



Over het ontstaan van sekundaire meristemen op de bladeren van Begonia Rex

<https://hdl.handle.net/1874/281675>

Dec. 192, 1924

OVER HET ONTSTAAN VAN
SEKUNDAIRE MERISTEMEN
OP DE BLADEREN VAN
BEGONIA REX



Diss.
Utrecht

1924

ANNIE M. HARTSEMA

OVER HET ONTSTAAN VAN
SEKUNDAIRE MERISTEMEN OP DE
BLADEREN VAN BEGONIA REX

Diss. Utrecht 1924

OVER HET ONTSTAAN VAN SEKUNDAIRE MERISTEMEN OP DE BLADEREN VAN BEGONIA REX

PROEFSCHRIFT TER VERKRIJGING VAN
DEN GRAAD VAN DOCTOR IN DE WIS- EN
NATUURKUNDE AAN DE RIJKSUNIVERSITEIT
TE UTRECHT, OP GEZAG VAN DEN RECTOR-
MAGNIFICUS DR A. J. P. VAN DEN BROEK,
HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER GE-
NEESKUNDE, VOLGENS BESLUIT VAN DEN
SENAAT DER UNIVERSITEIT TEGEN DE BEDEN-
KINGEN VAN DE FACULTEIT DER WIS- EN NA-
TUURKUNDE TE VERDEDIGEN OP MAANDAG
12 MEI 1924, DES NAMIDDAGS TE 4 UUR DOOR

ANNA MARTHA HARTSEMA

GEBOREN TE UTRECHT



H. J. PARIS
AMSTERDAM — 1924

AAN
MIJN MOEDER

Het is mij een aangename taak aan het einde van mijn studietijd dank te brengen aan allen, die in deze jaren mijn leermeesters zijn geweest. Ik weet het een biezonder voorrecht, dat ik langer dan menigeen aan de Utrechtse Hogeschool heb vertoefd.

Mijn dank geldt vooral U, Hoogleraren in de Faculteit der Wis- en Natuurkunde.

Gij, Hooggeleerde Jordan, waart mij steeds ter wille, ook waar het gold de weinige tijd, die mij ter beschikking stond, zo nuttig mogelijk te besteden. Gij hebt mij de Zoölogie zo aantrekkelijk gemaakt, dat het mij een vreugde zal zijn eenmaal ten bate van mijn leerlingen uit de bij U verzamelde kennis te kunnen putten. Dat echter ook de morfologische en vergelijkend-anatomische richting mijn grote belangstelling heeft, dank ik aan U, Hooggeleerde Nierstrasz, en aan de wijze, waarop Gij deze vakken doceert.

Hooggeleerde Rutten, hoewel ik niet in de gelegenheid was Uw colleges te volgen, was het mij biezonder aangenaam, onder Uw voortreffelijke leiding aan de geologische excursie door de Rhön en het Zevengebergte deel te nemen.

Niet alleen Uw boeiende colleges, Hooggeleerde Kruyt, maar bovenal Uw zeer gewaardeerde hulp, die ik bij de bewerking van dit proefschrift mocht inroepen, hebben mij steeds meer overtuigd van het grote belang, dat het onderwijs in de Kolloïdchemie voor biologen heeft.

U, Hooggeleerde Westerdijk, dank ik voor Uw onderwijs zowel als voor Uw persoonlijke omgang en voor de gastvrijheid, die ik zo dikwels in Baarn mocht genieten, hoewel ik tot mijn spijt nooit onder Uw bezielende leiding op „Java” heb kunnen werken.

Hooggeleerde Pulle, ik beschouw het als een groot voorrecht,

dat ik behoord heb tot de weinigen, die zo vele malen met U en Prof. Went botaniese excursies in ons land en zelfs daarbuiten hebben gemaakt, want het schijnt mij toe, dat deze excursies een zeer belangrijke rol spelen bij het onderwijs in de plantensystematiek en -geographie.

Het is mij niet mogelijk alle gevoelens uit te spreken, die mij bezielen jegens U, Hooggeleerde Went, Hooggeachte Promotor. Ik weet, dat ik het nooit genoeg op prijs zal kunnen stellen, dat ik zo lange tijd Uw leerling en zelfs Uw hoofdassistent mocht zijn. Meer dan anderen kunnen Uw assistenten beseffen, hoeveel Gij voor Uw studenten doet en hoe groot de belangstelling is, die Gij voor ieder van hen persoonlijk hebt. Ik ben U zeer dankbaar, dat Gij mij in de gelegenheid hebt gesteld, zoveel tijd aan mijn eigen werk te besteden, maar ook voor de hulp en de belangstelling, die ik bij dit onderzoek ondervond. Niet minder ben ik Mevrouw Went en U erkentelijk voor de hartelijkheid en de gastvrijheid, die Gij mij zo talloze malen hebt bewezen.

Ik ben mij bewust, dat het een groot voordeel van mijn werkring is, dat ik met zo vele oudere biologen in aanraking kom; voor de invloed, die zij min of meer direkt op het tot stand komen van dit proefschrift hebben gehad, ben ik hun allen veel dank verschuldigd.

Tenslotte wens ik nog mijn hartelike dank te brengen aan Heren Hortulaní Budde en Goossen, aan het tuinpersoneel van de Utrechtse Hortus en aan den Amanuensis en den Tekenaar van het Botanies Laboratorium voor hun hulp en medewerking.

INHOUD

	Blz.
<i>Inleiding</i>	1
 A. Anatomies gedeelte.	
I. Materiaal en kweekmethode.	5
II. Methode van onderzoek	7
III. Ontstaan van adventieve knoppen en wortels	9
IV. Ontstaan van het sekundaïre meristeem	18
V. Protoplasmastroming	20
VI. Kernverplaatsing	24
VII. Optreden van protoplasmastrengen	27
VIII. Kerndeling	34
IX. Celdeling	36
 B. Experimenteel gedeelte.	
X. Oorzaken van het ontstaan van adventieve knoppen en wortels	41
XI. Invloed van isolatie	44
XII. Invloed van verwonding	51
XIII. Polariteit	60
XIV. Invloed van uitwendige omstandigheden	63
 Overzicht van de voornaamste resultaten.	66
 <i>Literatuur</i>	68
<i>Foto's met beschrijving.</i>	

INLEIDING.

Het is algemeen bekend, welke veranderingen de cellen, die door deling in een vegetatiepunt zijn ontstaan, doormaken wanneer ze volwassen worden: uit kleine, dicht met protoplasma gevulde cellen ontstaan geleidelik veel grotere, waarbij het protoplasma in een dunne laag tegen de wand is teruggedrongen en het grootste deel wordt ingenomen door de centrale vacuole. In alle leerboeken kan men deze overgang voorgesteld vinden en het kost trouwens weinig moeite zich bij een willekeurig vegetatiepunt van het verloop van deze veranderingen te overtuigen.

Indien echter een volwassen cel weer in meristematische toestand overgaat, kan men zich afvragen of hierbij soortgelijke veranderingen als de hierboven beschrevene optreden. Het was op aanraden van Prof. Went, dat ik mij voornam dit na te gaan. Allereerst heb ik gezocht naar plantendelen, waar men zonder te veel moeite het optreden van een dergelijke verjonging zou kunnen waarnemen. In de bladeren van *Begonia Rex* meen ik een geschikt objekt te hebben gevonden, omdat we hier, zoals iedereen weet, te maken hebben met de ontwikkeling van sekundaire meristemen uit volwassen epidermiscellen en omdat men de plaats, waar deze meristemen ontstaan, zelf kan bepalen door op willekeurige plekken van het blad de nerven door te snijden. Een nadeel is echter, dat, waar ik natuurlijk aan levend materiaal moest waarnemen, ik met doorsneden moest werken, die met de hand werden gesneden en, wat misschien nog overwegender is, dat ik nooit een preparaat levend heb kunnen bewaren. Het was daarom te verwachten, dat ik over veel materiaal zou moeten kunnen beschikken en

dat het onderzoek dus geruime tijd zou vorderen. Het werd in het voorjaar van 1922 begonnen en twee jaar later afgesloten.

De meeste onderzoekers, die zich met het ontstaan van adventieve knoppen bezig hielden, hebben vooral nagegaan, welke uitwendige of inwendige factoren oorzaak zouden kunnen zijn van het optreden van dergelijke nieuw-vormingen en in hoever men hierin wijziging zou kunnen aanbrengen. Het spreekt dus wel vanzelf, dat ik getracht heb ook daarover iets te weten te komen en zo ontstond onderwijl het tweede, meer experimentele gedeelte van dit onderzoek, terwijl men in het eerste deel hoofdzakelijk de oorspronkelijk gestelde vraag behandeld vindt.

Eerst echter nog enige opmerkingen over de gebruikelijke termen.

Vele onderzoekers spreken over *regeneratie*-verschijnselen bij bladeren van *Begonia* en andere planten. Ik ben het echter met *Reed* (1923) eens, die er op wijst, dat het niet juist is hier van *regeneratie* te spreken, omdat men daaronder verstaat het verschijnsel, waarbij delen, die verloren gegaan waren, opnieuw gevormd worden. Beter is het de vorming van knoppen op de bladeren van *Begonia Rex* te beschouwen als een geval van *reproductie* of vegetatieve voortplanting door middel van *adventieve knoppen*.

Wakker (1885) spreekt alleen van regeneratie bij de verschijnselen, die men waarneemt aan geïsoleerde delen van stengels en wortels en rekent de gevallen, waarbij uit bladeren gehele nieuwe individuen ontstaan tot de *reproductie*-verschijnselen.

Küster (Pathologische Pflanzenanatomie, blz. 124) spreekt van *regeneratie*, wanneer de invloed van verwonding min of meer wordt opgeheven, maar van *restitutie* wanneer dit volkomen geschiedt, wat echter maar zelden voorkomt.

Winkler (1903) vindt, dat het uitlopen van aanwezige knoppen op de bladeren van *Bryophyllum* volkomen te vergelijken is met het ontplooiën van slapende knoppen op geïsoleerde stengelstukken, maar rekent ze in tegenstelling met *Wakker* geen van beide tot de *regeneratie*-verschijnselen, waartoe het ontstaan

van knoppen op de bladeren van *Torenia* en *Begonia* naar zijn mening wel behoort.

Goebel (1902, 1908) daarentegen vat *regeneratie* heel algemeen op en verstaat er onder: nieuwvorming van organen aan geïsoleerde plantendelen of aan verwonde planten.

Voor deze opvatting is veel te zeggen, omdat men later bijna nooit onderscheiden kan, hoe een dergelijke nieuwvorming heeft plaats gehad, en het alleen theoreties van belang is onderscheid te maken tussen de drie groepen van verschijnselen, die *Goebel* evenals *Mac Callum* (1905) onder regeneratie samenvat, n.l.: restitutie of echte regeneratie, uitlopen van slapende knoppen, vegetatieve voortplanting door de vorming van nieuwe knoppen. Om verwarring te voorkomen spreekt *Jost* van: „*Wiedergebildung*“, „*Neuentfaltung*“ en „*Neubildung*“ (*Benecke und Jost*, Pflanzenphysiologie II, blz. 148).

Een ander strijdpunt in de literatuur is het begrip *adventieve* knoppen en wortels. *Sachs* (1882) rekent tot de adventieve knoppen alleen zulke, die uit vegetatiepunten ontstaan, welke zelf uit volwassen weefsel en niet uit andere vegetatiepunten gevormd werden. *Hansen* (1881) wil er aan toevoegen: *direkt* of *indirekt* en verstaat dan onder indirect de gevallen, waar eerst kallus wordt gevormd en pas daarin weer nieuwe knoppen. Andere onderzoekers, zooals *Goebel* (1908) hechten meer aan de plaats van ontstaan en deze rekent dan tot de *adventieve* organen alle, die op andere plaatsen, dan aan stengel- of wortelvegetatiepunt optreden.

Van Beusekom (1907) ziet in alle opvattingen het bezwaar, dat men *adventief* plaatst tegenover *normaal* en wil daarom liever teruggaan tot *Schacht*, die adventieve knop plaatst tegenover eind- en okselknop, adventieve wortel tegenover hoofd- en zijwortel. Hij ziet dus geen principieel verschil tussen slapende knoppen, plekken die meristematies blijven en knoppen, die uit volwassen weefsel ontstaan, maar vat ze samen als adventieve knoppen.

Omdat men zo dikwels overeenstemming heeft gevonden tussen

de omstandigheden, die ontwikkeling van slapende knoppen of aanleg van nieuwe knoppen geven, is het werkelijk heel moeilijk scherpe grenzen te trekken. Welke opvatting men ook wenst te volgen, de knoppen en wortels die aan de bladeren van *Begonia Rex* optreden moet men altijd adventieve noemen.

A. ANATOMIES GEDEELTE.

I. Materiaal en kweekmethode.

Als materiaal heb ik in hoofdzaak gebruikt een groene variëteit van *Begonia Rex*, die in de Utrechtse Hortus gekweekt wordt. Het is een sterke plant met grijsgevlekte groene bladeren, die aan de onderkant rood zijn, en veel overeenkomst vertonen met de afbeelding van *Begonia Rex* in *Flore des Serres et des jardins* (1857, blz. 141, No. 1255), behalve dat ze nooit de daar genoemde grootte bereikten. Ook met enige andere variëteiten heb ik gewerkt, waarbij ik tot nu toe geen belangrijke verschillen vond, maar de meeste waarnemingen werden gedaan aan de genoemde groene, die in het algemeen beter en vlugger knoppen leverde.

Voor het kweken van jonge plantjes volgde ik de aanwijzingen van den tuinman¹⁾. Men gebruikt het liefst grote, volwassen bladeren²⁾, waarvan men de dikke en soms ook de dunnere nerven onder de vertakkingsplaatsen doorsnijdt; van de bladsteel blijft slechts een klein stukje over, dat schuin in de grond wordt gestoken, zodat de bladschijf plat op de aarde ligt, wat bovendien bevordert wordt door de schijf enigszins aan te drukken en met enige kiezelstenen te belasten.

De bladeren werden uitgelegd in een kweekbakje met bodemwarmte; de „aarde” bestond uit een mengsel van bosgrond en zand; het geheel werd met een glazen deksel afgesloten en daardoor tamelijk vochtig gehouden. De temperatuur bedroeg gedurende de maanden, dat gestookt werd, gemiddeld 30° C.

¹⁾ Vergl. ook *Regel* (1876, blz. 448) en *Molisch* (1916, blz. 208).

²⁾ Voor de invloed van de ouderdom der bladeren zie blz. 42.

aan de oppervlakte; bij zonnig weer moest geschermd worden, opdat de temperatuur niet te veel zou oplopen. Later heb ik, vooral ook omdat er 's zomers niet gestookt wordt en het mij bleek, dat zonder voldoende bodemwarmte de kultuur minder goed lukte ¹⁾, gewerkt in een kweekbak, die elektrisch verwarmd wordt en die geplaatst is in een gedeelte van de kassen, dat alleen voor laboratoriumproeven bestemd is. Deze kweekbak, die veel ruimte biedt, omdat het oppervlak ongeveer een vierkante meter groot is, bestaat uit een ± 20 c.M. diepe zinken bak, die met bosgrond en zand gevuld werd tot enige c.M. onder de rand (onderin waren voor drainage potscherven aangebracht en twee openingen die het overtollige water konden afvoeren). De verwarmingsdraden, — een systeem van dikke draden, dat als voorverwarmer dienst doet en een ander systeem van dunnere draden, de eigenlijke verwarmers, — zijn aangebracht onder een ± 10 c.M. hoge waterbak, die zich onder de eerstgenoemde zinken bak bevindt. In de waterbak verloopt een vertakt buizenstelsel, dat gevuld is met toluol en dienst doet als reservoir van de thermoregulator, die de stroom voor de dunne draad in- en uitschakelt. De bovenkant van de bak is afgedekt met glas, terwijl de gehele thermostaat met houten wanden omgeven is. Toch was het gedurende de zomermaanden vrijwel onmogelijk de temperatuur ook maar enigszins konstant te houden, want als tengevolge van de sterke bestraling, ondanks het scherm, de temperatuur in de kas steeg, stond ook in de kweekbak de thermometer hoger dan gewenst was. Dagelijkse schommelingen van 2 en 3 graden waren dan ook zeer gewoon. Evenwel trachtte ik zoveel mogelijk rondom 30° C. te blijven en kon ik gelukkig geen schadelijke invloed van de schommelingen ont-

1) Niet alleen duurde het veel langer eer de knoppen en wortels zichtbaar werden, maar ook trad veel sterkere rotting in. Heel typisch was dit te constateren in een kas van de Hortus in Baarn (Cantonspark), waar op vochtig rivierzand gekweekt werd en de bladeren, die half April 1923 neergelegd waren, alle „aansloegen”, terwijl die van een maand later, toen er niet meer gestookt hoefde te worden, bijna zonder uitzondering door rotting te gronde gingen.

dekken ¹⁾. In het algemeen verliep de knopvorming zeer vlug en slechts in heel enkele gevallen moesten de bladeren ontijdig worden weggedaan wegens te sterke rotting.

II. Methode van onderzoek.

Voor het mikroskopies onderzoek sneed of knipte ik, apikaal van de doorsgesneden nerf, een klein stukje uit het blad en bracht dit in een glazen doosje met vochtig filtreerpapier over naar het laboratorium. Om doorsneden te maken klemde ik het stukje tussen een gehalveerd pijpje *Sambucus*-merg (dat met water doordrenkt was), zodat ik dwarse doorsneden kreeg, loodrecht op de lengterichting van de bladnerf. Na enige oefening slaagde ik er in gelijkmatig dikke (resp. dunne) doorsneden te vervaardigen, die achtereenvolgens, te beginnen met de oorspronkelijke sneevlakte (die dus ook recht moest zijn) bij 4 of 5 tegelijk op een objektglas in een druppel suikerwater werden gebracht. Zo kon ik steeds ongeveer bepalen, op welke afstand van de wond bepaalde verschijnselen te konstateren vielen, al was het me niet mogelijk de onderlinge volgorde in één preparaat te herkennen. Men zal dan ook geen nadere aanduidingen vinden dan: doorsnede 1—4, doorsnede 13—16, enz.

Het bleek mij al spoedig hoeveel doorsneden ik in een bepaald stadium te maken had; gedurende de eerste vijf dagen na het uitleggen waren 16—20 ruimschoots voldoende.

Direkt na het vervaardigen werden de doorsneden bekeken, meestal met objektief 8 (Leitz), zo nodig met olie-immersie $f_{1\frac{1}{2}}$, en vooral later altijd met behulp van kunstlicht, bestaande uit een Argentalamp van 75 kaars, ingesloten in een blikken bus met ronde opening, terwijl onder de kondensor een blauw glaasje was aangebracht. De preparaten werden onder een vochtige glazen klok bewaard en dikwels na enige uren nog eens bekeken, soms nog vaker. Alles wat maar enigszins de moeite

¹⁾ *Beinling* (1883) kweekte adventieve knoppen op bladeren van *Peperomia* bij dezelfde temperatuur in een zandbak, die omgeven was door een warmwaterbak.

waard leek, werd met behulp van een tekenspiegel vastgelegd in een tekening. Slechts enkele tekeningen zijn in de beschrijving opgenomen, alleen de meest typiese.

De dikte van de doorsneden wordt, zoals vanzelf spreekt, bepaald door de diepte van de cellen die men ongeschonden wenst te bekijken. Ik heb enige malen bij benadering de dikte van mijn doorsneden berekend, door het bladstukje, voor en na het snijden van een bepaald aantal, te meten met behulp van millimeterpapier. De gemiddelde dikte was dan door eenvoudige deling te berekenen en bleek te wisselen tusschen 125 μ . en 70 μ . (het gemiddelde van 10 bepalingen was 92.5 μ .). Dat deze dikte van de doorsneden in 't algemeen voldoende is, blijkt uit het mikroskopies beeld: de doorsnede mag niet meer, maar ook niet minder dan één cellaag dik zijn en dit is te konstateren door de aanwezigheid van licht rood gekleurd celvocht in de parenchymcellen. Bovendien heb ik de diameter van enkele van de grootste parenchymcellen, die men wel als isodiametries mag beschouwen, gemeten en deze bleek te varieeren tussen 105 en 161 μ . In het algemeen bleef dus de dikte van de doorsneden daar ver onder en waren dan ook alleen de kleinere parenchymcellen en de epidermiscellen onaangesneden. Meristematies weefsel bestaat echter uit veel kleinere cellen; wanneer ik dit verwachten kon, werden de preparaten altijd zo dun mogelijk gesneden, maar dan waren de meeste doorsneden toch nog te dik om bij sterke vergroting te worden bekeken. Hierbij werd tevens de moeilijkheid ondervonden van het indringen van lucht in de aangesneden cellen, waarom in deze gevallen de doorsneden steeds in een druppel suikerwater op het mes werden opgevangen.

Het is al lang bekend, dat men levende preparaten niet in water mag onderzoeken (*Treub* 1878, *Hanstein* 1880). Ik gebruikte dan ook een suikeroplossing, die wel niet dagelijks, maar toch zeer dikwels ververst werd. De concentratie was aanvankelijk 5 %, totdat bleek uit een naar de osmotiese waarde van het celvocht ingesteld onderzoekje, dat 6 % daarmee beter over-

eenstemt. Overigens leverde de bepaling van de grensplasmolyse nogal moeilijkheden op. Het schijnt mij toe, dat de gebruikte suikerkoncentratie geen nadelige invloed had, daar dikwels na meer dan 24 uur nog duidelijke plasmastroming was waar te nemen, zonder dat enig afstervingsverschijnsel optrad.

III. Ontstaan van adventieve knoppen en wortels.

Behandelen we eerst in het algemeen de plaats van ontstaan op de bladeren om daarna na te gaan uit welke cellen de adventieve knoppen en wortels worden gevormd.

Indien ik de bladeren van *Begonia Rex* uitlegde zonder insnijdingen te maken, dan traden wortels op aan de snee vlakte van de bladsteel en uit de bladsteel zelf, knoppen daarentegen op de bladschijf en wel dààr, waar de grote nerven samenkomen en de bladsteel aan de bladschijf is gehecht. (Kortheids halve noem ik dit punt het *centrum*, andere onderzoekers spreken van „*Stielpunkt*”). Sneed ik echter de grote nerven onder de vertakkingsplaatsen door, zoals algemeen gebruikelijk is, of wel daarboven, dan ontstonden in het zo juist genoemde centrum eveneens knoppen, en bovendien wortels en knoppen aan alle *basale* einden van de doorgesneden nerven, dus *boven* de snede. Het eerst traden deze knoppen en wortels ongeveer 2 m.M. boven de wond op, later ook dichterbij en verderop, soms over een grote afstand langs de nerf. Met het ongewapend oog waren in het centrum na ± 10 dagen reeds kleine rode puntjes te zien, terwijl ze kort daarna ook boven de sneden waar te nemen vielen. Het duurde echter geruime tijd eer duidelijke knoppen te onderscheiden waren. De eerste wortels traden ongeveer tegelijkertijd op. Nadat kleine stukjes blad voor het mikroskopisch onderzoek waren uitgesneden, ontstonden aan de nieuwe bases weer adventieve wortels en knoppen. Behalve in heel enkele uitzonderingsgevallen, die men op blz. 63 vermeld vindt, werden *onder* de snede nooit knoppen of wortels aangetroffen.

Reeds in 1876 beschrijft *Regel* deze plaatsing van de knoppen en wortels; hoewel hij het verschil tussen het basale en het

apikale gedeelte van de doorgesneden nerf niet noemt, kan men uit zijn tekening afleiden, dat hij het wel gezien heeft. *Vöschting* (1878, blz. 98) hing de steel van *Begonia Rex* met een klein stukje van de schijf op in een vochtige glazen cylinder en zag dan wortels aan het basale einde van de bladsteel en knoppen op het kleine stukje bladschijf. Werd alleen een stukje van de bladschijf opgehangen, dan ontstonden zowel knoppen als wortels aan het basale einde van de nerf. Tenslotte merkt hij op, dat men, door in een stukje van de bladschijf de nerven door te snijden, iedere willekeurige plaats van zo'n nerf tot basis kan maken en dat steeds aan het basale einde, ook van de dunnere nerven, knoppen en wortels ontstaan. *Hansen* (1881) wijst er voor het eerst op, dat niet alleen in het centrum en op de plaatsen, waar de nerven doorgesneden zijn, knoppen ontstaan, maar ook verderop langs de nerven. De meeste knoppen ontstaan aan de morfologiese bovenzijde van het blad, maar ook enkele aan de onderkant. *Sachs* (1892) nam waar, dat de knoppen in het centrum optraden en bovendien op de plaatsen, waar hij de nerven doorgesneden had.

Eer ik er toe overga het ontstaan van adventieve wortels en knoppen te beschrijven, zal het goed zijn het algemene beeld van de dwarse doorsnede door een dikke nerf, dat we trouwens ook bij oudere onderzoekers kunnen vinden, na te gaan (figuur 1).

De epidermis van het blad zet zich aan de onder- en bovenzijde van de nerf voort; de onderzijde is sterk gewelfd, zodat men vooral aan de onderkant van het blad het verloop van de nerven goed kan zien. Aan de bovenzijde zijn de epidermiscellen, die boven de nerf liggen veel kleiner; vlak eronder vindt men hier een meer of minder sterk ontwikkelde *kollenchymlaag k* (waardoor de nerf soms aan de bovenkant ook enigszins uitspringt) en daaronder sluit aan de *chlorophylhoudende laag ch*, die de voortzetting is van dezelfde laag in het blad (palisadeparenchym). Onder deze groene cellaag vindt men grote, met zetmeel gevulde *parenchymcellen*, die de *vaatbundels* omgeven en a. h. w. de voortzetting vormen van het sponsparen-

chym in het blad. Ze vullen de sterke uitbocht van de nerven aan de onderkant geheel op, want de kleincellige onderste epidermis is er slechts door een dunne, eveneens kleincellige *kollenchymlaag* *k* van afgescheiden. Het celvocht van de onderste epidermiscellen is rood gekleurd en ook dat van de parenchymcellen is vaak licht rood getint.

De knoppen ontstaan meestal uit de epidermiscellen van de bovenzijde, vlak boven de kollenchymlaag, of op de grens, waar

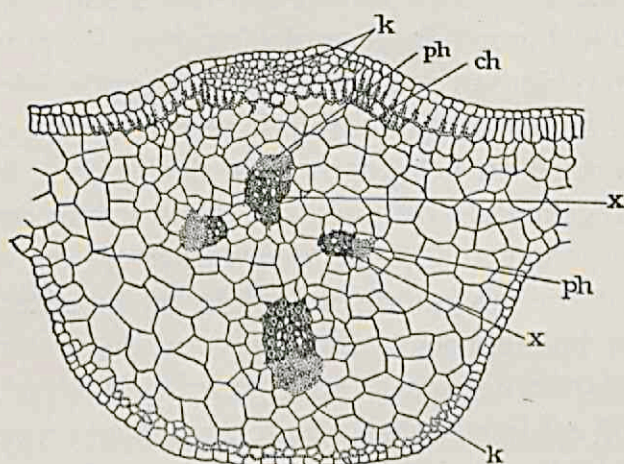


Fig. 1. Dwarse doorsnede door de hoofdnerf van een blad van *Begonia Rex*, vergroting 36 x, x, xyleem; ph, phloem.

de grotere epidermiscellen beginnen; maar soms was het ook duidelijk te zien, dat de knoppen aan de onderkant ontstaan waren en door de snede naar het licht groeiden. Vooral wanneer er kleine stukjes uit het blad gesneden waren, was dit dikwels heel mooi waar te nemen.

De adventieve knoppen ontstaan dus bij *Begonia Rex* niet endogeen, zoals *Sachs* (Lehrbuch 1874, blz. 176) en *Hofmeister* (Allgemeine Morphologie 1868, blz. 421) nog meenden, maar *exogeen* en wel uitsluitend uit de epidermis. *Regel* (1876) beschrijft het ontstaan van de adventieve knoppen uit de epidermiscellen van de bovenkant, speciaal boven de kollenchymlaag, door het optreden van een woekering, die naar buiten uitsteekt en waar-

uit zich al heel spoedig een eerste blad differentieert. Tevens wijst hij op lokale woekeringen van de onderste epidermis, waardoor wat hij noemt „*wurzelhaarähnliche Trichome*” ontstaan, waaraan hij de voedingsfunctie toeschrijft, die naar zijn mening het in andere gevallen optredende kallus toekomt. De eerste in de epidermis waar te nemen wand stond tangentiaal, maar het viel hem moeilijk de eerste delingsstadia te vinden, omdat niet alle gedeelde cellen knoppen vormden. Dikwels zag hij, dat verschillende epidermiscellen samen één meristeem vormden.

Hansen (1881) vond in tegenstelling met *Regel* wel degelijk kallusvorming; hieraan zouden in het begin vooral de epidermis, later ook het kollenchym (waarbij de wandverdikkingen zouden worden opgelost) en het parenchym deelnemen; later traden n.l. vele onregelmatige delingen op, die trouwens ook door mij werden waargenomen. Ook *Hansen* wijst op de op wortelharen gelijkende uitgroeisels aan de onderkant, die hij *rhizoïden* noemt en waarvan hij aanneemt, dat ze voor de waterverzorging dienen, zolang er nog geen adventiefwortels uitgetreden zijn. Uitsluitend uit epidermiscellen van de bovenkant zouden knoppen ontstaan; ook hij zegt, dat de eerst optredende deelwand tangentiaal verloopt, en dat enige epidermiscellen samenwerken aan de vorming van de knop. Evenals *Regel* nam hij waar, dat de hypodermale cellen zich pas veel later gingen delen, n.l. bij het ontstaan van een vaatbundelverbinding van de nieuwe knop met de vaatbundels uit de nerf. *Beyerinck* (1882) beschrijft echter, dat de knoppen uit parenchym en epidermis ontstaan.

Het is reeds lang bekend, dat adventiefwortels *endogeen* ontstaan. *Regel* meent, dat de adventiefwortels bij *Begonia Rex* niet zoals *Reinke* (1871, blz. 41) beschrijft, uit interfasciculair kambium of uit de buitenste lagen van het phloeem ontstaan, maar dat uit enkele cellen van het kambium een meristeem zou worden gevormd, zonder medewerking van het phloeem. Met deze opvatting van *Regel* is *Hansen* (1881) het weer niet eens, want hij meent, dat enkele parenchymcellen, die aansluiten bij het kambium en het phloeem, tot initiaalcellen van de nieuwe

wortel zouden worden. *Van Tieghem & Douliot* (1888) beschouwen de laag van parenchymcellen rondom de vaatbundel als *pericykel*, (vergl. *van Tieghem* 1882) en ze namen waar, dat uit deze pericykel-cellen op de grens van phloeem en xyleem in de bladeren van *Begonia Rex* adventiefwortels ontstonden. Het is bekend, dat in wortels en stengels adventiefwortels in het pericykel worden aangelegd (*Morot* 1885). Mijn waarnemingen brachten mij tot dezelfde konklusie als *Hansen* en *van Tieghem & Douliot*, hoewel ik geen onderscheid tussen de z.g. pericykel-

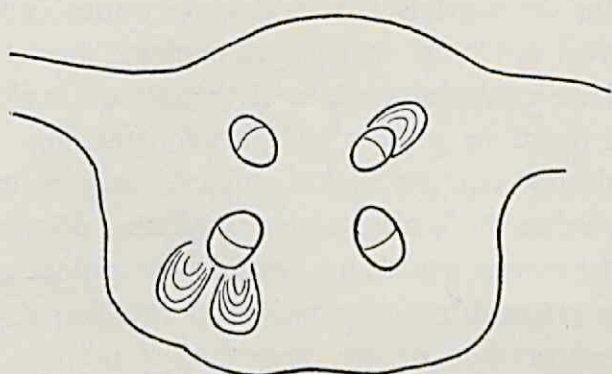


Fig. 2. Dwarse doorsnede door een hoofdnerf van *Begonia Rex* met de aanleg van adventiefwortels naast de vaatbundels, waarvan alleen de 4 grote getekend zijn. Schema, vergroting 18x.

cellen en de naburige parenchymcellen heb kunnen waarnemen en het mij dus enigszins gedwongen lijkt hier van pericykel te spreken.

De plaats, waar de adventiefwortels worden aangelegd, staat in nauw verband met de ligging van de vaatbundels in de nerf. Figuur 1 (blz. 11) toont aan, hoe in de nerf vlak onder de vertakkingsplaats, dus waar gewoonlijk de insnijdingen werden gemaakt, 2 grote (soms 4) en 2 kleine vaatbundels gelegen zijn, en wel zódanig geörienteerd, dat de xyleemgedeelten *x* naar binnen gekeerd zijn, en men dus een min of meer volkomen kring van vaatbundels vindt. In figuur 2 ziet men, dat zowel naast een van de onderste als naast een van de bovenste vaatbundels, steeds aan de phloeemzijde, adventiefwortels worden

aangelegd; in het eerste geval zelfs aan weerszijden van de vaatbundel. Hetzelfde namen *van Tieghem & Douliot* (1888) waar.

Beyerinck (1882) wijst reeds op de eigenaardige ligging van de vaatbundels in de nerven van het blad en in de bladsteel, en brengt hiermee in verband het door hem waargenomen feit, dat uit de bladsteel aan alle kanten adventiefwortels ontspringen. Trouwens voor de bladsteel nam *Regel* hetzelfde waar, maar deze meent, dat in de nerven de meeste vaatbundels aan de onderkant liggen en slechts enkele aan de bovenkant.

Hoewel dus de wortels zowel aan de onderkant als aan de bovenkant van het blad worden aangelegd, treden de meeste wortels aan de onderkant uit, wat ik aan de invloed van de vochtigheid meen te mogen toeschrijven (zie blz. 64). In zeer vochtige kultures, o.a. als kleine stukjes blad in kultuurdozen gekweekt werden of als afgesneden bladeren onder een vochtige klok geplaatst waren, traden n.l. ook aan de andere zijde wortels uit. *Vöchting* (1878, blz. 100) vond iets dergelijks; als kleine bladstukjes in een vochtige ruimte opgehangen werden, konden de wortels zowel aan de onder- als aan de bovenzijde van het blad optreden, terwijl de knoppen meestal aan de bovenkant, maar toch ook wel aan de onderkant te voorschijn kwamen.

Regel (1876, blz. 489) nam trouwens in enkele gevallen ook knoppen aan de onderkant en wortels aan de bovenkant waar.

Küster (1903, blz. 325) zag eveneens wortels aan de bovenkant van het blad uit treden; hij legde toen de bladeren omgekeerd neer, dus met de roodgekleurde kant naar boven. Nu ontstonden de meeste knoppen aan de morfologiese onderzijde, terwijl aan de bovenzijde, die naar de aarde toegekeerd was, rijke wortelvorming plaats vond. Ook ik heb de bladeren omgekeerd neergelegd, met en zonder insnijdingen, maar kwam daarbij tot andere resultaten dan *Küster*. De meeste wortels ontstonden n.l. in mijn proeven wel aan de morfologiese bovenzijde, waar ook de knoppen van het centrum te vinden waren, maar de knoppen boven de snede traden blijkbaar bij voorkeur ook aan de morfologiese bovenkant op, hoewel er nog enkele

aan de andere kant te vinden waren. Werden echter kleine stukjes blad in kultuurdozen op nat zaagsel of op vochtige schijfjes turf gekweekt, dan traden, ook indien de stukjes omgekeerd waren, alle knoppen aan de morfologische bovenkant op, maar de wortels waren aan beide zijden te vinden (foto No. 3 rechts en No. 4 rechts midden).

We hebben gezien, dat *Regel* en *Hansen* aannemen, dat de knopvorming zou beginnen met het optreden van tangentielle

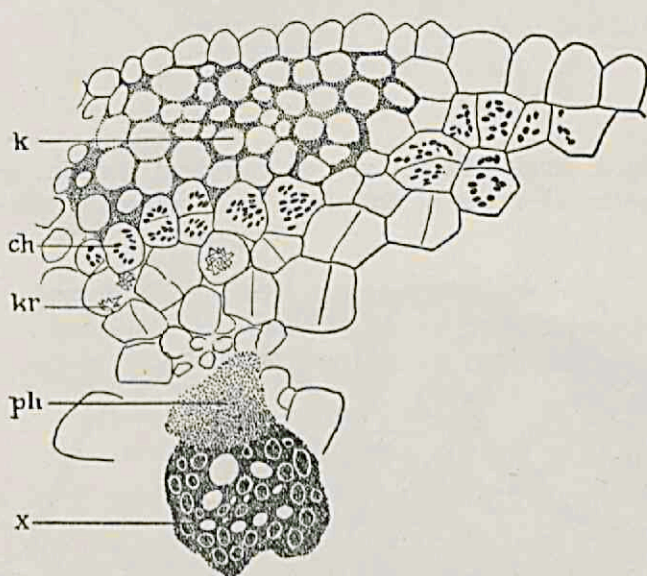


Fig. 3. Uitgaande van de vaatbundel verplaatst de deling zich tot in de chlorophyllaag; gesneden na 3 dagen, doorsnede 9—12, vergroting 85 x. *k*, kollenchym; *ch*, chlorophyllaag; *ph*, phloem; *x*, xyleem; *kr*, kristalster.

wanden in sommige epidermiscellen en dat pas later de meer naar binnen gelegen weefsels zich zouden delen. Ik vond integendeel de eerste deelwand niet in de epidermis, maar in het parenchym, vlak naast het phloemgedeelte van de vaatbundels en wel de 2e dag nadat de bladeren waren uitgelegd en gemiddeld in doorsnede 5—8, soms in 9—12, dus op een afstand van ongeveer 1 m.M. van de snede. Eerst de 3e dag treedt een enkele deling op in de epidermis, het parenchym dicht bij de

wond deelt zich dan ook; men ziet de deling uitgaande van de aangeduide parenchymcellen voortschrijden door de chlorophyllaag en het kollenchym, totdat de epidermis bereikt wordt.

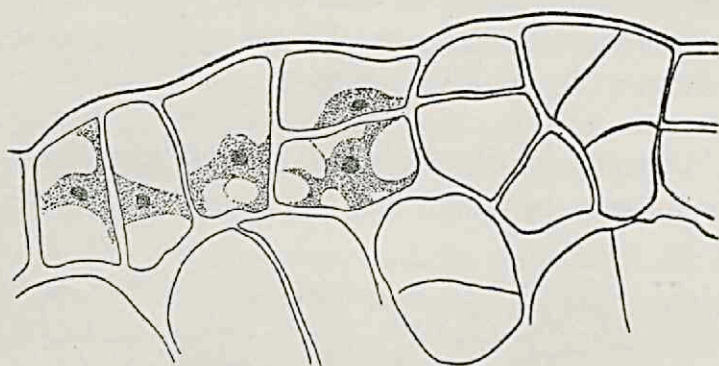


Fig. 4. Epidermiscellen van de onderkant, gedeeld; gesneden na 7 dagen, doorsnede 5—8, vergroting 510 $\times$.

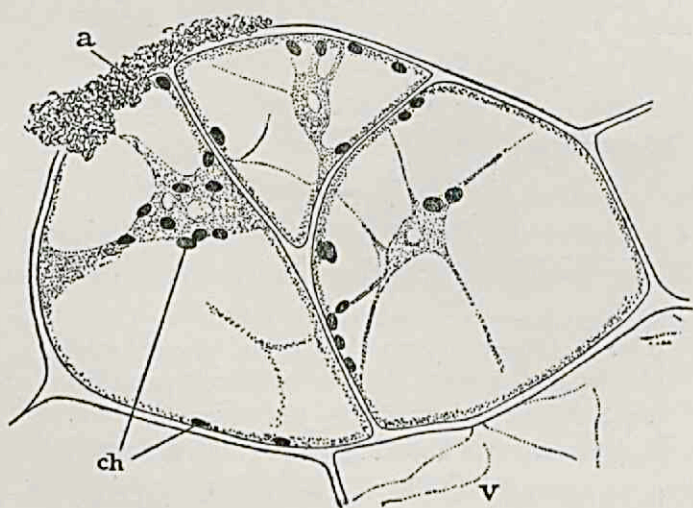


Fig. 5. Parenchymcel, die meer dan eens gedeeld is, grenzend aan vaatbundelweefsel *v*, en aan afgestorven cellen *a*; gesneden na 8 dagen, doorsnede 9—12, vergroting 510 $\times$. *ch*, chloroplasten.

De eerste wand in de epidermis staat meestal tangenciaal, d.i. evenwijdig aan de voortplantingsrichting van de deling (figuur 3).

Na 5 dagen vindt men ook in de onderste epidermis en in de aangrenzende lagen delingen; nog een dag later begint de

vorming van rhizoïden, zoals die door *Regel* en *Hansen*, maar ook door volgende onderzoekers gezien werd (o.a. *Goebel* 1908, blz. 150). Na 6 of 7 dagen vindt men tevens de eerste adventiefwortels aangelegd in het parenchym naast het phloeem-



Fig. 6. Epidermiscel sterk gedeeld; gesneden na 9 dagen, doorsnede 13—16, vergroting 510 x. Ieder delingsprodukt met kern en veel plasma.

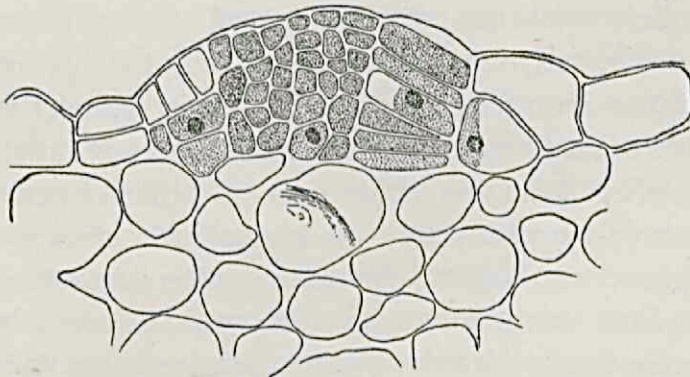


Fig. 7. Begin van celheuvelvorming; gesneden na 7 dagen, doorsnede 13—16, vergroting 510 x. Alle kleine cellen zijn sterk gevuld met protoplasma.

gedeelte van de vaatbundel, zoals ook door *Hansen* beschreven is. Deze aanleg geschiedt echter op vrij grote afstand van de snede, n.l. in doorsnede 12—16, d.i. 1—1½ m.M.

De delingen breiden zich steeds verder uit; zowel paren-
H.

chym- als epidermiscellen delen zich herhaaldelijk (figuur 4 en 5). Zo ontstaan uit enkele der parenchymcellen wortelmeristemen, terwijl uit sommige epidermiscellen tenslotte celheuvels gevormd worden, die tot knoppen uitgroeien.

De delingsprodukten groeien echter niet uit tot de normale celgrootte, maar ze blijven besloten binnen de wanden van de oorspronkelijke cel, zooals men uit figuur 4 en 5 kan zien, maar nog duidelijker uit figuur 6 en 7 voor epidermiscellen van de bovenkant.

Pas langzamerhand welft de buitenwand iets naar buiten, wat figuur 7 enigszins aangeeft, zodat we van een celheuvel kunnen gaan spreken.

Na ± 8 dagen zijn vlak bij de snede aan de onderkant al dergelijke kleine celheuvels te vinden en iets verderop ook aan de bovenkant.

De eerste adventiefwortel treedt na ongeveer 9 dagen naar buiten, op $1\frac{1}{2}$ à 2 m.M. afstand van de wond; makroskopies is dan de onderkant helemaal viltig door het grote aantal rhizoïden. Zelfs in doorsnede 28 (d.i. ± 3 m.M. afstand van de snede) worden nog adventiefwortels aangetroffen, terwijl men tot en met doorsnede 20 celheuvels aan de bovenkant vindt.

Uitwendig is omstreeks dezelfde tijd boven de nerf vaak een blaasachtige opzwellling te zien, die toegeschreven moet worden aan een sterke deling in epidermis- en kollenchymcellen; de jonge celheuvels herkent men als kleine rode stipjes voor het eerst na ongeveer 10 dagen; kleurloze punten daartussen zijn de juist uitgetreden adventiefwortels, die zoals ik reeds beschreef, aan de bovenkant dikwels niet eens zo ver of altans niet verder komen.

IV. Ontstaan van het sekundaïre meristeem.

In de literatuur vindt men enkele andere gevallen opgegeven, waarbij uit epidermiscellen nieuwe meristemen ontstaan. Zo beschrijft *Winkler* (1903), dat bij *Torenia* op willekeurige plaatsen van het geïsoleerde blad uit epidermiscellen knoppen

ontstaan. Niet alle knoppen ontwikkelen zich echter verder, maar alleen degenen, die zijn aangelegd op het punt waar een zijnerf in de hoofdnerf overgaat of wel aan de basis vlak bij de bladsteel. De sterke deling, die het begin is van de knopvorming, noemt *Winkler* „*Furchung*”. *Küster* (Pathologische Pflanzenanatomie, blz. 275), meent, dat een dergelijke abnormale deling zonder daaraan voorafgaande groei algemeen bij de vorming van adventieve knoppen uit volwassen weefsel, zooals bij *Torenia* en *Begonia*, zou voorkomen.

Het is wel merkwaardig, dat *Wakker* (1885, blz. 22), die niet *Begonia Rex* onderzocht, maar *Begonia discolor*, daarbij een soortgelijk verloop vindt. Hij beschrijft n.l. dat om te beginnen parenchymcellen rondom of tusschen de vaatbundels zich gaan delen, daarna ook epidermiscellen, zowel van de onder- als van de bovenkant; deze laatsten vormen altijd eerst een tangentiale wand, daarna wanden in allerlei richtingen, zodat er een meristeem uit ontstaat. De adventieve knoppen worden bij *Begonia discolor* aangelegd boven de dikke nerven, het eerst aan de onderzijde van het blad en daarna ook aan de bovenkant. Tot nu toe ben ik tot mijn spijt niet in de gelegenheid geweest, ook *Begonia discolor* te onderzoeken.

Het schijnt dus wel, dat „*Furchung*” dikwels samengaat met de overgang van volwassen cellen in sekundaire meristemen, (zie ook *Tischler*, Allgemeine Pflanzenkaryologie blz. 246). Voor *Sachs* (Stoff und Form) en andere onderzoekers is het een groot probleem geweest, hoe het nu staat met de continuïteit van het kiemplasma, want *Sachs* neemt aan, dat er een stoffelijk verschil zou bestaan tussen embryonaal en somaties plasma.

Goebel (1902) echter meent dat somaties cellen weer embryonaal kunnen worden en *Noll* (1903) beschouwt somaties en embryonaal als verschillende toestanden van hetzelfde plasma.

Wiesner (1892) merkt op, dat er voor het ontstaan van een sekundair meristeem blijkbaar verscheidene delingen moeten plaats vinden, waardoor de hoeveelheid protoplasma lokaal vermeerderd wordt. Meer dan een omschrijving van hetgeen men

waarneemt, is dit echter niet. Nog gemakkelijker maken *Beinling* (1883) en *Sandt* (1921, blz. 363), een van de latere onderzoekers, er zich af, door aan te nemen, dat de cellen zich met protoplasma vullen en dan in staat zijn zich opnieuw te delen.

Mijn waarnemingen hebben mij tot de volgende voorstelling geleid: tengevolge van de verwonding treedt vrij sterke of versterkte protoplasmastroming op, aanvankelijk alleen langs de oppervlakte van de cel, dan ook in dunne strengen dwars door het celvocht; vooral van de kern uitgaande ziet men dan bredere plasmabanden door de cel verlopen, de kern wordt verplaatst of verplaatst zich actief, ligt eindelijk in het midden van de cel opgehangen door middel van veel protoplasmadraden en deelt zich; tussen de beide delingsprodukten ontstaat in een protoplasma-ophoping een celwand, zodat aanvankelijk de twee nieuwe kernen tegenover elkaar liggen, daarna zich verplaatsen om zich opnieuw te gaan delen. Intussen blijft overal vrij sterke protoplasmastroming waar te nemen.

De verschillende stadia zullen in de volgende hoofdstukken afzonderlijk uitvoeriger beschreven worden.

V. Protoplasmastroming.

Dat in cellen van een onverwond blad geen plasmastroming zou plaats vinden, durf ik niet met zekerheid te zeggen. Ik heb het slechts een enkele maal gezien, maar het is te begrijpen, dat ik veel meer preparaten van gewonde dan van ongewonde bladeren heb doorgekeken en bovendien was het dikwels heel moeilijk met zekerheid protoplasmastroming te konstaten. Pas toen ik geregeld gebruik maakte van een sterke kunstmatige lichtbron (vergl. blz. 7) en ik bovendien eerst enige uren na het snijden van de preparaten waarnam (soms voor de tweede maal), heb ik geregeld plasmastroming gezien. Eens liet ik een serie preparaten, die ik gemaakt had van de hoofdnerf van een onverwond blad en waaraan ik direkt na het snijden en ook 6 uur later geen protoplasmastroming had kunnen konstaten, 24 uur in de suikeroplossing liggen. Toen zag ik in parenchym-

cellen kleine, sterk lichtbrekende korreltjes langs de wand bewegen en nam ik zelfs een begin van strengvorming waar, zoals die b.v. in figuur 9 blz. 31 afgebeeld wordt. Maar ook heb ik wel in dergelijke doorsneden al dadelik na het snijden enige beweging van sterk lichtbrekende korrels langs de wand van epidermis- of parenchymcellen gezien, welke beweging na een of twee uren overging in geregelde stroming langs de wand.

In een ander geval nam ik 24 uur nadat het blad met insnijdingen door de grote nerven was neergelegd, direkt na het maken van de preparaten zowel in de epidermis als in het parenchym van de vier eerste doorsneden stroming waar en ook in het parenchym van de volgende doorsneden. Heel dikwels echter was direkt na het snijden van de preparaten geen beweging te konstaten, maar trad na 1 uur, soms na 2—3 uur heel duidelijke stroming op. Een enkele maal zag ik, wat ik in overeenstemming met andere onderzoekers (*Denecke* 1881, *Wigand* 1885, *Hauptfleisch* 1892, *Pfeffer* 1904, *Lundegårdh* 1922) meen te mogen beschouwen als het eerste begin van protoplasmastroming (digressiebeweging, Glitschbeweging). Kleine, sterk lichtbrekende korreltjes in het wandstandig plasma van een parenchymcel zag ik (75 minuten nadat de doorsneden gemaakt waren) schoksgewijs bewegen, dan lagen ze weer stil, dan schoten ze plotseling een eindje vooruit, weer een korte tijd van rust, vervolgens voortbeweging in een andere richting dan te voren. Een uur later was regelmatige stroming te zien, zoals trouwens hierboven ook bij de preparaten van een niet-verwond blad beschreven werd.

We hebben hier te maken met een geval van *cirkulatie*, aanvankelijk alleen in het wandstandig plasma, maar spoedig na de verwonding ook dwars door de celholte (over het eerste optreden van een protoplasmastreng zal nog nader gesproken worden). De richting van de stroming wisselt sterk, men vindt dikwels in één baan beweging in beide richtingen, maar ook de ligging van de stroombanen is zeer variabel. Hetzelfde werd trouwens geconstateerd door *Bobilioff-Preisser* (1917). *Ritter* (1911) spreekt van rotatie, die over zou gaan in cirkulatie; in mijn

preparaten werd ook vaak de indruk gewekt van rotatie, vooral zolang nog geen plasmastrengen door het cellumen verliepen, maar als scherp ingesteld werd op een boven- of onderwand van een dergelijke cel, dan zag ik steeds weer verschillende stroombanen, die in allerlei richtingen doorlopen werden.

In het algemeen schijnt de suikeroplossing niet schadelijk te werken, want dikwels was urenlang, zelfs na 12 uur nog duidelijke stroming te zien. Overigens heb ik ook in geplasmolyseerde cellen nog stroming waargenomen. Het sterke licht, dat nodig was om te kunnen konstateren of stroming aanwezig was, heeft misschien een schadelijke invloed, zoals men uit het onderzoek van *Hélène Nothmann-Zuckermandl* (1915) zou kunnen afleiden, maar ik heb daarvan nooit iets bemerkt.

Ik zou dus niet, met *Ida Keller* (1890), de protoplasmastroming als een letaal verschijnsel willen opvatten, dat doorgaat tot de dood van de cel, maar wel als reactie op verwonding, zoals trouwens vele onderzoekers doen.

Zo neemt *Hauptfleisch* (1892) aan, dat alleen indien direkt na het snijden protoplasmastroming waar te nemen is, deze ook tevoren aanwezig zou zijn geweest, terwijl hij de stroming, die pas enige tijd na het snijden optreedt, als een gevolg van de verwonding beschouwt. Naar mijn mening kan men zich echter heel goed voorstellen, dat door de wondschok de beweging tot stilstand komt en zich pas na enige tijd herstelt en dan misschien tengevolge van de verwonding juist sterker optreedt. *Hauptfleisch* vond, dat bij preparaten, die sterke stroming vertoonden, de beweging niet ophield, wanneer hij het weefsel met naalden uit elkaar trok; maar *Kienitz-Gerloff* (1893) merkt zeer terecht op, dat dit alleen bewijst, dat krachtige stroming, versneld tengevolge van verwonding, niet door nogmaals prepareren verstoord wordt. Nemen we aan, dat een tweede prikkel veel sterker moet zijn dan de eerste, of pas na een bepaalde tijd mag inwerken, om effect te hebben, dan behoeft het negatieve resultaat van *Hauptfleisch* ons niet te verwonderen. Ook meent *Hauptfleisch*, dat de suikeroplossing invloed zou hebben, omdat

men in water, zelfs na lange tijd, geen stroming ziet optreden. Mijn konklusie is juist de omgekeerde, n.l. dat de suikeroplossing minder schadelijk blijkt te zijn dan water.

Pfeffer (1904) en *Bierberg* (1909) menen eveneens, dat er in vele gevallen normaal geen plasmastroming zou bestaan, maar dat deze sekundaïr onder invloed van de een of andere prikkel (b.v. wondprikkel) zou optreden. *Lundegårdh* (Zelle und Cytoplasma, blz. 365) veronderstelt, dat er misschien wel overal in cellen, die omgeven zijn door een wand, beweging in het protoplasma voorkomt, maar dat dit moeilijk te konstateren zou zijn, daar het alleen zichtbaar wordt, wanneer korreltjes meestromen. *Gaidukov* (1906²) heeft met behulp van het ultramikroskoop bijna overal beweging kunnen konstateren, ook waar het met een gewoon mikroskoop niet te zien is. Ik stel me voor, dat men eerder ultramikroskopiese dan mikroskopiese deeltjes kan zien bewegen, omdat er krachtiger stroming nodig is om de grotere deeltjes in beweging te brengen. Ook de digressiebeweging van *Wigand* (1885), die *Hauptfleisch* gelijk stelt met de „Glitschbewegung” van *Nägeli*, is naar mijn mening een demonstratie hoe moeilijk grotere korrels in beweging komen.

Hetzelfde zegt *Pfeffer* (1904, blz. 726): als de motoriese energie niet voldoende is, komt het niet verder dan tot plaatselijke beweging, z.g. Glitschbewegung.

Wanneer ik meen, dat de sterke protoplasmastroming een der eerste reacties op de verwonding is, wens ik daarmee niet uit te spreken, dat in cellen van onverwonde bladeren nooit stroming plaats vindt.

Niet alleen de eerste dagen na het insnijden heb ik duidelijke plasmastroming kunnen waarnemen, maar zelfs na 7—9 dagen nog. Echter blijkt uit het onderstaande lijstje, dat de meeste waarnemingen binnen de 5 eerste dagen vallen (29 van de 40!)

in 10 gevallen werd na 2 dagen stroming waargenomen

”	6	”	”	”	3	”	”	”
”	8	”	”	”	4	”	”	”
”	5	”	”	”	5	”	”	”

in 2 gevallen werd na 6 dagen stroming waargenomen

"	2	"	"	7	"	"	"
"	3	"	"	9	"	"	"

Speciaal in de doorsneden 5—8 en 9—12 werd stroming waargenomen, heel vaak in epidermis-, maar ook dikwels in parenchymcellen. Schrijft men deze stroming toe aan de invloed van de snede, dan ziet men die invloed over vrij grote afstand voortgeplant. Een dergelijke voortplanting vond ook *Kretschmar* (1904) voor het blad van *Vallisneria*, het sterkst langs de vaatbundels, vooral in basale richting, terwijl naarmate de prikkel sterker was geweest, de invloed langer te bemerken viel. Dicht bij de wond hield de stroming aan, en op enige afstand daarvan was ze na enige tijd niet meer te vinden.

Frank (1872) zag ook als gevolg van verwonding plasma-stroming optreden, waardoor chlorophylkorrels werden meegesleept; ook hij nam uitbreiding van de prikkel waar, vooral langs de middennerf.

VI. Kernverplaatsing.

Met protoplasmastroming ging in de bladcellen van *Begonia Rex* dikwels een *kernverplaatsing* gepaard, zoals b.v. uit figuur 8 kan blijken.

Tangl (1885) is eigenlijk de eerste geweest, die kernverplaatsing na verwonding heeft waargenomen. Hij neemt echter aan, dat deze verplaatsing niet in verband zou staan met de zeer geringe plasmastroming, omdat hij het verschijnsel niet zag, wanneer de stroming bij niet-verwonde cellen door verhoging van de temperatuur versneld werd. *Nestler* (1898) zette de onderzoekingen van *Tangl* voort, door bij allerlei planten de invloed van verwonding na te gaan, waarbij hij een maximale verplaatsing van de kern waarnam na 48 uur, terwijl daarna de kern dikwels terugging naar z'n oorspronkelijke plaats. Dit geschiedde echter nooit in de eerste celrijen naast de wond, waar hij kerndeling konstateerde, gevolgd door celdeling. *Nestler* schrijft het alles toe aan *wondprikkel*. *Ritter* (1911) ging de invloed

van allerlei verwondingen na op het zilvervliesje van *Allium*, waarbij hij behalve protoplasmabeweging ook verplaatsing van de kern waarnam, die hij als passief beschouwt: de kern zou door het stromende plasma worden meegevoerd en tenslotte weer in het punt van uitgang terugkomen, zich dus eigenlijk in een gesloten baan bewegen. Hoewel hij ook *chemotaxie* van de kern kon aantonen, wil hij toch hierin niet de verklaring

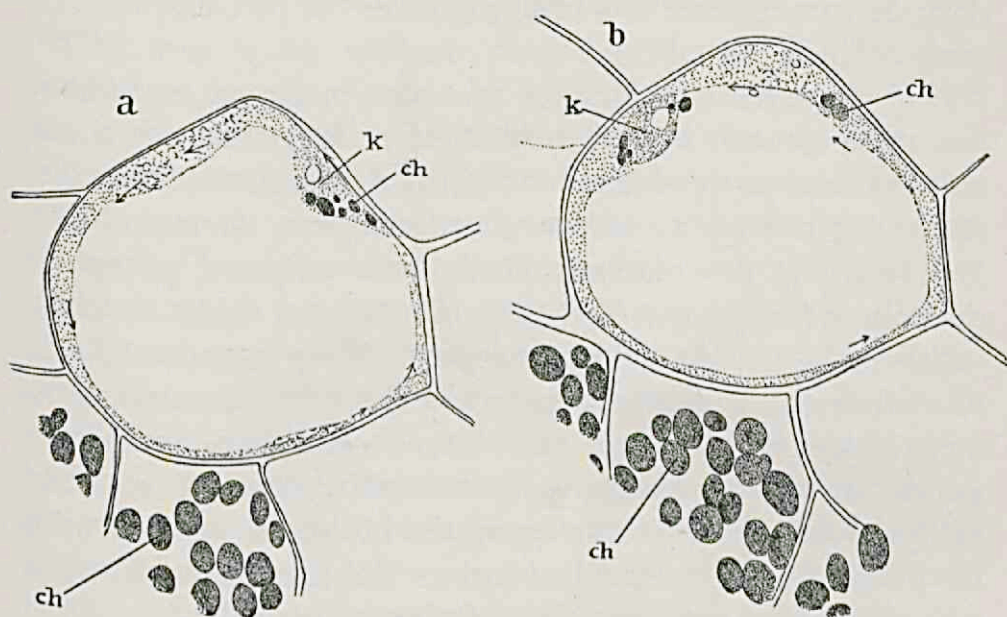


Fig. 8. *a* Epidermiscel met kern en wandstandig stromend plasma, *b* 2 uur later; gesneden na 5 dagen, doorsnede 5—8, vergroting 510 $\times$. *k*, kern; *ch*, chloroplast.

van de *traumatotaktiese* beweging van de kern zoeken. Ook *Bobilioff-Preisser* (1917), die met geïsoleerde cellen uit bladparenchym werkte, zag naast protoplasmabeweging tengevolge van de verwonding kernverplaatsing, die hij met *Ritter* traumato-takties noemt. De kern keerde langs een cirkel- of ellipsvormige baan in z'n oorspronkelijke stand terug. *Bobilioff-Preisser* meent echter, dat we te maken zouden hebben met een actieve beweging van de kern, omdat het verschijnsel gepaard gaat met vormveranderingen. Daarnaast ziet hij soms langzamere kernverplaatsing zonder vormverandering, die hij met plasmastroming in verband brengt.

Hoewel *Tangl* en ook de volgende onderzoekers samenhang menen te zien tussen de plaats, waar verwond is, en de ligging van de kern enige tijd na de verwonding, kan men uit hun mededelingen en vooral uit die van *Ritter* (waar deze trouwens zelf ook op wijst) opmerken, dat de kernverplaatsing niet ophoudt, wanneer deze maximale stand bereikt is, zoodat men dus eigenlijk niet kan spreken van een beweging, die *gericht* is door de wondprikkel. Daarom wil *Ritter* het ook eigenlijk niet *taxie* noemen.

Heel sterke kernverplaatsing, n.l. door een dwarse wand naar een naburige cel, konstateerde *Miehe* (1901), wanneer hij de epidermis van een blad (b.v. van *Hyacinthus*) aftrok. *Schweidler* (1910) zag niet alleen overgang van een kern, wanneer hij bij *Moricandia* de epidermis aftrok, maar ook trad celsap uit de daaronder gelegen myrosinecellen in de epidermiscellen.

Stomps (1919), die de proeven van *Miehe* nagedaan heeft, vond inderdaad naast een epidermiscel zonder kern, een andere met 2 kernen, en soms ook een kern, die middenin was blijven steken, maar hij konstateerde tevens, dat het slechts de bovenste helft van de epidermiscellen was, die hij aftrok, waardoor hij de geheimzinnige snelheid, waarmee het proces plaats grijpt, meent te hebben verklaard. Dat *Miehe* met hetzelfde verschijnsel te maken had, leidt hij af uit het feit, dat alle opperhuidcellen dood bleken te zijn.

Haberlandt (1887) meent te kunnen aantonen, dat de ligging van de kern in verband staat met de groei: de kern zou altijd daàr te vinden zijn, waar de sterkste groei bestaat. *Bobillioff-Preisser* ziet echter bij zijn geïsoleerde cellen geen verband tussen de ligging van de kern en de vorming van een uitsteeksel.

Miehe (1905) neemt wel aan, dat de uitgroeiingen van levende epidermiscellen van *Tradescantia* in de naburige dode zou worden ingeleid door verplaatsingen van de kern, maar hij heeft het niet kunnen waarnemen.

Bij de cellen uit het blad van *Begonia Rex* heb ik wel verplaatsing van de kern kunnen zien, die dikwels in dezelfde

richting geschiedde als de beweging van het protoplasma, zoals ook uit figuur 8 kan blijken, maar enig verband met de voortplantingsrichting van de wondprikkel heb ik nooit gekonstateerd. Tenslotte ligt de kern altijd in het midden van de cel, opgehangen door middel van protoplasmabanden en strengen, zoals men ook uit figuur 5 heeft kunnen zien.

VII. Het optreden van protoplasmastrengen.

Heel lang is het mij een raadsel gebleven, hoe de eerste protoplasmastrengen ontstaan. Moeilijk was het vooral, zich een goede voorstelling te maken van de veranderingen, die daaraan voorafgaan. Men stelt zich algemeen voor, dat er tengevolge van de osmotiese druk van het celvocht, die oorzaak is, dat het protoplasma in een dunne laag tegen de uitgerekte celwand wordt gedrukt, een vrij grote spanning zou heersen in de grenslaag protoplasma-celvocht, die zich tegen elk indringen van protoplasma naar binnen zou verzetten. Zo schrijft *Lundegårdh* (*Zelle und Cytoplasma*, blz. 240), dat het plasma blijkbaar tegen de osmotiese druk van enige atmosferen in, draden kan uitzenden. Men vergeet echter altijd weer, hoewel *Ursprung & Blum* (1920) er toch zo nadrukkelijk op gewezen hebben, dat de osmotiese druk van het celvocht alleen dan enige atmosferen zou bedragen, wanneer de cel in water werd gelegd. In weefsels heeft men echter slechts geringe verschillen in osmotiese waarde buiten en binnen, en dus bedraagt de turgordruk slechts een klein gedeelte van de osmotiese druk, die het celvocht zou kunnen veroorzaken. Onder *turgordruk* verstaan we met *Höfler* (1920) de totale mechaniese druk van de celinhoud op de celwand. De turgordruk is gelijk aan de wanddruk, d.i. de mechaniese druk van de elasties gespannen celwand.

Bovendien moeten we het volgende bedenken: tengevolge van het verschil in osmotiese waarde buiten en binnen zou in de tijdseenheid meer water naar binnen dan naar buiten moeten gaan en dus de hoeveelheid celvocht moeten toenemen. Zowel de protoplast als de celwand zijn doorlaatbaar voor water,

maar de celwand is niet onbegrensd rekbaar en stelt dus een grens aan de toename van de hoeveelheid celvocht, zodat in de evenwichtstoestand evenveel water naar binnen als naar buiten gaat. Als gevolg van de beperkte rekbaarheid van de celwand ligt de protoplast dus opgesloten tussen celvocht en celwand; *indien er draden en strengen naar binnen worden gezonden, moet daarbij dus celvocht worden verplaatst* en hebben we niet te maken met het overwinnen van grote osmotiese krachten in dit grensvlak.

Men kan zich nu voorstellen, dat de hoeveelheid protoplasma dezelfde blijft en dat dus de instulping ten koste van het wandstandig plasma gaat. Het schijnt echter wel, dat tegelijk met of misschien al vóór het optreden van plasmastrengen de aanwezige hoeveelheid protoplasma wordt vermeerderd, waarbij we kunnen denken aan nieuwvorming van plasmatische substantie of aan volumevermeerdering tengevolge van wateropname. *Åkerman* (1917) veronderstelt, dat bij de aggregatie in tentakels van *Drosera* het protoplasma water aan het celvocht zou onttrekken en daardoor in volume toenemen. Hij beschouwt dit zelfs als een specifiek verschijnsel van de aggregatie, omdat plasmastroming en deling van de vacuole ook bij andere prikkels optreden. Ook in zijn onderzoek van 1916 neemt hij volumevermeerdering van het protoplasma tengevolge van wateropname uit het celvocht aan, hoewel hij tevens verklaart, dat het moeilijk te bewijzen is. *Simon* (1907, blz. 388) wijst er op, dat met de vermeerdering van het protoplasma nog geen nieuwe potenties in de cel behoeven te worden gebracht.

In mijn preparaten was de toename van de hoeveelheid protoplasma vaak te konstateren; ze blijkt trouwens ook uit de verschillende figuren (8, 10, 11, 12, 13, 18), waar veel meer protoplasma aanwezig is, dan men gewoonlijk in volwassen cellen vindt. Nauwkeurige metingen heb ik echter niet uitgevoerd en ik weet evenmin hoe de volumevermeerdering plaats heeft.

Nemen we echter aan, dat met de strengvorming de hoeveel-

heid protoplasma toeneemt, dan moet, indien de hoeveelheid celvocht dezelfde blijft, de cel in grootte toenemen; indien echter de celgrootte dezelfde blijft, moet de volumevermeerdering van het plasma gekompenseerd worden door volumevermindering van het celvocht.

Eindelijk hebben we tussen het protoplasma en het celvocht ook nog te maken met een *grensvlak*, en dientengevolge met *oppervlaktespanning*. Tussen twee niet mengbare stoffen, zoals protoplasma en celvocht zijn, moet noodzakelijk een grensvlak gevormd worden, waarin stoffen, die de oppervlaktespanning verlagen, opgehoopt zijn (theorema van *Gibbs*). Ook heeft de samenstelling van het celvocht noodzakelijk invloed op het grensvlak en de oppervlaktespanning (*Seifritz*, 1921). Men vindt een dergelijke voorstelling reeds bij *Pfeffer* (1890) die n.l. zegt, dat op de grens tussen homogeen-vloeibaar en taai-vloeibaar een spanningsmembraan moet ontstaan, en dat de oppervlaktespanning afhangt van de natuur van de aangrenzende media. Over de aard van het grensvlak heeft *Gaidukov* (1906, 1910) de volgende theorie ontwikkeld: het protoplasma, dat als een complex van hydrosolen zou zijn te beschouwen, moet tegenover de vacuole afgescheiden en beschermd zijn door een hydrogel-laag (plasma-huidje), die hij zich denkt ontstaan te zijn door het koaguleren van micellen onder invloed van elektrolyten uit het celvocht. Een andere opvatting vinden we bij *Hansteen-Cranner* (1922), die tot de konklusie komt, dat allerlei levende plantencellen hydrophiele fosfatiden bevatten, deels oplosbaar, deels onoplosbaar in water, waarvan hij aanneemt, dat ze in de grenslaag gekoncentreerd zouden worden, omdat ze in waterige suspensie sterk oppervlakte-actief zijn. Bovendien meent hij, dat deze fosfatiden-laag door aanraking met de in het celvocht opgeloste stoffen andere eigenschappen zou bezitten, dan aan de celwand-zijde.

Om het eerste optreden van een plasmastreng te verklaren, kan men aannemen, dat de oppervlaktespanning plaatselijk verminderd zou worden, in verband met lokale zwelling van het protoplasma of met plaatselijke verandering van de waterstof-

ionen-koncentratie. Maar een dergelijke verandering behoeft op zichzelf nog geen aanleiding te zijn tot het naar binnen dringen van protoplasmastrangen. Misschien zou men in de samenwerking van de vrij sterke plasmastroming met de genoemde veranderingen de oorzaak moeten zoeken. Het schijnt mij toe, dat we de vorming van protoplasma banden en strengen kunnen vergelijken met het uitstulpen van pseudopodiën bij Amoeben en Myxamoeben, waar men ook aan plaatselijke veranderingen van oppervlakte-spanning gedacht heeft (vergl. b.v. *Fürth*, 1922), maar tot nu toe geen bevredigende verklaring heeft gevonden.

Hofmeister, (1867) beschrijft het eerste optreden van nieuwe protoplasmastrangen bij *Tradescantia* als knotsvormige, hyaliene uitstulpingen, die soms weer ingetrokken worden, soms ook ineens uitschieten tot ze het wandstandig plasma aan de andere kant bereiken of een bestaande arm vinden, waar ze mee versmelten. *Hanstein* (1880), wiens grote verdienste ligt in het waarnemen van levende cellen, stelt zich voor, dat het plasma de ruimte niet vrij doorloopt en dat er geen vrije uiteinden zijn, maar dat de banden plooivormig uittreden, zoals ook *Defnecke* (1881) aanneemt. Ook *Åkerman* (1916) spreekt van plooivorming. Hij meent, dat er aanvankelijk plasmastroming langs verschillende banen in het wandstandig plasma gevonden wordt en dat daarna in een bepaalde baan de hoeveelheid protoplasma toeneemt, zodat deze in het celvocht instulpt; deze instulping wordt vervolgens tot een vouw of plooï, die een gedeelte van het celvocht insluit en eindelijk overgaat in een streng, doordat de zijkanten loslaten. De vorming van protoplasma banden en strengen dwars door de cel, die hij ook na verwonding konstateert, zou volgens *Åkerman* wijzen op levendige stofwisseling.

Mijn waarnemingen gaven mij geen aanleiding om een dergelijke plooivorming aan te nemen. In figuur 9 heb ik getracht weer te geven, wat ik enige malen heb kunnen zien: het protoplasma, dat tegen een zijwand ligt, vertoont een trechtervormige hyaliene uitstulping *t*, waarvan de punt in het plasma van de bovenkant uitkomt (onder het tekenen werd de mikrometerschroef bewogen!),

zodat kleine, sterk lichtbrekende, korreltjes uit de trechter komende zich langs onbepaalde banen in het wandstandig plasma bewegen. Tevens ziet men enkele andere stroombanen uit het wandstandig protoplasma van de bovenkant getekend. Een dergelijke trechtersvormige uitstulping werd vaak weer ingetrokken,

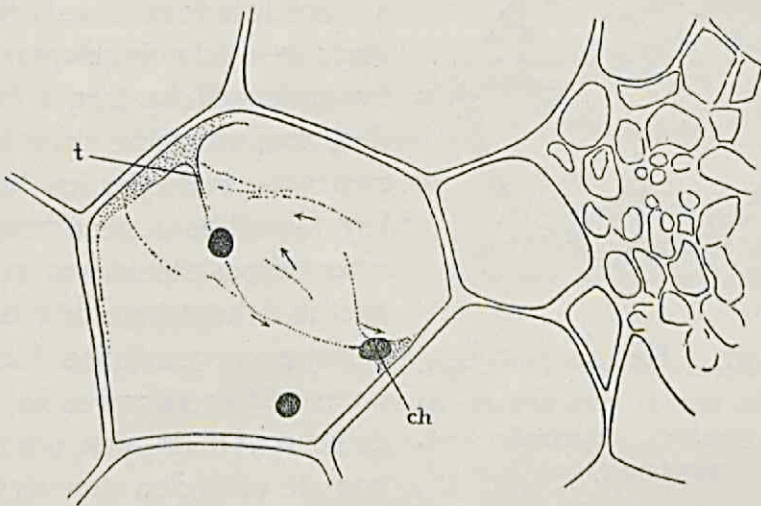


Fig. 9. Parenchymcel, aansluitend bij het phloeem, met begin van strengvorming; gesneden na 2 dagen, doorsnede 5—8, vergroting 510 $\times$. *t*, trechtersvormige uitstulping; *ch*, chloroplast.

maar soms verplaatste een der uiteinden zich en werd de trechter tot een streng uitgerekt. Verband met protoplasmastroming kon zeer duidelijk worden gezien.

Åkerman (1916) konstateerde, dat, na behandeling met narcotika of na het blootstellen aan lage temperatuur, de plasma-draden werden ingetrokken, terwijl de protoplasmabeweging ophield. Ook *Bobillioff-Preisser* (1917) beschrijft, dat in geïsoleerde bladcellen protoplasmastrengen optraden, die de celruimte, vooral tussen de kern en het wandstandig plasma doortrokken en *Nestler* (1898) zag een dergelijke straling, uitgaande van de wandstandige kern.

Ik heb nooit gezien, dat de ligging van de kern in verband stond met het optreden van de eerste streng, maar wel vond

ik dikwels in de buurt van de kern veel plasmadraden, zoals men in figuur 10 en 11 afgebeeld ziet.

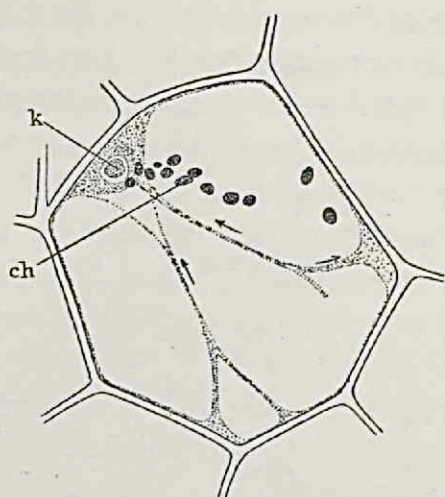


Fig. 10. Parenchymcel met plasma-armen, die van de kern uitgaan; na 6 dagen gesneden, doorsnede 5—8, vergroting 510 $\times$.

had, enz. De beschrijving, die *Hofmeister* (1867) geeft van de beweging in de meeldraad-haren van *Tradescantia* is even goed van toepassing op mijn cellen als op het materiaal van *Åkerman* (1916). Ook *Hanstein* (1880) geeft een dergelijk beeld van de veranderlikheid van zijn objekt (haren van *Cucurbitaceae*).

Eindelijk verlaat de kern het wandstandigplasma om in het midden van de celruimte te worden aange troffen, aan alle kanten op-gehangen door plasmadraden. Hetzelfde konstateerde *Haberlandt*

Deligging van de protoplasma-banden en strengen is geenszins vast, maar integendeel aan sterke wisseling onderhevig. Wanneer ik trachtte het beeld vast te leggen door een tekening, veranderde het onderwijl: brede plasmabanden, waarin sterke stroming gezien was, veranderden in smalere, terwijl haast geen beweging meer gekonstateerd kon worden; had ik scherp ingesteld om het verloop van een bepaalde band na te trekken, dan was het nodig de schroef te draaien, omdat een van de uiteinden zich verplaatst

had, enz. De beschrijving, die *Hofmeister* (1867) geeft van de

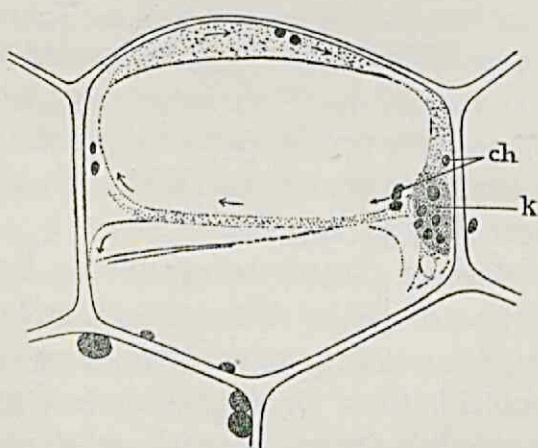


Fig. 11. Epidermiscel met plasmaband, die van de kern uitgaat; na 4 dagen gesneden, doorsnede 9—12, vergroting 510 $\times$. *k*, kern; *ch*, chloroplast.

Haberlandt

(1913) bij cellen, die naast andere, juist gedeelde lagen. *Hanstein* (1880^{II}, blz. 25) beschouwt dit als een zeker symptoom, dat de kern zich zal gaan delen. In het vlak, waar later de celwand zal optreden, ziet hij een sterke plasma-ophoping. Hij meent, dat we hierin een bewijs moeten zien, dat de kern zich daàrheen begeeft, waar z'n tegenwoordigheid vereist wordt, maar hij kan niet uitmaken, of de kern actief beweegt, dan wel gesleept wordt. Ook *Haberlandt* (1919) merkt op, dat de kern de plaats van de nieuw optredende celwand bepaalt. *Bobilioff-Preisser* (1917) heeft weliswaar bij geïsoleerde cellen geen kern-

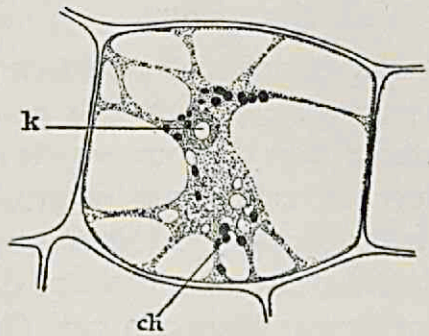


Fig. 12 Epidermiscel met de kern in het midden; gesneden na 6 dagen, doornede 9—12, vergroting 510 x.

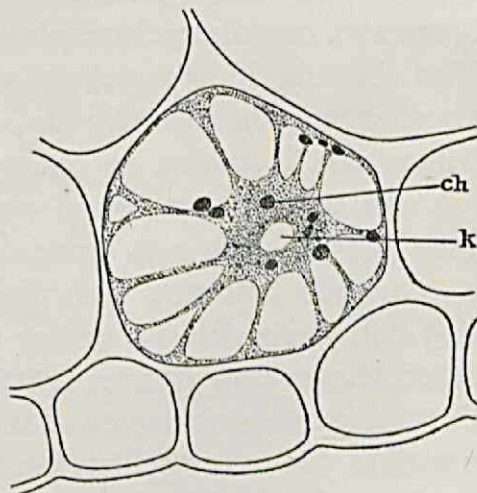


Fig. 13. Kollenchymcel van de onderkant met de kern in het midden; gesneden na 3 dagen, doorsnede 5—8, vergroting 510 x. k, kern; ch, chloroplast.

deling verkregen, maar in zijn tekeningen wordt de kern vaak in het midden van de cel aangetroffen.

Hoewel ik meermalen verplaatsing van de kern heb gezien (vergl. fig. 8), heb ik niet kunnen uitmaken, in hoeverre deze

beweging actief is. Figuur 12 en 13 geven alleen aan, hoe de kern in het midden is opgehangen.

VIII. Kerndeling.

Het is mij niet gelukt de kerndeling onder het mikroskoop te vervolgen, hoewel ik verschillende, vrij veel uiteenlopende stadia vond. Trouwens de onderzoekers, die kerndeling aan levende cellen konden waarnemen, werkten geen van allen met doorsneden. (*Strasburger* (1880), *Demoor* (1895), *Samassa* (1898) met haren van *Tradescantia*, *Treub* (1878) met cellen uit de zaadknoppen van *Orchis latifolia* en *Epipactis*).

Lundegårdh (1912) heeft bij worteltoppen van *Vicia faba* en *Allium cepa*, die hij levend onderzocht, ook wel vele stadia gezien, maar nooit het verloop van de kerndeling aan één cel. Het is natuurlijk mogelijk, dat in suikerwater het proces niet verder gaat, maar ook indien dit wel geschiedt, kan het mij nog wel ontgaan zijn, omdat de chloroplasten in epidermis- en parenchymcellen dikwels de kern vrijwel geheel bedekken. In meristematiese cellen was het moeilijk de doorsneden niet meer dan één cellaag dik te snijden en ondervond ik dus bezwaren, zoodra ik met sterke vergrotingen werkte.

Aanvankelijk leek het mij ook niet onwaarschijnlijk, dat ik, hoewel ik vaak 's avonds laat nog waarnam, niet het juiste tijdstip voor deling had gevonden. Ik geloof echter niet, dat men uit de onderzoekingen van *Karsten* (1915, 1918), *Friesner* (1920) en *Stälfelt* (1921) mag konkluderen, dat men alleen na middernacht kerndeling kan verwachten, omdat deze onderzoekers ook overdag talrijke delende kernen aantroffen, zij het, dat het maximum 's nachts viel. Een enkele maal heb ik trouwens overdag aanduidingen van chromosomen gezien, zoals men in figuur 14 en 15 getekend vindt, terwijl figuur 16 van een gefixeerd en gekleurd preparaat afkomstig is. Ook in de levende cellen van figuur 14 en 15 was iets van spoeldraden waar te nemen; omtrent het aantal chromosomen was niets vast te stellen.

Uit het voorgaande meen ik te mogen besluiten, dat we hier met normale mitose te maken hebben. Trouwens overtuigende bewijzen voor het optreden van amitose bij wondheling en regeneratieprocessen vindt men ook in de literatuur niet. *Nathansohn* (1900) en *Schürhoff* (1906) toonden wel aan, dat de bewering van *Massart* (1898) over het optreden van direkte kerndeling bij het afsluiten van wonden eigenlijk op geen enkel feit berust; zij vonden in dergelijke gevallen steeds mitose.

Elizabeth Dale (1906) meent, dat bij de vorming van wondweefsel dikwels abnormale kerndeling zou voorkomen, wat zij in verband met de snelheid, waarmee deze

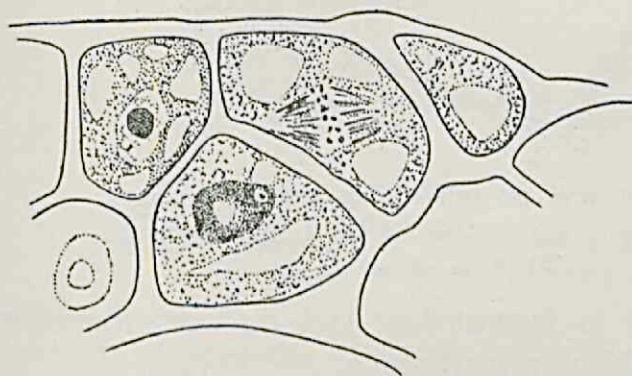


Fig. 15. Kerndeling in een epidermiscel van de bovenkant; gesneden na 7 dagen, doorsnede 13—16, vergroting 1200 x.

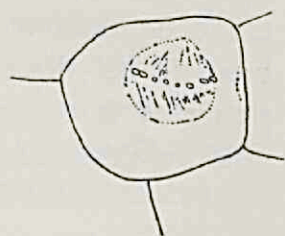


Fig. 14. Kerndeling in een wortelvegetatiepunt; gesneden na 9 dagen, doorsnede 13—16, vergroting 1200 x.



Fig. 16. Kernplaat in een gefixeerd preparaat in een cel van een wortelvegetatiepunt; na 19 dagen gefixeerd in Flemming's fixeerfloestof, gekleurd met haematoxyline, vergroting 1200 x.

processen verlopen, niet anders meent te kunnen verwachten. Zelfs indien wat zij als amitose en overgangsstadia daarvan tot mitotiese kerndeling beschrijft, als zodanig zou zijn op te vatten, bewijst ze daarmee alleen, dat in abnormale gevallen (pathogeen) amitose kan voorkomen, wat men na de onderzoekingen van *Nathansohn* (1900) en *v. Wasielewski* (1903) en anderen, wel algemeen aanneemt.

IX. Celdeling.

Nadat de kern gedeeld is, kan men al heel spoedig altans enige aanduiding van een nieuwe wand zien, vooral wanneer men de cel doodt, zodat de protoplast zich kontraheert. In figuur 17 is een parenchymcel getekend na de behandeling met chloorzinkjodium; zowel bij *a* als bij *b* is een nieuwe celwand

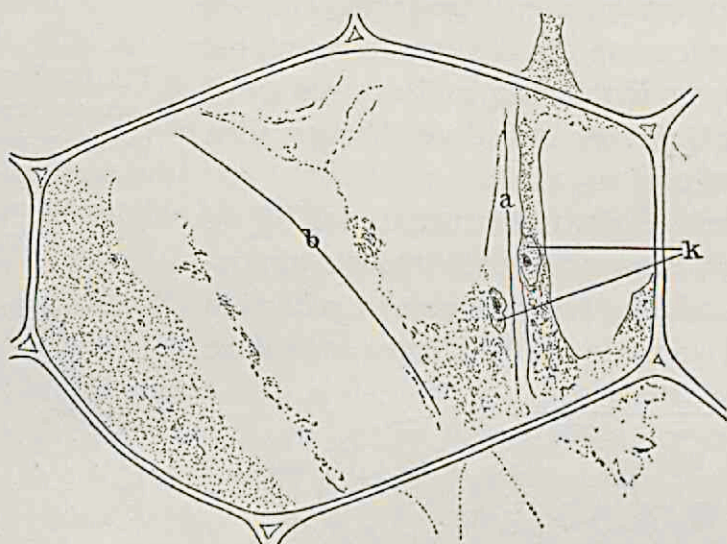


Fig. 17. Parenchymcel na behandeling met chloorzinkjodium; gesneden na 6 dagen, doorsnede 1—4, vergroting 510 x. *k*, kern.

aanwezig, die echter in tegenstelling met de oorspronkelijke celwand geen paars-kleuring vertoonde.

Aanvankelijk liggen de beide dochterkernen tegenover elkaar, vlak tegen de wand aan (zoals in figuur 17 bij *a*, maar beter in figuur 18 te zien is), maar al heel spoedig verplaatsen ze zich of worden ze verplaatst, wat dikwels de voorbereiding is voor een nieuwe deling.

Het maakt de indruk, alsof in de brede plasmaband, waarin de gedeelde kern ligt, een nieuwe celwand wordt afgescheiden. In hoeverre de verbindingsdraden van het kerntonnetje hierbij een rol spelen, zoals *Treub* (1878), *Strasburger* (1880) en *Schürhoff* (1906) beschrijven, heb ik aan levende preparaten niet kunnen waarnemen.

In het begin ziet men dus, zoals ik reeds beschreef, dwars door de celruimte plasmabanden en -strengen optreden, die voortdurend van vorm veranderen, ingetrokken worden, met elkaar versmelten of zich vertakken. Deling van de vacuole in den eigenlijken zin vindt daardoor niet plaats, want ik vond nooit plasma-lamellen, hoe ik er ook naar zocht. Is echter de nieuwe celwand gevormd, dan heeft ieder delingsprodukt behalve een

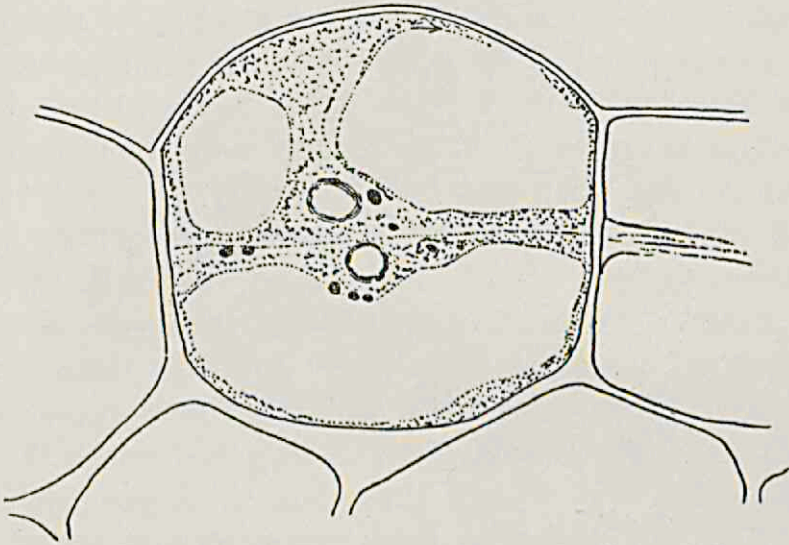


Fig. 18. Epidermiscel, die juist gedeeld is; gesneden na 9 dagen, doorsnede 9—12, vergroting 770 x.

kern en plasmatische substantie een min of meer met plasma-draden doorkruiste vacuole (vergl. figuur 5 en 18). Het lijkt mij zelfs niet onmogelijk, dat vóór die tijd al, door het optreden van een plasmatische ophoping, twee vacuolen zijn ontstaan, maar ik heb dat niet kunnen aantonen, omdat ik altijd een celwand zag, zij het slechts een heel dunne, als de protoplasten zich kontraheerden.

Omdat de delingsprodukten, voordat ze zich weer gaan delen, zich niet vergroten, moet men wel aannemen, dat kernsubstantie en protoplasma in hoeveelheid toenemen, maar het celvocht niet. In de gekamerde epidermiscellen heeft tenslotte ieder deel een kern en vrij veel protoplasma, maar heel weinig celvocht.

Kleine vacuolen zijn in vele gevallen nog te zien, zoals blijken kan uit de figuren 6, 15 en 19.

Wanneer de jonge celheuvels zich kennelijk boven de andere epidermiscellen verheffen, ziet men de vacuolen al weer groter geworden, en hetzelfde kan men in het vegetatiepunt van jonge

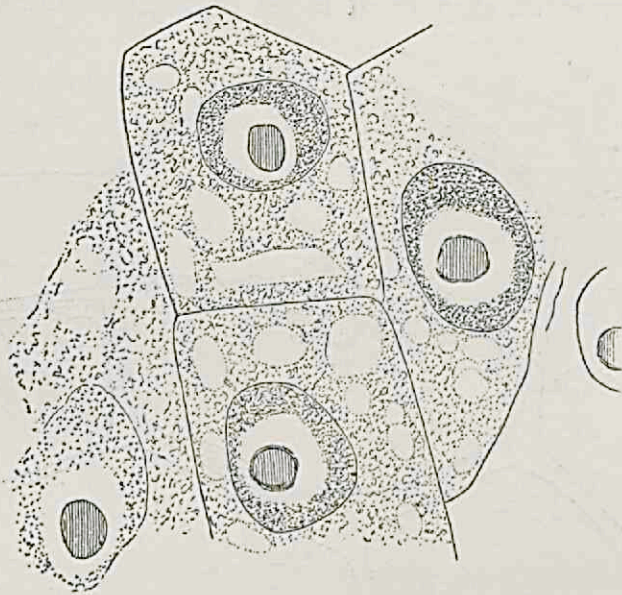


Fig. 19. Cellen uit een wortelvegetatiepunt met schuimig protoplasma en onduidelijke vacuolen; rondom de nucleolus een lichte hof; gesneden na 9 dagen, doorsnede 17—20, vergroting 2000 x.

adventiefwortels waarnemen: vlak bij de top hebben de cellen slechts heel kleine, nauwelijks zichtbare vacuolen, maar iets verderop ziet men ze duidelijker.

De overgang van volwassen cellen in meristematies weefsel voltrekt zich dus in hoofdzaak volgens het schema, dat men voor de tegenovergestelde verandering kent. Men zou zelfs uit verschillende van de bijgevoegde figuren tot de aanwezigheid van vele vacuolen in één cel kunnen besluiten (b.v. figuur 12 en 13), maar ik wijs er nog eens nadrukkelijk op, dat ik nooit plasma-lamellen heb waargenomen en daarom overtuigd ben, dat

de vloeistofholten met elkaar in verbinding staan en alleen doorkruist worden door protoplasmastrengen. Juist op die protoplasmastrengen en de beweging daarin zou ik veel meer de nadruk willen leggen dan op de vacuolen.

Went (1886, 1888, 1890) kon in allerlei meristemen de aanwezigheid van vacuolen aantonen. Daarbij merkte hij sterke vormverandering van die vacuolen op, ze werden uitgerekt, deelden zich, vloeiden soms weer samen. Tot die tijd nam men algemeen aan (*Hofmeister*, 1867), dat in meristeen cellen nog geen stroming voorkomt, maar *Went* wijst er op, dat uit de vormveranderingen, die hij aan de vacuolen opmerkte, af te leiden is, dat er wel beweging plaats vindt. Ook *Demoor* (1895) zag in jonge cellen van *Tradescantia* (waarbij hij kerndeling aan het levende objekt observeerde) beweging, zij het met enige moeite. Bovendien wijst *Went* (1886, blz. 29) reeds op de grote overeenkomst, die men kan opmerken tussen de beschrijving van *Hofmeister* (1867) van het eerste optreden van plasma-armpjes in de jonge cel en zijn eigen waarneming van vacuole-deling. Hij meent, dat er dan ook slechts een quantitatief verschil zou bestaan. Ook *de Vries* (1886) zag bij de aggregatie van *Drosera* duidelijk verband tussen protoplasmastroming en deling van de vacuole.

Indien men echter de vacuole wil opvatten als gelijkwaardig met kern en chloroplasten, in dien zin, dat ze alleen door deling vermeerderd kunnen worden, zoals *de Vries* (1885) en *Went* het zich voorstellen, raakt men naar mijn mening bij de verklaring van de hier beschreven waarnemingen in moeilijkheden. Immers dan moet men aannemen, dat bij de vorming van plasmabanden de vacuolewand wordt ingestulpt, enz. kortom een onbegrensde vormverandering kan ondergaan. Een dergelijke gedwongen verklaring moest *de Vries* voor *Drosera* aannemen, waar de vacuolewand eerst vergroot zou worden om vele kleine vacuolen te kunnen omsluiten en dan weer verkleind als de toestand van één enkele centrale vacuole is teruggekeerd. Het schijnt mij veel eenvoudiger en beter in overeenstemming met moderne kolloïd-chemiese opvattingen, aan te nemen, dat overal waar het proto-

plasma in aanraking komt met een vloeistof, in dit geval met het celvocht, waarmee het niet mengbaar is, een grenslaag ontstaat, die weliswaar andere eigenschappen heeft dan het geheel, maar toch daartoe blijft behoren. Overigens kan ik hier verwijzen naar hetgeen op blz. 29 e.v. is gezegd.

B. EXPERIMENTEEL GEDEELTE.

X. Oorzaken van het ontstaan ¹⁾ van adventieve knoppen en wortels.

Vragen we ons nu af, wat de oorzaak is, dat op geïsoleerde en ingesneden bladeren van *Begonia Rex* adventieve knoppen en wortels ontstaan, dan stellen we voorop, dat alle kultuurvoorwaarden gunstig moeten zijn. Als zodanig beschouw ik: gunstige temperatuur (26—30° C.), voldoende vochtigheid, licht en voedsel. Deze laatste twee vallen in zover samen, dat zonder licht geen assimilaten gevormd kunnen worden. Weliswaar bevatten de bladeren van *Begonia Rex* vrij veel zetmeel, maar of deze hoeveelheid voldoende is voor het ontstaan van knoppen en wortels heeft men nog nooit nagegaan. *Elsie Kupfer* (1907) vond wel, dat aan bladeren van planten, die gedurende 4 dagen in het donker hadden gestaan en slechts zeer weinig zetmeel bevatten, zonder licht helemaal geen ontwikkeling plaats had, terwijl indien zij de planten slechts 2 dagen in het donker had laten staan, wel enige ontwikkeling, zij het ook minder dan in het licht, te zien was. Werden zetmeelvrije bladeren in het licht in CO₂-vrije omgeving gebracht, dan vond geen knop- of wortelvorming plaats.

In de loop van dit onderzoek is mij herhaalde malen gebleken (zie noot op blz. 6), dat men bij een temperatuur van omstreeks 30° C. veel sneller en betere resultaten verkrijgt, dan bij lagere temperaturen. Dat vochtigheid een eerste vereiste is, werd reeds

¹⁾ Het is niet eenvoudig, het ontstaan en de verdere ontwikkeling te onderscheiden, tenzij men mikroskopisch controleert, wat in dit gedeelte van het onderzoek niet geschied is.

eerder gezegd en het zal bij de voorwaarden van de wortelvorming nog eens blijken.

Bij voorkeur worden in de praktijk oude bladeren van Begonia Rex gebruikt, en hetzelfde vindt men ook bij andere onderzoekers aangegeven: Regel (1876, blz. 465), Wakker (1885), Lindemuth (1903 en 1904). Maar soms waren alleen jonge bladeren ter beschikking en het bleek mij, dat ook deze heel goed „regenereerden”, hoewel ze wel eens minder krachtige planten gaven. Misschien kan men zelfs zeggen, dat bij jonge bladeren de knopvorming beperkt is tot het centrum en vlak boven de sneden door de nerven, terwijl men bij oudere bladeren ook langs de nerven, vooral langs de hoofdnerf uitgaande van het centrum, overal celheuvels en knoppen vindt. Bij anatomies onderzoek viel het mij op, dat de epidermiscellen van de bovenkant bij jonge bladeren kleiner en de vaatbundels er minder volgroeid zijn. Trouwens hoe forser de bladeren zijn, hoe sterker de vaatbundels aan de onderkant uitspringen. Regel (blz. 465) vond afwijkingen van het typiese gedrag bij jonge bladeren en wijst er ook op, dat de vaatbundels er minder gedifferentieerd zijn. Ook Beyerinck (1882, blz. 106) neemt aan, dat er verband zou bestaan tussen de differentiatie van vaatbundels en het optreden van adventieve knoppen en het schijnt mij niet onmogelijk, dat we daarin de verklaring moeten zoeken van de sterke knopvorming uitgaande van het centrum langs de hoofdnerven, zoals we die speciaal bij volwassen bladeren waarnemen.

Maar niet alleen de ouderdom van het blad, ook de toestand van de moederplant op het tijdstip van stekken, meent men, heeft invloed op de jonge planten, die gevormd worden. Zo nam Sachs (1892, blz. 2) waar, dat uit bladeren, afkomstig van bloeirijpe planten, die eind Juli gestekt werden, veel eerder bloemen ontstonden, dan het geval was bij bladeren, die eind Mei neergelegd waren. Dit is voor hem aanleiding geweest, aan te nemen, dat er bloemvormende stoffen zouden bestaan, die wel in de eerstgenoemde, maar nog niet in de andere bladeren

aanwezig waren. *Goebel* (1902) wil met deze verklaring van *Sachs* niet meegaan, en diens waarneming eerder daaraan toeschrijven, dat bloeirijpe planten armer aan bouwstoffen zouden zijn: „Man könnte auch sagen, dass die Blätter blühreifer Pflanzen überhaupt ärmer an Material sein werden, dass die von ihnen gebildeten Adventivsprosse demzufolge von vornherein geschwächt seien und dass erfahrungsgemäss Blütenbildung durch Schwächung vegetativen Wachstums begünstigt wird.”

Hoewel ik heb opgelet, wanneer mijn jonge planten bloeiden, heb ik tot nu toe de waarneming van *Sachs* niet kunnen bevestigen. Het was mij niet mogelijk alle jonge planten aan te houden, omdat het aantal veel te groot was. Vele planten werden in de warme kas verder gekweekt onder niet al te gunstige omstandigheden. In mijn kweekbakje bloeiden begin Juli 1923 planten afkomstig van Maart 1923 en eind December 1922; eind Augustus 1923 vond ik bloemen aan planten van December 1922, Januarië en April 1923, terwijl ik in December 1923 bloemen opmerkte aan planten van Januarië en Maart van hetzelfde jaar. Feitelijk bloeiden ze dus het gehele jaar door; bloemen uit de oksel van het eerste blad, zoals *Sachs* opmerkte, heb ik nooit gevonden.

Goebel (Organographie, blz. 39) vond, dat bij *Achimenes* eerder bloemvorming optrad, wanneer hij voor het stekken bladeren gebruikte, die afkomstig waren uit bloeiende delen van de planten. Toch gelooft hij niet aan de bloemvormende stoffen van *Sachs*, zoals ik reeds zeide. *Winkler* (1903) vindt geen verband tussen het optreden van bloemen en de plaats, vanwaar de gestekte bladeren afkomstig waren, maar in 't algemeen bloeiden de stekken van *Torenia* heel vroeg. Bij *Achimenes* ontstonden, indien *Goebel* tegen het eind van de vegetatieperiode stekte, in de plaats van spruiten, knolletjes onderaan de bladsteel (1908, blz. 191). *Goebel* meent daarom, dat in verschillende tijden van het jaar de „stoffliche Beschaffenheit” verschillend zou zijn en dat dit invloed zou hebben op hetgeen bij het stekken ontstaat. *Wakker* (1885) vond bij *Begonia discolor* tegen

het eind van de vegetatieperiode eveneens knolvorming in de plaats van spruiten en ziet daarin het bewijs, dat men ook door vegetatieve voortplanting de rustperiode, waarin *Begonia discolor* alleen een bladloze knol heeft, niet ontgaan kan. Tot mijn grote verbazing vond ik in het najaar van 1923 zowel bij geïsoleerde bladeren als bij andere, die aan de plant ingesneden waren, knolvormige lichamen, waaruit kleine knoppen en wortels te voorschijn kwamen. Ook in het centrum van de eerstgenoemde bladeren waren de assen van de jonge planten knolvormig verdikt. *Doposcheg-Uflar* (1911) kon bij *Begonia discolor* gedurende de zomer knolvorming verkrijgen door in te spuiten met een stof, die hij in het voorafgaande najaar aan knolvormende planten onttrokken had. Indien deze proeven bevestigd konden worden, zou men hierin een steun kunnen vinden voor de theorie van *Sachs* omtrent orgaanvormende stoffen, die extraheerbare enzymen zouden blijken te zijn. *Winkler* (1905) neemt het bestaan van zulke orgaanvormende stoffen niet aan, maar besluit uit zijn proeven met *Passiflora*, dat de plaats, die een blad aan de plant inneemt, niet alleen op de vorm, maar ook op de hoedanigheid van hetgeen er uit ontstaat, invloed heeft.

Keren wij echter terug tot de geïsoleerde en ingesneden bladeren van *Begonia Rex* en gaan na, wat de isolatie en de verwonding op zich zelf betekenen.

XI. Invloed van isolatie.

Enige malen heb ik bladeren van *Begonia Rex* afgesneden en neergelegd zonder de gebruikelijke insnijdingen en altijd ontstonden dan knoppen in het eerder genoemde centrum van het blad en zowel wortels als enkele knoppen aan het eind van de bladsteel. Ik liet een dergelijk blad maanden en maanden liggen, maar zelfs na 5 maanden waren nooit ergens anders op de bladschijf dan in het centrum knoppen te vinden. Nu zou men kunnen menen, dat de wond, die men maakt door de bladsteel kort af te snijden, oorzaak zou kunnen zijn, dat op de plaats, waarvan *Goebel* (1903) aanneemt, dat er een bijzondere dispo-

sitie voor knopvorming heerst, n.l. in het centrum, knoppen ontstaan. Maar ook wanneer ik een lange bladsteel (10 c.M. of langer) aan het blad liet en zodoende de wond op een grote afstand van het centrum kwam te liggen, vond ik steeds op die plek knoppen. Een enkele maal heb ik knoppen in het centrum aangetroffen op een blad, dat aan een jonge plant bevestigd was, n.l. op 16 Jan. 1924 in een der kassen van Cantonspark (Baarn). Ik bracht de plant naar de Utrechtse kassen over, waar ook op een tweede blad dergelijke knoppen ontstonden, maar ongeveer geen verdere ontwikkeling viel waar te nemen. Op 30 Sept. 1922 ontdekte ik een plant van *Begonia Rex*, die in een der kassen op een vrij donkere plek in een pot was gekweekt en waar op verschillende van de bladeren grote knoppen waren opgetreden, tweemaal in het centrum en eenmaal uit een willekeurige plaats van een der nerven. Op een van de eerstgenoemde bladeren waren nog slechts geringe aanduidingen van knoppen te zien; het blad werd afgebroken en nu ontwikkelden deze knoppen zich heel snel, veel vlugger dan op een willekeurig kontrôle-blad, dat gelijktijdig was neergelegd. Van de twee andere bladeren bleek de bladsteel aan de voet enigszins ingerot, wat mij aanleiding was bij andere planten een bladsteel grotendeels door te snijden. In aanmerking genomen, dat de vaatbundels in de bladsteel in een kring liggen, behoeft het ons niet te verwonderen, dat deze proeven zonder resultaat bleven; men kan dus de oorzaak van het spontaan optreden van de genoemde knoppen ook niet in de rotting van de bladsteel zoeken.

Goebel (1903, blz. 192 en 1908, blz. 152) kon knoppen in het centrum doen optreden, door herhaaldelijk alle vegetatiepunten van de plant weg te nemen. Dergelijke proeven heb ik meermalen ingezet, maar tot nu toe steeds zonder sukses. Daarom viel het mij op, dat de planten, die spontaan adventieve spruiten hadden geleverd, er normaal uitzagen, terwijl bij beide een groeiend vegetatiepunt aanwezig was.

De adventieve spruiten van Sept. 1922 groeiden uit tot flinke plantjes, totdat, ruim een maand later, een der bladstelen totaal

doorgerot was en het blad met de adventieve spruit te gronde ging. Van het andere blad was eind Jan. 1923 de bladschijf weggerot, en nu had ik dus een spruit aan het uiteinde van de bladsteel. Jammer genoeg bleek na de zomervacantie in Aug. 1923 ook deze steel doorgerot en was ik niet in de gelegenheid geweest na te gaan of hier misschien dezelfde anatomiese veranderingen hadden plaats gevonden als *Kny* (1904) beschrijft voor een blad van *Begonia Rex*, dat door *Lindemuth* met een lange bladsteel was gestekt.

Een oorzaak voor het spontaan optreden van adventieve knoppen bij *Begonia Rex* heb ik evenmin kunnen vinden als *Küster* (1903, noot op blz. 317). *Goebel* (1903, blz. 137) vermeldt, dat soms aan oude bladeren van onverwonde planten knopvormig optreedt en *Winkler* (1908, blz. 14) nam een geval waar, dat niet alleen in het centrum enkele knoppen uitgelopen waren, maar dat zelfs deze planten weer knoppen hadden gevormd. Bij de nakomelingen van mijn plant heb ik geen herhaling van de waargenomen verschijnsels gezien.

Men heeft zich afgevraagd, wat het isoleren voor het blad zelf betekent, en dan in de eerste plaats gedacht aan het verbreken van de samenhang met de rest van de plant. Zoals ik reeds zeide, verkreeg *Goebel* bij *Begonia Rex* en ook bij *Utricularia* (1904) hetzelfde effect door het verwijderen van de vegetatiepunten als door de isolatie van een blad. Omdat *Goebel* aanneemt, dat de epidermiscellen van het centrum gepredisponneerd zijn voor de vorming van adventieve knoppen, ziet hij geen principieel verschil tussen *Begonia Rex* en *Bryophyllum*. Het schijnt mij echter niet juist het ontstaan van adventieve knoppen bij *Begonia Rex* te vergelijken met de ontwikkeling van in de bladrand aanwezige knoppen, zoals we die bij *Bryophyllum* aantreffen, maar ik wil toch even kort de konklusies, die het onderzoek van *Bryophyllum* heeft opgeleverd, bespreken.

Wakker (1885) toonde aan, dat de adventieve knoppen op de bladeren van *Bryophyllum calycinum* alleen uitliepen,

wanneer hij het blad afbrak en niet wanneer hij de vegetatiepunten wegnam. Wel kon hij de knoppen tot ontwikkeling brengen door het organies verband met het wortelstelsel te verbreken. *Goebel* (1908) bereikte echter hetzelfde effect wanneer hij alle vegetatiepunten wegnam of ingipste. Ook *Loeb* (1915) beschouwt de ontwikkeling van de bladknoppen van *Bryophyllum* als het gevolg van de isolatie en als *Lucy Braun* (1918) ook aan de plant bladeren met uitgelopen knoppen opmerkt, verklaart hij deze plant voor ziek (*Loeb*, 1918 II). *Mc. Callum* (1905) verhinderde de groei van de top door deze in een waterstof-atmosfeer te plaatsen; de andere knoppen liepen dan uit. *Child & Bellamy* (1920) nemen aan, dat het groeipunt de ontwikkeling van andere delen belemmert en willen nu deze belemmering blokkéren, door plaatselijk een lage temperatuur aan te brengen. Daarnaast tonen ze aan, dat men door allerlei uitwendige omstandigheden de belemmerde delen tot groter werkzaamheid kan prikkelen. *Reed* (1923) wijst vooral op de gunstige uitwendige omstandigheden: vochtigheid en duisternis. Zelfs wanneer een blad van *Bryophyllum* afgebroken was, liepen alleen de knoppen uit, die in aanraking kwamen met het vochtig substraat; maar ook indien enkele knoppen al uitgelopen waren, konden andere nog tot ontwikkeling worden gebracht, als deze eveneens het vochtig zand aanraakten. En zelfs kon de eindknop van een stek het uitlopen van de knoppen aan de onderste bladeren, die op vochtig zand lagen, niet verhinderen.

Wakker (1885) en ook *de Vries* (1891, blz. 193) verklaren het uitlopen van de knoppen van *Bryophyllum* na het isoleren, door aan te nemen, dat de waterbeweging in het blad door de isolatie gestoord wordt. Ook als *Wakker* het aan de plant bevestigde blad geheel in water dompelde, ontwikkelden de knoppen zich. Het was echter niet mogelijk de verdamping van een geïsoleerd blad en daarmee het uitlopen van de knoppen tegen te gaan. *Goebel* (1902) legt de nadruk op het verbreken van de vaatbundelverbinding als men een blad isoleert, maar hij meent in tegenstelling met *Wakker*, dat het feit, dat de waterbeweging

er door gestoord wordt, niet van het grootste belang is. Omdat knoppen op de aan de plant bevestigde bladeren zich ontwikkelen, wanneer hij de top wegneemt, veronderstelt hij, dat bij normale planten de transportwegen van het voedsel door de groeiende top in beslag genomen worden. De korrelatie tussen de normale vegetatiepunten en de knoppen op de bladeren wordt door het doorsnijden van de vaatbundels verbroken en daarna kunnen de laatstgenoemde knoppen zich ontwikkelen. Maar ook door bij stekken de wortelvorming te verhinderen, kon *Goebel* (1908) de knoppen op de bladeren doen uitlopen. Terwijl *Wakker* aanneemt, dat de functie van de wortels in verband met de waterbeweging daarvan de oorzaak is, schrijft *Goebel* het alleen toe aan de afwezigheid van wortels.

Loeb (1915, 1917) meent, dat isolatie zou betekenen, het stopzetten van de voedselstroom; wanneer de voedingsstoffen, die het blad gemaakt heeft, niet worden weggezogen door de groeiende delen, zouden ze de ontwikkeling van wortels en knoppen aan het blad zelf bevorderen. Hij geeft zelfs op grond van zijn proeven de volgende regel: wanneer a de groei van b verhindert, dan zal omgekeerd b de groei van a bevorderen. Toch kan bij een groot oud blad het uitlopen van okselknoppen dat van de randknoppen niet verhinderen. Men komt met een dergelijke regel trouwens niet veel verder, zoals *Goebel* (1916) terecht opmerkt. Ook op één blad, meent *Loeb* (1916), kan de ontwikkeling van enkele knoppen die van de rest tegenhouden. Altijd zouden de groeiende delen zoveel voedsel tot zich trekken, dat er voor de andere niet genoeg overblijft om zich te ontwikkelen. Uit de proeven van *Reed* (1923), die ik op blz. 47 aanhaalde, blijkt dit echter geenszins. Ook *Goebel* (*Organographie*, blz. 35) meent, dat vegetatiepunten als aantrekkingscentrum voor bouwstoffen werken, en dat daarom adventieve knoppen eerst uitlopen, als men de groeipunten verwijderd heeft. *Mc. Callum* (1905) gelooft niet, dat de voedselstroom oorzaak kan zijn van het uitlopen van slapende knoppen. Veeleer zal het voedsel daarheen stromen, waar het grootste verbruik is (omdat er dan „verval” bestaat)

en dat is op de plaatsen, waar de sterkste groei gevonden wordt.

Resumerende is het dus nog niet uitgemaakt wat de oorzaak is dat na het isoleren van een blad van *Bryophyllum* de aangelegde knoppen zich verder ontwikkelen.

Trachten we ons nu een voorstelling te vormen, waarom adventieve knoppen op de bladeren van *Begonia Rex* optreden, als de verbinding met de moederplant is verbroken, dan heb ik al vermeld, dat ik in tegenstelling met *Goebel* door het verwijderen van de vegetatiepunten niet hetzelfde effect heb kunnen bereiken. Wat de storing in de waterbeweging betreft, gelooft *Wakker* niet, dat dit bij *Begonia Rex* plaats vindt, omdat zich al heel spoedig pseudo-wortelharen (rhizoïden) en later adventiefwortels ontwikkelen. Maar naar mijn mening moeten we niet vergeten, dat men algemeen de geïsoleerde bladeren in een met waterdamp verzadigde ruimte neerlegt, zodat van verdamping en dus van waterbeweging zo goed als geen sprake kan zijn. Het is wel merkwaardig, dat het ontstaan van adventieve knoppen bij *Begonia phyllomanica* volgens de onderzoeken van *Erwin Smith* (1919, 1920) moet worden toegeschreven aan de gestoorde waterbeweging. Deze *Begonia* vertoont de eigenaardigheid, dat het gehele oppervlak, zowel van de bladeren als van de bladstelen en de stengels bedekt kan zijn met kleine adventieve knoppen. *Wakker* (1885) ging alleen het ontstaan van adventieve knoppen aan geïsoleerde blad- en stengeldelen na. *Goebel* (1908, blz. 154) zag een periodies optreden van deze knoppen aan de plant: in de winter werden ze rijkelijk ontwikkeld en in de zomer bijna niet, en hij bracht dit in verband met sterkere groei gedurende de zomer, waardoor de vegetatiepunten veel materiaal nodig zouden hebben, terwijl dit 's winters beschikbaar zou zijn voor het ontstaan en de ontwikkeling van adventieve knoppen. Hij plaatste twee planten naast elkaar, die zo goed als geen adventieve knoppen bezaten en verwijderde van de een alle vegetatiepunten. Hoewel ook op de andere plant knoppen optraden, was de ontwikkeling bij de eerste veel rijker en zelfs sterker dan ooit gezien

was. *Erwin Smith* (1919, 1920) kon echter ten allen tijde adventieve knoppen op jonge bladeren en internodiën doen optreden door het wortelstelsel sterk te beschadigen. De door *Goebel* opgemerkte periodiciteit meent hij te moeten toeschrijven aan het regelmatig verpotten in de herfst. Trouwens *Sandt* (1921, blz. 364), die bij *Goebel* gewerkt heeft, schrijft, dat hij in tegenstelling met *Goebel* juist in de winter geen adventieve knoppen meer kreeg, maar wel in het voorjaar (midden Mei). Het schijnt mij niet ondenkbaar, dat we dit in verband moeten brengen met een verandering in de tijd van verpotten. *Erwin Smith* konstateerde, dat hij ook door te stekken (waarbij hij deze stekken enkele dagen liet uitdrogen) of door de planten gedurende enkele dagen niet te begieten, ontwikkeling van adventieve knoppen kon verkrijgen. Hij neemt daarom aan, dat waterverlies in het algemeen de prikkel zou zijn voor het optreden van adventieve knoppen bij *Begonia phyllomaniaca*.

Doordat men de bladeren van *Begonia Rex* afsnijdt, is natuurlijk de afvoer van assimilaten onmogelijk geworden en al zal dit zeker invloed hebben, toch behoeft het niet de oorzaak te zijn van het ontstaan van nieuwvormingen, zoals *Némec* (1905) opmerkt. Ik heb getracht altans enige afvoer te verkrijgen door het blad met de steel in water te plaatsen; het water werd geregeld verversd en de sneevlakte dagelijks vernieuwd. Desondanks ontwikkelden zich na 12 dagen in het centrum vele knoppen. Hoewel het *Puriewitsch* (1898) gelukte op een dergelijke wijze endosperm of geïsoleerde kotylen leeg te maken, is dit blijkbaar met bladeren niet mogelijk. (zie o.a. *Jost en Benecke* I, blz. 283). Na 22 dagen onderwierp ik mijn bladeren aan de Jodiumproef en vond, dat bladschijf en bladsteel even donker gekleurd werden. Misschien moet men het negatieve resultaat voor een deel toeschrijven aan de vochtige atmosfeer, (ik zette het geheel onder een met nat filtreerpapier beklede glazen klok) want *Molisch* (1921) en *Schroeder & Horn* (1922) toonden aan, dat in vochtige omgeving zo goed als geen zetmeel uit geïsoleerde bladeren verdwijnt.

Aan overmatige voeding, omdat de assimilaten niet kunnen worden weggevoerd, schrijven *Mathuse* (1906) en *Simon* (1920) toe, hetgeen men dikwels waarnemen kan, n.l. dat volwassen bladeren na het stekken nog in grootte, soms ook in dikte toenemen (*Mathuse*). Zonder te meten kon ik heel gemakkelijk deze waarnemingen en die van *Lindemuth* (1903, 1904) bevestigen, omdat de bladeren van *Begonia Rex* enige tijd nadat ze plat op de aarde waren neergelegd en aan de randen met kiezelstenen bezwaard, weer bol stonden. Ook heb ik getracht enkele metingen uit te voeren, door de lengte van de hoofdnerf en een loodrecht daarop staande zijnerf te meten vóór het stekken en 1 of 2 maanden later. Deze metingen werden echter bemoeilikt door het optreden van de jonge planten en doordat het oude blad dikwels aan de randen inrotte. De grootste door mij waargenomen toename bedroeg voor de hoofdnerf 1,8 c.M. en voor de zijnerf 1,0 c.M. van een oud blad, waarbij de totale lengte van de beide nerven resp. 17,3 en 9,8 c.M. was. Ik meen echter dat men deze vergroting, waarvan *Lindemuth* aanneemt, dat ze zou berusten op celvergroting en niet op celdeling, ook voor een deel moet toeschrijven aan de buitengewone vochtigheid, waarvan o.a. *Funke* (1923) de invloed heeft aangetoond.

Hoewel men dus noch in de onderbreking van de waterbeweging, noch in het stopzetten van de voedselstroom op zich zelf de oorzaak voor het ontwikkelen van adventieve knoppen bij *Begonia Rex* kan zien, mag men zeker niet alle invloed daaraan ontszeggen.

XII. Invloed van verwonding.

We denken hierbij in de eerste plaats aan een direkte invloed van de wond: *wondprikkel*. Dat hierdoor protoplasmastramingen en kernverplaatsingen kunnen worden opgewekt, hebben we reeds besproken (blz. 20 en 24).

Het is algemeen bekend, dat weefsels op verwonding reageren, doordat de aangrenzende niet-verwonde cellen zich gaan delen

en een soort wondkurk vormen of doordat ze uitgroeien tot kallus (vergl. *Stoll*, 1874). Zelfs ontstonden bij *Gnetum Gnemon* endogene kallusknoppen tengevolge van een steek van een schildluis of van verwonding met een naald, zoals *van Beusekom* (1907) aantoonde.

Haberlandt (1921) neemt aan, dat van de afgestorven cellen delingsstoffen (*hormonen*) uitgaan, die de aangrenzende cellen tot deling prikkelen. Wanneer de plasmatiese resten van aangesneden cellen bij een koolraap door krachtig spoelen verwijderd werden, of wanneer bladeren van *Crassulaceae* in plaats van doorgesneden, doorgescheurd werden, zodat geen verwonding van cellen intrad, dan werd ook geen enkele celdeling en geen kallusvorming waargenomen.

Het valt op, dat de celwanden, die men rondom verwonde plaatsen vindt, meestal evenwijdig met de wond georiënteerd liggen (met uitzondering van de proeven van *Knx* (1896), die weefselstroken aan rekking onderwierp en dan nieuwe wanden loodrecht op de wond verkreeg). Men zou uit deze ligging tot de diffusie van een wondprikkel of wondhormoon kunnen besluiten. *Haberlandt* wijst er op, dat *Wiesner* (1892) al dergelijke wondstoffen vermoedde. Naast deze wondhormonen, die blijkbaar alleen in de naaste omgeving van de wond werken, neemt *Haberlandt* aan, dat er *delingshormonen*, uit het leptoom afkomstig, zouden bestaan, omdat hij in 1913 vond, dat in kleine weefselstukjes uit een aardappelknol alleen dan delingen optraden, wanneer leptoomelementen aanwezig waren. *Haberlandt* (1914) en *Lamprecht* (1918) breidden deze onderzoeken uit; de laatste werkte met kleine stukjes blad, o.a. van *Peperomia* en *Bryophyllum*, die hij tangentiaal spleet en waarbij hij steeds de invloed van het zeefgedeelte kon opmerken.

Nu trof het mij, dat ik steeds de eerste deling op enige afstand van de wond opmerkte in parenchymcellen naast het phloeemgedeelte, zoals men op blz. 15 beschreven vindt. Maar een dergelijke invloed van het zeefgedeelte zag ik alleen boven de wond en niet er onder! Wondprikkel op zich zelf vindt

men daar wel, want de wond wordt afgesloten en dikwels zijn de wondranden sterk gezwollen.

Het is verder ook eigenaardig, dat de prikkelwerking, uitgaande van het phloeem alleen bemerkt wordt, wanneer men een wond gemaakt heeft. *Haberlandt* (1913) denkt aan samenwerking met de wondprikkel, maar meent ook, dat misschien tengevolge van verwonding meer prikkelstof zou worden gevormd en afgescheiden. Mij lijkt het voor de hand te liggen om verband te zoeken met het verstoren van het voedseltransport door het zeefgedeelte.

Aanvankelijk (1913) acht *Haberlandt* het mogelijk, dat we met een groeienzymb in den zin van *Beyerinck* te maken zouden hebben, later spreekt hij van *hormonen* en bestrijdt ten sterkste *Magnus* (1914), die meent, dat men ook afscheiding van diastatische en oxydabele fermenten door het leptoom zou kunnen aannemen.

Men zou ook kunnen menen, dat er geen principieel verschil bestaat tussen de prikkel van de afgestorven cellen en die van het zeefgedeelte, maar dat het phloeem de wondprikkel zou geleiden. Deze geleiding zou dan alleen apikaalwaarts kunnen geschieden; een dergelijke functie van het zeefgedeelte neemt trouwens ook *Goebel* aan (1908, blz. 223) en we hebben gezien, dat *Kretschmar* (1904) voor de uitbreiding van protoplasmaströming na verwonding hetzelfde vond. De richting van de eerste celwanden (vergl. figuur 3) pleit mijns inziens voor diffusie van een prikkel vanuit het phloeemgedeelte van de vaatbundel. Voor de voortplanting van een prikkel spreekt bovendien de waarneming, dat men vlak bij de wond reeds epidermiscellen in deling vindt, die aansluiten bij gedeelde parenchymcellen, terwijl men tegelijkertijd iets verderop niet anders dan plasma-banden en strengen in parenchymcellen naast het phloeem ziet.

Deze parenchymcellen kan men echter in aansluiting bij *van Tieghem* (1882) rekenen tot het *pericykel*, zoals ik op blz. 13 reeds opmerkte. Nu heeft *Němec* (1905) bij regeneratieverschijnselen aan wortels opgemerkt, dat het pericykel, dat hij perikambium noemt, langer dan andere weefsels tot deling in staat blijft en

Simon (1904) vond in het geheel geen regeneratie, indien het perikambium verwijderd was. We zouden voor het blad van *Begonia Rex* eveneens een bijzondere functie van het perikambium kunnen aannemen en dan dus niet aan een invloed van het leptoom behoeven te denken. Het lijkt mij echter zeer kunstmatig zo'n bijzondere functie aan te nemen van parenchymcellen, die zich in geen ander opzicht van de naburige onderscheiden, dan dat ze aan een vaatbundel grenzen en daarom wil ik liever aan een prikkelwerking van het phloem denken, al acht ik die door mijn proeven niet bewezen.

Naast de direkte invloed van verwonding, hebben we met allerlei *indirekte* gevolgen te maken. We snijden de vaatbundels door en verhinderen diens gevolge dus weer zowel de afvoer van assimilaten als de toevoer van water. Men zou dus verwachten, dat men bij bladeren, die aan de plant gelaten zijn, dezelfde resultaten krijgt bij het doorsnijden der nerven. Dit is echter niet helemaal het geval. Zelfs als ik de bladeren van planten, die in de kweekbak opgegroeid waren, naar de aarde boog en met kiezelstenen vastlegde, duurde het veel langer dan normaal eer de knoppen boven de insnijdingen optraden. Wortels waren daarentegen al heel vroeg te zien, ook wanneer de planten eenvoudig onder glazen klokken werden geplaatst. *Goebel* (1908, blz. 152) bracht onder de ingesneden bladeren vochtig bordpapier en ook dan duurde het wel lang, maar ten slotte werden toch knoppen gevormd ¹⁾.

Maar bij *Begonia Rex* worden nooit knoppen in het centrum gevormd als het blad aan de plant ingesneden wordt, terwijl het bij geïsoleerde bladeren niet mogelijk is de knopvorming op die plaats te verhinderen door de nerven vlak er bij door te snijden. De op blz. 50 beschreven proef werd ook genomen met bladeren, die ingesneden waren: zowel in het centrum als boven de sneden traden knoppen op (foto No. 1); de

¹⁾ Bij *Bryophyllum* kon *Goebel* door de middennerf van het blad aan de plant door te snijden, ontwikkeling van de randknoppen verkrijgen en hetzelfde vond *Figdor* (1918) bij *Crassula multicava*.

bladsteel in het water blijkt dus zelfs niet in staat de assimilaten uit het basale gedeelte van het blad af te voeren, wat trouwens met de Jodiumproef bewezen wordt.

Daartegenover worden de assimilaten uit het basale deel wel afgevoerd bij een blad dat aan de plant is ingesneden, want in dat geval was alleen het bladgedeelte boven de insnijdingen donker gekleurd.

Verschillende auteurs hebben aangenomen, dat men door de vaatbundelverbinding te onderbreken, ophoping van voedingsstoffen boven de snede zou krijgen, tengevolge waarvan slapende knoppen zouden uitlopen of adventieve knoppen worden aangelegd. *Sachs* (1879) neemt ophoping van knop- en wortelvormende stoffen aan (zie ook blz. 60) en *Wiesner* (1892) denkt zich ophoping van plastiese stoffen aan de sneevlakte. *Czapek* (1897) toonde zetmeelophoping boven een ringwond aan, hoewel het mikroskopies niet te zien was, en meent dan ook, dat onderbreking van de transportbanen de vorming van wortels en knoppen in gang zou zetten.

Winkler (1912) veronderstelt, dat de ophoping van voedsel niet als primaire prikkel, maar toch wel bevorderend zou werken, zooals door *Němec* (1095) voor wortels aangetoond is.

Ik heb echter bij de bladeren van *Begonia Rex* nooit ophoping van zetmeel boven de doorgesneden plaatsen kunnen aantonen, noch met de Jodiumproef aan gehele bladeren, noch mikroskopies in doorsneden. Een gedeelte van een geïsoleerd blad werd na een heldere dag afgesneden, gedood in kokend water en met warme alkohol uitgetrokken, terwijl een ander gedeelte na de nacht op dezelfde manier behandeld werd. Beide helften gaven met Jodium-oplossing een gelijkmatige donkere kleur, terwijl alleen rondom de snede lichte randen te vinden waren. Bij het mikroskopies onderzoek vond ik dikwels in de eerste 5 doorsneden weinig of geen zetmeel, zowel onder als boven de insnijding, terwijl verderop veel meer zetmeel aanwezig was. Men neemt aan, dat alleen oplosbare omzettingsprodukten van zetmeel getransporteerd worden. Indien de af-

voer van deze suikers gestaakt is, schijnt het mij, dat er geen reden bestaat voor splitsing van meer zetmeel dan nodig is om de verbranding van de betreffende cellen te onderhouden. Ik zie dan ook niet in, waarom men ophoping van zetmeel boven de snede zou verwachten, tenzij men te maken heeft met de vorming van bergplaatsen voor reservevoedsel, zoals in de proeven van *Simon* (1920) met bladeren van *Sinningia*, waarbij hij knolvorming aan het onderende van de geïsoleerde bladsteel kreeg. *Simon* meent verband tussen de ophoping van koolhydraten en knolvorming aan het eind van de bladsteel te hebben aangetoond, hoewel hij tevens meedeelt, dat de eerste celdelingen optreden als direkt gevolg van de wond. Ik geloof niet, dat we zijn konklusies voor andere geïsoleerde bladeren mogen overnemen, omdat hij eigenlijk niets anders heeft bewezen, dan dat bij het ontstaan van knollen, voedingsstoffen door deze organen worden aangetrokken.

Toch is de onderbreking van het vaatbundelverband klaarblijkelijk van belang, zoals volgt uit enkele proeven, waarbij ik alleen het aan de onderkant uitstekende deel van de nerven doorsneed, terwijl epidermis, kollenchym en chlorophyllaag onbeschadigd bleven. De eerste van dergelijke proeven werden genomen met geïsoleerde bladeren in de warme kas, waar de temperatuur van de bodem 23—25° C. bedroeg. In enkele gevallen werden behalve in het centrum ook boven een snede knoppen aangetroffen, maar meestal was dan niet met zekerheid te zeggen, dat de snede niet verder doorgerot was en men dus met een normale insnijding te maken had. Later werden voor deze proeven de bladeren in de kweekbak gelegd, waar niet alleen de temperatuur gunstiger is, maar ook konstanter vochtigheid heerst; nu bleek, dat wel degelijk boven de snede knoppen gevormd werden, al geschiedde dit niet zo vlug en niet in die mate, waarmee het bij de kontrôle-bladeren waar te nemen viel. Bij de laatste serie bleek dat bovendien aan de morfologische onderkant (ook boven de snede) vele en grote knoppen opgetreden waren.

In enkele gevallen was uitwendig bovenop de nerf hypertrophie te zien. Het mikroskopies onderzoek leerde dan, dat door het kollenchym een overlangse vaatbundel-verbinding was gevormd, zoals in figuur 20 is getekend.

Het blijkt dat de verstoorde vaatbundelverbinding hersteld was door het optreden van een vaatbundel-brug. In doorsneden door het midden van de brug zag ik nieuw-gevormde vaatbundsels in het kollenchym, terwijl men in figuur 20 de plaats ziet, waar een overlangse verbinding met de in de nerf verloopende vaatbundels tot stand is gekomen. Ook bij bladeren, die aan de plant gelaten waren, werden de ner-



Fig. 20. Dwarse doorsnede door hypertrophie boven de middennerf, die alleen aan de onderkant was ingesneden; na ± 1 maand; vergroting 35 x. o.v. oorspronkelijke vaatbundel; n.v. nieuw-gevormde vaatbundel; ch, chlorophyllaag; t, tracheïdale elementen.

ven aan de onderkant ingesneden. Deze proeven werden ook weer in de warme kas genomen, waarbij de planten niet onder glazen klokken stonden. Reeds na 15—20 dagen werden aan de bovenkant de genoemde hypertrophien waargenomen en ook hier bleek, dat de vaatbundelverbinding hersteld was, doordat een brug was gevormd over de wond, door het kollenchym. Hoewel deze bladeren maandenlang, in één geval zelfs gedurende 6 maanden werden nagegaan, werd niets anders gezien, zelfs geen wortelvorming. Het schijnt dus wel, dat men dit moet toeschrijven aan de herstelde vaatbundelverbinding, maar heel zeker ben ik er niet van, omdat de kultuuromstandigheden niet gunstig genoeg waren, en ik niet in de gelegenheid ben geweest deze proeven in het kweekbakje te herhalen.

Bij de geïsoleerde bladeren blijkt echter de invloed van de snede groot genoeg, dat adventieve knoppen gevormd kunnen worden, zij het dan vertraagd. Men moet wel aannemen, dat vanuit de onderste vaatbundels prikkelgeleiding naar de epidermiscellen plaats vindt.

Herstel van de vaatbundelverbinding hebben ook andere onderzoekers waargenomen. *Simon* (1908) vond bij stengels, die grotendeels doorgesneden waren na 10—14 dagen al verbindingbanen tussen de verwonde en de intact gebleven vaatbundels, doordat uit mergcellen direkt of na voorafgaande deling (indirekt), tracheïden ontstonden met netvormige wandverdikkingen. Een dergelijke omvorming heb ik ook bij parenchymcellen van *Begonia Rex*, b.v. in de doorsnede van figuur 20 waargenomen. Omdat alleen het basale einde reageert, meent *Simon*, dat men dit niet aan wondprikkel kan toeschrijven, want dan moest het apikale einde hetzelfde vertonen. Hij kent een grote rol toe aan het watertransport: de nieuw ontstaande bundel zou zich tegen het waterverval in bewegen. *Freundlich* (1909) maakte insnijdingen in de kiemblaadjes van allerlei Dicotylen; aan het basale einde ontstonden tracheïden-nesten, van waaruit een tracheïden-brug werd gevormd, die verbinding gaf met een niet-doorgesneden zijnerf. Het apikale einde reageerde niet. Ook met bladeren van *Begonia Rex* deed hij hetzelfde; de hoofdnerf, die het sterkst reageerde, werd doorgesneden en dan ontwikkelde zich basaalwaarts een brug, zodat langs de kortste weg, zijwaarts om de snede, het apikale einde bereikt werd. De reactie duurde 5 à 6 weken. De bruggen waren opgebouwd uit tracheën en tracheïden, welke in enkele gevallen direkt, maar meestal indirekt uit parenchymcellen ontstonden.

In andere proeven heb ik alleen de bovenkant van het blad beschadigd, zodat dus de vaatbundelverbinding niet verbroken werd. Na enige tijd werden enkele celheuvels gevonden; daar ik echter niet gekontroleerd heb of daarbij ook het phloeemgedeelte van de bovenste vaatbundels verwond was, zal ik deze

proeven verder buiten beschouwing laten. Werd bij bladeren aan de plant alleen de bovenkant ingesneden, dan was zelfs na 4 maanden nog geen resultaat te zien. *Goebel* (1908, blz. 151) vond, dat bij *Achimenes* een knik in de nerf voldoende was om „regeneratie” te verkrijgen en bij *Streptocarpus* was beschadiging van de epidermis zelfs al voldoende.

Uit het voorgaande is reeds gebleken, dat het steeds mogelijk is bij *Begonia Rex* wortelvorming te doen optreden, als men de nerven doorsnijdt, mits de vochtigheid voldoende is. Zo ontstonden bij ingesneden bladeren aan de plant in de warme kas nooit wortels, tenzij ik de plant onder een vochtige klok plaatste, maar in de thermostaat of in het kweekbakje was de vochtigheid blijkbaar altijd voldoende voor het optreden van wortels. Eigenlijk werd in al deze proeven alleen het zichtbaar worden van de wortels nagegaan, terwijl in de weinige gevallen, dat mikroskopisch onderzoek plaats had, geen afwijkingen van het hier vermelde werden waargenomen. *Goebel* (1916) wijst er op, dat tengevolge van een ringwond b.v. bij een tak van *Salix*, wortels boven de wond uitlopen, terwijl er toch geen sprake is van gestoorde waterbeweging; wel zijn hierbij de transportbanen van voedingsstoffen naar de wortels onderbroken. Maar *Lundegårdh* (1913) verkreeg bij *Coleus* ook wortelvorming door een overlangse insnijding te maken, hoewel hierbij toch het voedseltransport niet gestoord kan zijn; men zou er alleen met wondprikkel te maken hebben.

Uit mijn proeven zou ik willen konkluderen, dat veel meer dan het verbreken van de vaatbundelverbinding, die hersteld kan worden, de verwonding van belang is voor de vorming van adventieve knoppen en wortels, al spreekt daar tegen de vertraagde ontwikkeling der knoppen op aan de plant ingesneden bladeren.

Tenslotte wijzen *Miehe* (1905), *Schürhoff* (1906), *Küster* (1916) en *Bobilioff-Preisser* (1917) nog op een ander gevolg van verwonding, n.l. op verandering van de druk- en trekverhoudingen, waardoor de weefselspanning kan worden opgeheven. Bij ge-

isoleerde cellen namen *Bobilioff-Preisser* en *Miehe* groei of tenminste vormveranderingen waar, maar ik geloof niet, dat men bij de bladeren van *Begonia Rex* hieraan veel invloed kan toeschrijven.

XIII. Polariteit.

Vöchting (1878) wijst er reeds op, zoals men trouwens op blz. 10 vermeld vindt, dat steeds aan het basale gedeelte van de doorgesneden nerf van een blad van *Begonia Rex* knoppen en wortels ontstaan. Hij brengt dit verschijnsel, dat immers sterk afwijkt van hetgeen men aan geïsoleerde stengels en wortels waarneemt (omdat daar aan het basale deel alleen wortels en aan het apikale deel knoppen gevormd worden), in verband met de beperkte groei van bladeren en de onbeperkte groei van stengels en wortels. Deze tegenstelling tussen top en basis schrijft *Vöchting* toe aan een inwendige kracht, die hij *polariteit* noemt. Het sterkst treedt de polariteit op aan de morfologische uiteinden van een wortel of een stengel, die men door een snede of zelfs door een ringwond bepalen kan.

Tenslotte zouden ook heel kleine gedeelten, dus ook de afzonderlijke cellen, deze polariteit bezitten (1892, 1908). *Fitting* (1903) wil polariteit zelfs als een eigenschap van alle levende stof beschouwen. *Vöchting* wijst er echter zelf al op, dat het verschijnsel van de polariteit het mooist optreedt bij jonge stengels, terwijl hij evenals *Küster* (1904) en *Winkler* (1912) invloed van uitwendige omstandigheden op de polariteit waarnam.

Sachs (1879) neemt in aansluiting bij *Dufamel* aan, dat er specifieke knop- en wortelvormende stoffen in de bladeren zouden ontstaan; de eerste zouden naar de vegetatiepunten van de stengel worden vervoerd, de laatste naar de worteltoppen. Bij isolatie van een stengel- of wortelgedeelte zou men aan de basale snee-vlakte ophoping van wortelvormende, aan de apikale snee-vlakte van knopvormende stoffen verkrijgen, waardoor het optreden van wortels resp. knoppen op die plaatsen te verklaren zou zijn. Omdat bij een blad beide stoffen in dezelfde richting

vervoerd worden, zou men als de nerven doorgesneden zijn, maar op één plaats wortels en knoppen krijgen. Eigenlijk staat *Goebel* (1908, blz. 244) nog op hetzelfde standpunt, daar hij aanneemt, dat de polariteit tot stand zou komen, doordat in een normale stengel ander materiaal naar de vegetatiepunten stroomt dan naar de wortels of de knollen. Polariteit is volgens *Goebel* (1905, blz. 407) en ook volgens *Morgan* (1907) dus de uitdrukking voor de verdeling van de bouwstoffen. Bij een blad, waarin slechts één stroomrichting bestaat, treden dus alle nieuwvormingen basaal op. De betekenis van de onderbreking der vaatbundelverbindingen is nu ook duidelijk, meent *Goebel*. *Vöschting* (1878) denkt trouwens ook wel aan voedingsinvloeden, maar beschouwt blijkbaar de polariteit als belangrijker. Volgens *Beyerinck* (1882) heeft de opstijgende stroom door het xyleem een bijzondere invloed op het ontstaan van knoppen aan het boven-einde van een geïsoleerd plantendeel, terwijl de neerdalende stroom door het phloem de vorming van wortels aan het onder-einde zou begunstigen. Ook *Lundegårdh* (1913) vraagt zich af, of de oorzaak van de eigenlijke polariteit niet ligt in de neiging om de stoffen in een bepaalde richting te vervoeren. Hij meent, dat heel jonge cellen nog niet polair gedifferentieerd zouden zijn en dat men dus bij jonge weefsels de polariteit zou kunnen omkeren. *Mc. Callum* (1905) wil van geen voedselinvloed weten. Door een insnijding zou de remmende werking van de afgesneden delen wegvallen; bij een ringwond zou blijken, dat van de wortels een remmende invloed uitgaat op de cellen onder de snede en van de spruiten dezelfde invloed op de cellen boven de snede. *Wakker* (1885, blz. 68) meent, dat bij regeneratie uit een stuk van een plant knoppen ontstaan op de plaats, waar de stengel is verloren gegaan en wortels aan het einde, waar vroeger wortels bevestigd waren. In de verwonding ziet hij de oorzaak van het ontstaan van knoppen en wortels bij de bladeren van *Begonia Rex*, maar van de plaats, waar ze ontstaan, zegt hij alleen, dat het hem nuttig lijkt.

Bij mijn onderzoek viel de polariteit vooral dan sterk op, wan-

neer ik kleine stukjes blad kweekte (vergl. foto No. 3, 4, 5, 7 en 8). Deze proeven geschieden in glazen dozen, gevuld met vochtig zaagsel, zand of schijven turf.

Aanvankelijk werden deze dozen met zaagsel gesteriliseerd en trachtte ik ook de bladeren te desinfecteren door ze af te spoelen met waterstofperoxyde. Later liet ik al deze maatregelen achterwege en lukten de proeven beter, wat trouwens ook daaraan kan worden toegeschreven, dat ik toen de dozen in de grote kweekbak plaatste, terwijl ze eerst in een met gas verwarmde thermostaat met glazen wanden stonden. Met een geflammeerd mesje sneed ik de grote nerven uit de bladeren, zodat ik stukjes kreeg van ± 1 c.M.², ieder met een nerf in het midden. De kleinste stukjes, die ik gebruikte, waren 1 c.M. breed en 4 m.M. lang of 6 m.M. breed en even lang. Naarmate de stukjes groter waren, ontwikkelden de knoppen en wortels zich vlugger, zoals vanzelf spreekt. Na ongeveer 15 dagen werden de eerste worteltjes en knoppen waargenomen, steeds aan het basale einde, zoals men ook op de foto's duidelijk zien kan. Het lijkt mij moeilijk aan te nemen, dat men in dergelijke kleine stukjes (soms niet meer dan 4 m.M. lang) met een voedselstroom te maken zou hebben. Misschien moeten we met *Beyerinck* (1882, blz. 106) aannemen, dat er een verschil in differentiatie van het vaatbundelweefsel zou bestaan: dichterbij het centrum zouden de vaatbundels krachtiger zijn, hetgeen voor de knopvorming van betekenis zou zijn. Maar ik kan me niet voorstellen, dat in kleine stukjes blad van 4 m.M. lengte nog verschil in anatomiese bouw tussen het apikale en het basale deel zou bestaan. *Klebs* (1903, blz. 111) wijst er op, dat de wortelbeginsels aan de basis van een tak van *Salix* een zekere voorsprong vertonen en meent dat tengevolge van de anatomiese differentiatie bepaalde processen, waarvan het uitlopen der wortels afhankelijk is, aan het basale en het apikale einde verschillend zouden verlopen.

Overigens trad in enkele gevallen de polariteit minder duidelijk op: soms vond ik een knop aan het apikale einde van een klein stukje blad, terwijl aan het basale einde een worteltje te zien

was, en in andere gevallen was de knopvorming niet beperkt tot de basale sneevlakke (vergl. foto No. 4, bovenaan en in het midden), wat ik in verband zou willen brengen met de ouderdom van het blad (zie blz. 42). Op een geïsoleerd blad vond ik eens op de hoofdnerf aan het apikale gedeelte van de dicht bij het centrum doorgesneden nerf kleine celheuvels, die zich echter niet verder ontwikkelden; ook was er geen doorlopende reeks van knoppen vanaf het centrum, zoals ik anders vaak waarnam. Toen ik in dezelfde tijd van een ander blad, dat 25 dagen te voren was neergelegd, een stukje onder de snede uitsnootte om te kontroleren of ik hier enige deling, zij het dan alleen vlak bij de wond, zou kunnen vinden, trof ik in doorsnede 5—6 een knop aan in de bovenste epidermis, die reeds een vaatbundelverbinding met een van de vaatbundels uit de nerf bezat. In alle andere gevallen vond ik onder de snede nooit celheuvels en omdat ik er ook nooit grotere knoppen of kleine plantjes heb gevonden, meen ik deze gevallen als hoge uitzonderingen te mogen beschouwen.

XIV. Invloed van uitwendige omstandigheden.

Men zou kunnen menen, dat de plaats, waarop bij een geïsoleerd en ingesneden blad van *Begonia Rex* knoppen en wortels optreden, in verband staat met de inwerking van de *zwaartekracht*: aan de bovenkant treden knoppen op en aan de onderkant wortels. We hebben gezien, dat de adventieve knoppen ontstaan uit meristematies-geworden epidermiscellen, zowel van de boven- als van de onderkant van het blad en dat de aanleg van de adventief wortels verband houdt met de verspreiding van de vaatbundels in de bladnerf. Indien meer of minder grote stukjes blad gekweekt werden in een glazen doos, dus in een met vocht verzadigde ruimte, dan traden zowel aan de onder- als aan de bovenkant wortels uit (foto No. 4, 5, 6 en 8), onverschillig of het blad met de groene, dan wel met de rode (onder-) zijde naar boven was gelegd. De knoppen bleken echter in de meeste gevallen aan de morfologische bovenkant te zijn ontstaan,

hoewel er vlak naast de snede altijd enige aan de andere kant worden aangelegd. Werden van een blad de nerven alleen aan de onderkant ingesneden, dan ontstonden aan die zijde het eerst knoppen, terwijl er aan de bovenkant pas veel later ook enkele werden aangetroffen. Was de insnijding dicht bij de rand van het blad gemaakt, of was ten behoeve van het mikroskopies onderzoek een stukje uitgesneden, dan traden de aan de onderzijde aangelegde knoppen te voorschijn.

In glazen kultuurdozen werden kleine stukjes blad gedurende 1 à 2 maanden op de horizontale as van de klinostaat van *de Bouter* (*Went* 1922) rondgedraaid met een omwentelingssnelheid van 3 sekunden. Er was echter geen verschil te konstaten tussen deze stukjes blad en andere, die in glazen dozen naast de klinostaat in de laboratoriumkas, dus bij dezelfde temperatuur, waren neergezet (foto No. 7 en No. 5, kontrôle). De stukjes waren ten dele normaal en ten dele omgekeerd neergelegd en met glazen naaldjes op de in de doos vastgedrukte turflaag bevestigd. Alleen bij enkele omgekeerde stukjes groeiden de aan de onderzijde uitgetreden worteltjes loodrecht van het substraat af, terwijl in alle andere gevallen een kromming naar de turf toe te konstaten was. Het is mogelijk, dat deze doos beter van de lucht afgesloten was en dat daardoor er binnen groter vochtigheid heerste; aan een opheffing van de eenzijdige zwaartekrachtwerking zou ik het verschijnsel zeker niet willen toeschrijven, omdat het lang niet algemeen optrad en ik hetzelfde waarnam bij een doos, die in de thermostaat geplaatst was. Ook op de klinostaat was het verschil tussen apikale en basale sneevlakke zeer duidelijk en traden de knoppen altijd aan de morfologische bovenkant op. Indien een doos omgekeerd werd neergezet, zodat de invloed van de zwaartekracht en die van het vochtig substraat elkaar zouden kunnen tegenwerken, kon geen afwijking van het normale gedrag worden waargenomen.

De invloed van de *vochtigheid* op het optreden van wortels blijkt reeds uit de hierboven beschreven proeven in kultuurdozen. Ook bij bladeren, die aan de plant ingesneden waren

trad bij voldoende vochtigheid rijke wortelvorming op, terwijl men in de op blz. 54 beschreven proef, waarbij afgesneden bladeren onder een vochtige klok werden geplaatst, na verloop van tijd aan beide zijden wortelvorming kan waarnemen (foto No. 1 en 2).

Het uittreden van de adventief wortels blijkt uit de beschreven proeven niet afhankelijk te zijn van de werking van de zwaartebracht, maar alleen van de vochtigheid. Heerst aan beide zijden voldoende vochtigheid, dan treden de wortels aan de boven- en onderkant uit. *Küster* (1903) houdt de aanraking met het vochtig substraat voor gunstig, maar zoals ik op blz. 14 beschreef, stemmen zijn waarnemingen niet geheel met de mijne overeen.

Over de invloed van het *licht* kan men alleen zeggen, dat dit het optreden van adventief wortels klaarblijkelijk niet tegenhoudt en dat de ontwikkeling van de knoppen (niet de aanleg!) er door bevorderd wordt, daar de aan de onderzijde gevormde knoppen zich alleen verder ontwikkelden, als ze door de spleet of langs de rand van het blad te voorschijn waren gekomen.

OVERZICHT VAN DE VOORNAAMSTE RESULTATEN.

De resultaten werden verkregen met een *groene* variëteit van *Begonia Rex*.

Adventieve knoppen ontstaan uit celheuvels, gevormd door enkele epidermiscellen van boven- of onderkant, die zich sterk delen binnen de oorspronkelijke celwand. (Furchung).

Adventiefwortels worden gevormd uit parenchymcellen, die gelegen zijn naast de grens van phloeem en xyleem. (Pericykelcellen volgens *v. Tieghem*).

De eerste deling van een volwassen parenchym- of epidermiscel wordt ingeleid door sterke *plasmastroming*, gepaard met *kernverplaatsing*, vorming van *plasmastrengen* en *vermeerdering* van de hoeveelheid *protoplasma*.

Bij het ontstaan van een *sekundair meristeem* vindt men in hoofdzaak dezelfde veranderingen (in omgekeerde volgorde) als bij de vorming van volwassen cellen uit een primair meristeem.

Deling van de vacuole door het optreden van plasmastrengen kon niet worden aangetoond.

Mitotiese kerndeling geschiedt in het midden van de cel.

Knoppen en wortels ontstaan boven de snede (*basaal* einde van de nerf): *polariteit*.

Aan de plant trad knopvorming veel moeilijker op dan wortelvorming.

Knoppen ontwikkelen zich meestal aan de *morfologische bovenzijde*, ook als het blad omgekeerd neergelegd wordt. Alleen

bij geïsoleerde bladeren treden in het *centrum* (Stielpunkt) knoppen op, wat niet verhinderd kon worden door afvoer van assimilaten te bevorderen of door toevoer door de nerven te belemmeren.

Aanleg van *adventiefwortels* staat in verband met de ligging (in een kring) van de vaatbundels in de nerf.

Uittreden van adventiefwortels vindt aan boven- en onderkant plaats, mits de vochtigheid voldoende is.

Invloed van de zwaartekracht kon niet aangetoond worden.

Invloed van verwonding kan gesplitst worden in *wondprikkel*, — waardoor aan de wond grenzende cellen zich delen — en *delingsprikkel van het phloeem* — waardoor parenchymcellen naast het zeefgedeelte op kleine afstand van de wond zich delen.

Voortplanting vooral van de delingsprikkel apikaalwaarts kon worden aangetoond.

Werden alleen vaatbundels doorgesneden, dan ontstond een *vaatbundelbrug* door onverwond kollenchym; toch traden knoppen en wortels op.

Boven de wond kon geen *zetmeelophoping* worden aangetoond; dit kan men dus niet als oorzaak van knop- en wortelvorming beschouwen.

LITERATUUR.

- Åkerman, Å. 1916, Studier över trädlika protoplasmabildningar i växtcellerna Lunds Univ. Årsskrift N. F. Avd. 2, 12, No. 4.
- Åkerman, Å. 1917, Untersuchungen über die Aggregation in den Tentakeln von *Drosera rotundifolia*. Botaniska Notiser, p. 145.
- Beinling, E. 1883, Untersuchungen über die Entstehung der adventiven Wurzeln und Laubknospen an Blattstecklingen von *Peperomia*. Cohn's Beitr. zur Biol. d. Pflanzen 3, p. 25.
- Benecke u. Jost 1923, Pflanzenphysiologie, 4. Aufl.
- Beusekom, J. van 1907, Onderzoekingen en beschouwingen over endogene callusknoppen aan de bladtopen van *Gnetum Gneumon*. diss. Utrecht.
- Beyerinck, M. W. 1882, Over het ontstaan van knoppen en wortels uit bladen. Ned. Kruidk. Arch. 2. Ser. 3, p. 438. Verz. Geschriften 1, p. 90.
- Bierberg, W. 1909, Die Bedeutung der Protoplasmarotation für den Stofftransport in den Pflanzen. Flora 99, p. 52.
- Bobilioff-Preisser, W. 1917, Beobachtungen an isolierten Palisaden- und Schwamm-parenchymzellen. Beih. Botan. Centralbl. 33, I, p. 248.
- Braun, E. Lucy 1918, Regeneration of *Bryophyllum calycinum*. Botan. Gazette 65, p. 191.
- Callum, W. B. Mc. 1905, Regeneration in plants. I. Botan. Gazette 40, p. 97, 1905, " " " II. " " 40, p. 241.
- Child, C. M. & Bellamy, A. W. 1920, Physiological isolation by low temperature in *Bryophyllum*. Botan. Gazette 70, p. 249.
- Czapek, F. 1897, Ueber die Leitungswege der organischen Baustoffe im Pflanzenkörper. Sitz. Ber. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Cl. 106, I, p. 117.
- Dale, Elizabeth 1906, Further experiments and histological investigations on intumescences, with some observations on nuclear division in pathological tissues. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, 198, p. 221.
- Definecke, C. 1881, Einige Beobachtungen über den Einfluss der Praeparationsmethode auf die Bewegungen des Protoplasmas der Pflanzenzelle. Flora 64, p. 8.
- Demoor J. 1895, Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule. Arch. de Biol. 13, p. 163.

- Doposcheg-Uhlár, J. 1911, Studien zur Regeneration und Polarität der Pflanzen. Flora 102, p. 24.*
- Figdor, W. 1918, Zur Kenntnis des Regenerationsvermögens von Crassula multicava Lem. Ber. d. D. Bot. Ges. 36, p. 241.*
- Fitting, H. 1903, Referat Botan. Zeit. p. 360.*
- Frank, B. 1872, Ueber die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner und des Protoplasmas in der Zelle, und deren innere und äussere Ursachen. Jahrb. f. wiss. Bot. 8, p. 216.*
- Freundlich, H. F. 1909, Entwicklung und Regeneration von Gefässbündeln in Blattgebilden. Jahrb. f. wiss. Bot. 46, p. 137.*
- Friesner, Ray C. 1920, Daily rhythms of elongation and cell division in certain roots. Amer. Journ. of Bot. 7, p. 380.*
- Funke, G. L. 1923, Recherches biologiques sur des plantes à tiges rampantes. C. R. Acad. Sci. Paris, Séance du 26 février 1923, p. 604.*
- Fürth, O. 1922, Zur Theorie der amöboiden Bewegungen. Arch. néerl. d. Physiol. 7, p. 39.*
- Gaidukov, N. 1906, 1, Ueber Untersuchungen mit Hilfe des Ultramikroskopes nach Siedentopf. Ber. d. D. Bot. Ges. 24, p. 107.*
- 1906, 2, Weitere Untersuchungen mit Hilfe des Ultramikroskopes nach Siedentopf. Ber. d. D. Bot. Ges. 24, p. 155.
- 1906, 3, Ueber die ultramikroskopischen Eigenschaften der Protoplasten. Ber. d. D. Bot. Ges. 24, p. 192.
- 1906, 4, Ultramikroskopische Untersuchungen der Stärkekörner, Zellmembranen und Protoplasten. Ber. d. D. Bot. Ges. 24, p. 581.
- 1910, Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie in der Biologie und in der Medizin. Jena.
- Goebel, K. von 1898—1901, Organographie der Pflanzen.*
- 1902, Ueber Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Centralbl. 22, p. 385.
- 1903, Morphologische und biologische Bemerkungen. 14. Weitere Studien über Regeneration. Flora 92, p. 132.
- 1904, Morphologische und biologische Bemerkungen. 15. Regeneration bei Utricularia. Flora 93, p. 98.
- 1905, Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora 95, p. 384.
- 1908, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig.
- 1916, Zu Jacques Loeb's Untersuchungen über Regeneration bei Bryophyllum. Biol. Centralbl. 36, p. 193.
- Haberlandt, G. 1887, Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. Jena.*
- 1913, Zur Physiologie der Zellteilung, I, Sitz. Ber. Akad. d. Wiss. Berlin, p. 318.

- Haberlandt, G.* 1914, Zur Physiologie der Zellteilung, II, Sitz. Ber. Akad. d. Wiss. Berlin, p. 1096.
- 1919, Zur Physiologie der Zellteilung, III, Sitz. Ber. Akad. d. Wiss. Berlin, p. 322.
- 1919, Zur Physiologie der Zellteilung, IV, Sitz. Ber. Akad. d. Wiss. Berlin, p. 721.
- 1921, Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beitr. z. Allg. Bot. 2, Hft. 1.
- Hansen, A.* 1881, Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen.
- Hansteen-Cranner, B.* 1922, Zur Biochemie und Physiologie der Grenzschichten lebender Pflanzenzellen. Medd. fra Norges Landbrugshøiskole 2, p. 1.
- Hanstein, J. von* 1880, Das Protoplasma als Träger der pflanzlichen und thierischen Lebensverrichtungen. Heidelberg.
- Hanstein, J. von* 1880, Einige Züge aus der Biologie des Protoplasmas. Botan. Abhandl. a. d. Gebiet d. Morph. u. Physiol. 4, p. 1.
- Hauptfleisch, P.* 1892, Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot. 24, p. 173.
- Höfler, K.* 1920, Ein Schema für die osmotische Leistung der Pflanzenzelle. Ber. d. D. Bot. Ges. 38, p. 288.
- Hofmeister, W.* 1867, Die Lehre von der Pflanzenzelle. Handb. d. physiol. Botan. 1.
- 1868, Allgemeine Morphologie der Gewächse. Handb. d. physiol. Botan. 1, Abt. 2.
- Karsten, G.* 1915, Ueber embryonales Wachstum und seine Tagesperiode. Zeitschr. f. Botan. 7, p. 1.
- 1918, Ueber die Tagesperiode der Kern- und Zellteilungen. Zeitschr. f. Botan. 10, p. 1.
- Keller, Ida A.* 1890, Ueber Protoplasma-Strömung im Pflanzenreich. diss. Zürich.
- Kienitz-Gerloff, F.* 1893, Protoplasmaströmungen und Stoffwanderung in der Pflanze. Bot. Zeit. 51, p. 36.
- Klebs, G.* 1903, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena.
- Knz, L.* 1896, Ueber den Einfluss von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich theilenden Pflanzenzellen. Ber. d. D. Bot. Ges. 14, p. 378.
- 1904, Ueber die Einschaltung des Blattes in das Verzweigungssystem. Naturw. Wochenschr. N. F. 3, p. 369.
- Kretschmar, P.* 1904, Ueber Entstehung und Ausbreitung der Plasmaströmung in Folge von Wundreiz. Jahrb. f. wiss. Bot. 39, p. 273.
- Kupfer, Elsie* 1907, Studies in plant regeneration. diss. New York. Mem. Torrey Bot. Club 12, p. 195.
- Küster, E.* 1903, Beobachtungen über Regenerationserscheinungen an Pflanzen. Beih. Bot. Centralbl. 14, p. 316.
- 1904, Beiträge zur Kenntnis der Wurzel- und Sprossbildung an Stecklingen. Jahrb. f. wiss. Bot. 40, p. 279.
- 1916, Pathologische Pflanzenanatomie. 2. Aufl.

- Lamprecht, W.* 1918, Ueber die Kultur und Transplantation kleiner Blattstückchen. Beitr. z. Allg. Bot. 1, p. 353.
- Lindemuth, H.* 1903, Weitere Mitteilungen über regenerative Wurzel- und Sprossbildung auf Laubblättern (Blattstecklingen). Gartenflora 52, p. 619.
- 1904, Ueber Grösserwerden isolierter ausgewachsener Blätter nach ihrer Bewurzelung. Ber. d. D. Bot. Ges. 22, p. 171.
- Loeb, J.* 1915, Rules and mechanism of inhibition and correlation in the regeneration of *Bryophyllum calycinum*. Botan. Gazette 60, p. 249.
- 1916, Further experiments on correlation of growth in *Bryophyllum calycinum*. Botan. Gazette 62, p. 293.
- 1917, Influence of the leaf upon root formation and geotropic curvature in the stem of *Bryophyllum calycinum* and the possibility of a hormone theory of these processes. Botan. Gazette 63, p. 25.
- 1918, 1, Chemical basis of correlation. I. Production of equal masses of shoots by equal masses of sister leaves in *Bryophyllum calycinum*. Botan. Gazette 65, p. 150.
- 1918, 2, Healthy and sick specimens of *Bryophyllum calycinum*. Botan. Gazette 66, p. 69.
- Lundegårdh, H.* 1912, Die Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchungen an lebendem Material. Jahrb. f. wiss. Bot. 51, p. 236.
- 1913, Experimentelle Untersuchungen über die Wurzelbildung an oberirdischen Stammteilen von *Coleus hybridus*. Arch. f. Entw. mech. 37, p. 509.
- 1922, Zelle und Cytoplasma. Handb. d. Pflanzenanatomie 1.
- Magnus, W.* 1914, Die Entstehung der Pflanzengallen verursacht durch Hymenopteren. Jena.
- Massart, J.* 1898, La cicatrisation chez les végétaux. Mém. cour. e. a. Mém. Acad. roy. Belg. 107, p. 3.
- Matfuse, O.* 1906, Ueber abnormales sekundäres Wachstum von Laubblättern, insbesondere von Blattstecklingen dicotyler Pflanzen. Beih. Bot. Centralbl. 20, 1, p. 175.
- Miehe, H.* 1901, Ueber die Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes. Flora 88, p. 105.
- 1905, Wachstum, Regeneration und Polarität isolierter Zellen. Ber. d. D. Bot. Ges. 23, p. 257.
- Molisch, H.* 1915, Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Jena.
- 1921, Ueber den Einfluss der Transpiration auf das Verschwinden der Stärke in den Blättern. Ber. d. D. Bot. Ges. 39, p. 339.
- Morgan, Th. H.* 1907, Regeneration. übersetzt von Moszkowski. Leipzig.
- Morot, L.* 1885, Recherches sur le péricycle ou couche périphérique du cylindre central chez les Phanérogames. Ann. Sc. nat. Sér. 6, 20, p. 217.
- Nathansohn, Alex.* 1900, Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 35, p. 48.

- Němec, B.* 1905, Studien über Regeneration. Berlin.
- Nestler, A.* 1898, Ueber die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkernes und des Protoplasmas. Sitz. Ber. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Cl. **107**, 1, p. 708.
- Noll, F.* 1903, Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. Biol. Centralbl. **23**, p. 281.
- Notfmann-Zuckerkancl, Helene* 1915, Ueber die Erregung der Protoplasmaströmung durch verschiedene Strahlenarten. Ber. d. D. Bot. Ges. **33**, p. 301.
- Pfeffer, W.* 1890, Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vacuolen, nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgänge. Abh. d. math.-phys. Cl. d. Kön. Sächs. Ges. d. Wiss. **16**, p. 185.
- 1897, Pflanzenphysiologie I.
- 1904, „ „ II.
- Puriewitsch, K.* 1898, Physiologische Untersuchungen über die Entleerung der Reservestoffbehälter. Jahrb. f. wiss. Bot. **31**, p. 1.
- Reed, E.* 1923, Hypothesis of formative stuffs as applied to *Bryophyllum calycinum*. Botan. Gazette, **75**, p. 113.
- Regel, F.* 1876, Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern. Jenaische Zeitschrift f. Naturw. **10**, p. 447.
- Reinke, J.* 1870, Untersuchungen über Wachsthumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamen-Wurzel. Botan. Abhandl. a. d. Gebiet d. Morph. u. Physiol. **1**, Hft. 3.
- Ritter, G.* 1911, Ueber Traumatotaxis und Chemotaxis des Zellkernes. Zeitschr. f. Botan. **3**, p. 1.
- Sachs, J.* 1874, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl.
- 1879, Stoff und Form der Pflanzenorgane. I. Arb. Bot. Inst. Würzburg **2**, p. 452.
- 1882, Stoff und Form der Pflanzenorgane. II. Arb. Bot. Inst. Würzburg **2**, p. 689.
- 1892, Physiologische Notizen. I. Flora **75**, p. 1.
- Samassa, P.* 1898, Ueber die Einwirkung von Gasen auf die Protoplasmaströmung und Zellteilung von *Tradescantia*, usw. Verh. Naturh.-Med. Vereins Heidelberg, N.F. **6**, p. 1.
- Sandt, W.* 1921, Beiträge zur Kenntnis der Begoniaceen. Flora **114**, (N.F. **14**), p. 329.
- Schoeder, H. und Trude Horn*, 1922, Das gegenseitige Mengenverhältnis der Kohlenhydrate im Laubblatt in seiner Abhängigkeit vom Wassergehalt. Biochem. Zeitschr. **130**, p. 165.
- Schürhoff, P.* 1906, Das Verhalten des Kernes im Wundgewebe. Beih. Botan. Centralbl. **19**, 1, p. 359.
- Schweidler, Jos. H.* 1910, Ueber traumatogene Zellsaft- en Kernübertritte bei *Moricandia arvensis* D.C. Jahrb. f. wiss. Bot. **48**, p. 549.

- Seifritz, W.* 1921, Observations on some physical properties of protoplasm by aid of microdissection. *Ann. of Bot.* **35**, p. 269.
- Simon, S.* 1904, Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **40**, p. 103.
- 1907, Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe von Holzpflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **45**, p. 351.
- 1908, Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Gefäßverbindungen. *Ber. d. D. Bot. Ges.* **26**, p. 364.
- 1920, Ueber die Beziehungen zwischen Stoffstauung und Neubildungsvorgängen in isolierten Blättern. *Zeitschr. f. Botan.* **12**, p. 593.
- Smith, Erwin F.* 1919, The cause of proliferation in *Begonia phyllomanica*. *Proc. Nat. Akad. of Sciences* **5**, p. 36.
- 1920, An introduction to bacterial diseases of plants. V. On the production of teratosis in the absence of tumors and of parasites.
- Stålfelt, M. G.* 1921, Studien über die Periodizität der Zellteilung und sich daran anschliessende Erscheinungen. *K. Svenska Vet. Akad. Handl.* **62**, no. 1.
- Stoll, R.* 1874, Ueber die Bildung des Kallus bei Stecklingen. *Bot. Zeit.* **32**, p. 737.
- Stomps, Theo J.* 1919, Gigas-Mutation mit und ohne Verdoppelung der Chromosomenzahl. *Zeitschr. f. Indukt. Abst. u. Vererb. Lehre* **21**, p. 65.
- Strasburger, E.* 1880, Zellbildung und Zelltheilung. Jena.
- Tangl, E.* 1885, Zur Lehre von der Continuität des Protoplasmas im Pflanzengewebe. *Sitz. Ber. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Cl.* **90**, I. p. 10.
- Tieghem, Ph. van & Dolot, H.* 1888, Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. *Ann. Sc. nat. Sér. 7*, **8**, p. 1.
- Tieghem, Ph. van* 1882, Sur quelques points de l'anatomie des Cucurbitacées. *Bull. Soc. bot. Fr.* **29**, p. 277.
- Tischler, G.* 1921—1922, Allgemeine Pflanzenkaryologie. *Handb. d. Pflanzenanat.* II.
- Treub, M.* 1878, Quelques recherches sur le rôle du noyau dans la division des cellules végétales. publié par l'Acad. Roy. néerl. d. Sc.
- Ursprung, A. und Blum, G.* 1920, Dürfen wir die Ausdrücke osmotischer Wert, osmotischer Druck, Turgordruck, Saugkraft synonym gebrauchen? *Biol. Zentralbl.* **40**, p. 193.
- Vöschting, H.* 1878, Ueber Organbildung im Pflanzenreich. Bonn.
- 1892, Ueber Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen.
- 1908, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. Tübingen.
- Vries, H. de* 1885, Plasmolytische Studien über die Wand der Vacuolen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **16**, p. 465.
- 1886, Ueber die Aggregation im Protoplasma von *Drosera rotundifolia*. *Bot. Zeit.* p. 1.

- Vries, H. de* 1891, Ueber abnormale Entstehung secundärer Gewebe. Jahrb. f. wiss. Bot. **22**, p. 35.
- Wakker, J. H.* 1885, Onderzoekingen over adventieve knoppen. diss. Amsterdam.
- Wasielewski, W. von* 1903, Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose. Jahrb. f. wiss. Bot. **38**, p. 377.
- Went, F. A. F. C.* 1886, De jongste toestanden der vacuolen. diss. Amsterdam.
- 1888, Die Vermehrung der normalen Vacuolen durch Theilung. Jahrb. f. wiss. Bot. **19**, p. 295.
- 1890, Die Entstehung der Vacuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen. Jahrb. f. wiss. Bot. **21**, p. 299.
- 1922, Over een nieuwen klinostaat volgens het stelsel *de Bouter*. Kon. Akad. v. Wetensch. **31**, p. 576.
- Wiesner, J.* 1892, Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. Wien.
- Wigand, A.* 1885, Studien über Protoplasma-Strömung in der Pflanzenzelle. Botan. Hefte, Forsch. a. d. Botan. Garten z. Marburg **1**, p. 168.
- Winkler, H.* 1902, Ueber die Regeneration der Blattspreite bei einigen *Cyclamen*-Arten. Ber. d. D. Bot. Ges. **20**, p. 81.
- 1903, Ueber regenerative Sprossbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica* L. Ber. d. D. Bot. Ges. **21**, p. 96.
- 1904, Ueber regenerative Sprossbildung an den Ranken, Blättern und Internodien von *Passiflora coerulea* L. Ber. d. D. Bot. Ges. **23**, p. 45.
- 1908, Ueber die Umwandlung des Blattstieles zum Stengel. Jahrb. f. wiss. Bot. **45**, p. 1.
- 1912, Entwicklungsmechanik oder Entwicklungsphysiologie der Pflanzen. Handw. d. Naturw. **3**, p. 634.
-

FOTO'S MET BESCHRIJVING

No. 1 en 2. Blad van *Begonia Rex*, dat 17-1-'24 met de bladsteel in water onder een vochtige klok was geplaatst.

1. aan de bovenzijde zijn in het centrum knoppen en boven de sneden knoppen en wortels gevormd.

2. aan de onderzijde zijn boven de sneden alleen wortels ontstaan. Foto 8-2-'24.

No. 3. Kleine stukjes blad van *Begonia Rex* in een kultuurdoos op vochtig zaagsel gekweekt.

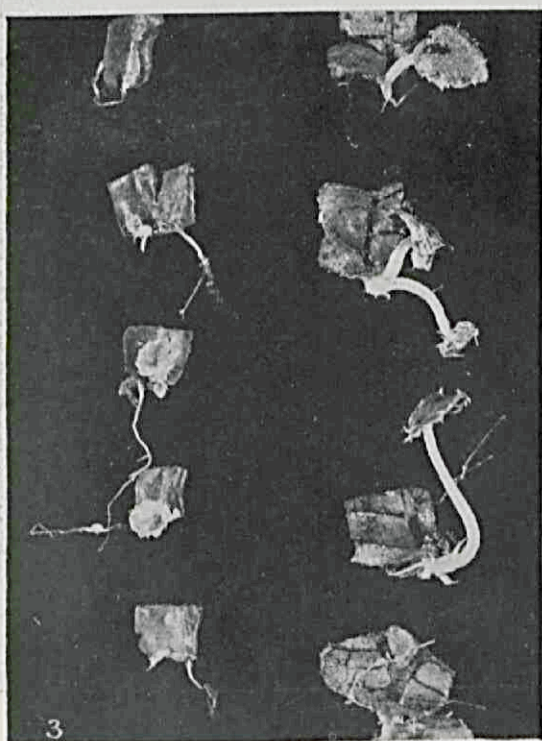
links: heel kleine stukjes normaal neergelegd; 20. 10. '23;

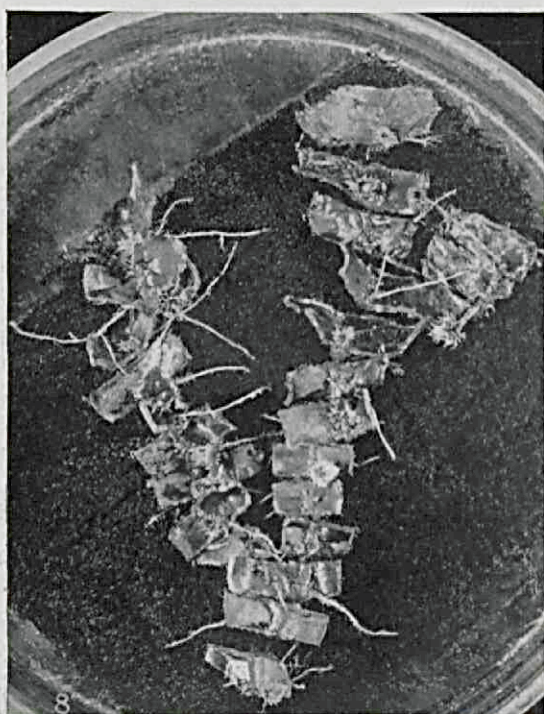
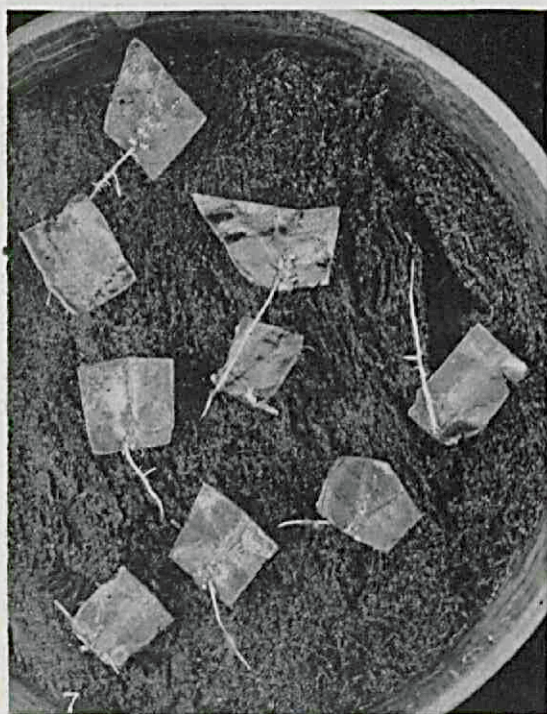
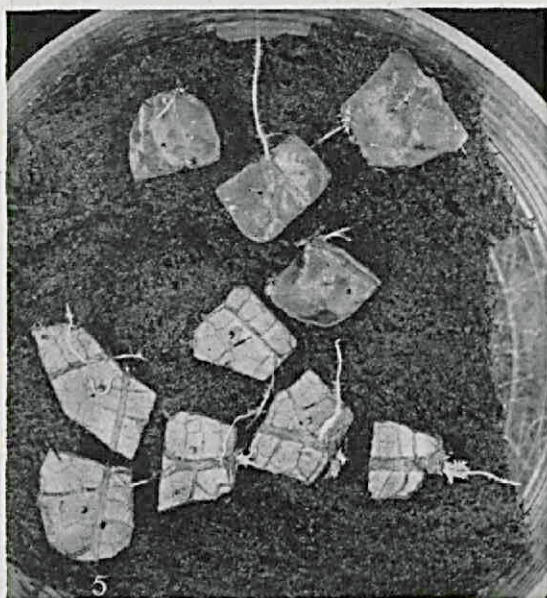
rechts; grotere stukjes omgekeerd neergelegd, de plantjes zijn al verder ontwikkeld; 20. 10. '23.

In beide gevallen zijn de knoppen aan de morfologische bovenkant ontstaan, de wortels aan beide kanten (minder goed te zien), altijd aan de basale sneevlakte. Foto 12-12-'23 op een zwarte glazen plaat.

No. 4. Kleine stukjes blad van *Begonia Rex*, $\pm 1 \text{ c.M}^2$, in een kultuurdoos op een schijfje turf gekweekt; de 3 bovenste stukjes normaal neergelegd, de onderste omgekeerd, behalve het middelste; 15. 2. '24;

alle knoppen en wortels zijn aan de basale sneevlakte ontstaan; op de 2 links boven gelegen stukjes bovendien knoppen langs de nerf. Foto 15-3-'24





No. 5. Kleine stukjes blad van *Begonia Rex*, ± 1 c.M², in een kultuurdoos op een schijfje turf gekweekt, ter kontrôle van de doos op de klinostaat (No. 7); de 4 bovenste stukjes zijn normaal, de andere omgekeerd neergelegd; 16. 1. '24;
alle knoppen zijn aan de morfologische bovenkant ontstaan. Foto 15-2-'24.

No. 6. Zijnerf uit een blad van *Begonia Rex* gesneden, in een kultuurdoos op een schijfje turf gekweekt, 16. 1. '24;
aan de bovenkant zijn knoppen en wortels gevormd aan het basale einde, aan de onderkant alleen wortels. Foto 29-1-'24.

No. 7. Kleine stukjes blad van *Begonia Rex*, ± 1 c.M², in een kultuurdoos op een schijfje turf gekweekt, gedurende ± 1 maand op de horizontale as van de klinostaat *de Bouter* rondgedraaid; alle stukjes zijn normaal neergelegd; 16. 1. '24;
aan het basale einde zijn wortels en knoppen ontstaan, de eersten zoowel aan de onder- als aan de bovenkant. Foto 15-2-'24.

No. 8. Kleine stukjes blad van *Begonia Rex*, ± 1 c.M. breed en 4 m.M. lang, in een kultuurdoos op een schijfje turf gekweekt; alle stukjes zijn normaal neergelegd; 16. 1. '24;
knoppen en wortels zijn aan alle basale sneevlakten gevormd. Foto 15-2-'24.

STELLINGEN

I

Protoplasma-beweging komt in alle levende plantencellen voor.

II

Het is niet mogelijk met een plasmolytische methode de permeabiliteit van het protoplasma te beoordelen.

III

De kern speelt alleen een rol bij de overerving van kleine verschillen.

IV

Het bestaan van wond- en delingshormonen bij planten is wel waarschijnlijk, maar niet bewezen.

V

De vier kroonbladen van de Cruciferae moeten worden opgevat als ontstaan door verdubbeling van de binnenste krans van kroonbladen van de Papaveraceae.

VI

Op grond van de verspreiding van typische rivierplanten is het zeer waarschijnlijk, dat de Rijn nog na de laatste ijstijd door het Oosten van Engeland stroomde.

VII

De klei van Tegelen en Reuver is van pliocene ouderdom.

VIII

Het is niet bewezen, dat de ademhalingsbewegingen van de larven van Libelluliden geregeld worden door de zuurstofvoorziening van het centrale zenuwstelsel.

IX

Spirochaeten vertonen verwantschap met Oscillatoriae.

X

Erisipheae kunnen overwinteren door middel van chlamydosporen.

XI

Het is zeer wenselijk dat jaarliks een of meer biologen worden uitgezonden om kennis te maken met flora en fauna van Oost- en West-Indië.



