16th annual report, 1905, pag. 125).

2) **E. Küster**, Über experimentell erzeugte Intumescenzen (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXI, 1903, pag. 452).

3) **P. Sorauer**, Ueber Gelbfleckigkeit (Forsch. a. d. Geb. d. Agrik. Phys. h. v. Dr. E. Wollny. Bd. IX, 1886, pag. 387).

4) **P. Sorauer**, Intumescenz bei *Solanum floribundum* (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh, Bd. VII, 1897, pag. 122).

manchen Intumescenzen nicht nur Streckung bestimmter Zellelemente, sondern auch Teilung der Zellen auftritt.

.
 Diese Ausnahmen von der Regel sollen uns nicht hindern, die Intumescenzen als einheitliche Gruppe zu behandeln und im vorliegenden Kapitel bereits ihre Besprechung zu erledigen."

Typisch hyperplastisch zijn volgens **Sorauer's** eigen beschrijving de intumescencies op de bladeren van *Dianthus caryophyllus*, volgens **Steiner** evenzoo die bij *Ruellia formosa*. Terwijl de door **Küster** kunstmatig op de bladeren van *Populus tremula* verwekte intumescencies uitsluitend hypertrophisch waren, zegt hij met nadruk ¹⁾: »die in der Natur von mir beobachteten Intumescenzen der Zitterappel waren stets sehr zellenreich: Die Mesophyllzellen hatten sich stark gestreckt und geteilt." — De opvattingen, die de verschillende onderzoekers er met betrekking tot de oorzaak der intumescencievorming op nahouden, loopen zeer uiteen. In de meeste gevallen is echter wel geconstateerd, dat hooge temperatuur en groote vochtigheid van de lucht onmisbare factoren zijn; alleen **von Schrenk** ontzegt aan deze factoren allen invloed op de intumescencievorming van de bloemkoolplant.

Behalve aan temperatuur en vochtigheid wordt door velen een groote invloed aan de werking van het licht toegekend.

Sorauer beschouwt als de voornaamste oorzaak ver-

¹⁾ **E. Küster**, Über experimentell erzeugte Intumescenzen (Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. XXI, 1903); vergel. ook: **E. Küster**, Cecidiologische Notizen. 2. (Flora. Bd. 92, 1903, pag. 380—395).

minderung van de assimilatie, welke in de meeste gevallen het gevolg zal zijn van onvoldoende belichting. In »Die symptomatische Bedeutung der Intumescenzen» zegt hij dan ook (l. c. pag. 251): »Intumescenzen werden dann beobachtet, wenn die Individuen, die durch irgend eine Ursache in ihrer Assimilationsthätigkeit stark herabgedrückt sind, in Verhältnisse kommen, die eine übermäßige Turgescenz der Gewebe bedingen. Desshalb habe ich mich gewöhnt die Intumescenzen als Symptome einer Störung zu betrachten, welche auf Wasserüberschuss zu einer Zeit geringer Assimilationsthätigkeit zurückzuführen ist,» terwijl hij zich in zijn jongste publicatie ¹⁾ hierover aldus uitlaat: »Abweichend von andern Forschern erblicken wir in der Intumescenzbildung stets die Folge einer Hemmung in der Assimilationsenergie. Dieselbe kann sowohl durch Lichtmangel als durch Lichtüberschuss herbeigeführt werden; sie äussert sich aber stets durch geringe Neubildung fester Reservestoffe, meist sogar durch Lösung der vorhandenen geformten Inhaltkörper der Zellen Die von mir behauptete Unzulänglichkeit der Assimilationsarbeit, die sich in der Intumescenzbildung kundgibt, kann selbstverständlich durch verschiedene Kombination der Vegetationsfaktoren eingeleitet werden. In der Mehrzahl der von mir beobachteten Fälle glaube ich die Veranlassung in einer Steigerung von Wärme und Feuchtigkeit während einer Periode der Pflanze zu erblicken, in welcher sie in natürlichem Ruhezustande sich

1) P. Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Lief. 12, Berlin 1907, pag. 449.

befindet oder durch äussere Umstände zu einer Assimilationsruhe gezwungen worden ist."

Atkinson ¹⁾ schrijft de intumescientievorming bij de tomaat eveneens toe aan lichtgebrek bij de cultuur in de kassen: »the lack of light not only favors the accumulation of water,.... but it prevents the plants from building up strong tissue", terwijl ook **Trotter** ²⁾ van oordeel is, dat bij *Ipomoea* halve duisternis de vorming van intumescencies in de hand werkt.

Küster ³⁾, die op gedeelten van bladeren van *Populus tremula* intumescencies kunstmatig deed ontstaan, door ze in afgesloten Petri-schalen te laten drijven op leidingwater, Knop'sche voedingsoplossing of een 1 à 3 % oplossing van glucose, vond, dat de intumescencies zoowel in 't donker als bij gematigde belichting ontstonden, dat intensief licht evenwel hunne vorming verhinderde. Dat hierbij aan een specifieke werkingwijze van het licht gedacht zou moeten worden, acht **Küster** niet waarschijnlijk; hij voelt meer voor de hypothese, »dasz bei der intensiven Belichtung selbst in den verschlossenen Petri-schalen den Blättern und Blattstücken eine verhältnismässig kräftige Transpiration möglich war und infolge dessen keine Intumescenzen auf der transpirierenden Seite gebildet werden konnten." Naar aanleiding van zijne onderzoekingen over intumescientievorming aan vruchten ⁴⁾,

¹⁾ G. F. Atkinson, Oedema of the tomato (Bull. Cornell. Agr. Exper. Station, n^o. 53, May 1893).

²⁾ A. Trotter, Intumescenze fogliari di *Ipomoea Batatas* (Annali di Botanica I, 1904 pag. 362).

³⁾ E. Küster, in »Über experimentell erzeugte Intumescenzen."

⁴⁾ E. Küster, Histologische und experimentelle Untersuchungen über Intumescenzen (Flora, Bd. 96, 1906, pag. 527—537).

komt hij tot de conclusie (l. c. pag. 527): »Dasz der Gehalt irgend eines Pflanzenorgans an Nährstoffen die Bildung der Intumescenzen beeinflusst, und dasz bei reichlichem Vorrat ihre Anlage beschleunigt und ihr Wachstum gefördert wird, unterliegt keinem Zweifel''
 »Das Licht wirkt auf die Intumescenzbildung offenbar nur dadurch, dasz es den Fortgang der Assimilation und Nährstoffproduktion gestattet.'' (l. c. pag. 530).

Terwijl **von Schrenk** zegt: »In the case of the intumescences formed on cauliflower in the »Missouri Botanical Garden'', the factor of moisture, heat and light played absolute no part whatever'', is bij een aantal onderzoekingen van den laatsten tijd gebleken, dat in sommige gevallen licht beslist noodig is. Zoo constateerde **Miss Douglas** voor *Solanum tuberosum*, dat in totale duisternis geen intumescenties gevormd worden, en verklaart dit zoo, dat »this condition favors the rapid elongation of cells in the stem, which can thus make use of an increased supply of water. At the same time there is less of the osmotically active substance present in the leaves in darkness as photosynthesis is not taking place.'' **Miss Dale** zag bij *Hibiscus* en *Ipomoea* de intumescenties ontstaan in helder licht en in door matglas gedempt licht, doch niet in 't donker. Uit hare zeer overtuigende proeven concludeert zij, dat vooral 't gele en roode deel van het spectrum voor de vorming van deze intumescenties essentieel is, terwijl in groen en blauw licht evenals in 't donker hunne vorming achterwege blijft. De intumescenties aan de bladeren van *Vitis vinifera* ontstaan volgens **Viala** en **Pacottet** slechts in grooten getale gedurende den tijd, dat het licht 't helderst is, op die bladeren,

welke zich direct onder het glazen dak van de kas bevinden, terwijl bladeren, die in dezelfde kas in diffuus licht of in de schaduw zijn, er geheel vrij van blijven. Hunne verklaring van dit verschijnsel is zeer eigenaardig (l. c. pag. 163): »les feuilles rendues verruqueuses par une lumière intense se défendent comme les plantes grasses, par le développement du faux tissue palissadique, contre une chlorovaporisation et une transpiration exagérées qu'accentue l'action directe du soleil par radiations lumineuses et calorifiques.»

't Is wel opmerkelijk, dat we juist in deze laatste drie gevallen met typisch hyperplastische intumescenties te doen hebben.

Intumescentievorming als gevolg van chemische prikkelwerking of, voorzichtiger uitgedrukt, na behandeling der bladeren met vergiften is nog slechts in enkele gevallen waargenomen. **Sorauer** ¹⁾ zag bij aardappelplanten de intumescenties *in sterker mate* optreden, nadat de bladeren met kopermiddelen (»bouillie bordelaise» en »sulfostéatite cuprique») behandeld waren; hij beschouwt dit als een »correlatieverschijnsel» ²⁾, evenals de intumescentievorming aan den knoop van een haverhalm, waar beschadiging door een dier de aanleidende oorzaak geweest was. Hiertoe rekent **Sorauer** ook de vorming van de zoogenaamde »Ersatzhydathoden», welke **Haberlandt** ³⁾ aan de bladeren van *Conocephalus ovatus* kon doen ont-

1) P. Sorauer, in Zeitschrift für Pflanzenkrankh. Bd. III, 1893, pag. 32.

2) P. Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten.

3) G. Haberlandt, Ueber experimentelle Hervorbringung eines neuen Organs bei *Conocephalus ovatus* Tréc. (Botanische Untersuchungen. Festschr. f. Schwendener, Berlin, 1899, pag. 104-133).

staan door de gewone epitheel-hydrathoden met een 0,5 % alcoholische sublimaatoplossing te bestrijken en zoo te dooden ¹⁾.

Von Schrenk zag intumescenties ontstaan op de bladeren van bloemkoolplanten, welke ter bestrijding van *Perenospora parasitica* met verschillende kopersproei-middelen behandeld waren, terwijl de planten, die niet besproeid waren, doch overigens in volkomen dezelfde omstandigheden verkeerden, er vrij van bleven. Hij onderzoekt dit geval nader en maakte uit zijn proeven de gevolgtrekking, dat »The intumescences must be regarded as a result of the stimulating activity of chemical poisons, sprayed upon the leaf in weak solutions. The stimulating activity exerted is probably due to the formation of compounds within the cells of high osmotic tensions, these compounds being either compounds formed by the copper salts with parts of the protoplast, or compounds formed as a result of a stimulation exerted, as evidence by the presence of large amounts of oxidizing enzymes as a result of an indirect stimulus exerted by the salts sprayed upon the leaf surface.» (l. c. pag. 145). Intumescenvorming na behandeling met kopermiddelen is ook waargenomen bij sommige variëteiten van *Vitis vinifera*, terwijl andere variëteiten niet op die wijze reageerden ²⁾.

Küster ³⁾ werd bij zijn proeven over intumescenvor-

1) Vergel. **E. B. Copeland**, Haberlandt's new organ of Conocephalus (The Botanical Gazette Vol. XXXII, Chicago 1902, pag. 300—308).

2) **Fr. Muth**, Über die Beschädigung der Rebenblätter durch Kupferspritzmittel (Mittcil. d. Deutsch. Weinbau-Vereins. 1906).

3) **E. Küster**, Histologische und experimentelle Untersuchungen über Intumescenzen (Flora, Bd. 96, 1906, pag. 527—537).

ming aan de peulen van *Pisum* getroffen door de groote overeenkomst tusschen deze intumescencies en het callus, dat zich vormde aan de wondvlakte der steeltjes van de ter wille van het experiment weggenomen zaden (pag. 534): »Der Kallus besteht im wesentlichen aus denselben Elementen wie die Intumescenzen, aus langgestreckten farblosen Haaren, die allerdings nicht gleichmässig zylindrische Gestalt haben, sondern keulig oder blasenähnlich oder pilzhutähnlich angeschwollen sind, wie es für die Intumescenzen von *Cytisus* oben zu beschreiben war.»

Dezelfde overeenkomst bleek te bestaan tusschen de intumescencies, die ontstonden op fragmenten van jonge koolbladeren, welke **Küster** op water liet drijven, en de callusmassa's, die gelijktijdig aan de wondranden dier bladfragmenten gevormd werden. 't Eenige onderscheid tusschen de beide weefselvormen bestaat daarin, zegt **Küster**, »daz der Kallus an der Wundfläche entsteht, die Intumescenz durch ihre eigene Wachstumstätigkeit sich die Wunde schafft.»

Bij **von Schrenk's** bloemkoolbladeren ontstonden de intumescencies aan de randen der kleinste necrotische plekjes, die door de op de bladeren gebrachte vergiften veroorzaakt waren. **Küster** kon op de bladeren van de witte kool precies zulke intumescencies doen ontstaan, wanneer hij de bladeren evenwijdig aan 't oppervlak verwondde door er voorzichtig met een borstel op te slaan en ze daarna in vochtige lucht bracht.

Hieruit volgt, meent **Küster**, dat de boven door ons meegedeelde verklaring, die **von Schrenk** van de intumescencyvorming na behandeling met kopermiddelen gegeven heeft, slechts met voorbehoud te aanvaarden en als

niet bewezen te beschouwen is; l. c. pag. 535: »Bei von Schrenk's Versuchen handelt es sich um Gewebsbildungen die an den kleinsten nekrotischen Feldern hervorstechen, offenbar ebenso wie bei meinen Versuchen nach Läsion durch die Bürste. Ich möchte daher der Meinung Ausdruck geben, dass bei den von ihm beobachteten »Intumescenzen'' es sich — nach ätiologischer Bezeichnungsweise — um *Kallusbildungen*¹⁾ handelte, die freilich histologisch den Intumescenzen gleich kommen: ob die Wunde durch mechanische Insulte, durch Abtragen bestimmter Zellenlagen oder durch Vergiften irgendwelcher Gewebestellen zustande kommt, dürfte für die nachfolgende Bildung abnormaler Gewebe belanglos sein.»

Van welken aard de prikkel is, dien de schildluis op het weefsel van het Gnetumblad uitoefent, en als reactie waarop de intumescensievorming plaats heeft, daarvan heb ik mij langs experimenteelen weg eene voorstelling kunnen maken.

Nadat ik getracht had, door op allerlei manieren gevarieerde mechanische verwonding en behandeling met vergiften bladeren kunstmatig tot intumescensievorming te brengen, zonder evenwel 't gewenschte resultaat te verkrijgen, kwam ik tot de conclusie, dat òf mijne manier van verwonden in vergelijking met die van de schildluis steeds te ruw was, òf door deze een of andere prikkelende substantie in 't blad gebracht moest worden.

1) Ik cursiveer.

Om dit na te gaan, werd op de volgende manier ge-experimenteerd:

1). In bladtoppen werden uiterst kleine wondjes aangebracht met de gesteriliseerde zeer fijne canule van een injectiespuitje.

2). Hetzelfde werd gedaan, nadat de punt der canule eerst gestoken was in gele blaasjes, die door de schild-luis veroorzaakt waren.

3). Een aantal gele en verdikte bladtoppen werd fijn-gemaakt in een mortier en 3a) een uiterst kleine hoeveelheid van de aldus verkregen brij, aangemengd met wat verdunde glycerine, in bladtoppen op meerdere plaatsen geïnjecteerd, terwijl 3b) op andere bladeren dezelfde bewerking werd toegepast, nadat de te injecteeren brij eerst op 100° verhit was.

Het resultaat was in *alle* gevallen volkomen hetzelfde.

Na een dag of 10 waren op de plaatsen, waar de wondjes waren aangebracht, kleine, bruine vlekjes zichtbaar, welke na dien tijd nog iets in omvang konden toenemen. Een maand na 't aanbrengen der wondjes hadden zich de bruine vlekjes met een zeer smal, min of meer doorschijnend geel randje omgeven.

De bruine vlekjes werden gevormd door de cellen, welke als gevolg van de verwonding gestorven waren onder verbruining harer wanden. Op de plaats van het gele randje werd een complex gevonden van betrekkelijk kleine cellen, die geen intercellulaire holten overlieten. Deze cellen hadden dikke wanden en hun protoplast bevatte nog resten van de chlorophylkorrels. Het complex was gevormd door hyperplasie van het geheele mesophyl. Op den overgang van dit complex tot het normale weefsel hadden

zich enkele cellen van het sponsparenchym sterk vergroot, terwijl hare chloroplasten gedesorganiseerd waren.

Na verloop van weer een maand werd opgemerkt, dat de bladtoppen in de omgeving der wondplekjes een conigszins gele kleur aannamen, iets wat langzamerhand steeds duidelijker waarneembaar werd. Microscopisch liet zich constateeren, dat, waar uitwendig die gele verkleuring zichtbaar was, rondom de necrotische plekjes het weefsel precies dezelfde veranderingen ondergaan had als plaats hebben rondom de door schildluizen veroorzaakte gele blaasjes: algemeene hypertrophie van de cellen van 't sponsparenchym, terwijl hier en daar zelfs al een deelwand in de vergroote cellen was opgetreden.

Zooals reeds gezegd is, dit resultaat was verkregen in alle gevallen, dus ook in die, waar kleine wondjes zonder meer waren aangebracht. Waaruit geconcludeerd kan worden, dat het blad van *Gnetum Gnemon* tot de vorming van intumescenties en dus van adventieve knoppen geprikkeld kan worden door verwonding, mits deze zeer gering is, en het proces dus te beschouwen is als reactie op een *wondprikkel*.

Bij een ziekte van de anjelieren, welke ook een soort van intumescentievorming ¹⁾ is en waarvoor door **Woods** ²⁾ is aangetoond, dat zij veroorzaakt wordt door den steek o. a. van aphiden, meent **Woods** het grooter worden der gele, verdikte plekken te moeten toeschrijven aan de diffusie van een »irritant injected by the insect.» ³⁾

1) H. v. Schrenk, l. c. pag. 39.

2) A. F. Woods, Stigmonose: a disease of carnations and other pinks (Bull. no. 19, U. S. Dept. Agr. Div. Veg. Phys. and Path. 1900).

3) l. c. pag. 24.

Dat een dergelijke hypothese voor de »stigmonose» van *Gnetum Gnemon* overbodig is, blijkt duidelijk uit het resultaat van onze proef. Het specifieke van de door 't zuigapparaat van de schildluis teweeggebrachte wonde is alleen, dat zij zoo onbeduidend is. Slechts enkele cellen, namelijk die, welke zich in de gele blaasjes door verbruinde wanden onderscheiden, hebben er de directe gevolgen van ondervonden, terwijl de heele verdere intumescentievorming plaats heeft als reactie op de prikkelwerking, die van die enkele verwonde cellen uitgaat.

In de »Pathologische Pflanzenanatomie» van **Küster** worden alle na verwonding ontstaande kataplasmen, voor zoover ze een parenchymatisch karakter hebben, callus genoemd (l. c. pag. 154). Met hetzelfde recht als we de verdikte bladtoppen van *Gnetum Gnemon* intumescenties genoemd hebben, mogen we dus zeggen, dat het weefsel, waaruit zij bestaan, een »callus» is en dat de knoppen, die er in gevormd worden, »callusknoppen» zijn.

Waarom de beide planten uit de ijzeren kas daar geen callus en geen knoppen aan de bladeren vormden, wordt nu tevens duidelijk. De *Aspidiotus dictyospermi*, welke bij deze callusvorming zoo'n voorname rol speelt, werd in de ijzeren kas ook aangetroffen; voor callusvorming evenwel is een voorwaarde van den eersten rang vochtigheid; aan deze voorwaarde werd in de ijzeren kas slechts matig, in de houten daarentegen bij uitstek voldaan, terwijl ook de hoogere temperatuur in de laatste bij deze tropische planten de callusvorming begunstigen moest.

HOOFDSTUK VI.

ALGEMEENE BESCHOUWINGEN.

In het tweede hoofdstuk hebben wij bij onze beschouwingen over de vorming van knoppen aan bladeren eerst uit **Palisa's** onderzoekingen over de knopvorming aan geïsoleerde bladeren en schubben van *Cystopteris*-soorten en uit hetgeen zich bij de vorming van knoppen aan de bladeren van *Begonia Rex* voordoet, besloten, dat tusschen de beide wijzen, waarop zich knoppen kunnen vormen aan van de plant gescheiden bladeren, n.l. met en zonder tusschenkomst van een calluswoekering, geen scherpe grens bestaat.

Daarna hebben wij uit 't geen door **Riehm** over de ontwikkeling der knoppen aan de bladeren van *Cardamine* gevonden is, de gevolgtrekking gemaakt, dat het geen verschil van principieele beteekenis is, of de knoppen aan een blad, dat met de plant in samenhang blijft, zich ontwikkelen uit een embryonaal gebleven celgroep dan wel uit een meristeem, dat uit volwassen cellen nieuw ontstaat.

En eindelijk zijn we zelfs zoo ver gegaan, de meening uit te spreken, dat er ook tusschen de beide hoofdgroepen, tusschen knopvorming aan bladeren, waarvan het verband met de plant verbroken is, en knopvorming aan bladeren, die met de plant in samenhang blijven, geen scherpe afscheiding bestaat. Tot steun dezer voorstelling hebben

wij ons beroepen op: 1^o. het feit, dat voorbeelden van beide wijzen van knopvorming aan bladeren te vinden zijn bij soorten van één plantengeslacht, n.l. *Begonia*; 2^o. de mogelijkheid, adventieve spruiten te doen ontstaan op nog aan de plant bevestigde bladeren van *Begonia Rex*, welke onder gewone omstandigheden pas knopmeristemen vormen, nadat het verband met de moederplant is opgeheven; en 3^o. kunnen hier nog de gevolgtrekkingen uit ons eigen onderzoek aan toegevoegd worden.

Zooals wij gezien hebben, zijn de knoppen, waaruit zich de spruiten aan de bladeren van *Gnetum Gnemon* ontwikkelen, callusknoppen. Wij constateerden dus bij *Gnetum Gnemon* aan bladeren, die met de plant in samenhang blijven, een wijze van knopvorming, die tot dusver slechts aan van de plant gescheiden bladeren was waargenomen en waarvan het haast scheen, dat zij alleen plaats *kon* hebben aan een blad, nadat 't verband met de moederplant was opgeheven.

Hiermede valt voor mij het laatste bezwaar, elke vorming van adventieve knoppen aan bladeren als de uiting van een en dezelfde eigenschap te beschouwen.

Ik stel mij voor, dat deze eigenschap, d. w. z. in den meristeemtoestand over te gaan en een knop te vormen of tot de vorming daarvan bijtedragen, oorspronkelijk toekwam aan alle cellen van elk blad.

Bij de planten, aan welker bladeren zich geen knoppen vormen onder welke omstandigheden ook, is het vermogen daartoe geheel latent geworden.

Dan komen de planten, waarbij de cellen van het bladweefsel niet *direct* in den meristeemtoestand kunnen

overgaan, maar pas na een aantal voorafgaande deel-
 ingen — callusvorming — cellen ontstaan, die dat vermogen
 hebben. De eigenschap is hier in de cellen van het blad
 aanwezig, doch onder gewone omstandigheden niet actief
 en wordt geactiveerd door de krachtige levensprocessen
 bij de callusvorming. Als voorbeeld noemen we *Peperomia*.
 Bij sommige planten krijgt men den indruk, dat de
 bladeren het vermogen, knoppen te vormen, geheel ver-
 loren hebben, doordat onder gewone omstandigheden,
 ook indien de bladeren van de plant gescheiden worden,
 van 't aanwezig zijn der eigenschap niets blijkt, tot eens
 een samenloop van voor de knopvorming gunstige om-
 standigheden plaats vindt en plotseling het vermogen
 zich openbaart. Zulk een geval hebben we leeren kennen
 bij ons onderzoek over de knopvorming aan de bladeren
 van *Gnetum Gnemon*.

Op de planten, waarvan de bladeren alleen callus-
 knoppen vormen, volgen zulke als *Torenia asiatica*. Zoo-
 lang de bladeren met de plant in samenhang blijven,
 merkt men van knopvorming gewoonlijk niets, doch zoo-
 dra dit verband gestoord of verbroken wordt of een
 daaraan analoge verandering in de correlatieve verhou-
 ding tusschen deze beide plaats vindt (*Begonia Rex*),
 gaan de cellen van het bladweefsel in den meristeemtoe-
 stand over. De volgende schakel in deze keten wordt
 gevormd door planten als *Atherurus ternatus* Bl., waarbij
 reeds gedurende het normale leven van de plant cellen
 van het bladweefsel tengevolge van ons onbekende om-
 standigheden, opnieuw meristematisch worden.

Vooraan in deze reeks staan die gevallen, waarin te
 midden van het omgevende weefsel, dat volwassen wordt,

embryonale celgroepen, die vroeger of later tot een spruit zullen uitgroeien, uitgespaard blijven; als voorbeelden hiervan hebben we reeds herhaaldelijk aangehaald *Bryophyllum* en *Asplenium* en andere varens.

In het kader van deze beschouwingen past de opvatting, dat de knoppen op de bladschijf van *Cardamine* zich in een overgangsstadium tusschen den meest eenvoudigen toestand en dien bij *Atherurus ternatus* Bl. bevinden.

Behalve door het feit, dat zij als callusknoppen ontstaan aan bladeren, wier verband met de moederplant ongestoord is gebleven, onderscheiden de adventieve knoppen bij *Gnetum Gnetum* zich nog door hun endogene vormingswijze en door de voor callusknoppen ongewone plaats, die zij aan het blad innemen.

Wat de endogene vorming aangaat, voor knoppen, die binnen spruiten of wortels ontstaan, kan men de verklaring hiervoor zoeken daarin, dat de weefsellagen van de schors, die 't meest naar binnen gelegen zijn, 't jongst zijn en dus in de sterkste mate meristematische eigenschappen hebben. Bij de vorming van knoppen aan bladeren echter pleegt de epidermis een meestal zeer voorname rol te spelen.

Dat dit bij het door ons bestudeerde speciale geval niet zoo is, kan alleen daardoor verklaard worden, dat de knopvorming bij *Gnetum Gnemon* het weer eens actief worden van een bijna geheel latente eigenschap is. Toen wij het over intumescientievorming in 't algemeen hadden, zagen wij, dat deze in verreweg de meeste gevallen voor

rekening van het mesophyl komt; het mesophyl en vooral het sponsparenchym schijnt dus bij het blad gewoonlijk het weefsel te zijn, waarin de verdwijnende plasticiteit zich 'tlangst staande houdt. Zeer duidelijk blijkt dit ook bij de ontwikkeling van het callus of de intumescencies aan de bladeren van *Gnetum Gnemon*. Deze begint steeds met hypertrophie van het sponsparenchym; het palissadeparenchym verzet zich 'tlangst, behoudt 'tlangst zijn normaal aspect en neemt ten slotte nog dikwijls aan de callusvorming in 't geheel geen deel, terwijl de epidermis zich volstrekt onzijdig houdt. De plasticiteit van het bladweefsel en daarmee het vermogen knoppen te vormen is bij *Gnetum Gnemon* bijna verloren gegaan. Daar kwam in onze kas de plant in omstandigheden, die zelfs bij zoo geringe plasticiteit een sterke woekering mogelijk maakten: de hooge temperatuur, de groote vochtigheid en dan de steken van een insect, de *Aspidiotus dictyospermi*, waardoor de bladtop, zonder overigens een beschadiging van beteekenis te ondergaan, op verschillende plaatsen tegelijk traumatisch geprikkeld werd. Deze omstandigheden waren noodig en voldoende, om de weefsels, die 't vermogen hadden, tot woekering te brengen; alleen de epidermis, die dit vermogen totaal verloren had, bleef er geheel buiten. De levendige groeiprocessen in de inwendige weefsels deden de latente eigenschap der meristeeinvorming actief worden; knoppen ontstonden, doch deze moesten zich nu endogeen ontwikkelen, omdat de epidermis 't vermogen miste, aan het voorbereidende proces, de callusvorming, laat staan aan de knopvorming zelf, deel te nemen.

Hoe nu het feit te verklaren, dat bij *Gnetum Gnemon*

het callus en de knoppen, die daarin ontstaan, zich alleen aan den top van het blad vormen en, wanneer door het verbreken van het organisch verband met den top de ontwikkeling van deze twee op een ander deel van de bladschijf is mogelijk geworden, deze daarop alleen apicaal plaats heeft?

Bij de andere planten, waarbij knoppen aan den top der bladeren voorkomen, vormen zich deze evenals bij *Gnetum Gnemon* aan het blad, terwijl dit nog met de plant in verband staat. Hoe opvallend deze overeenkomst ook is, toch kan zij ons bij het zoeken van onze verklaring niet helpen, daar bij deze planten de knoppen uit embryonaal gebleven celgroepen geformeerd worden (*Ancimia*, *Utricularia*)¹⁾. Dat vorming van callusknoppen bij bladeren tot dusver alleen aan de basis was waargenomen en ook, waar zij niet uit callus ontstaan, de basis voor adventieve spruiten aan bladeren (ik behoef slechts te herinneren aan de *Begonia*'s, aan *Nymphaea stellata*²⁾ en *Tolmiea Menziesii*³⁾, veelal een bevoorrechte plaats blijkt te zijn, maakt, dat van de beschouwingen, die door vroegere onderzoekers over de plaats van knoppen aan bladeren gehouden zijn, op ons geval niet veel kan toegepast worden.

Zoo komt **Vöchting**⁴⁾ naar aanleiding van zijn proeven

1) Onder welke omstandigheden de knoppen aan den top der bladeren van *Malaxis paludosa* en *Drimys lilacina* zich ontwikkelen, is nog niet onderzocht.

2) **H. Ross**, *Nymphaea stellata* Willd. var. *bulbillifera* (Dr. Neuberts Gartenmagazin 1898, Heft 21).

3) **Lukasch**, Die blattbürtigen Knospen bei *Tolmiea Menziesii* (Programm des K. K. Staats Obergymnasium in Mies. 1904).

4) **H. Vöchting**, Über Organbildung im Pflanzenreich, Th. I, Bonn 1878 (C. Spitze und Basis am Blatt, pag. 92 e. v.).

met bladeren en gedeelten van bladeren van *Begonia Rex* en *Cardamine pratensis* tot het besluit, dat vorming van wortels en knoppen ergens anders dan op de basis van een geïsoleerd blad of gedeelte daarvan niet mogelijk zou zijn. Het blad, redeneert hij, heeft een begrensden groei. De oorzaak hiervan ligt in de natuur der elementen, die het blad samenstellen, m. a. w. in elke cel van het blad is het karakter van den begrensden groei aanwezig.

Wanneer nu een deel van een blad aan zijn morphologischen top knoppen en aan zijn basis wortels vormde, dan zou het »den Charakter des begrenzt wachsenden aufgeben, und den des unbegrenzt wachsenden annehmen.“ »Dies scheint aber mit seiner Natur in Widerspruch zu stehen, und deshalb entstehen Wurzeln und Knospen an einem Orte, und zwar an der Basis.“

Aan dit vergrijp, het karakter van begrensden groei op te geven en dat van onbegrensden groei aan te nemen, hebben de bladeren van *Gnetum Gnemon*, waaraan adventieve spruiten tot ontwikkeling kwamen, zich dan toch maar schuldig gemaakt. Wel hebben ze behalve knoppen aan hun top geen wortels aan hun basis gevormd, maar de knoppen zijn dan toch ontstaan en uitgeloopen, terwijl de bladeren aan hun basis met het wortelsysteem van de moederplant in verbinding bleven. Hoe dit dan ook zij, **Vöchting's** theorie laat ons bij de verklaring van het geval van knopvorming, dat wij onderzocht hebben, volkomen in den steek.

Sachs neemt aan, dat er even zoovele »Spezifische Bildungsstoffe (oder vielleicht besser gesagt spezifisch verschiedene Stoffmischungen. Zusatz 1892)“ bestaan moeten,

als er verschillende »Organformen» aan een plant te onderscheiden zijn ¹⁾.

Onder deze stoffen bevinden zich ook een knopvormende en een wortelvormende stof; beide worden steeds in de plant gevormd; onder den invloed van de zwaartekracht wordt de wortelvormende stof naar beneden, de knopvormende stof naar boven gevoerd. In verband hiermee ontwikkelt **Sachs** de volgende voorstelling over de vorming van vegetatiepunten. Alle normale ²⁾ vegetatiepunten van een sterk vertakte plant stammen direct af van het embryo, waaruit de plant zich ontwikkeld heeft.... »Jeder Vegetationspunkt ist gewissermassen ein Ueberrest des Urmeristems des Embryos, aus welchem sich die erste Sprossanlage (und Wurzelanlage) einer Pflanze entwickelt. Das Urmeristem oder besser das embryonale Gewebe regeneriert sich also aus den ursprünglich entstandenen Vegetationspunkten des Embryos immer wieder durch Ernährung, aber so, dasz diese Regeneration in normalem Falle in der Art verläuft, dasz aus der Substanz eines gegebenen Vegetationspunktes direkt neue Vegetationspunkte hervorgehen. Da die Substanz der Vegetationspunkte aber sich kontinuierlich aus dem Embryo ableitet und auch in ihrer gesammten Beschaffenheit mit embryonalem Gewebe zur Zeit der allerersten Entwicklung identisch ist, so können wir das Gewebe der Vegetationspunkte einfach als embryonales Gewebe bezeichnen. Die Substanz der Vegetationspunkte stimmt nicht nur bezüglich ihrer chemischen und cellulären Beschaffenheit, sondern auch darin

1) Ges. Abh. über Pflanzenphysiologie, Bd. II, 1893, pag. 4163 e. v.

2) »Normaal» in tegenstelling met »advontief».

mit der primären Substanz des Embryos überein, dasz sie im Stande ist, neue Organanlagen zu erzeugen."

Het optreden van adventieve spruiten dwingt er toe, de veronderstelling te maken, dat in de plant onder zekere omstandigheden op bepaalde punten van het volwassen weefsel, »embryonale Substanz" onafhankelijk van voorhanden vegetatiepunten ontstaan kan, welke het vermogen heeft, nieuwe vegetatiepunten voort te brengen. Maar, vindt **Sachs**, waar bij normaal vegeteerende planten adventieve vegetatiepunten aan volwassen organen te voorschijn komen, is 't niet zeker en microscopisch misschien ook niet direct uit te maken, »ob sie nicht etwa doch von normalen, d. h. aus dem Embryo hergeleiteten Vegetationspunkten ihren Ursprung genommen haben." »Anders scheint es dagegen in solchen Fällen zu liegen, wo an abgeschnittenen Sprosz- und Wurzelstücken neue Vegetationspunkte an solchen Orten zum Vorschein kommen, wo sie bei ungestörtem Wachsthum nie entstanden wären. Es ist aber bekannt, dasz keineswegs alle Pflanzen an abgeschnittenen Stücken adventive Vegetationspunkte entwickeln; in manchen Fällen geht es gar nicht, in den meisten anderen Fällen bedarf es besonders günstiger Umstände und gewöhnlich langer Zeit, bis in der Nähe der Schnittflächen abgeschnittener Stücke sich Vegetationspunkte von Wurzeln oder Sprossen bilden. Ich stelle mir vor, dasz bei normal vegetirenden Pflanzen im älteren Gewebe, besonders in den Assimilationsorganen, diejenigen chemischen Verbindungen entstehen, welche in die Vegetationspunkte der Wurzeln und Sprosse einwandern und die embryonale Substanz derselben ernähren; wird nun ein älteres Stück von der Pflanze abgeschnitten, so können

in demselben kleine Quantitäten dieser embryonalen Substanz oder der betreffenden chemischen Verbindung, welke im Begriff waren nach den Vegetationspunkten der Wurzeln und Sprosse hin zu wandern, noch enthalten sein; an den Schnittflächen sammeln sich nun diese sehr geringen Quantitäten embryonaler Substanz and veranlassen die Entstehung neuer Vegetationspunkte." — Nemen we eens aan, dat de speciale knop- en wortelvormende stoffen werkelijk als zoodanig bestaan en zich op de door **Sachs** gedachte manier door de plant bewegen. Hoe komt 't dan (dit bezwaar is geopperd door **Wakker**, l. c. pag. 74), dat zich niet aan alle afgesneden plantendeelen knoppen en wortels vormen, daar toch bij alle planten die knop- en wortelvormende stoffen in de assimilatieorganen ontstaan moeten? Maar, afgezien van deze en andere bezwaren, met de knoppen, die steeds apicaal aan de bladeren van *Gnetum Gnetum* gevormd worden, is de theorie van **Sachs** net zoo min als die van **Vöchting** in overeenstemming te brengen. De knopvormende stoffen van **Sachs** zijn steeds op weg naar de groeipunten van den stengel en niet naar den top van het blad en kunnen dus de ontwikkeling der knoppen aan de *Gnetum*-bladeren nooit doen beginnen of bevorderen!

De theorie, die **Beyerinck** in zijn beide verhandelingen »Over het ontstaan van wortels en knoppen uit bladen" en »Beobachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln" ontwikkeld heeft, stemde in principe met die van **Sachs** overeen. Alleen had **Beyerinck** in zijn theorie de phantastische wortel- en knopvormende stoffen van **Sachs** vervangen door »den neerdalenden en opstijgenden sapstroom." In het »Besluit" van de eerstgenoemde zijner

beide verhandelingen gaf **Beyerinck** zijn gedachtengang aldus weer (l. c. pag. 489):

»Onder de talrijke omstandigheden, welke op het ontstaan van adventiefknoppen en adventiefwortels, of op de ontwikkeling van reeds in aanleg of in rustenden toestand verkeerende knoppen en wortels van invloed kunnen wezen, spelen de beide belangrijke sapstroomen, die zich in hoogere planten meer of minder onafhankelijk van elkander bewegen, een hoofdrol. De krachten, waardoor deze stroomrichtingen in stand worden gehouden, zijn uiterst zwak; geringe invloeden kunnen daarin wijziging brengen, zooals bijvoorbeeld de werking van de zwaartekracht en het licht (in voor deze krachten gevoelige organen), de zuigkracht van groeiende of op andere wijzen stoffen verbruikende deelen en de gevolgen van verwondingen, — menigmaal heb ik dan ook uit het callus aan de ondereinden van wortelstukken van *Taraxacum officinale*, die omgekeerd geplant waren, krachtige adventiefknoppen zien komen, terwijl daaruit volgens de theorie wortels hadden moeten ontstaan.»

»*Knoppen.* Zoowel aan bladen als aan stengels en wortels (alleen door diktegroei veranderde wortels zijn nader onderzocht) is er in zeer vele gevallen een onmiskenbaar verband tusschen de plaatsing van het xyleem en de stelling der knoppen, en wel in dien zin, dat de knoppen dáár voorkomen, waar de werking van de »opstijgende strooming», die voornamelijk het xyleem volgt, zich bijzonder krachtig op het omringende weefsel kan doen gevoelen, bijvoorbeeld aan het »boveneinde» van stukken van stengels en wortels, in de oksels der bladen en in de punten van vertakking der bladnerven. Verder staan

de adventiefknoppen in het algemeen op de bovenzijde der bladen in overeenstemming met het evenzeer naar boven gekeerde xyleem der vaatbundels. Snijdt men een stuk uit een blad of maakt men daarin eene verwonding, dan kan men dus dáár, waar de krachtigste nerven en dientengevolge ook de dikste xyleembundels voorkomen, dat is aan het zoogenaamde »ondereinde», het ontstaan van knoppen verwachten; de ervaring is hiermeê in overeenstemming. Bij samengestelde bladen met basipetalen ontwikkelingsgang, zooals bij *Cardamine* en *Nasturtium*, zijn de krachtigste knoppen aan den voet van het eindblaadje geplaatst, dat grooter is dan ieder der zijblaadjes; zooals zich in dit geval liet vermoeden, is de xyleembundel, die in het eindblaadje treedt, ongeveer even krachtig als die aan het onderende van den algemeenen bladsteel.”

Het is in verband met de afhankelijkheid der wortelvorming van den »neerdalenden sapstroom,” dat nieuwe wortels ontstaan aan 't basale einde van geïsoleerde stukken van stengels, aan de zoogenoemde »ondereinden” van afgesneden bladeren of aan de bovenranden van in bladeren aangebrachte verwondingen. In de vaatbundels der bladeren is 't phloem meestal naar beneden gekeerd en vormen aan bladeren de wortels zich dan ook aan den onderkant.

Wakker ¹⁾ merkt op, dat er wel een groot aantal feiten zijn aan te voeren, welke met **Beyerinck's** theorie volkomen overeenstemmen, maar dat toch vele andere waarnemingen daarmee in strijd zijn. Zoo kunnen b.v.b. bij *Hyacinthus*

1) l. e. pag. 70, 71.

de knoppen op beide zijden van den bolrok ontstaan, hoewel het xyleem alleen naar de bovenzijde gekeerd is, en is bij *Fritillaria* tusschen de ordeloos verspreide adventieve knoppen en de vaatbundels geen verband te vinden. »Ook de vorming van callusknoppen staat blijkbaar in geen verband met het xyleem.» **Beyerinck** had dus aan den invloed van den »opstijgenden sapstroom» te veel beteekenis gehecht. — Bij *Gnetum Gnemon* is, zooals wij zagen, de nabijheid van een bladbundel wel voor de latere ontwikkeling van den adventieven knop van belang, maar wordt de plaats, waar het meristeem zich zal vormen, daardoor toch blijkbaar niet beheerscht. Deze callusknoppen kunnen trouwens zoowel op den onder- als op den bovenkant van het blad optreden en zijn dus niet zoo afhankelijk van den »opstijgenden sapstroom» als **Beyerinck's** theorie wilde en voor de verklaring van hun apicale plaatsing zeer gemakkelijk zou zijn. —

Wakker's eigen verklaring van de plaats, welke de knoppen aan bladeren innemen, is zuiver teleologisch (l. c. pag. 80): »De plaatsing der knoppen is altijd zoodanig, dat het in het blad bereide voedsel hun ten goede komen kan.» Dat aan geïsoleerde bladeren of stukken van bladeren de knoppen alleen aan de basis gevormd worden, verklaart **Wakker** daardoor, dat alleen de cellen aan den wondrand den invloed van de verwonding ondervinden en.... dat het onmogelijk is, den naar de basis gerichtten voedselstroom in een blad om te keeren. Op den laatsten factor is, naar hij meent, ook het verschil gebaseerd tusschen de knopvorming aan de bladeren van *Begonia's* en die van bolplanten. »Bij de eersten ontstaan de knoppen aan stukken bladschijf aan de einden der groote nerven, ver-

moedelijk omdat de stroom van het voedsel die nerven volgt, en bij de laatsten ontstaan zij op willekeurige plaatsen, daar de bolschubben zoo rijk voorzien zijn van reservevoedsel, dat zelfs de cellen, waaruit de knoppen ontstaan, geheel ermee gevuld zijn: zij kunnen dus van de wegen, waarlangs het voedsel toestroomt, onafhankelijk zijn."

Er zijn echter ook knoppen, die niet zoo geplaatst zijn, dat zij zich aan het einde der baan van het voedsel bevinden, zooals b.v.b. de knoppen aan de bladeren van *Bryophyllum*. In dergelijke gevallen heeft men, zegt **Wakker**, in de knoppen eenvoudig meristemen te zien, die door hun zuigkracht in staat zijn, het voedsel ook tegen den stroom in naar zich toe te zuigen. Dergelijke knoppen evenwel ontwikkelen zich, zoolang het blad aan de plant bevestigd blijft, gewoonlijk niet verder dan tot zekere grens. Welke is nu de prikkel, die in zulk een geval de knoppen er toe brengt, zich verder te ontwikkelen, wanneer het verband tusschen het blad en de moederplant verbroken is, vraagt **Wakker** zich af. Wanneer het blad van de plant gescheiden wordt, ondergaat het daarbij noodzakelijkerwijze eene verwonding. Maar dat de verwonding als zoodanig de prikkel tot het uitloopen der knoppen zou zijn, achtte **Wakker** weinig waarschijnlijk, daar de knoppen veelal, zooals bij *Bryophyllum*, ver van de wond gezeten zijn. Welke invloed hier dan wel in 't spel zou kunnen zijn, heeft **Wakker** door talrijke proeven met *Bryophyllum* trachten op te sporen. — Wij zullen deze proeven, hoe belangwekkend zij ook zijn, hier niet in extenso behandelen, doch alleen daarvan het volgende vermelden. — Zoolang de bladeren van *Bryophyllum* met wortels in organisch verband staan, loopen de knop-

pen niet uit. Liet **Wakker** aan bladeren, die hij van de plant nam, een stukje van den stengel zitten en vormde dit stukje wortels, dan ontwikkelden zich de knoppen niet verder. Wanneer een geheele plant van den wortel afgesneden en op vochtig zand gelegd werd, dan liepen de knoppen uit op die bladeren, welke goed met het vochtige zand in contact kwamen. Zette **Wakker** echter zulk een plant, waarvan het wortelstelsel geamputeerd was, met de basis in water of in vochtige aarde, dan vormde deze wortels; de korte tijd, gedurende welken de stengel zonder wortels was gebleven, was echter voldoende, om enkele van de knoppen op de bladeren te doen uitloopen. — Uit deze en dergelijke proeven bleek ten duidelijkste, dat er correlatie bestaat tusschen het wortelstelsel van de plant en de adventieve knoppen aan de bladeren. Vanzelf rees toen, zegt **Wakker**, bij hem de gedachte, dat het de invloed van het water zou zijn, welke het uitloopen van de knoppen tegenhoudt. Het directe bewijs voor deze opvatting zou geweest zijn, dat het uitloopen van knoppen verhinderd kon worden, door in afgesneden bladeren of stengels onder kunstmatige drukking water te persen. Proeven in deze richting evenwel leverden niet het gewenschte resultaat op.

Toch meende **Wakker**, dat zijne proeven hem 't recht gaven tot de volgende conclusies (l. c. pag. 99):

»1). De adventieve knoppen van *Bryophyllum calycinum* loopen uit, wanneer de waterbeweging in het blad ophoudt of gestoord wordt.”

»2). De invloed van het ophouden der waterbeweging moet niet als een directe, maar als een prikkelwerking beschouwd worden.”

»3). Deze prikkelwerking behoeft slechts een bepaalden,

maar voor verschillende bladen vermoedelijk ongelijken tijd aan te houden, om haar invloed te doen gevoelen.”

»4). In 't algemeen loopen de knoppen aan oude bladen gemakkelijker uit dan die aan jonge.”

Eén ding had **Wakker** hierbij echter uit het oog verloren. Tusschen de bladeren en de wortels van *Bryophyllum* bestaat nog een andere betrekking dan het onderhouden van de waterbeweging door de laatsten. Het wortelsysteem heeft zijne vegetatiepunten. Opdat deze zich ontwikkelen kunnen, zijn plastische stoffen noodig en deze worden onttrokken aan de bladeren, waarin zij bij de photosynthese ontstaan. Wanneer het verband tusschen de bladeren en het wortelsysteem wordt opgeheven, houdt niet alleen de toevoer van water naar de bladeren op, maar wordt ook een einde gemaakt aan het onttrekken van assimilaten aan deze door de vegetatiepunten van het wortelsysteem en kunnen deze assimilaten aan de adventieve knoppen ten goede komen.

Is 't evenwel inderdaad de laatste factor, die den doorslag geeft, dan moet het ook mogelijk zijn, de knoppen aan de bladeren te doen uitloopen door, terwijl het verband met de wortels ongestoord blijft, de concurrentie van de *stengel*vegetatiepunten op te heffen. Dit is werkelijk het geval; zooals wij reeds vroeger (Hoofdstuk II pag. 47) zagen, is de proef gedaan door **Goebel**. Zelfs heeft **Goebel** bewezen, dat het volstrekt niet noodig is, de vegetatiepunten van den stengel weg te nemen, doch dat het voldoende is, ze te verhinderen, zich verder te ontwikkelen. Het bewijs hiervoor leverde hij in een proef, waarvan hij de volgende beschrijving geeft: ¹⁾ »Es wurden

¹⁾ **K. Goebel**, Weitere Studien über Regeneration pag. 134 (Flora, Bd. 92, 1903.)

an zwei Pflanzen sämtliche Sprossvegetationspunkte eingepist. Nach vier Wochen machte sich an einigen der untersten Blätter dieser Pflanzen das Austreiben der blattbürtigen Knospen bemerkbar, während es bei den Controlpflanzen unterblieb. Um festzustellen, ob die Endknospe etwa durch das Eingipsen gelitten hatte, wurde sie an der einen der beiden eingepisten Pflanzen möglichst schonend von der Gipshülle befreit — sie wuchs weiter, die Blätter blieben aber an Grösse weit hinter den normalen zurück. Es hatte also eine Hemmung der Sprossvegetationspunkte genügt, um die blattbürtigen Knospen zur Entwicklung anzureizen; eine Verwundung fand nicht statt.”

Niet alleen bij *Bryophyllum* echter, doch ook bij *Begonia Rex* — de proef met deze plant bespraken wij vroeger reeds, ¹⁾ — bij welke plant geen gepraeformeerde meristemen in het bladweefsel aanwezig zijn, kon **Goebel** door op een dergelijke manier in te grijpen, spruiten doen ontstaan aan bladeren, wier verband met de moederplant en dus met het wortelsysteem van deze ongestoord was gebleven.

Wij trekken uit deze proeven de volgende conclusie: Als voornaamste oorzaak van het zich verder ontwikkelen van gepraeformeerde knoppen of van het overgaan in den meristeemtoestand van bepaalde cellen van bladeren, welker weefsels daartoe gedisponeerd zijn, is bij het verbreken van het verband tusschen deze bladeren en de moederplant te beschouwen het ophouden van de ontrekking van assimilaten aan het blad door de moederplant.

¹⁾ Vergel. Hoofdstuk II, pag. 48.

Een sterke steun wordt aan deze opvatting verleend door de waarnemingen van **van Tieghem** ¹⁾, **Mer** ²⁾, **Lindemuth** ³⁾, **Goebel** ⁴⁾, **de Vries** ⁵⁾, **Riehm** ⁶⁾, **Mathuse** ⁷⁾ e. a. aan geïsoleerde bladeren, waaraan of geen adventieve knoppen optraden of de ontwikkeling van deze verhinderd werd. In een zeer groot aantal gevallen werd geconstateerd, dat oude bladeren, waarvan niet te verwachten was, dat zij aan de plant nog groei van eenige beteekenis zouden vertoond hebben, na 't stekken weer begonnen te groeien en abnormaal groote dimensies aannamen. De groei van de bladschijf wordt in zulk een geval, zooals vooral **Mathuse** onderzocht heeft, veroorzaakt door eene vergroo-ting der cellen ⁸⁾ van alle of van sommige weefsels van het blad, terwijl de bladsteel in vele gevallen een struc-

1) **Ph. van Tieghem**, Recherches physiologiques sur la Germination (Ann. d. sc. nat. 5^{ème} série. Bot. T. XVII, 1873, pag. 205—244).

2) **E. Mer**, Des Modifications de structure subies par une feuille de Lierre etc. (Bull. de la Soc. Bot. de France. T. XXVI, 1879, pag. 18 en T. XXXIII, 1886, pag. 136—141).

3) **H. Lindemuth**, Vorläufige Mitteilung über regenerative Wurzel- und Sprossbildung auf Blättern etc. (Gartenflora, 52 Jahrg. 1903, pag. 479); Weitere Mitteilungen etc. (ibidem, pag. 619); Ueber Grösserwerden isolirter ausgewachsener Blätter nach ihrer Bewurzelung (Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. XXII, 1904, pag. 171—174).

4) **K. Goebel**, Flora, Bd. 92, 1903, pag. 133—134.

5) **Hugo de Vries**, Ueber abnormale Entstehung secundärer Gewebe (Jahrb. f. wissensch. Botanik herausgeg. v. Dr. N. Pringsheim, Bd. XXII, 1891, pag. 35—72).

6) **E. Riehm**, Beobachtungen an isolirten Blättern (Zeitschr. f. Naturw. Bd. 77. Stuttgart 1905, pag. 281—314).

7) **O. Mathuse**, Über abnormales sekundäres Wachstum von Laubblättern, insbesondere von Blattstecklingen dicotyler Pflanzen. Inaugural Dissertation. Berlin 1906.

8) Deeling der vergroote cellen heeft gewoonlijk niet of slechts weinig plaats; vergelijk echter de verhandelingen van **E. Mer** en **Ewart**.

tuur aanneemt, die sterk nadert tot die van den stam van de betrokken plant ¹⁾.

Bij het blad van *Evonymus japonica* nam **Mathuse** een zeer sterke ophooping van assimilaten waar in de tweede laag cellen van het palissadeparenchym, wat, naar hij vermoedt, in verband zou kunnen staan daarmee, dat dit blad een zeer korten bladsteel heeft, daar juist in den bladsteel bij andere planten een belangrijke ophooping van assimilaten geconstateerd werd.

Dit bracht **Mathuse** op de gedachte, dat de abnormale groeiverschijnselen het gevolg zouden kunnen zijn van de bovenmatige voeding der bladeren, welke weder het gevolg is van het verbreken van het verband met de moederplant. De juistheid van deze overvoedingstheorie bleek **Mathuse** uit de waarneming, dat bij *Iresine* en *Achyranthes* de bladeren ook zulke abnormaal groote en dikke laminae kregen, wanneer 1^o van de plant het bovenste, groeiende deel van den stam en alle andere groeipunten van spruiten werden weggenomen en de vorming van adventieve spruiten werd tegengegaan; 2^o het bovenste, nog groeiende deel van de as en de okselknoppen door ingipsen verhinderd werden, zich verder te ontwikkelen ²⁾.

Ook de vorming van callusknoppen aan van de plant gescheiden bladeren achten wij mogelijk gemaakt door de »overvoeding», die van de isolatie het gevolg is. Bij bladeren, waaraan alleen callusknoppen optreden, is echter nog een andere, zeer voorname factor in het spel,

¹⁾ Vergelijk **O. Mathuse**, l. c. II Der Blattstiel (pag. 25 e. v.).

²⁾ Dergelijke proeven met vrijwel dezelfde resultaten deed **Ewart** met *Tilia europaea*: **A. J. Ewart**, The influence of Correlation upon the size of Leaves (Annals of Botany Vol XX, 1906, pag. 79—82).

namelijk de verwonding. De beteekenis van dezen factor blijkt ten duidelijkste uit het feit, dat èn callus èn callusknop zich vormen in de onmiddellijke nabijheid van de plaats, waar de verwonding is aangebracht. Wij kunnen ons dit slechts zoo verklaren, dat de cellen, die in de onmiddellijke nabijheid liggen van de cellen, welke tengevolge van de verwonding gestorven zijn, het vermogen krijgen, een stroom van de voorhanden assimilaten naar zich toe te trekken, waardoor zij en niet de overige cellen van het blad van den overvloed van assimilaten kunnen profiteeren.

Waarom nu aan een bladfragment, dat 't vermogen callusknoppen te vormen heeft, deze alleen aan den basalen ¹⁾ en niet aan den apicalen ¹⁾ wondrand optreden, laat zich aldus duidelijk maken, dat het voor de cellen van den basalen wondrand gemakkelijker is, den stroom van assimilaten naar zich toe te trekken, dan voor die van den apicalen wondrand.

In verband met deze opvatting heb ik getracht tot eene verklaring te komen van het feit, dat bij *Gnetum Gnemon* alleen het apicale gedeelte van het blad in staat is tot de vorming van callus en knoppen. Zoodoende ontstond bij mij de volgende voorstelling. De kleine verwondingen, die door de schildluis of kunstmatig in 't blad worden aangebracht, veroorzaken een toestroomen van voedingsstoffen in apicale richting. Een ophooping dezer stoffen, welke voor de hyperplastische callusvorming en eveneens voor het ontstaan van knopmeristemen noodzakelijk is, kan alleen dan plaats hebben, wanneer die stroom niet

1) Onder apicaal versta ik gekeerd naar den top, onder basaal gekeerd naar de basis van het blad.

voorbij kan gaan; hij moet dus daarvoor apicaal van de wond gestuit worden. En daar aan deze voorwaarde normaliter alleen voldaan wordt in den top van het blad en in een ander deel van de bladschijf alleen dan, als het organisch verband met den top verbroken is, ontstaan aan de bladeren van *Gnetum Gnemon* en callus en knoppen alleen apicaal.

Ik geef toe, dat tegen deze verklaring veel te zeggen is, maar het is de eenige, die ik in verband met de feiten, welke mij ten dienste stonden, van dit verschijnsel heb kunnen bedenken.

Waarom nu alleen bij de Utrechtsche exemplaren van *Gnetum Gnemon* de door ons bestudeerde verschijnselen zich voordeden en niet b.v.b. bij de planten in Buitenzorg, waar de omstandigheden van warmte en vochtigheid zeker wel niet minder gunstig zullen zijn dan ze in onze houten kas waren en waar de *Aspidiotus dictyospermi* of andere dieren, die zulke kleine wondjes veroorzaken kunnen, in geen geval zullen ontbreken, ligt nog in het duister. Of wellicht de belemmering in de ontwikkeling van het wortelstelsel tengevolge van de cultuur in potten of het feit, dat zij zoo goed als nooit bloeien ¹⁾ bij onze planten de knopvorming begunstigd heeft, dan wel nog andere factoren hier hun invloed hebben doen gevoelen, zal alleen door proeven in Buitenzorg of op andere plaatsen, waar *Gnetum Gnemon* onder natuurlijke omstandigheden leeft, zijn uit te maken.

¹⁾ Conf. M. W. Beyerinck, Verh. d. Koninkl. Akad. v. Wetensch., Deel XXV, 1887, pag. 55.

SAMENVATTING DER RESULTATEN.

Bij de exemplaren van *Gnetum Gnemon* L. in den Utrechtschen Hortus Botanicus vormden zich adventieve spruiten aan den top van bladeren, welke in ongestoord verband met de moederplant bleven.

Uit microscopisch en experimenteel onderzoek bleek, dat de prikkel voor deze knopvorming, welke blijkbaar door de hooge temperatuur en de groote vochtigheid in de kas werd in de hand gewerkt, in de eerste instantie gezocht moet worden in de steken van een schildluis, *Aspidiotus dictyospermi* Morg. Enkele cellen van het bladweefsel, welke met het zuigorgaan van de Coccide in onmiddellijk contact geweest zijn, gaan hierbij te gronde. De sponsparenchymcellen, welke in de onmiddellijke nabijheid der gedoode cellen liggen, worden gehypertrophceerd, wat gepaard gaat met eene desorganisatie van de chromatophoren in die cellen; deze plaatsen zijn macroscopisch als kleine, gele blaasjes zichtbaar. Wanneer deze blaasjes aan den top van een blad ontstaan zijn, vormen ze de inleiding tot een hyperplastische woekering van het omgevende weefsel, een soort van intumescetievorming: de bladtop wordt geel en langzamerhand sterk verdikt. De verdikking wordt hoofdzakelijk teweeggebracht door hyperplasie van cellen van het sponsparenchym; vooral de onmiddellijk onder het palissadeparenchym gelegen spons-

parenchymcellen, de subpalissadaire cellen, spelen hierbij een gewoonlijk zeer belangrijke rol; de bijdrage van het palissadeparenchym is meestal van weinig beteekenis, terwijl de epidermis nooit aan de verdikking meewerkt.

Door de bijzondere activiteit van deze woekeringsprocessen op sommige plaatsen ontstaan locale verhevenheidjes, die tot bepaalde knobbels uitgroeien. Zij kunnen zoowel op den onder- als op den bovenkant van den bladtop optreden.

Binnen deze parenchymatische celheuvels ontstaan de adventieve knoppen. De meristeemvorming, waartoe steeds een aantal cellen tegelijk overgaan, kan plaats hebben door cellen, die afstammen van het sponsparenchym en de subpalissadaire cellen of soms ook door van het palissadeparenchym afkomstige cellen. De epidermis echter neemt er nooit aan deel; de adventieve knoppen vormen zich dus steeds endogeen.

Doordat eenige van de cellen, die den overgang vormen tusschen het meristeem en het omgevende weefsel, worden opgelost, komt het groeipunt van den adventieven knop vrij binnen een spleetvormige ruimte te liggen. —

Niet alle adventieve knoppen ontwikkelen zich even ver binnen den knobbel, waarin zij zich gevormd hebben; dit bleek afhankelijk te zijn van de diepte, waarop het meristeem oorspronkelijk ontstaan is.

Een verbinding tusschen het vaatstelsel van de adventieve spruit en het nervensysteem van het moederblad komt tot stand door het optreden van procambiale bundels in het weefsel, dat zich tusschen het meristeem en een naburigen bladbundel bevindt.

De spruiten, die zich uit de adventieve knoppen ont-

wikkelen, worden niet langer dan 4 à 5 c.m. Zij vertoonen geen belangrijke punten van overeenkomst met de kiemplant van *Gnetum Gnemon*, herinneren echter in vele opzichten aan gewone okselspruiten. De blaadjes aan den eersten knoop blijven meestal schubvormig.

Wortels werden noch door de adventieve spruiten noch door de bladeren, waarop zij ontstaan waren, onder welke omstandigheden ook, gevormd. Bij het microscopisch bleek, dat zelfs geen wortels worden aangelegd.

Langs experimenteelen weg kon worden uitgemaakt, dat bij den steek van de schildluis het uitsluitend de wondprikkel is, die aanleiding is tot 't ontstaan van de intumescencies en de daarop volgende knopvorming. Hieruit volgt, dat de weefselwoekering, waardoor de verdikking der bladtoppen tot stand komt, een inwendige callusvorming is en de adventieve knoppen bijgevolg als callusknoppen te beschouwen zijn.

De knoppen aan de bladeren van *Gnetum Gnemon* onderscheiden zich dus van alle tot dusver aan bladeren waargenomen knoppen, dat zij als callusknoppen endogeen gevormd worden aan den top van bladeren, die in ongestoord verband met de moederplant blijven.

LITTERATUURVERZICHT.

- Alten, H. und W. Jännicke**, Krankheitserscheinungen an *Camellia japonica* L. (Gartenflora 1891, pag. 173—176).
- Arbaumont, M. d'**, Contribution à l'histoire des racines adventives à propos des lenticelles du *Cissus quinquefolia* (Bull. d.l. Soc. bot. de France 1878 pag. 57).
- Arloing, S.**, Recherches anatomiques sur le bouturage des Cactées (Ann. d. sc. nat. 6ième série. Bot. T. IV. 1876, pag. 1 e.v.).
- Asscherson, P.**, Ueber eine biologische Eigenthümlichkeit der *Cardamine pratensis* L. (Bot. Zeitg. Jahrg. XXXII, 1874, pag. 622; Festschr. z. F. des hundertjähr. Best. d. Ges. naturf. Fr. z. Berlin, Berlin 1873).
- Atkinson, G. F.**, Oedema of the tomato (Bull. Cornell. Agr. Exp. Station, n°. 53, May 1893).
- Bary, A. De**, Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne (Handb. d. Physiol. Botanik v. W. Hofmeister. Leipzig 1877).
- Beinling, E.**, Untersuchungen über die Entstehung der adventiven Wurzeln und Laubknospen an Blattstecklingen von *Peperomia* (Cohns Beiträge z. Biol. d. Pflanzen, Bd. III, Breslau 1883, pag. 25).
- Berge, H.**, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Bryophyllum calycinum*. Zürich 1877.
- Bertrand, C. E.**, Anatomie comparée des tiges et des feuilles chez les Gnetacées et les Conifères (Ann. d. sc. nat. 5ième serie. Bot. T. XX, 1874).
- Beyerinck, M. W.**, Over het ontstaan van knoppen en wortels uit bladen (Nederl. Kruidk. Archief, 2° série, Deel III, 1882. pag. 474).
- , Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln (Verh. d. Koninkl. Akad. v. Wetensch. Deel XXV, Amsterdam, 1887, pag. 57).

- Blackmann and Matthaei.** On the reaction of leaves to traumatic stimulation (Annals of Botany, Vol. XV, 1901, pag. 553).
- Bonnier, G. et Leclerc du Sablon,** Cours de Botanique, T. I, Paris 1901.
- Boodle, L. A. and W. C. Wordsdell,** On the Comparative Anatomy of the Casuarinaceae with special reference to the Gnetaceae and Cupuliferae (Annals of Botany, Vol. VIII, 1894, pag. 230).
- Bower, F. O.,** Germination and Embryogenie of Gnetum Gnemon (Quarterly Journal of microscop. Science. N. S. Vol. XXII, 1882).
- Braun, A.,** Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältniss zur Species etc. (Abh. Königl. Akad. d. Wiss. zu Berlin a. d. J. 1853, Berlin 1854, pag. 19—122).
- , Ueber Polyembryonie und Keimung von Caelebogyne (Abh. Königl. Akad. d. Wiss. zu Berlin a. d. J. 1859, Berlin 1860, pag. 109 e. v.).
- Buds out of Place,** Gardeners Chronicle 21 Febr. 1885, pag. 249.
- Candolle, A. P. De,** Physiologie végétale. T. I 1827, T. II 1832, Paris.
- Candolle, C. De,** Questions de morphologie et de biologie végétales I (Bibl. Univ., Arch. des sc. phys. et nat. 108ième année, 4ième période, T. XVI Genève, pag. 50—70).
- Caspary,** *Aldrovanda vesiculosa* (Bot. Zeitg. Jahrg. 17, 1859, pag. 117, 125, 133, 141).
- Cassini,** Observation sur les feuilles du *Cardamine pratensis* (Opuscules phytologiques. T. II, Paris 1826, pag. 340. — Journal de Physique, T. 82, Mai 1816, pag. 408. — Bulletin des Sciences, Mai 1816, pag. 71).
- Chamberlain, C. J.,** Methods in Plant Histology, 2nd ed. Chicago 1905.
- Cohn, F.,** Ueber *Aldrovanda vesiculosa* (Flora oder allg. Bot. Zeitg. XXXIII Jahrg., N. R. VIII Jahrg. 1850, pag. 673—683).
- Copeland, E. B.,** Haberlandt's new organ of *Conocephalus* (The Botanical Gazette, Vol XXXII, Chicago 1902, pag. 300—308).
- Coulter, M. J. and C. J. Chamberlain,** Morphology of Spermatophytes New York 1901.
- Criiger, H.,** Westindische Fragmente. 12^{tes} Fragment. Einiges über die Gewebsveränderungen bei der Fortpflanzung durch Stecklinge (Bot. Zeitg. Jahrg. 18, 1860 pag. 369—373).
- Dale, Miss E.,** On certain outgrowths (Intumescences) on the green parts of *Hibiscus vitifolius* L. (Proc. Camb. Phil. Soc. Vol. X, Part IV, 1900 pag. 192).

- Dale, Miss E.**, Investigations on the abnormal outgrowths or intumescences on *Hibiscus vitifolius* Linn. (Phil. Transact. of the R. S. of London Ser. B. Vol. 194, 1901, pag. 163—182).
- Further experiments and histological investigations on intumescences, with some observations on nuclear division in pathological tissues (Phil. Transact. of the R. S. of London Ser. B. Vol. 198. 1906).
- Douglas, Miss G. E.**, The formation of intumescences on Potato-plants (Bot. Gazette Vol. XLIII 1907, pag. 233—250).
- Duchartre, P.**, Note sur des feuilles ramifères de tomates (Ann. d. Sc. nat. 3ième série. Bot. T. XIX. Paris 1853, pag. 241—251).
- Note sur un *Begonia* qui produit des inflorescences épiphyllées (Bulletin d. l. Soc. bot. de France T. XXXII 1885. pag. 86 e. v.).
- Ewart, A. J.**, The influence of Correlation upon the size of Leaves (Annals of Botany. Vol XX, 1906. pag. 79—82.).
- Figdor, W.**, Über Restitutionsvorgänge an Blättern von Gesneriaceen (Pringsheims Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 44, 1907, pag. 41—56).
- Giesenhagen, K.**, Über Hexenbesen an tropischen Farnen (Flora. Bd. 76, Ergänz. Bd. z. Jahrg. 1892, pag. 130—156).
- Goebel, K.**, Ueber die Jugendzustände der Pflanzen (Flora oder allgem. Bot. Zeitg. Neue Reihe, 47 Jahrg., 1889, pag. 1—44).
- , Morphologische und biologische Studien. (Ann. d. Jardin Botanique de Buitenzorg. Vol. IX Leide 1891).
- , Pflanzenbiologische Schilderungen T. II, Marburg, 1893.
- , Organographie der Pflanzen, Jena 1898—1901.
- , Ueber Regeneration im Pflanzenreich (Biol. Centralbl. Bd. XXII, 1902 pag. 383).
- , Morphologische und biologische Bemerkungen, 14, Weitere Studien über Regeneration (Flora, Bd. 92, 1903, pag. 132—146).
- , Über Regeneration bei *Utricularia* (Flora Bd. 93, 1904).
- , Zur Biologie von *Cardamine pratensis*. (Biol. Centralbl. XXVI, 16 pag. 481—489, 1906).
- Haberlandt, G.**, Physiologische Pflanzenanatomie, 2^{te} Aufl., Leipzig 1896.
- , Ueber experimentelle Hervorrufung eines neuen Organs bei *Conocephalus ovatus* Tréc. (Botan. Unters. Festschr. f. Schwendener, Berlin 1899, pag. 104—133)
- Hansen, A.**, Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen

- bei den Pflanzen (Abh. herausgeb. v. d. Senckenberg. naturf. Ges. Bd. XII 1881, pag. 147—199).
- Hartig, Th.**, Vollständige Naturgeschichte der forstl. Kulturpflanzen Deutschlands, Berlin 1851.
- , Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen 1878.
- Heinricher, E.**, Adventivknospen an der Wedelspreite einiger Farne (Sitzungsber. d. K. Akad. der Wissensch. in Wien. Jahrg. 1878 und 1881).
- , Ueber die Widerstandsfähigkeit der Adventivknospen von *Cystopteris bulbifera* gegen das Austrocknen (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XIV 1896, pag. 242).
- , Ueber die Regenerationsfähigkeit der Adventivknospen von *Cystopteris bulbifera* (L.) *Bernhardi* und der *Cystopteris*-Arten überhaupt. (Botan. Unters. Festschr. f. Schwendener, Berlin 1899 pag. 150—164).
- , Nachträge zu meiner Studie über die Regenerationsfähigkeit der *Cystopteris*-Arten (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XVIII 1900, pag. 398—400).
- , Zur Kenntniss von *Drosera* (Zeitschr. d. Ferdinandeums für Tirol und Vorarlberg, 3te Folge Heft 46, Innsbrück 1902 pag. 1—31).
- Hildebrand, F.**, Einige Beobachtungen an Keimlingen und Stecklingen (Bot. Zeitg. Jahrg. 50, 1892, pag. 1, 17, 33).
- , Einige biologische Beobachtungen (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Jahrg. XXIII, Heft 8, 1905, pag. 367).
- Hofmeister, W.**, Allgemeine Morphologie der Gewächse (Handb. der physiol. Botanik, Leipzig 1868).
- Janczewsky**, Recherches sur le développement des radicules dans les Phanérogames (Ann. d. sc. nat. Bot. 1874. pag. 208).
- Jost, L.**, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Jena 1904.
- Juel, H. O.**, Ueber den Pollenschlauch von *Cupressus* (Flora Bd. 93, 1904. pag. 56—62).
- Karsten, H.**, Untersuchungen über die Gattung *Gnetum*. I. (Ann. du Jardin Bot. de Buitenzorg. Volume XI, 1893, pag. 195—218).
- , Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Gnemon* (Bot. Zeitg. Bd. 50, pag. 205—215, 221—231 etc.).
- , Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Gnemon* (Cohns Beiträge z. Biologie d. Pflanzen, Bd. VI, pag. 337—382, 1893).

- Kirschleger**, Botanische Mittheilungen. 2. Ueber die Multiplication der Pflanzen durch Blätter (Flora oder allg. bot. Zeitg. N. R. 2^{ter} Jahrgang, Bd. I, 1844, pag. 725).
- Klebs, G.**, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
- , Über Variationen der Blüten (Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 42, 1906, pag. 155—321).
- Kny**, Über die Einschaltung des Blattes in das Verzweigungssystem der Pflanze (Naturwissensch. Wochenschrift, N. F. Bd. III. 1904).
- Kupper, W.**, Über Knospenbildung an Farnblättern (Flora oder allgem. bot. Zeitg. Bd. 96, 1906, pag. 337—408).
- Küster, E.**, Über wichtige Fragen der pathologischen Pflanzenanatomie (Biol. Centralblatt, Bd. XX. 1900 pag. 529—543).
- , Pathologische Pflanzenanatomie, Jena 1903.
- , Über experimentell erzeugte Intumescenzen (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXI, 1903, pag. 452).
- , Cecidologische Notizen 2. (Flora, Bd. 92. 1903, pag. 380—395).
- , Beiträge zur Kenntnis der Wurzel- und Sprossbildung an Stecklingen (Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 40, 1904, pag. 279—300).
- , Histologische und experimentelle Untersuchungen über Intumescenzen (Flora, Bd. 96, 1906, pag. 527—537).
- Lemaire, A.**, Origine et développement des racines latérales (Ann. d. sc. nat. 7^{ième} série. Bot. T. III, 1886, pag. 237).
- Lindemuth, H.**, Vorläufige Mitteilung über regenerative Wurzel- und Sprossbildung auf Blättern etc. (Gartenflora, Jahrg. 52, 1903, pag. 479).
- , Weitere Mitteilungen über regenerative Wurzel- und Sprossbildung (Gartenflora, Jahrg. 52, 1903, pag. 619).
- , Ueber Grösserwerden isolirter ausgewachsener Blätter nebst ihrer Bewurzelung (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXII. 1904, pag. 171—174).
- Lotsy, J. P.**, Contributions to the Life-history of the Genus *Gnetum* (Ann. du Jardin Botanique de Buitenzorg, Serie 2, Bd I 1899, pag. 46—114).
- Lukasch**, Die blattbürtigen Knospen bei *Tolmiea Menziesii* (Programm de k. k. Staats Obergymnasium in Mies, 1904).
- Lutz, L.**, Sur un cas de viviparité observé sur les feuilles de

- Yucca* (Journal de Botanique, T. XVII, 1903, pag. 377—378).
- Magnus, P.**, Ueber *Cardamine pratensis* (Bot. Zeitg. Jahrg. XXXI 1873, pag. 629).
- , Ueber *Cardamine pratensis* (Bot. Zeitg. Jahrg. XXXVI, 1878, pag. 765).
- , Abh. d. bot. Vereins der Provinz Brandenburg 1878, pag. 6).
- Mathuse, O.**, Über abnormales sekundäres Wachstum von Laubblättern insbesondere von Blattstecklingen dicotyler Pflanzen. (Inaugural Dissertation, Berlin 1906).
- Meissner**, *Linnaea* 1838, pag. 15 des Litteraturberichtes.
- Meyen**, Neues System der Pflanzenphysiologie T. III, Berlin 1839).
- Mer, É.**, Des modifications de structure subies par une feuille de Lierre etc. (Bull. de la Soc. Bot. de France T. XXVI, 1879, pag. 18; T. XXXIII, 1886, pag. 136).
- Mohl, H. von**, Ueber die Cambiumschicht des Stammes der Phanerogamen und ihr Verhältniss zum Dickenwachstum desselben (Bot. Zeitg. Jahrg. 16, 1858, pag. 193).
- , *Ornithogalum scilloides* Jacq. (Bot. Zeitg. Jahrg. 17, 1859, pag. 377).
- Muth, Fr.**, Über die Beschädigung der Rebenblätter durch Kupferspritzmittel (Mitteil d. Deutsch. Weinbau-Vereins 1906).
- Münter, J.**, Bemerkungen über besondere Eigentümlichkeiten in der Vermehrungsweise der Pflanzen durch Knospen. 1 Artikel. Ueber die Vermehrung der *Cardamine pratensis* L. vermittelt der Blätter (Bot. Zeitg. Jahrg. 3. 1845, pag. 537, 561, 563, 689).
- Nandin**, Note sur des bourgeons nés sur une feuille de *Drosera intermedia* (Ann. d. sc. nat. 2^{ième} série, Bot. T. XIV, Paris 1840, pag. 14—16).
- Naumburg, J. S.**, Abhandlung über eine neue Art der Pflanzenvermehrung (Römers Archiv für die Botanik, 1 Stück, Bd. 2, 1799).
- Němec, B.**, Über Regenerationserscheinungen an abgeschnittenen Wurzelspitzen (Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. XXIII, 1905).
- , Studien über die Regeneration, Berlin 1905.
- Nitschke, Th.**, Wachstumsverhältnisse des rundblättrigen Sonnentaus (Bot. Zeitg. Jahrg. 18, 1860, pag. 56—61, 65—69).
- Noack, F.**, Eine Treibhauskrankheit der Weinrebe (Gartenflora Jahrg. 50, Berlin 1901, pag. 619).
- Palisa, J.**, Die Entwicklungsgeschichte der Regenerationsknospen

- welche an den Grundstücken isolirter Wedel von Cystopteris-Arten entstehen (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XVIII, 1900, pag. 398—400).
- Peter-Peterhausen, H.**, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Brutknospen. Hameln 1876.
- Pfeffer, W.**, Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze, Leipzig, Th. I, 1897, Th. II, 1904.
- Prillieux, Éd.**, Intumescences sur les feuilles d'oeillets malades (Bulletin de la Soc. bot. de France Tome XXXIX (2^{ième} série T. XIV). Paris 1892, pag. 370—372).
- Regel, E.**, Gartenflora I, 1852 pag. 124.
- Regel, F.**, Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern (Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. X, N.F. Bd. III Jena 1876, pag. 447—493).
- Riehm, E.**, Beobachtungen an isolirten Blättern (Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 77, Stuttgart 1905, pag. 281—314).
- Ross, H.**, *Nymphaea stellata* Willd. var. *bulbillifera* (Dr. Neuberts Gartenmagazin 1898, Heft 21).
- Rostowzew, Flora** Bd. 48, 1890, pag. 155.
- , Die Entwicklungsgeschichte und die Keimung der Adventivknospen von *Cystopteris bulbifera* (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XII, 1894 pag. 45).
- Sachs, J.**, Lehrbuch der Botanik, Aufl. 4.
- , Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzenteilen (Arb. d. botan. Inst. Würzburg, Bd. II, 1882).
- , Physiologische Notizen No. 1. (Flora Bd. 75. 1892, pag. 1).
- , Gesammelte Abh. über Pflanzenphysiologie Bd. II, 1893 pag. 1125).
- Schacht, H.**, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse Th. II Berlin 1859.
- Scheit, M.**, Die Tracheiden-Säume der Blattbündel der Coniferen etc. (Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVI, N. F. Bd. IX, 1883).
- Schneider, C. K.**, Illustriertes Handwörterbuch der Botanik, Leipzig 1905.
- Schostakowitsch**, Ueber Reproduktions- und Regenerationserscheinungen bei Lebermoosen (Flora, Bd. 97 1894, pag. 350—384).
- Sorauer, P.**, Ueber Gelbfleckigkeit (Forsch. a. d. Geb. d. Agrik. Physik. h. v. Dr. E. Wollny, Bd. IX, 1886, pag. 387).

- Sorauer, P.**, Weitere Beobachtungen über Gelbfleckigkeit (Forsch. a. d. Geb. d. Agr. Physik h.v. Dr. E. Wollny, Bd. XIII, 1890, pag. 90).
- , Die symptomatische Bedeutung der Intumescenzen (Bot. Zeitg. Jahrg. 48, 1890, pag. 241).
- , Einige Beobachtungen bei der Anwendung von Kupfermitteln gegen die Kartoffelkrankheit (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. Bd. III, 1893 pag. 32).
- , Intumescenz bei *Solanum floribundum* (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. Bd. VII, 1897, pag. 122).
- , In Deutschland beobachtete Krankheitsfälle (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. Bd. VIII, 1898, pag. 291).
- , Ueber Intumescenzen (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XVII, 1899. pag. 455).
- , Intumescenzen an Blüten (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XIX, 1900, pag. 115).
- , Erkrankung von *Cereus nycicalis* L. k. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. Bd. XVI, 1906, pag. 5).
- , Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Bd. I 5tes Kapitel. Berlin Lief. 10, 1906, Lief. 12, 1907).
- Stoll, R.**, Ueber die Bildung des Kallus bei Stecklingen (Bot. Zeitg. Jahrg. XXXII, 1874, pag. 738).
- Strasburger, E.**, Die Coniferen und die Gnetaceae, Jena 1872.
- , Die Angiospermen und die Gymnospermen, Jena 1879.
- , Das botanische Praecticum. Aufl. 3. Jena 1897.
- Strasburger, E. F. Noll, H. Schenck, G. Karsten**, Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, Jena 1906.
- Steiner, R.**, Über Intumescenzen bei *Ruellia formosa* Andrews und *Aphelandra Porteana* Morel (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXIII, 1905, pag. 105).
- Schrenk, H. von**, Intumescences formed as a result of chemical stimulation (Missouri botanical garden. 16th annual report 1905, pag. 125).
- Tieghem, Ph. van**, Recherches physiologiques sur la germination (Ann. d. Sc. nat. 5ième série, Bot., T. XVII, 1873, pag. 205—224).
- Tieghem, Ph. van, et H. Douliot**, Rech. comp. sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires (Ann. d. Sc. nat. 7ième série, Bot., T. VII, 1888).
- Trécul, A.**, Recherches sur l'origine des bourgeons adventifs (Ann. d. Sc. nat. 3ième série, Bot., T. VII, 1847).

- Thouars, A. Aubert Du Petit**, Essais sur la végétation considérée dans le développement des Bourgeons, Paris 1809.
- Trotter, A.**, Intumescence fogliari di *Ipomoea Batatas* (Annali di Botanica T. I, 1904, pag. 362).
- Velenovsky, Jos.**, Vergleichende Morphologie der Pflanzen, T. II, Prag, 1907.
- Viala, P. et P. Pacottet**, Sur les verrues des feuilles de la Vigne (Comptes Rendus T. CXXXVIII Paris 1904, pag. 161—163).
- Vöchting, H.**, Über Organbildung im Pflanzenreich, Bonn 1878.
- , Zur Physiologie der Knollengewächse. Studien über vicariierende Organe am Pflanzenkörper (Pringsheims Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXXIV 1900, pag. 1—149).
- , Über Regeneration und Polarität bei höheren Pflanzen. (Bot. Zeitg. Jahrg. 64, 1906).
- Vries, H. de**, Ueber abnormale Entstehung secundärer Gewebe Pringsheims Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXII 1891, pag. 35—72).
- Wakker, J. H.**, Onderzoekingen over adventieve knoppen (Acad. Proefschr. Haarlem 1885).
- Warming, Eug.**, Familien Podostemaceae, 3 Podostemon Schenckii Warming. (Det Kongelige Danske Vidensk. Selsk. Skrifter. Sjette Raekke Naturv. og. math. Afdeling, Bd. IV. Kopenhagen 1888. pag. 451).
- Winkler, H.**, Über regenerative Sprossbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica* L. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXI 1903, pag. 96 e.v.).
- , Über regenerative Sprossbildung an den Ranken, Blättern und Internodien von *Passiflora coerulea* L. (Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. XXIII, 1905, pag. 45 e.v.).
- Woods, A. F.**, The destruction of Chlorophyll by Oxidizing Enzymes (Centralbl. f. Bakt. etc. Abt. II, Bd. V, 1899, pag. 745—754).
- , Stigmonose a disease of carnations and other pinks (Bull. n^o. 19. U. S. Dept. Agr. Div. Veg. Phys. and Path. 1900).
- Zimmerman, A.**, Ueber das Transfusionsgewebe (Flora 1880).

VERKLARING DER FIGUREN.

Pl. I fig. 12 is met behulp van **Abbe's** teekenapparaat geteekend, gebruik makende van Objectief 6 en Oculair I van **Leitz**. Op dezelfde wijze werden camerateekeningen gemaakt voor de figuren 8, 9, 10, 11 van Pl. I en 13, 14, 15, 16a van Pl. II; deze teekeningen werden op de halve grootte gefotografeerd; van de fotografische plaat werd de tekening met behulp van een retoucheerspiegel gecopieerd op teekenpapier en vervolgens opgewerkt.

Bij de figuren 16, 17 (Pl. II) en 18 (Pl. III) werd gebruik gemaakt van Oc. I en Obj. 3 zonder frontlens van **Leitz**. Bij de overige figuren, welke niet op natuurlijke grootte zijn, werd de loep gebruikt.

PLAAT I.

- Fig. 1 (vergr. $4\times$) Een oppervlakkig geheel verkurkte knobbel, die zich juist geopend heeft; aan den top van de adventieve spruit ziet men in aanleg de beide eerste blaadjes, die reeds nu duidelijk in grootte verschillen.
- Fig. 2 (nat. gr.) Adventieve spruit met 1 paar schubvormige en 3 paar gewone blaadjes. Zeer opvallend is in dit geval de anisophyllie en ook, dat het laatstgevormde blaadjespaar het grootst wordt.
- Fig. 3 (nat. gr.) Vertakte adventieve spruit.
- Fig. 4 (nat. gr.) Apicale helft van een blad, welks gele en verdikte bladtop een aantal verhevenheidjes en een grooten knobbel draagt.
- Fig. 5 (vergr. $4\times$) Bladtop met een tiental knobbels in verschillende stadia van ontwikkeling; uit *a* en *a'* komt een jonge spruit voor den dag.
- Fig. 6 (nat. gr.) Fotografie van de apicale helft van een blad, op den top waarvan de sterkst ontwikkelde spruit, die ik waargenomen heb (de blaadjes aan den tweeden knoop zijn afgevallen).

- Fig. 7 (nat. gr.) Jonge waterloot; de bladeren aan den eersten knoop blijven geheel schubvormig; die aan den tweeden knoop zijn iets meer gedifferentieerd; aan den derden knoop nog zeer jonge, gewone bladeren.
- Fig. 8 (vergr. 200 \times) Doorsnee door een normalen bladtop. *ep.* epidermis; *st.* stoma; *p.* palissadeparenchym; *Subp.* subpalissadaire cel; *Skz.* sklerenchymvezels; *Sch.* sponsparenchym; *b.b.* bladbundel.
- Fig. 9 (vergr. 200 \times) Doorsnee door een kleine, gele blaas; in het midden der figuur gehypertropheerde sponsparenchymcellen; in de omgeving van deze, enkele cellen met verbruinde wanden (*a*); onder de grootste der gehypertropheerde cellen enkele samengedrukte, afgestorven cellen.
- Fig. 10 (vergr. 200 \times) Doorsnee door een groote, gele blaas; hypertrophie van een groot aantal sponsparenchym- en subpalissadaire cellen; rechts gedeelde cellen; bovenaan in het midden ook vergroote palissadecellen. De donker geteekende celwanden in het sponsparenchym zijn verkurkt.
- Fig. 11 (vergr. 200 \times) Doorsnee door een gelen, maar nog niet merkbaar verdikten bladtop. Hypertrophie van het sponsparenchym en de subpalissadaire cellen.
- Fig. 12 (vergr. 400 \times) Doorsnee door een gelen, verdikten bladtop; desorganisatie van de chloroplasten; deze is het verst voortgeschreden in de sponsparenchymcellen, het minst ver in die van het palissadeparenchym.

 PLAAT II.

- Fig. 13 (vergr. 200 \times) Doorsnee door een gelen, sterk verdikten bladtop; de intercellulaire holten in 't sponsparenchym zijn bijna geheel verdwenen; de subpalissadaire cellen hebben zich zeer sterk in de richting loodrecht op het bladoppervlak gestrekt en zijn door 1 à 3 dwarswanden gedeeld. De palissadecellen zijn slechts weinig vergroot.
- Fig. 14 (vergr. 200 \times) Gedeelte van een doorsnee door een knobbel, waarin een meristeem-primordium (*m.a.*); in de omgeving daarvan platgedrukte cellen (*pr.e.*)
- Fig. 15 (vergr. 200 \times) Gedeelte van een knobbel, waarin zich een

- jong meristeem (*m*) ontwikkeld had; boven het meristeem is iets van tracheïdenvorming te zien; in de doorsneden, voorafgaande aan die, waaraan de figuur ontleend is, bevinden zich ook tracheïden bij *.
- Fig. 16 (vergr. 45 ×) Twee meristemen (*m.1.* en *m.2.*) binnen één knobbel. *b.b.* bladbundel; *ep'*. afgestorven gedeelte van de epidermis; *k* verkurkte cellen.
- Fig. 16*a* (vergr. 200 ×) Het in fig. 16 door een stippellijn omgrensde gedeelte bij sterkere vergrooting. *ep.* onveranderde epidermis; *ep'* afgestorven epidermiscellen; *k* verkurkte cellen; *s* spleetvormige ruimte ontstaan doordat cellen, die den overgang vormden tusschen het rechts gedeeltelijk weergegeven meristeem en het onveranderde knobbelweefsel opgelost werden.
- Fig. 17 (vergr. 45 ×) Linkerhelft van de doorsnee door een knobbel, welke 2 meristemen bevatte. Tusschen het meristeem (*m*), waarvan de top vrij ligt in een spleetvormige ruimte (*s*), en den bladbundel (*b.b.*) is een volkomen procambiaal verband (*proc.*) gevormd.
- Fig. 19 (vergr. 12 ×) Doorsnee door een zeer grooten knobbel met twee reeds tamelijk ver ontwikkelde knoppen (*m.1.* en *m.2.*). In den oksel van een der beide eerste blaadjes van knop *m.1.* ziet men een okselknop (*ax.*)
- Fig. 20 (vergr. 12 ×) Overlangsehe doorsnee door een knobbel en de spruit, die daaruit kort geleden voor den dag is gekomen. In het knobbelweefsel tusschen de bladbundels (*b.b.*) en de vaatbundels van de spruit (*g*) liggen eenige groepjes van tracheïden, maar van een volkomen procambiaal verband als in fig. 17 is nog geen sprake. De beide schubjes van de spruit hebben zeer verschillende afmetingen; *ax* okselknop.

PLAAT III.

- Fig. 18 (vergr. 45 ×) Praeparaat van een knobbel met een knop *m* binnen een spleetvormige ruimte *s* bij zwakke vergrooting gezien; *pr.c.* systemen van platgedrukte cellen; *b.b.* bladbundel.
- Fig. 21 (vergr. 12 ×) Radiale doorsnee door den top van de in fig. 6 weergegeven spruit. *gl.* klierweefsel op de basale aanzwelling *p.* van den bladsteel; *v.* vegetatiepunt; *ax.* okselknop; *g.* vaatbundels.

Fig. 22 (vergr. 12 \times) Schema van de vaatbundelverbinding tusschen adventieve spruit en moederblad, gereconstrueerd uit \pm 130 doorsneden door de basis van de spruit uit fig. 6. De vaatbundels α , α' , β en β' (de beide laatsten liggen buiten het vlak van teekening) vereenigen zich met de in het knobbelweefsel ontstane groep van vaten en tracheïden γ , welke met het nervensysteem van het moederblad in verband staat.

STELLINGEN.

I.

Sorauer's definitie van het begrip intumescentie is als te beperkend te verwerpen.

II.

Men behoort elken knop, die geen okselknop en geen eindknop van een stengel is, te bestempelen met den naam van adventieve knop.

III.

Het uitloopen der knoppen aan de bladeren van Bryophyllum kan niet als gevolg van de onderbreking van den waterstroom verklaard worden.

IV.

Er bestaat geen kwalitatief verschil tusschen intumescentie- en callusvorming.

V.

Bij de verklaring van het verschijnsel der galvorming is het niet noodzakelijk, dat men tot een teleologische redeneering zijn toevlucht neemt.

VI.

Strasburger kent bij zijne opvatting over parthenogenesis en apogamie te groote beteekenis toe aan het al dan niet gereduceerd zijn van het aantal der chromosomen.

VII.

In een systeem, dat er naar streeft, de natuurlijke verwantschap zoo goed mogelijk weer te geven, mogen de genera *Azolla* en *Salvinia* niet in één familie vereenigd worden.

VIII.

Het systeem van van Tieghem is al even weinig natuurlijk als dat van Linnaeus. (van Tieghem, *L'oeuf des plantes, considéré comme base de leur classification. Ann. d. Sc. nat. Bot., série 8, T. XVI pag. 291.*)

IX.

Borgman's poging (*De hoogvenen van Nederland 1890, pag. 12*), de definitie van veenstoffen, welke Staring (*Bodem van Nederland I, pag. 29*) gegeven heeft, te verbeteren, is als totaal mislukt te beschouwen.

X.

De Siphonophoren zijn verwant aan de Narcomedusen.

XI.

Het tympanicum der Mammalia kan zeer goed afgeleid worden van het dekbeen der onderkaak.

XII.

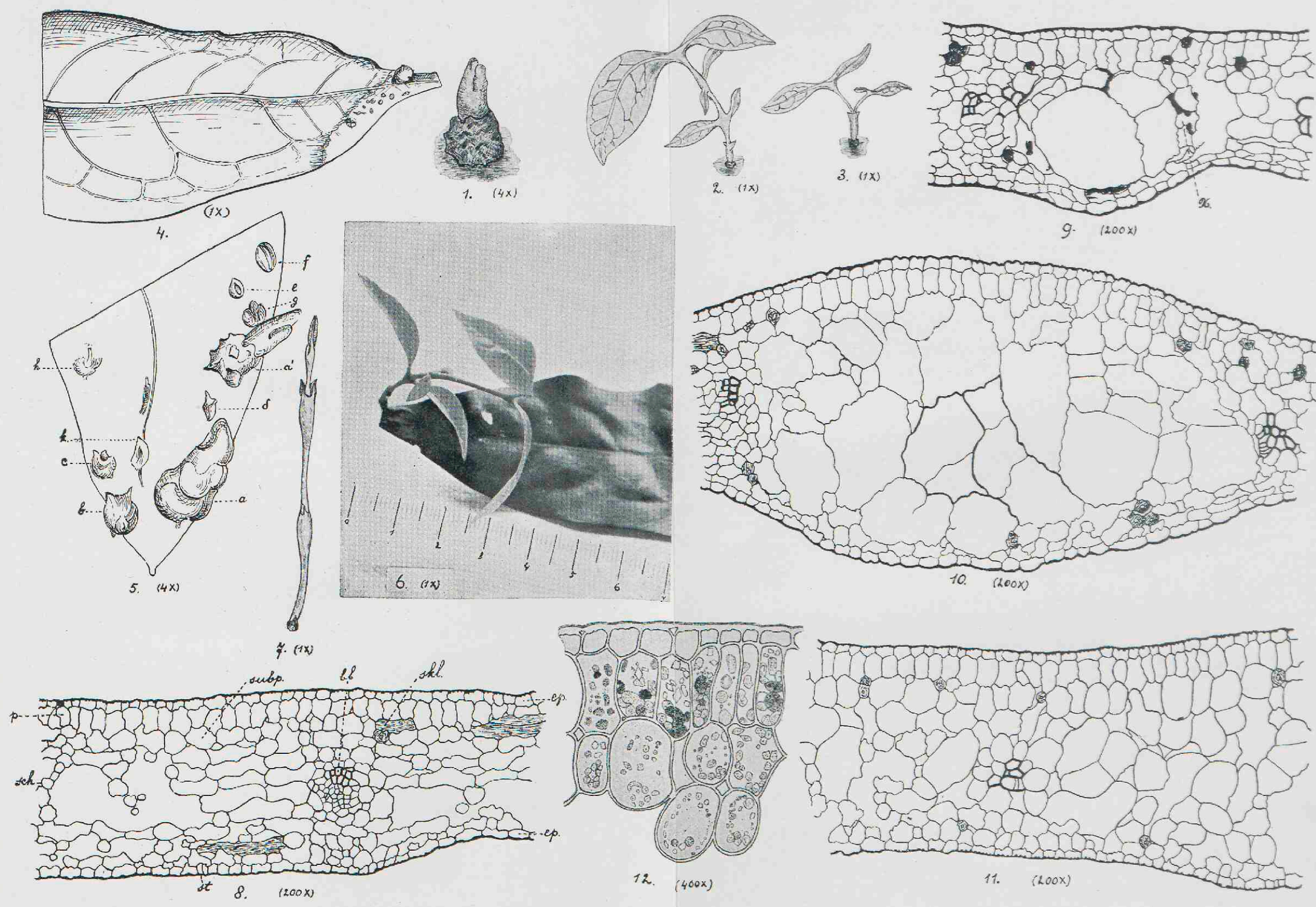
De eikeldarm der Enteropneusten is niet als een chorda te beschouwen.

XIII.

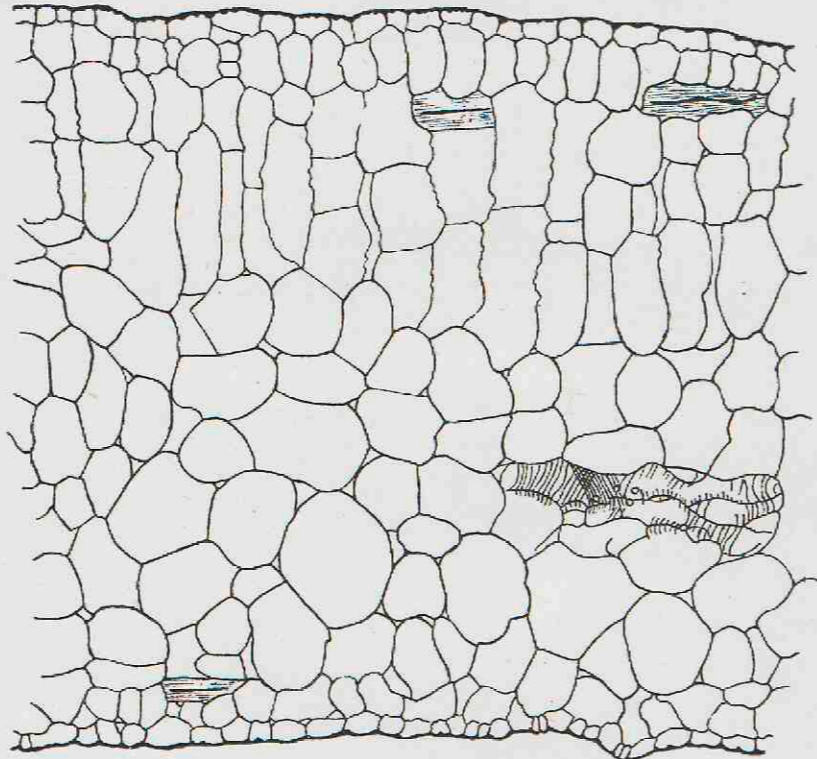
Het denkbeeld, voor wetenschappelijke publicaties gebruik te maken van Dr. Zamenhof's »helpa lingvo, Esperanto», verdient ernstige overweging.

INHOUD.

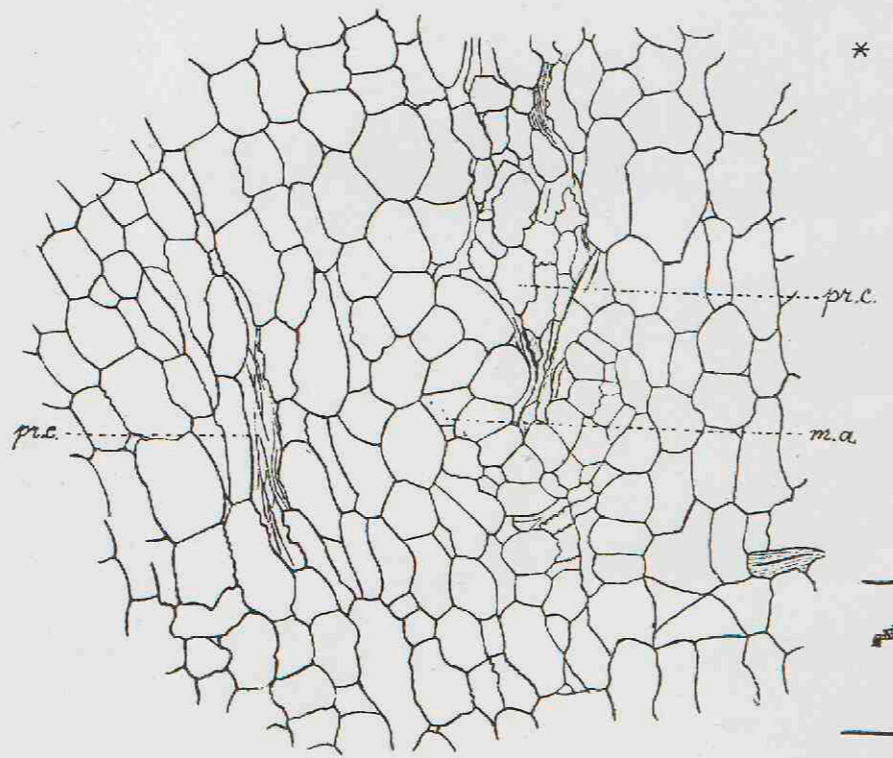
	Pagina.
INLEIDING	1
HOOFDSTUK I. Over de beteekenis van de begrippen „adventieve knop” en „adventieve wortel”	4
HOOFDSTUK II. Over knopvorming aan bladeren	22
HOOFDSTUK III. Het optreden van knoppen aan de bladeren van <i>Gnetum Gnemon</i> L.	49
HOOFDSTUK IV. Anatomisch en ontwikkelingsgeschiedkundig onderzoek der adventieve knoppen bij <i>Gnetum Gnemon</i> L.	68
HOOFDSTUK V. De invloed van wondprikkelers op de vorming van adventieve knoppen bij <i>Gnetum Gnemon</i> L.	85
HOOFDSTUK VI. Algemeene beschouwingen.	104
Samenvatting der resultaten	125
Litteratuuroverzicht	129
Verklaring der figuren	138



6 Boldingh phot., 4 et 5 van Eek, cetera van Bensekom del.

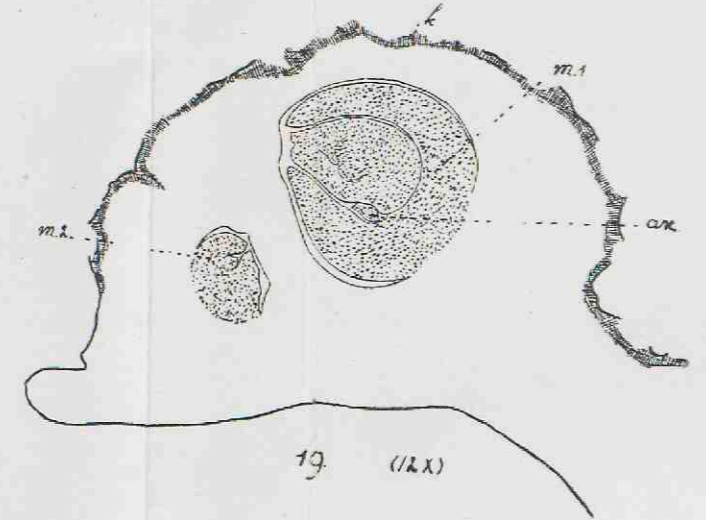


13. (200x)

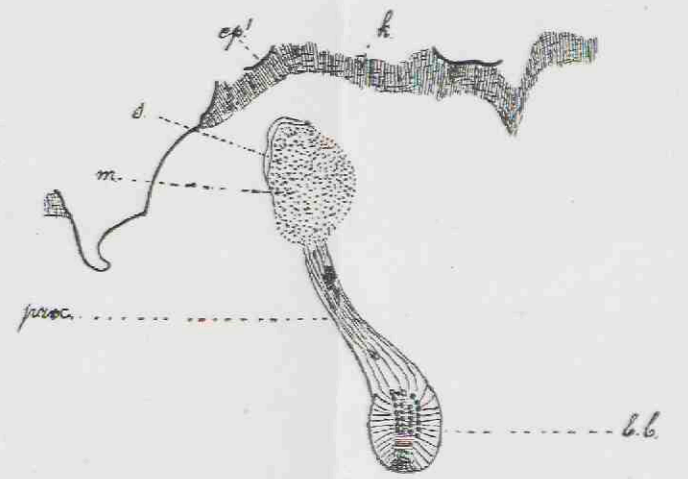


14. (200x)

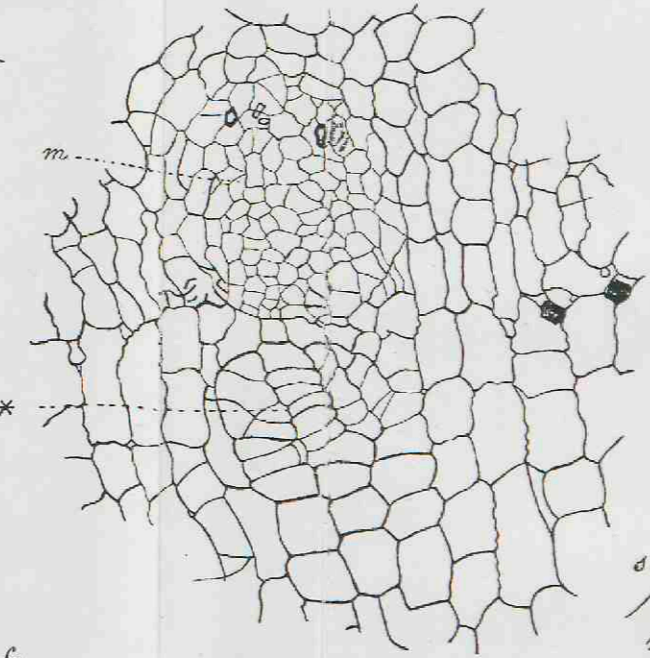
van Beusekom del.



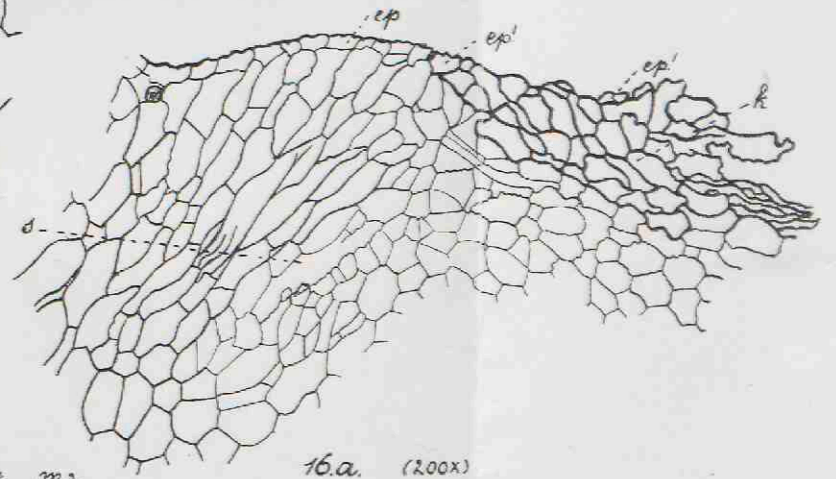
19. (12x)



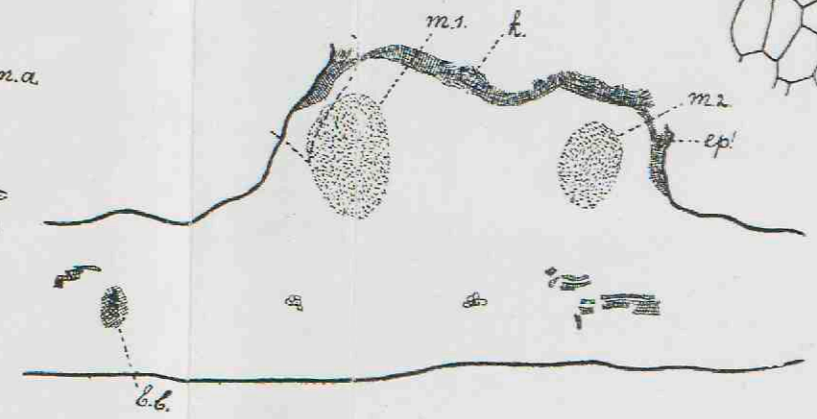
17. (45x)



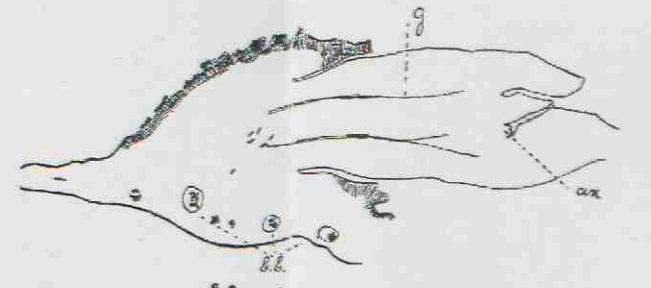
15. (200x)



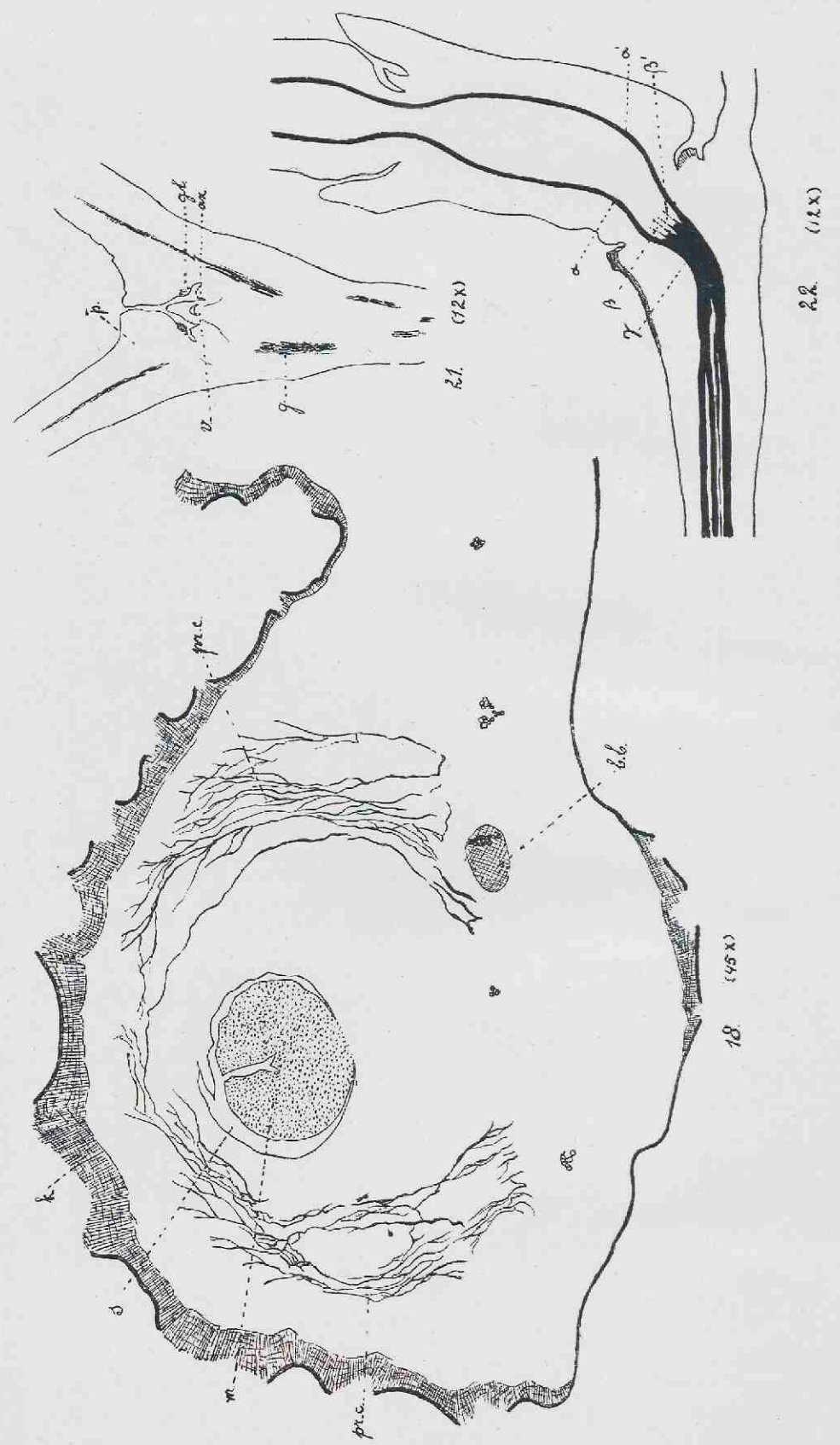
16a. (200x)



16. (45x)



20. (12x)



van Beusekom del.

