



P1019
4190

C10021
68647

Bibliotheek TU Delft
P 1019 4190



C 216864

1019 219

SOMATISCHE KERN- EN CELDEELING EN
MICROSPOROGENESE BIJ HET SUIKERRIET.

W

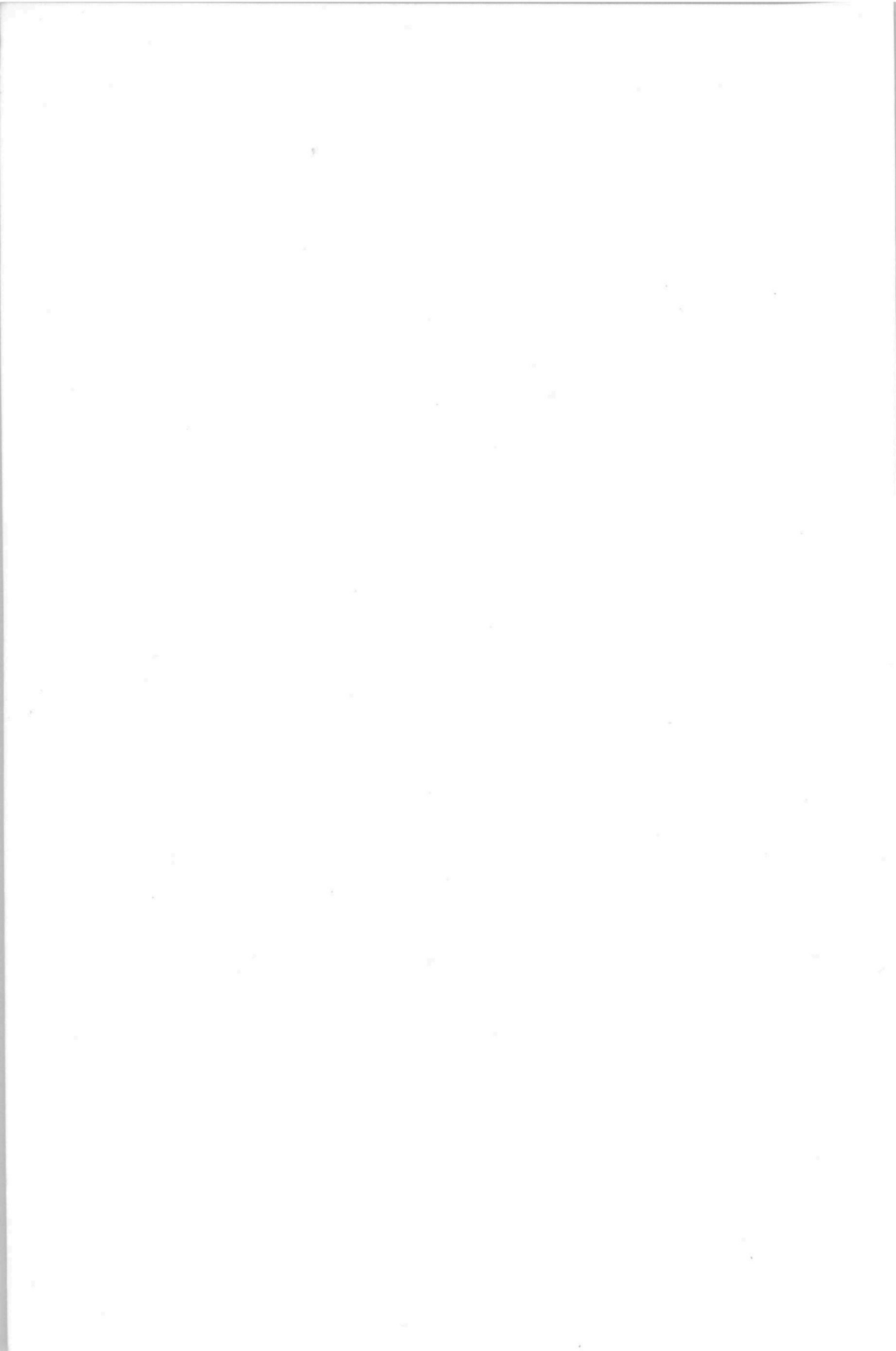
SOMATISCHE KERN- EN CELDEELING EN MICROSPOROGENESE BIJ HET SUIKERRIET.

ACADEMISCH PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN
DOCTOR IN DE TECHNISCHE WETENSCHAP
AAN DE TECHNISCHE HOOGESCHOOL
TE DELFT, OP GEZAG VAN DEN RECTOR-
MAGNIFICUS DR. J. CARDINAAL, W. I., HOOG-
LEERAAR IN DE AFDEELING DER ALGEMEENE
WETENSCHAPPEN, VOOR DEN SENAAAT TE
VERDEDIGEN OP DONDERDAG 27 APRIL 1911,
DES NAMIDDAGS TE 3 UUR, DOOR WILHELM
JACQUES FRANCK, SCHEIKUNDIG INGENIEUR,
GEBOREN TE 's-GRAVENHAGE. * * *



AAN MIJNE MOEDER
EN
MIJNE VERLOOFDE.



Bij het verschijnen van dit proefschrift reken ik het mij tot eenen aangenamen plicht mijn hartelijken dank te betuigen aan allen, die tot mijne wetenschappelijke vorming, in den ruimst mogelijken zin des woords, hebben bijgedragen en mij hunnen steun hebben verleend bij het voltooiën mijner studie aan de Technische Hoogeschool.

Hooggeleerde Aronstein, Böeseken, Ter Meulen en Reinders, U ben ik ten zeerste erkentelijk voor het vele, dat ik in Uwe colleges heb kunnen leeren; de uren, onder Uwe leiding in Uwe laboratoria doorgebracht, acht ik te behooren tot de meest welbestede van mijnen studietijd.

Hoewel ik slechts korten tijd het voorrecht heb gehad onder Uwe leiding de scheikunde practisch te beoefenen, hooggeleerde Hoogewerff en Smits, zoo hebben toch deze uren en Uwe colleges voor een niet gering deel er toe bijgedragen, bij mij warme belangstelling voor de chemie aan te kweeken.

Doch bovenal aan U, hooggeleerde G. van Iterson, hooggeschatte Promotor, een woord van oprechten dank voor het vele, dat gij hebt bijgedragen tot mijne wetenschappelijke vorming. Gij waart het, die mijne liefde voor de biologische wetenschap wist op te wekken; Uwe leiding en krachtige steun, welke ik dagelijks gedurende de laatste twee jaren mocht ondervinden, zijn voor mij van onschatbare waarde geweest. Ook voor Uwe onvermoeide hulp bij het samenstellen van dit proefschrift kan ik U niet genoeg mijne erkentelijkheid betoonen. Ik beveel mij thans, bij het verlaten der Technische Hoogeschool, in Uwe welwillende belangstelling aan.

Ten slotte een warm woord van dank aan U, mijne vrienden, voor de vele bewijzen van vriendschap, steeds van U ondervonden. Met liefde denk ik daarbij aan enkelen, aan wien ik meer verschuldigd ben, dan ik hier zou kunnen weergeven.

INHOUD.

	BLADZ.
INLEIDING.	1
HOOFDSTUK I. STAND VAN HET ONDERZOEK DER SOMATISCHE KERN- EN CELDEELING BIJ ANGIOSPERMEN.	
§ 1. De techniek der studie van kern- en celdeelingen. . .	8
§ 2. De bouw van de rustende kern.	12
§ 3. De prophase der somatische kerndeeling.	17
§ 4. De autonomie en het aantal der chromosomen . . .	23
§ 5. Meta- en anaphasen der somatische kerndeeling. . .	43
§ 6. Telophasen der somatische kerndeeling.	48
§ 7. De histogenese	54
HOOFDSTUK II. EIGEN ONDERZOEKINGEN OMTRENT DE SOMA- TISCHE KERNDEELING BIJ VICIA FABAE.	
§ 1. Technische bijzonderheden	60
§ 2. De rol der kernvacuolen tijdens de prophasen. . . .	68
§ 3. De overlangsche splijting der chromosomen en het chromosomenaantal	76
§ 4. Ana- en telophasen; vorming van de phragmoplast .	78
§ 5. De plastiden der meristematische cellen	83
HOOFDSTUK III. DE SOMATISCHE KERN- EN CELDEELING BIJ SACCHARUM OFFICINARUM.	
§ 1. Overeenkomst en verschil met Vicia faba	86
§ 2. De stand van den nieuw aangelegden celwand . . .	90
§ 3. Het vegetatiepunt van wortel en stengel	100

HOOFDSTUK IV. STAND VAN HET ONDERZOEK DER MICRO-
SPOROGENESE BIJ ANGIOSPERMEN.

- § 1. De pre- en postsynaptische stadia en de diakinese. . . 113
 § 2. De reductiedeeling en de interkinese. 121
 § 3. De homoiotypische deeling en de tetradogenese. . . 126

HOOFDSTUK V. EIGEN ONDERZOEKINGEN OMTRENT DE MICRO-
SPOROGENESE BIJ HELLEBORUS VIRIDIS.

- § 1. De bouw van de onrijpe anthere 129
 § 2. De rol der kernvacuole bij het ontstaan der diakinese. 132
 § 3. Vertoont *Helleborus viridis* zygotenie?. 134
 § 4. Para- of metasyndese?. 137
 § 5. De hetero-homoiotypische deelingsstadia 141
 § 6. De bouw van de rijpe anthere 147

HOOFDSTUK VI. DE MICROSPOROGENESE BIJ SACCHARUM
OFFICINARUM.

- § 1. Verschil en overeenkomst met de microsporogenese
bij *Helleborus viridis* 151
 § 2. De bouw en ontwikkeling van de anthere van *Sac-*
charum officinarum 155

HOOFDSTUK VII. DE BETEKENIS VAN DE STUDIE DER KERN- EN
CELDEELING VOOR DE ZAADWINNING BIJ HET SUIKERRIET.

- § 1. Bouw van de rietbloem in verband met de bestuiving. 159
 § 2. Vruchtbare en onvruchtbare variëteiten van het
suikerriet 161
 § 3. De cytologie van de abnormale pollenvorming . . . 167

SLOTBESCHOUWINGEN 172

FIGURENVERKLARING. 177



INLEIDING.

Het oorspronkelijk doel mijner studie: eene bijdrage te leveren tot de kennis der anatomie van het suikerriet, als grondslag voor eene nadere bestudeering der rietziekten, leidde mij tot het onderzoek der somatische kern- en celdeeling bij deze plant, waaromtrent tot heden niets bekend was. Het was namelijk juist met het oog op mogelijke afwijkingen in de groeiprocessen bij ziek riet van het hoogste belang om het proces der somatische kern- en celdeeling in al zijne phasen zoo nauwkeurig mogelijk te kennen.

De studie der vegetatieve deelingsprocessen leidde mij op haar beurt weder tot die der cytologie der generatieve organen. Het is toch een bekend feit, dat het aantal chromosomen voor eene plant zich met de meeste zekerheid laat vaststellen in bepaalde phasen der generatieve deeling. Dat dit laatste onderdeel mijner studie echter ook rechtstreeksche beteekenis voor de oplossing van praktische vragen bezit, zal weldra nader worden uiteengezet.

Nu bleek echter al spoedig, dat de studie der vegetatieve en generatieve deelingsprocessen alleen reeds zulk eenen belangrijken arbeid opleverde, dat

de omvangrijker taak, die ik mij aanvankelijk gesteld had, voorloopig moest blijven rusten.

Maar zelfs ook de generatieve kerndeelingsprocessen zullen in hetgeen hier volgt niet volledig behandeld worden. Om verschillende redenen heb ik mij hierbij, zooals nog nader zal blijken, beperkt tot de bespreking der microsporogenese.

Er stond mij voor de studie der cytologie van *Saccharum officinarum* slechts eene vrij beperkte hoeveelheid plantenmateriaal ter beschikking en bovendien bleken bij deze plant de chromosomen in groot aantal in de kern aanwezig te zijn en van geringe afmeting te wezen. Uiterst bezwaarlijk was het dan ook onder deze omstandigheden een antwoord te vinden op vragen op cytologisch gebied, die ook voor andere gewassen, welke in onbeperkte hoeveelheid ter beschikking staan en waarbij de studie vergemakkelijkt wordt door eene grootere duidelijkheid der deelingsfiguren, door verschillende onderzoekers op verschillende wijzen zijn beantwoord. Dit was trouwens wel te verwachten, na de ervaring door GOLINSKI¹⁾ bij het cytologisch onderzoek van verschillende gramineeën opgedaan, welke onderzoeker zich als volgt uitlaat: „die Gramineen eignen sich wenig zu karyokinetischen Studien, da die Dimensionen der Chromatinfäden und der übrigen Kerneinschlüsse, wie auch die Kerne selbst als Ganzes relativ klein sind”.

1) H. J. GOLINSKI. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Androeceums und des Gynaeceums der Gräser. Bot. Centralbl. Bd. LV, 1893. S. 10.

Het was om die reden, dat ik, gedachtig aan de woorden van GRÉGOIRE ¹⁾ „*Il faut éclairer l'étude des objets difficiles par la comparaison avec les objets plus „clairs”*”, besloot de deelingsfiguren van *Saccharum officinarum* te vergelijken met zulke, verkregen met andere meer voor dat doel geschikte planten.

In verband met vroegere waarnemingen in het laboratorium voor microscopische anatomie koos ik in de eerste plaats *Vicia faba* en *Helleborus viridis* voor dit doel, welke planten bovendien nog het groote voordeel bezitten van gemakkelijk verkrijgbaar te zijn. Ook van andere planten, die in mijn proefschrift nog nader zullen genoemd worden, heb ik verschillende stadia der deelingsprocessen voor het vergelijkend onderzoek te hulp genomen.

Van *Vicia faba* behoeven slechts boonen in vochtig zaagsel te worden gelegd, om na ontkieming wortelvegetatiepunten te leveren, die het, voor het onderzoek der vegetatieve kerndeeling, noodige materiaal geven.

De antheren van *Helleborus viridis*, benoodigd voor de studie der microsporogenese, werden uit de natuur genomen, daarna gehard en gesneden. Van deze antheren bleken, zooals uit een vooronderzoek met methylgroen-azijnzuur volgde, slechts die, uit zeer jonge knoppen, pollenmoedercellen in deelingstoestand te bevatten; de oudere knoppen vertoonden steeds een verder gevorderd stadium van ontwikkeling.

¹⁾ VICTOR GRÉGOIRE. Les Cinèses de maturation dans les deux régues. La Cellule, T. XXVI, 1910, p. 223.

Van de andere hierboven bedoelde planten bestudeerde ik microscopische praeparaten, afkomstig uit de collectie van het laboratorium voor microscopische anatomie, of zulke, die door de daar studeerende laboranten te mijner beschikking werden gesteld, waarvoor ik hun hier mijnen dank betuig.

De gekozen planten bleken zulke duidelijke praeparaten op te leveren, dat het mij zelfs mogelijk was, om over verschillende strijdvragen een eigen oordeel te krijgen, al mocht ik er ook niet in slagen al deze vragen voor genoemde planten op te lossen.

Het onderzoek leidde onder meer tot eene nieuwe opvatting van de processen, die in de prophasen der somatische kerndeeling en der microsporogenese verlopen en ik meen daarmede eene bijdrage te hebben geleverd tot de opheldering van het zoo uiterst gecompliceerde kern- en celdeelingsproces.

Materiaal, noodig voor eene studie der kern- en celdeeling in de vegetatieve cellen van het suikerriet, was gemakkelijk te verkrijgen, aangezien door de welwillendheid van Dr. VAN BIJLERT een tweetal levende rietstoelen te mijner beschikking waren in eene broeikas van het laboratorium voor microscopische anatomie. Door een stok in stukken van 2 tot 3 geledingen te snijden, deze in vochtig zaagsel of in water in de broeikas te plaatsen, liepen al spoedig wortels in grooten getale uit de zones boven de knopen uit. De vegetatiepunten dezer worteltjes leverden het gevraagde materiaal.

De stengelvegetatiepunten waren voor dit doel minder geschikt, aangezien toch van een stok een zeer groot

aantal wortelvegetatiepunten is te verkrijgen, doch slechts een beperkt aantal stengel- of zijtakvegetatiepunten; toch werden ook hiervan, zooals nog nader zal worden meegedeeld, een aantal praeparaten vervaardigd.

Rietbloemen benoodigd voor het onderzoek der geslachtelijke cellen, waren door gemis aan bloeiende rietstokken hier te lande niet te krijgen.

Tot de verzameling van dit begeerde studiemateriaal werd ik nu echter het vorige jaar in staat gesteld door eene reis naar Java, die ten doel had, kennis te maken met de suikerindustrie in het algemeen en de cultuur van het suikerriet meer in het bijzonder.

Van groot nut voor mij bij het verzamelen van rietbloemen was de steun van Mej. WILBRINK, chef van de botanische afdeling van het Proefstation Oost-Java, die, dank zij hare ervaring op het gebied der zaadselectie, mij de voor het beoogde doel meest geschikte variëteiten kon aanwijzen, voor welke steun ik haar hierbij dan ook hartelijk dank zeg.

Van den Heer J. E. VAN DER STOK, directeur van bovengenoemd proefstation, verkreeg ik toestemming om in het botanisch laboratorium van dat proefstation te mogen arbeiden, van welke gastvrijheid ik gaarne gebruik maakte en ik neem deze gelegenheid te baat om mijne erkentelijkheid jegens den Heer V. D. STOK uit te drukken.

Zoolang de grootte der bloemen het toeliet, praepareerde ik met behulp van een praepareermicroscop uit een aantal bloempjes de antheren en vruchtbeginsel los. Uit een vooronderzoek daar ter plaatse bleek het

evenwel, dat deze antheren steeds reeds gevormde pollenkorrels bezaten en ik nog jongere bloemen moest verzamelen. Deze waren echter te teer en te klein om daaruit de antheren en vruchtbeginsel los te praepareeren en ik heb ze derhalve in hun geheel gefixeerd.

Voor de studie der macrosporogenese evenwel, bleken later de afzonderlijk gepraepareerde vruchtbeginsels zich wel in de juiste stadia hunner ontwikkeling te bevinden. Zooals boven is medegedeeld, zal hier dit onderzoek echter niet worden behandeld.

Het inzamelen van stengelvegetatiepunten leverde uit den aard der zaak op de plantages in 't minst geen bezwaar op.

In Europa teruggekeerd, bleek het evenwel bij de bestudeering dezer stengelgroei-punten, afkomstig van rijp of nagenoeg rijp riet, dat op dezen leeftijd alle deelingen in het vegetatiepunt reeds opgehouden hadden en dat door celstrekking tevens de oorspronkelijke structuur had geleden. Ik hoop dan ook later mijne onderzoekingen hierover te herhalen en beschouw mijne conclusies hieromtrent slechts als voorloopig.

Wat de rietbloempjes betreft, hierin was ik na mijn terugkeer zoo gelukkig de meeste stadia der kern- en celdeeling, aangetroffen bij *Helleborus viridis*, terug te vinden, hoewel er toch enkele bleken te ontbreken, welke leemten ik niet vermocht aan te vullen door gebrek aan materiaal, een bezwaar, dat men overigens vaak ondervindt, indien men het verzamelde materiaal niet ter plaatse en direct kan onderzoeken.

Het bleek mij door de vergelijking van mijne waarnemingen van *Saccharum officinarum* met *Vicia faba*, *Helleborus viridis* en andere *Angiospermen*, dat de schema's van het verloop der somatische deeling en der microsporogenese voor die plant geheel dezelfde zijn als die, welke gelden voor de *Angiospermen*. Ik kon thans verder definitief uitmaken, dat in de somatische kernen 28 chromosomen voorkomen, in de generatieve 14.

Het onderzoek van de microsporogenese zal nu, naar verwacht mag worden, van belang blijken te zijn bij voortgezette studies over de steriliteit der pollenkorrels van verschillende variëteiten van het suikerriet, aangezien toch de steriliteit dezer pollenkorrels in verband schijnt te staan met eene abnormale vorming en ontwikkeling dier pollenkorrels. Het is dan ook met het oog op deze laatste overweging, dat ik een speciaal hoofdstuk over de beteekenis van de studie der kern- en celdeeling voor de zaadwinning bij het suikerriet heb toegevoegd.

HOOFDSTUK I.

Stand van het onderzoek der somatische kern-
en celdeeling bij Angiospermen.

§ 1. DE TECHNIEK DER STUDIE VAN KERN- EN CELDEELINGEN.

De enorme vooruitgang van onze kennis in de processen der kern- en celdeelingen gedurende de laatste tientallen jaren, hebben wij hoofdzakelijk te danken aan de samenwerking van 2 belangrijke factoren: in de eerste plaats aan de meerdere volmaking van onze optische instrumenten en in de tweede plaats aan den grooten vooruitgang der microscopische techniek.

Daar, waar men vroeger uitsluitend gebruik maakte van een zgn. *droog systeem*, is men er in geslaagd door toepassing van *immersiesystemen* de numerische apertuur en het daarmee in verband staande oplossend vermogen van den microscoop te vergrooten, wat daarom juist van zooveel belang was, omdat men bij de studie der kern- en celdeeling in de kernen en in het cytoplasma te maken heeft met structuren, waarvan de deelen juist aan de grens liggen van hetgeen

theoretisch opgelost kan worden ($\pm 0,1 \mu$), welke grens men tegenwoordig bijna heeft weten te bereiken. Eene andere grootheid, die ook nauw samenhangt met de numerische apertuur, is de helderheid van het beeld, het mocht nu gelukken door gebruik van de genoemde immersiesystemen en verder door toepassing van *apochromaten*, *compensatieoculaires* en zeer speciale *belichtingsapparaten* een veel helderder en scherper beeld te verkrijgen dan in vroeger jaren mogelijk was.

Naast deze volmaking op optisch gebied, moet die op microtechnisch gebied genoemd worden en wel vooral door: 1^e) de vorderingen der microtoomtechniek en 2^e) de groote verbeteringen, welke onze kleuringsmethoden hebben ondergaan. Vooral de 2^e factor is van het hoogste belang gebleken.

Het groote nut van het gebruik der nieuwere en zeer volmaakte microtomen ligt voornamelijk in het feit, dat ze in staat stellen, op eenvoudige wijze seriën van dunne coupes te verkrijgen, daar waar het vroeger alleen met de grootste moeite en na jarenlange oefening gelukte, slechts enkele van dergelijke coupes uit de hand te snijden. Er werden bovendien, dank zij deze omstandigheid, meerdere personen in staat gesteld, zonder die buitengewone handigheid zich op de studie der kern- en celdeeling toe te leggen, waardoor eene meer algemeene gedachtenwisseling ontstond, hetgeen ten goede kwam aan de oplossing van tal van vragen.

Het voordeel van uiterst dunne coupes te kunnen snijden, treedt bij de studie der kern- en celdeeling op den achtergrond, daar het hier meestal er niet op aan-

komt om de coupes zoo dun mogelijk te maken, maar wel om zooveel mogelijk gave cellen te verkrijgen, aangezien in doorgesneden cellen, tengevolge van aanraking met het microtoommes of andere invloeden, veranderingen in de inwendige structuur kunnen optreden, die tot vergissingen en onjuiste voorstellingen aanleiding zouden geven. Met het oog hierop, is ook de juiste keuze der hardingsmiddelen van het grootste belang. Een snel doordringen der fixeervloeistof is noodzakelijk om structuurveranderingen in het protoplasma en het chromatin te voorkomen.

De mooiste en gaafste microtoomdoorsneden zouden echter op zich zelf weinig waarde bezitten voor de studie der kern- en celdeeling, zoo men er niet in geslaagd was hunne fijne structuren door de verschillende kleuringsmethoden zichtbaar te maken, waarbij men gebruik heeft gemaakt van het verschillend gedrag der onderdeelen van kern en cel tegenover diverse kleurstoffen. Door nieuwe verbeterde kleuringsmethoden is het mogen gelukken eene minder of meer duidelijke differentieering van deze onderdeelen te verkrijgen.

Ondanks al deze volmakingen staan wij nog voor allerlei open vragen, voor welker beantwoording onze hulpmiddelen tot heden niet toereikend zijn gebleken.

Onzekerheid over de oplossing van vragen als deze: zijn er in de eerste stadia der prophase van de reductie-deeling enkele of dubbele draden aanwezig, vindt alleen hare oorzaak in de buitengewoon geringe dikte dezer draden, zoodat ondanks de toepassing

onzer best oplossende systemen deze beelden nog niet geheel duidelijk zijn.

Eene vraag, die zijne oorzaak vindt in de onvolmaaktheid onzer hardingsmethoden, is deze: of de synaptische contractie in de prophase der reductiedeeling natuurlijk of kunstmatig is. Sommige onderzoekers, als SCHAFFNER en GUIGNARD, beschouwen deze contractie als geheel kunstmatig en argumenteeren dit door te zeggen, dat de synaptische ophooping alleen plaats heeft in het binnenste der cellen, waar het fixatief slechts langzaam doordringt, terwijl goed gefixeerde cellen deze ophooping niet zouden vertoonen. Eene andere categorie waartoe STRASBURGER, GRÉGOIRE, MOORE, HAECKER, Miss SARGANT, DIXON, CALKINS, e. a. behooren, beschouwt de synaptische contractie althans gedeeltelijk als natuurlijk, daar zij toch ook gevonden en bestudeerd is bij levend materiaal (BERGHS, OVERTON) en zij verder bij toepassing der meest verschillende hardingsmiddelen optreedt en wel steeds op hetzelfde tijdstip der prophase. Overigens geven zij toe, dat de harding deze ophooping misschien kan versterken. Eene uitvoerige beschouwing over het hier aangeroerde vraagstuk heeft OVERTON ¹⁾ gegeven, terwijl ook later GRÉGOIRE ²⁾ aan deze vraag zijne aandacht wijdde.

Ook op andere punten zijn de waarnemers het niet eens en zelfs worden dezelfde praeparaten door ver-

¹⁾ JAMES B. OVERTON. Ueber Reductionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42, 1906, S. 121.

²⁾ VICTOR GRÉGOIRE. Les cinèses de maturation dans les deux règnes. La Cellule, T. XXVI, 1910, p. 332.

schillende onderzoekers op verschillende wijze geduid. Dit vindt zeker voor een deel zijne oorzaak in het feit, dat men het deelingsproces slechts zeer onvolkomen in zijnen geheelen gang aan levend materiaal kan vervolgen en in den regel aangewezen is op gefixeerde praeparaten, die bepaalde stadia van dat proces toonen, zoodat men gedwongen is, die stadia in eene reeks te vereenigen, die dan een beeld van het proces moet geven.

Het zal nu hoogstwaarschijnlijk wel blijken, dat een zorgvuldig microscopeeren van verschillende objecten nog de oplossing zal geven van tal van vragen, waarover men thans nog in het duistere verkeert, en tevens eene menigte van tegenstrijdige opvattingen zal doen verdwijnen, door de groote moeilijkheden, verbonden aan de hierbedoelde waarnemingen, ontstaan.

§ 2. DE BOUW VAN DE RUSTENDE KERN.

Over den bouw van de kern in rusttoestand bestaan nog steeds verschillende opvattingen.

De meening, dat het chromatin in dien toestand een *granulaire* structuur bezit, (ZIMMERMANN)¹⁾ heeft grootendeels plaats gemaakt voor die, welke GRÉGOIRE, STRASBURGER, WISSELINGH e. a. zijn toegedaan, welke waarnemers een *netvormigen* bouw daarvoor aannemen. Deze laatste onderzoekers zijn het echter geenszins

¹⁾ ZIMMERMANN, Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes, Jena. 1896.

eens over de chemische geaardheid van dit kernnet en evenmin over de morphologische beteekenis van de verschillende deelen daarvan.

GRÉGOIRE en WYGAERTS¹⁾ beschouwen het cytaire netwerk als samengesteld uit 2 substanties of 2 groepen van substanties: de *chromatische*, geïmpregneerd in de *achromatische*, maar hierin niet aanwezig in den vorm van zelfstandige lichaampjes.

GRÉGOIRE²⁾ denkt zich het netwerk gevormd in de telophase van eene voorgaande deeling. Door alveolisatie der chromosomen zouden in die phase netwerken ontstaan, welke zoo dicht tegen elkaar komen te liggen, dat ze te zamen het nucleaire kernnet zouden vormen. Hij geeft ten slotte de volgende definitie van eene kern in rust.

„C'est une vacuole limitée par une couche membraneuse
 „cytoplasmique, remplie d'un enchylème, dans lequel plonge
 „un réseau chromatique alvéolaire réticulé, formé d'une
 „trame homogène, sans distinction morphologique entre
 „un substratum achromatique et des granulations
 „chromatiques; ce réseau, qui prend naissance par la
 „juxtaposition de réseaux élémentaires chromosomiques,
 „garde vraisemblablement durant tout le repos ce ca
 „ractère composite et il faut probablement le définir
 „comme une association de chromosomes alvéolisés et
 „réticulisés”.

1) V. GRÉGOIRE et A. WYGAERTS. Réconstitution du noyau et formation des chromosomes. La Cellule, T. XXI, 1904. V. GRÉGOIRE. l'Elément chromosomique dans les cellules végétales. La Cellule, T. XXIII, 1906.

2) V. GRÉGOIRE. l. c. 1904, p. 64.

Met deze beschouwingwijze, voor zoover zij althans de chemische geaardheid van de kernsubstantie betreft, komt die van VAN WISSELINGH¹⁾ het meest overeen.

Ook deze onderzoeker neemt geen verschil aan tusschen een achromatisch substraat en chromatische korrels. Hij beschouwt het chromatisch element gevormd uit dikkere deelen, onregelmatig verspreid en verbonden met elkaar door dunnere chromatin-massa's.

STRASBURGER²⁾ neemt behalve de genoemde chromatische en achromatische substanties: de *linin* en de ware *chromatin*, nog eene derde impregneerende substantie van nucleairen oorsprong aan, die de ware structuur der chromosomen in de rustende kern onduidelijk zou maken.

SIJPKENS³⁾ heeft bezwaar tegen het aannemen van de aanwezigheid van *linin* en *chromatin*, hij vindt n.l., dat in de stadia, waarin de chromosomen homogene staafjes zijn, van linin niets te bemerken is. Weliswaar neemt STRASBURGER, om dit te verklaren, aan, dat in de prophasen linin in chromatin overgaat en in de telophasen chromatin weer in linin, doch voor

¹⁾ G. VAN WISSELINGH. Ueber das Kerngerüst. Zweite Beitrage zur Kenntniss der Karyokinese. Bot. Zeitg. Bd. 57.

²⁾ E. STRASBURGER. Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche. Hist. Beitr. Heft I, Jena 1888, p. 33. E. STRASBURGER. Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich. Jena 1905.

³⁾ B. SIJPKENS. Die Kernteilung bei *Fritillaria imperialis*. Recueil des travaux bot. Néerl. Vol. 2, 1904, p. 8—55.

deze aanname ontbreken ook maar eenigszins overtuigende argumenten. SJKENS komt tot het resultaat, dat in de rustende kern een geanastomoseerd netwerk aanwezig is, welks deelen eene homogene samenstelling bezitten.

Wat nu de nadere opvattingwijze omtrent den bouw van het kernnet aangaat, zoo heeft de meening van GRÉGOIRE van eenen alveolairen bouw van dit net een sterk voorstander gevonden in STOMPS¹⁾.

Deze laatste onderzoeker tracht bovendien uit de werkingen van de vacuolen eene verklaring te geven voor de bewegingsverschijnselen der chromosomen, die zich gedurende de deeling voordoen, op welk punt wij later zullen terugkomen. STOMPS denkt zich, geheel in overeenstemming met GRÉGOIRE, den rusttoestand der kernen uit eene voorgaande deeling als volgt tot stand gekomen: in de chromosomen treden vacuolen op, die aanvankelijk klein zijn, doch in omvang toenemen en zoodoende de chromatistische zelfstandigheid uitedrukken tot dunne draden en vliezen, terwijl op de hoekpunten, waar 3 vacuolen aan elkander grenzen, dikkere chromatinklompjes overblijven, die het voorkomen kunnen hebben van zelfstandige granulaties. De vacuolen worden nu nog grooter, totdat ze eindelijk de chromosomen geheel in een schuim veranderen, terwijl de afzonderlijke, gealveoliseerde chromosomen zóó aaneensluiten, dat zij samen slechts één groot netwerk schijnen te vormen.

¹⁾ TH. J. STOMPS. Kerndeeling en Synapsis bij *Spinacia oleracea*. L. Diss. Amsterdam 1910.

Ook Prof. H. DE VRIES ¹⁾ deelt deze opvatting blijkens eene kortelings gehouden redevoering.

Tegenover de opvattingen van de hierboven genoemde onderzoekers, die eenen alveolairen bouw van de rustende kern aannemen, staan andere. STRASBURGER ²⁾ beschouwt de chromatische substantie als opgebouwd uit zelfstandige lichaampjes (*phangenen*), die zich tot groepjes zouden vereenigen en zich in chromosoombanden rangschikken en zodoende de z.g. *chromomeren* zouden vormen (*idem* van WEISMANN).

Wat de chemische geaardheid van den kernwand betreft, algemeen wordt aangenomen, dat deze wand uit achromatische substantie is opgebouwd. Omtrent zijne morphologische beteekenis is men echter weder niet tot overeenstemming in opvattingen gekomen. STRASBURGER ³⁾ zegt in 1888: „*die Kernwandung ist eine „Hautschicht, mit der sich das umgebende Cytoplasma „gegen die Kernhöhle abgrenzt*”, en het meerendeel der botanisten beschouwt den kernwand als eene periphere condensatie van het cytoplasma, en dan verschilt de kernwand dus noch in oorsprong noch in constitutie van eenen willekeurigen anderen vacuolewand. Andere onderzoekers nemen daarentegen aan, dat de kernwand eene bijzondere vorming is van het kernplasma.

Volgens STOMPS ⁴⁾ is de kernwand een *tonoplast* of

¹⁾ Prof. H. DE VRIES. Vacuolen. Redevoering gehouden te Utrecht 14 Oct. 1910. J. VAN BROEKHOVEN, Utrecht.

²⁾ E. STRASBURGER. l. c. 1905.

³⁾ E. STRASBURGER. Histol. Beitr. Heft 1, 1888, S. 30.

⁴⁾ STOMPS. l. c., 1910, p. 132.

vacuolewand en het kernsap met het celvocht te vergelijken, voor welke opvatting hij argumenten aanvoert, ontleend aan zijne waarneming omtrent de vormingswijze van den kernwand.

Bij het einde eener deeling ziet hij n.l. tusschen de aan de polen opgehoopte vrij in het protoplasma liggende chromosomen, kleine vacuolen zichtbaar worden, welke door opzwellling de chromosomen uiteendringen en hen ten slotte omgeven, waardoor de kernwand gevormd wordt, hetgeen hij vooral duidelijk meende waar te nemen bij de homoiotypische deeling in de pollenmoedercellen van *Spinacia oleracea*.

Een ander argument voor zijne opvattingswijze is het grooter worden der vacuolen in het cytoplasma in de stadia, dat er geen kernwand aanwezig is en het verkleinen dezer vacuolen na het optreden van dezen kernwand.

§ 3. DE PROPHASEN DER SOMATISCHE KERNDDELING.

Aanvankelijk meende men, dat in de eerste stadia der prophasen, het chromatin eenen continuen draad gaat vormen en de chromosomen dan althans tijdelijk hunne individualiteit zouden verliezen, terwijl hetzelfde zou gelden voor bepaalde stadia der telophasen. Deze opvatting is nog in 1902 door HOTTES¹⁾ verdedigd, maar heeft sedert sterke bestrijding ondervonden.

¹⁾ CH. HOTTES. Ueber den Einfluss von Druckwirkungen auf die Wurzel von *Vicia faba*. Inaugural Dissertation 1902. S. 16.

GRÉGOIRE en WYGAERTS¹⁾ beschouwen de chromosomen vanaf het begin der prophase als individueel, en ontkennen beslist elke vorming van een doorlopend spireem.

Volgens deze onderzoekers zouden bij den aanvang der kerndeeling, de gealveoliseerde chromosomen, door kleiner worden der alveolen, iets van elkaar terugtrekken, waardoor bij de vegetatieve kerndeeling uit het eene groote kernnet een diploïd aantal kleine netwerken zou ontstaan, ieder een gealveoliseerd chromosoom voorstellend, welke netwerken zich dan verder min of meer tot banden zouden samentrekken. Deze gealveoliseerde chromosoombanden contraheeren ook daarna, door geleidelijk afnemen in grootte der vacuolen, steeds meer; de alveolen worden onduidelijk en verdwijnen ten slotte voor het oog, waardoor de homogene chromosoomstaafjes zouden ontstaan.

GRÉGOIRE en WYGAERTS geven dan ook voor een chromosoom van *Trillium* de volgende definitie: „*c'est tout simplement un ruban chromosomique, forme par le tassement, le ramassement de la substance, qui constitue la trame des bandes alvéolaires réticulées. Il ne résulte pas d'un arrangement linéaire ou autre, de corpuscules chromatiques autonomes sur un ruban achromatique*”.

Tot dezelfde resultaten kwam MANO²⁾ bij zijne studie der vegetatieve kerndeeling van *Solanum tuberosum* en *Phaseolus vulgaris*.

1) GÉGOIRE et WYGAERTS. l. c. 1904, p. 38.

2) THOMAS MARTENS MANO. Nucléole et chromosomes dans le méristème racinaire de *Solanum tuberosum* et *Phaseolus vulgaris*. La Cellule, T. XXII 1905. p. 57.

Ook deze onderzoeker neemt geenen continuen draad aan in pro- en telophasen. Verder bestrijdt hij de meening van WAGER ¹⁾, als zouden de chromosomen ontstaan uit den nucleolus. Volgens WAGER zouden nl. bij *Phaseolus* in de telophase der voorafgaande deeling de chromosomen, aanvankelijk met elkaar verbonden door een lininenetwerk, zich grootendeels vereenigen en een volumineuzen nucleolus vormen. In de prophase zou het nucleaire netwerk, dat buiten den nucleolus de kern vult, aan den nucleolus chromatin onttrekken en zoo een continuen draad vormen, die zich dan later in chromosomen zou segmenteeren.

MANO nu ziet den nucleolus in den vorm van verscheidene druppeltjes verschijnen, onafhankelijk van het chromatinnetwerk, welke druppeltjes successievelijk tot eene nucleaire massa zouden samenvloeien. Hij laat, evenals GRÉGOIRE, de chromosomen uit het chromatisch kernnet ontstaan zonder dat daarbij de nucleolus een rol speelt.

Op het einde der prophase, op het oogenblik, dat de spoel zich vormt in het cytoplasma, zijn de chromosomen steeds geconstitueerd uit 2 longitudinale helften, die meer of minder om elkaar gestrengeld zijn.

Deze longitudinale splitsing der moederchromosomen in de prophase heeft plaats door eene longitudinale splijting van de chromatische staafjes. Er treden hierin seriën spleetjes op in lengterichting (welke spleetjes STOMPS als zwellende vacuolen beschouwt), terwijl aan-

¹⁾ WAGER, The nucleolus and nuclear division in the Root-apex of *Phaseolus*. Ann. of Bot. XXIII, 1904.

vankelijk de beide ontstane helften door anastomosen verbonden blijven, welke, zoodra de vacuolen eene voldoende grootte hebben bereikt om eene doorlopende overlansche reeks te vormen, afbreken, zoodat dan de chromosomenhelften vrijkomen.

Volgens STOMPS is de longitudinale deeling niet de deeling van eene serie zelfstandige chromatische lichaampjes, gefixeerd op de chromosoomstaaf, zooals STRASBURGER e.a. meenen, maar bestaat zij uit de longitudinale deeling van chromatische banden, gevormd door de boven besproken concentratie der chromosoomnetwerken.

Aanvankelijk zijn de longitudinaal gesplitste chromosomen nog door eenen kernwand omgeven, die echter spoedig verdwijnt, waardoor de chromosomen in het cytoplasma van de cel komen te liggen. Hoe dit echter precies in zijn werk gaat, en hoe de nucleolus zich in dit stadium gedraagt, hierover zijn de onderzoekers bij de verschillende onderzochte planten het niet eens en dit proces verloopt dan ook waarschijnlijk niet volgens éézelfde schema.

Terwijl er opgaven zijn, dat de kernwand nog aanwezig is, terwijl de nucleolen al gedesorganiseerd worden en in meerdere lichaampjes uiteenvallen [bij *Pinus laricio* door MOTTIER¹⁾; bij *Larix* door STRASBURGER²⁾], zijn er tevens gevallen bekend, waarbij de kernlichaam-

¹⁾ DAVID MOTTIER. Beiträge zur Kenntniss usw. Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, S. 195.

²⁾ E. STRASBURGER. Karyokinetische Probleme. Jahrb. f. wiss. Bot. 1895.

pjes nog aanwezig zijn, wanneer de kernwand reeds lang verdwenen is en de chromosomen zich reeds tot de kernplaat rangschikken.

Het meest voorkomende geval bij de *Angiospermen* schijnt echter dat te zijn, waarbij gedurende het tijdsverloop, waarin de kernwand verdwijnt en de kinoplasma-draden in de kernholte binnendringen de nucleolus uiteenvalt in meerdere lichaampjes van verschillende grootte, die ten slotte geheel of gedeeltelijk oplossen in het cytoplasma. Dit vond MOTTIER ¹⁾ bijv. bij *Hel-leborus foetidus*, *Podophyllum peltatum* en bij eenige *Liliumsoorten*.

Volgens SIJPKENS ²⁾ verdwijnt de kernwand door oplossing, niet opeens in zijn geheel maar deelsgewijze en deze onderzoeker heeft in stadia, waarin reeds de ontwikkeling van de spoel begonnen is, nog vaak resten van den kernwand waargenomen. SIJPKENS neemt op dit tijdstip ook het verdwijnen van den nucleolus waar, niet door het uit elkaar vallen in stukken, maar door een geleidelijk oplossen. Wat de verklaring der functie van den nucleolus voor de rustende en de deelende kern betreft, hierover is SIJPKENS tot geen resultaat gekomen.

Ook over de vraag, of de oplossende nucleolen een rol spelen bij de vorming der definitieve chromosomen en bij het ontstaan der spoel, loopten de meeningen zeer uiteen. De opvatting, dat de kernlichaampjes zouden

¹⁾ MOTTIER. l. c. 1897, p. 178.

²⁾ B. SIJPKENS. Die Kernteilung bei *Fritillaria imperialis*. Recueil des trav. bot. Néerl. Vol. 2 1904 p. 33.

dienen voor den groei der chromosomen, vindt tegenpraak in het feit, dat ze bij meerdere planten nog onverminderd in grootte aanwezig zijn, op het tijdstip, dat de chromosomen reeds geheel gevormd zijn en wordt dan ook bestreden door GRÉGOIRE, MANO ¹⁾ en anderen, die de chromosomen geheel onafhankelijk van den nucleolus uit het chromatisch kernnet laten ontstaan.

STRASBURGER ²⁾ vóór 1888 ook van meening, dat de nucleolus dient als voedsel voor de chromosomen, wijzigde in dat jaar deze opvatting en zocht een verband tusschen het verdwijnen van den nucleolus en den opbouw der spoeldraden. In 1897 zegt hij ³⁾ hierover: „Zwischen Kern und Kinoplasma besteht also, allem Anscheine nach, ein sehr nahes Verhältniss und ich gründe auf dasselbe die Ansicht, dass die Nucleolar-substanz einen Reservestoff repräsentiert aus dem das Kinoplasma nach Bedarf schöpft und durch dessen Aufnahme seine Thätigkeit erhöht wird.“

STRASBURGER zag nl. den nucleolus verdwijnen op het tijdstip van de spoelvorming en merkte op, dat het kinoplasma van de spoeldraden na dat oplossen zich intensiever kleurde. Zijne beschouwingen leidden in 1900 tot de uitspraak ⁴⁾:

„Meine Beobachtungen sprechen auch jetzt noch dafür, dass das Kinoplasma durch Aufnahme von Nucleolar-

1) THOMAS MARTENS MANO. La Cellule, T. XXII 1e fasc. 1905. p. 57.

2) E. STRASBURGER. Histol. Beitr. Heft I, 1888, S. 136.

3) E. STRASBURGER. Ueber Cytoplasmastructuren, Kern- und Zelltheilung. Jahrb. f. wiss. Bot., 1897, Bd. 30, S. 379.

4) E. STRASBURGER. Histol. Beitr., Heft VI, 1900 S. 125.

„substanz activirt wird und dass sein Mengenverhältniss
 „im Cytoplasma und im Zellkern wächst oder sinkt,
 „je nachdem die Nucleolen sich lösen oder in fester
 „Form wieder auftauchen. Dem Schwund der Nucleolen
 „in den Kernen folgt der Hohepunkt der Ausbildung
 „der Spindelfasern und Verbindungsfäden, das Wieder-
 „auftreten der Nucleolen in den Kernen beginnt anderer-
 „seits, wenn die Spindelfasern ihre Aufgabe vollendet
 „haben; die Verbindungsfäden sich rückzubilden beginnen
 „und den violetten Farbstoff nicht mehr festhalten”.

§ 4. DE AUTONOMIE EN HET AANTAL DER CHROMOSOMEN.

Verreweg de meerderheid der cytologen is overtuigd, dat de chromosomen hunne individualiteit gedurende de rustphase van de kernen behouden. Algemeen wordt door hen aangenomen, dat de chromosomen, die in eene prophase verschijnen, de dochterchromosomen zijn van de vorige deeling. Deze chromosomen zouden dan gedurende de rustperiode van de kern in massa zijn vermeerderd en weer dezelfde grootte bereikt hebben, als de moederchromosomen der vorige deeling, welke laatste eigenschap BOVERI *proportionale kerngroei* noemt.

Als versterking voor zijne opvatting der autonomie van de chromosomen gedurende de rustperiode, laat GRÉGOIRE¹⁾ het feit gelden, dat hij in de prophasen geen continu spirema kan waarnemen, maar direct de chro-

¹⁾ V. GRÉGOIRE et A. WYGAERTS. l. c. 1904. p. 29.

mosomen als zoodanig ziet optreden, alhoewel bij sommige onderzoekers de aannahme van eenen doorloopenden kerndraad wel gepaard gaat met de onderstelling van de autonomie der chromosomen. Zoo geldt dat bijv. voor STRASBURGER¹⁾. Het is evenwel, zooals GRÉGOIRE terecht opmerkt, gewrongen zich voor te stellen, dat de chromosomen eerst tot eenen continuen draad zouden samensmelten, en het uitblijven van een continu spireem past beter bij de opvatting der genoemde autonomie. De besproken verschijnselen in prophasen en de nog te bespreken in telophasen, wijzen volgens dezen laatsten onderzoeker ook op het blijven voortbestaan der gealveoliseerde chromosomen. Ieder chromosoom vormt volgens hem, zooals wij ook reeds vroeger bespraken, op zichzelf een netwerk en deze netwerken naast elkaar vormen de kern in rusttoestand.

Onafhankelijk van deze opvatting der autonomie der chromosomen, doch door vele onderzoekers wel als eene bevestiging hiervan aangehaald, is het verschijnsel van het constant zijn van het aantal chromosomen te noemen in de deelende cellen van eenzelfde plantensoort, welk feit tallooze malen opgemerkt en besproken is, alhoewel hiervan voor zooverre het de 2x-generatie betreft, wel kleine afwijkingen gevonden zijn. Het komt n.l. meermalen voor, dat men

¹⁾ E. STRASBURGER. Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen, Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung. *Histol. Beitr.* IV, Jena 1892, S. 148. E. STRASBURGER. Ueber periodische Reduction der Chromosomenzahl im Entwicklungsvorgang der Organismen. *Biol. Centralbl.* Bd. XIV.

in vegetatieve cellen, die nog slechts enkele deelingen hebben te volvoeren, zooals die, welke op eenigen afstand van het vegetatiepunt liggen, en tapetencellen, die in deeling zijn, één of meer chromosomen te veel of te weinig vindt.

Meerdere gevallen hiervan zijn in de literatuur besproken; zoo nam MOTTIER¹⁾ bijv. bij zich deelende tapetencellen bij *Podophyllum* dikwijls verschillende chromosomen-aantallen waar, terwijl SJKENS²⁾ bij *Fritillaria imperialis* hetzelfde verschijnsel in de protoplasmatische wandbekleding van den embryozak waarnam. Deze laatste onderzoeker haalt nog verscheidene andere waarnemers aan, als GUIGNARD, VAN WISSELINGH, DIXON, SMITH en MOLL, die bij hunne onderzoekingen ook hetzelfde opmerkten. Het bedoelde verschijnsel neemt men echter als regel niet waar bij cellen, die door herhaalde deelingen de plant zullen opbouwen en evenmin bij cellen der x-generatie, die voor de voortplanting langs geslachtelijken weg zullen moeten zorgdragen. De thans algemeen gehuldigde opvatting is dan ook wel, dat „normaal” het aantal chromosomen bij eenzelfde plantensoort constant is, met deze restrictie, dat we steeds verschil moeten maken tusschen de vegetatieve cellen van de plant en de geslachtelijke. De eerste bezitten een aantal chromosomen, dat tot heden steeds,

1) D. M. MOTTIER. Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monocotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, bd. 30, p. 190.

2) B. SJKENS. Die Kernteilung bei *Fritillaria imperialis* Recueil des trav. bot. Néerl. Vol. 2 1904, p. 44—45.

een paar gevallen buitengesloten, het dubbele is gebleken te zijn van het aantal, dat wij vinden in de generatieve cellen. Men zegt daarom, dat de eerste eene *diploid*, de laatste een *haploid* aantal chromosomen bezitten. Als voorbeeld voor de bedoelde uitzonderingsgevallen, waarbij dus het aantal chromosomen der x-generatie niet het haploide is, moet de spontane vermeerdering van het aantal chromosomen in de onderste kern van den embryozak van *Lilium*-soorten aangevoerd worden, welk geval STRASBURGER ¹⁾ evenwel in 1908 tot zijne juiste beteekenis heeft teruggebracht.

Uit de talrijke verrichtte onderzoekingen in den loop der laatste 30 jaren bleek, dat de chromosomenaantallen zeer verschillend kunnen zijn voor verschillende soorten en er zijn voorbeelden van zeer uiteenloopende aantallen bekend, zooals op onderstaande tabel te zien is.

Deze tabel geeft een overzicht van de mij bekende chromosomen-aantallen van *Angiospermen*, evenwel leg ik er den nadruk op, dat ze volstrekt geen aanspraak mag maken op volledigheid, aangezien de hierover bestaande literatuur buitengewoon uitgebreid en verspreid is. Ik heb gemeend het overzicht duidelijker te maken, door de planten te rangschikken volgens het systeem door ENGLER ²⁾ aangegeven.

¹⁾ E. STRASBURGER. Chromosomenzahl, Plasmastructur, Vererbungssträger und Reductionsteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. XIV, 3. Heft, 1908, S. 487.

²⁾ ADOLF ENGLER. Syllabus der Pflanzenfamilien. Eine Übersicht über das gesamte Pflanzensystem. Berlin 1909.

ANGIOSPERMAE.

MONOCOTYLEDONEAE.

SOORTNAAM. 1)	HAPLO- ID.	DIPLO- ID.	FAMILIENAAM.	WAARNEMER. 2)
2 ^e Rij. <i>Helobiae</i> .				
Najas major	6	12	Potamogetonaceae.	GUIGNARD 1)
Zostera marina	6	12	„	O. ROSENBERG 2)
4 ^e Rij. <i>Glumiflorae</i> .				
Triticum vulgare	8	16	Gramineae.	O. HERTWIG 3)
Saccharum officinarum . . .	14	28	„	W. FRANCK 4)
8 ^e Rij. <i>Farinosae</i> .				
Tradescantia discolor . . .	12		Commelinaceae.	E. STRASBURGER 5)
9 ^e Rij. <i>Liliiflorae</i> .				
Fritillaria imperialis . . .		60	Liliaceae.	B. SIJPKENS 6) en V. WISSELINGH 80)
Yucca		54-56	„	C. MÜLLER 7)
Paris quadrifolia		24	„	A. ERNST 8)
Muscari neglectum	24		„	E. STRASBURGER 9)
Galtonia candicans	8	16	„	E. STRASBURGER 10) en MIYAKE 75)

27

1) Waar de soortnaam niet vermeld wordt, was deze mij onbekend.

2) In enkele gevallen was de waarnemer mij onbekend en werd de naam van den schrijver vermeld, bij wien de betreffende opgave werd gevonden.

SOORTNAAM.	HAPLO- ID.	DIPLO- ID.	FAMILIENAAM.	WAARNEMER.
9 ^e Rij. <i>Liliiflorae</i> Vervolg.				
Scilla non scripta	8		Liliaceae.	J. OVERTON 11)
Allium moly	7		"	K. MIYAKE 75)
" fistulosum	8	16	"	E. STRASBURGER 12)
" victorialis	8		"	K. MIYAKE 75)
" cepa	8		"	K. MIYAKE 75)
" ursinum	8		"	GUIGNARD 13)
Trillium grandiflorum . .		12	"	A. ERNST 14)
" cernuum		12	"	A. ERNST 14)
Lilium martagon	12		"	E. STRASBURGER 15)
" candidum	12	24	"	CH. ALLEN 81)
Chlorophytum sternbergian.	12		"	CH. ALLEN 15)
Convallaria majalis . . .	16		"	CH. ALLEN 15)
Tulipa (verschill. soorten) .	12		"	GUIGNARD 16)
Hyacinthus orientalis . . .	8		"	E. HYDE 17)
Alstroemeria	8		"	E. STRASBURGER 18)
Leucojum vernalium	12	24	"	J. OVERTON 19)
Funkia ovata		48	"	M. SYKES 82)
" sieboldiana		48	"	M. SYKES 82)

SOORTNAAM.	HAPLO- ID.	DIPLO- ID.	FAMILIENAAM.	WAARNEMER.
10 ^e Rij. <i>Scitamineae.</i>				
Musa dole		8	Musaceae.	G. TISCHLER 74)
„ Radjah Siam		16	„	G. TISCHLER 74)
„ Kladi		24	„	G. TISCHLER 74)
Canna indica	8		Cannaceae.	KOERNICKE 77) en E. STRASBURGER 78)
11 ^e Rij. <i>Microspermae.</i>				
Cyripedilum barbatum. .	16		Orchidaceae.	E. STRASBURGER 20)
Gymnadenia conopsea . .	16		„	E. STRASBURGER 21)
Himantoglossum hircinum.	16		„	E. STRASBURGER 21)
Orchis masculata	16		„	E. STRASBURGER 21)
Neottia nidus avis	16		„	GUIGNARD 22)
Listera ovata	16		„	GUIGNARD 22)
Thismia clandestina . . .	6-8		Burmanniaceae.	MEYER 76)

DICOTYLEDONEAE.
1e Onderklasse Archichlamydeae.

SOORTNAAM.	HAPLO- ID.	DIPLO- ID.	FAMILIENAAM.	WAARNEMER.
2 ^e Rij. <i>Piperales</i> .				
Houttuynia cordata . . .		52-56	Saururaceae.	SHIBATA en MIYAKE 23)
12 ^e Rij. <i>Urticales</i> .				
Elatostema sessile. . . .		32	Urticaceae.	E. STRASBURGER 24)
„ acuminatum. . . .	16		„	E. STRASBURGER 24)
Urtica dioica.	16	32	„	E. STRASBURGER 24)
Cannabis sativa	10	20	Moraceae.	E. STRASBURGER 25)
16 ^e Rij. <i>Polygonales</i> .				
Rumex acetosa L.	8		Polygonaceae.	F. ROTH 26)
„ hispanicus Koch	8		„	F. ROTH 26)
„ arifolius All	8		„	F. ROTH 26)
„ nivalis H	8		„	F. ROTH 26)
„ scutatus L	12		„	F. ROTH 26)
„ acetosella L	16		„	F. ROTH 26)
„ cordifolius.	20		„	F. ROTH 26)

SOORTNAAM.	HAPLO- ID.	DIPLO- ID.	FAMILIENAAM.	WAARNEMER.
17 ^e Rij. <i>Centrospermae.</i>				
Spinacia oleracea L . . .	6	12	Chenopodiaceae.	TH. STOMPS 27)
Beta vulgaris	8	16	"	Mej. MATTHIJSSEN 28)
Melandryum rubrum . . .	12	24	Caryophyllaceae.	E. STRASBURGER 29)
18 ^e Rij. <i>Ranales.</i>				
Thalictrum minus	12	28	Ranunculaceae.	J. OVERTON 30)
" purpurascens	24	48	"	J. OVERTON 31)
Aconitum napellus	12	24	"	J. OVERTON 32)
Helleborus foetidus . . .	12	24	"	E. STRASBURGER 33)
" viridis	12		"	W. FRANCK 34)
Paeonia	12	24	"	O. HERTWIG 35)
Podophyllum peltatum . . .	8	16	Berberidaceae.	O. HERTWIG 35)
Calycanthus floridus		16	Calycanthaceae.	B. NĚMEC 36) en J. OVERTON 73)
19 ^e Rij. <i>Rhoeadales.</i>				
Capsella bursa pastoris . . .		32	Cruciferae.	E. STRASBURGER 37) en LAIBACH 38)

SOORTNAAM.	HAPLO- ID.	DIPLO- ID.	FAMILIENAAM.	WAARNEMER.
19 ^e Rij. <i>Rhoeadales</i> Vervolg.				
Brassica napus		32	Cruciferae.	E. STRASBURGER 37) en LAIBACH 38)
Lunaria biennis		24	"	E. STRASBURGER 37) en LAIBACH 38)
Sisymbrium strictissimum .		16	"	E. STRASBURGER 37) en LAIBACH 38)
Iberis pinnata		16	"	E. STRASBURGER 37) en LAIBACH 38)
Alyssum (verschill. soorten)		16	"	E. STRASBURGER 37) en LAIBACH 38)
Stenophragma thalianum .		10	"	E. STRASBURGER 37) en LAIBACH 38)
20 ^e Rij. <i>Sarraceniales</i> .				
Drosera longifolia		40	Droseraceae.	O. ROSENBERG 39)
" rotundifolia		20	"	O. ROSENBERG 39)
" obovata		30	"	O. ROSENBERG 39)

SOORTNAAM.	HAPLO- ID.	DIPLO- ID.	FAMILIENAAM.	WAARNEMER.
21 ^e Rij. <i>Rosales</i> .				
Philadelphus coronarius.	10		Saxifragaceae.	P. VAN DER ELST 40)
Rubus (verschill. soorten)	6		Rosaceae.	E. STRASBURGER 41)
Rosa livida	8	16	"	E. STRASBURGER 42)
" cinnamora	8	16	"	E. STRASBURGER 42)
" canina	8	16	"	E. STRASBURGER 42)
" glauca		33-34	"	O. ROSENBERG 43)
Alchimilla arvensis	16	32	"	W. MÜRBECK 44)
Eualchemilla	32	64	"	W. MÜRBECK 44)
Cytisus laburnum	24	48	Leguminosae.	H. WINKLER 45)
" adami	24	48	"	H. WINKLER 45)
Vicia faba	6	12	"	B. NĚMEC 46)
Pisum sativum	7	14	"	E. STRASBURGER 47)
				en CANNON 79)
Dolichos multiflorus		24	"	B. NĚMEC 48)
22 ^e Rij. <i>Geraniales</i> .				
Mercurialis annua	8	16	Euphorbiaceae.	E. STRASBURGER 49)

SOORTNAAM.	HAPLO- ID.	DIPLO- ID.	FAMILIENAAM.	WAARNEMER.
28 ^e Rij. <i>Myrtiflorae</i> .				
Daphne alpina	9		Thymelaeaceae.	E. STRASBURGER 50)
„ mezereum	9		„	E. STRASBURGER 50)
Gnidia carinata.	9		„	E. STRASBURGER 50)
Wikstroemia canescens. .	9		„	E. STRASBURGER 51)
„ indica	26	52	„	E. STRASBURGER 52)
Oenothera Lamarckiana .	7	14	Onagraceae.	GATES 53)
„ biennis	7	14	„	en GEERTS 54)
„ grandiflora	7	14	„	GATES 55)
„ lata.	7	14	„	BRADLEY MOORE DAVIS 56)
„ rubrinervis	7	14	„	GATES 57)
„ laevifolia.	7	14	„	GATES 58)
„ nanella	7	14	„	GATES 55)
„ oblonga	7	14	„	GATES 59)
„ albida	7	14	„	MISS LUTZ 60)
„ gigas	14	28-29	„	MISS LUTZ 60)
				MISS LUTZ 61)

2e Onderklasse Metachlamydeae Sympetalae.

SOORTNAAM.	HAPLO- ID.	DIPLO- ID.	FAMILIENAAM.	WAARNEMER.
<i>6^e Rij. Tubiflorae.</i>				
Solanum lycopersicum	12	24	Solanaceae.	H. WINKLER 62)
„ nigrum	36	72	„	H. WINKLER 62)
„ tubingense	36		„	H. WINKLER 62)
„ Darwinianum	24		„	H. WINKLER 62)
„ Gaertnerianum	36	72	„	H. WINKLER 62)
„ protens	12		„	H. WINKLER 62)
„ Koelreuterianum	12		„	H. WINKLER 62)
<i>7^e Rij. Plantaginales.</i>				
Plantago lanceolata		12	Plantaginaceae.	B. NĚMEC 72)
<i>9^e Rij. Cucurbitales.</i>				
Bryonia dioica			Cucurbitaceae.	E. STRASBURGER 63)

SOORTNAAM.	HAPLO- ID.	DIPLO- ID.	FAMILIENAAM.	WAARNEMER.
10 ^e Rij. <i>Campanulatae.</i>				
Antennaria dioica	12	24	Compositae.	O. JUEL 64)
" alpina		50	"	O. JUEL 64)
Taraxacum confectum . . .	8	16	"	O. ROSENBERG 65)
" (verschill. soorten)	13	26	"	O. JUEL 67)
Hieracium umbellatum . . .	9	18	"	O. ROSENBERG 66)
" auricula	9	18	"	O. ROSENBERG 66)
" venosum	7	14	"	O. ROSENBERG 66)
" excellens	17	34	"	O. ROSENBERG 66)
" flagellare	21	42	"	O. ROSENBERG 66)
Crepis japonica		16	"	TAHARA 68)
" tectorum		8	"	O. JUEL 69)
" virens	3	6	"	O. ROSENBERG 70)
Calendula		38	"	O. ROSENBERG 71)
Campanula grandis		16	Campanulaceae.	B. NĚMEC 72) en J. OVERTON 73)

LITERATUUR. 1)

- 1) L. GUIGNARD. La double fécondation dans le *Najas major*. Journ. de Bot., Bd. XV, 1901.
- 2)* O. ROSENBERG. Ueber die Pollenbildung von *Zostera*. Upsala 1901. Meddelande fran Stockholms Högskolas Botaniska Institut.
- 3) O. HERTWIG. Allgemeine Biologie. Jena 1909. G. Fischer.
- 4) W. J. FRANCK. Deze dissertatie 1911.
- 5) E. STRASBURGER. Histologische Beiträge 1888. Heft I, S. 38—60.
- 6) B. SIJKENS. Die Kernteilung bei *Fritillaria imperialis*. Recueil des trav. bot. Néerl. Vol. II, 1904 p. 31.
- 7) CLEMENS MÜLLER. Ueber karyokinetische Bilder in den Wurzelspitzen von *Yucca*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLVII, Heft 1, 1909.
- 8)* A. ERNST. Chromosomenreduction, Entwicklung des Embryosackes und Befruchtung bei *Paris quadrifolia* L. und *Trillium grandiflorum*. Flora 1902, Bd. 91. Ergz. heft I, S. 1.
- 9) E. STRASBURGER. l. c. (5).
- 10) E. STRASBURGER. Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reductionsteilung. Histol. Beitr. 1909. Heft VII, S. 34.
- 11) J. B. OVERTON. Ueber die Reduction der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Vierteljahrshr. d. Naturf. Ges. in Zurich 1893. Bd. 38, S. 3.
- 12) E. STRASBURGER. l. c. (5).
- 13) GUIGNARD. Nouvelles recherches p. 75.
- 14) A. ERNST. l. c. (8).
- 15) E. STRASBURGER. l. c. (5).
- 16)* GUIGNARD. Nouvelles études sur la fécondation. Ann. des sciences. nat. Bot. Ser. VII, T. 14, p. 238.

1) De met een * geteekende verhandelingen werden, slechts enkele uitgezonderd, door mij als referaat in het Botan. Centralblatt gelezen.

- 17)* E. HYDE. The reduction division in the Antheres of *Hyacinthus orientalis*. *Ohio Naturalist* IX, 1909, p. 539.
- 18) E. STRASBURGER. l. c. (5).
- 19) OVERTON. l. c. (11).
- 20) E. STRASBURGER. l. c. (5).
- 21) E. STRASBURGER. Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche *Histol. Beitr.* Heft I, 1888, S. 240.
- 22)* GUIGNARD. l. c. (16).
- 23)* SHIBATA und MIYAKE. Ueber Parthenogenesis bei *Houttuynia cordata*. *The Bot. Magazine Tokyo*. 1908. Vol. XXII, p. 141.
- 24) E. STRASBURGER. Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei *Urticaceen*. *Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. 47. Heft 3. 1910, S. 245—288.
- 25) E. STRASBURGER. Ueber geschlechtsbestimmende Ursachen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1910, Bd. 48, Heft 4, S. 465—466.
- 26)* FRANZ ROTH. Die Fortpflanzungsverhältnisse der Gattung *Rumex*. *Diss. Bonn.* 1907. *Verh. d. Naturh. Ver. der Pr. Reinl. und Westf.* 63. 1906, S. 327—329.
- 27) TH. J. STOMPS. Kerndeeling en Synapsis bij *Spinaciaoleracea* L. *Diss. Amsterdam* 1910.
- 28) Mej. MATTHIJSEN. Nog niet gepubliceerde waarneming.
- 29) E. STRASBURGER. l. c. (25).
- 30)* J. B. OVERTON. On the Organization of the nuclei in pollen-mothercells of certain plants with especial reference to the permanence of the chromosomes. *Annals of Bot.* XXIII, No. 89, 1909.
- 31)* J. B. OVERTON. Ueber Parthenogenesis bei *Thalictrium purpurascens* Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 22, 1904, S. 274—283.
- 32) J. B. OVERTON. l. c. (11).
- 33) E. STRASBURGER. l. c. (5).
- 34) W. J. FRANCK. l. c. (4).
- 35) O. HERTWIG. l. c. (3).

- 36) B. NĚMEC. Das Problem der Befruchtungsvorgänge. Berlin 1910. S. 384.
- 37) E. STRASBURGER. Chromosomenzahlen, Plasmastructuren, Vererbungsträger und Reductionstheilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1908. Bd. 45, Heft 3, S. 498.
- 38) Fr. LAIBACH, Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Beih. z. bot. Centralbl. Bd. XXII. Erste Abt. 1907, p. 191.
- 39)* O. ROSENBERG. Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* \times *rotundifolia*. Kgl. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. 43, 1909. No. 11. p. 1—63.
- 40) P. VAN DER ELST. Bijdrage tot de kennis van de zaadknopontwikkeling der Saxifragaceën. Diss. Utrecht 1909.
- 41) E. STRASBURGER. Chromosomenzahlen. Flora 1910. Bd. 100. S. 398—446.
- 42)* E. STRASBURGER. Die Apogamie der Eualchemillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLI. 1905. Heft 1, S. 88—164.
- 43)* O. ROSENBERG. Ueber die Chromosomenzahlen bei *Taraxacum* und *Rosa*. Svensk. bot. Tidskr. III, 1909. Heft 2, S. 150—162.
- 44)* Sv. MURBECK, Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchimilla*. Lunds. Univ. Arsskrift. Bd. 36, Afd. 2, No. 7. 1901.
- 45) HANS WINKLER, Ueber die Nachkommenschaft der *Solanum* Pfropfbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen. Zeitschr. f. Bot. 1910. 2. S. 1—39.
- 46) B. NĚMEC. I. c. (36).
- 47) E. STRASBURGER. Ueber die Individualität der Chromosomen und die Propfhybridenfrage. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 44. 1907.
- 48) B. NĚMEC. I. c. (36). S. 67.
- 49) E. STRASBURGER. I. c. (25).
- 50) E. STRASBURGER. I. c. (10) S. 34.
- 51) E. STRASBURGER. I. c. (41). S. 398—446.

- 52) E. STRASBURGER. Die Apogamie von *Wikstroemia indica* (L.), C. A. Mey, und das Verhalten der normalgeschlechtlichen Thymelaäceen. *Histol. Beitr.* Heft VII, 1909. S. 47—87.
- 53)* R. R. GATES. Hybridization and germcells of *O.* mutants. *Bot. Gaz.* Bd. 44. 1907. p. 1—21.
- 54) J. M. GEERTS. Ueber die Zahl der Chromosomen von *Oenothera Lamarckiana* Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 25, 1907. S. 191—195. Bd. 26a 1908. S. 608.
- 55) R. R. GATES. Further Studies of *Oenothera* cytology. *Science.* N. S. 1909. Vol. 29. p. 269.
- 56)* BRADLEY-MOORE-DAVIS. Cytological Studies on *Oenothera* I. Pollen development of *Oenothera grandiflora*. *Annals of Botany* 1909. Vol. XXIII. No. XCII.
- 57) R. R. GATES. Pollen Development in hybrids of *O. lata* \times *O. Lamarckiana*, and its relation to mutation. *Bot. Gaz.* Bd. 43. 1907. p. 81—115.
- 58)* R. R. GATES. A Study of reduction in *Oenothera rubrinervis*. *Bot. Gaz.* 1908. Bd. 46 p. 1—34.
- 59)* R. R. GATES. The chromosomes of *Oenothera*. *Science.* N. S. Vol. 27. 1908. p. 193—195.
- 60) ANNE M. LUTZ. Chromosomes of the somatic cells of the *Oenotheras*. *Science* N. S. Vol. 27, 1908, p. 335.
- 61) ANNE M. LUTZ. A preliminary note on the chromosomes of *Oenothera Lamarckiana* and one of its mutants: *O. gigas*. *Science.* N. S. Vol. 26. 1907. p. 151—152.
- 62) HANS WINKLER. l. c. (45).
- 63) E. STRASBURGER. l. c. (10).
- 64)* O. JUEL. Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. *Kgl. Svenska Vet. Akad. Handl.* Bd. 33, No. 5, 1900, S. 22—36.
- 65) O. ROSENBERG. l. c. (43).
- 66) O. ROSENBERG. Ueber die Embryobildung in der Gattung *Hieracium*. *Ber. d. d. bot. Ges.* 1906. Bd. 24, S. 157—161. O. ROSENBERG. Cytological Studies on the Apogamy in *Hieracium*. *Bot. Tidsskr.* 1907, Bd. 28, p. 143—170.

- 67)* O. JUEL. Die Tetradenteilung in der Samenanlage von *Taraxacum*. Arkiv. of Bot. Bd. 2, No. 4, 1904. *O. JUEL. Die Tetradenteilungen bei *Taraxacum* und andere Cichorieen Kgl. Svenska Vet. Akad. Handlingar 1905, Bd. 39, No. 4.
- 68)* M. TAHARA. Ueber die Zahl der Chromosomen von *Crepis japonica* Bench. The Botanical Magazine Tokyo 1910, Vol. XXIV.
- 69)* O. JUEL. l. c. (67).
- 70)* O. ROSENBERG. l. c. (43).
- 71) O. ROSENBERG. Ueber die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Flora 1904, Bd. 93, S. 251.
- 72) B. NĚMEC. l. c. (36).
- 73) J. B. OVERTON. Ueber Reductionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1906, Bd. 42, S. 125.
- 74) G. TISCHLER. Untersuchungen über die Entwicklung des Bananenpollens. I. Arch. f. Zellforschung 1910, 5, p. 622.
- 75) KIICHI MIYAKE. Ueber Reductionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1906, Bd. 42, S. 83.
- 76)* MEIJER. Untersuchungen über *Thismia clandestina*. Sonderabzug aus dem Bulletin des Naturalists de Moscou 1909.
- 77) KOERNICKE. Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. XXI, 1903, p. 120.
- 78) E. STRASBURGER. l. c. (42), S. 15.
- 79)* W. CANNON. The spermatogenesis of Hybrid Cotton. Bull. of the Torrey Bot. Club. Vol XXX, 1903, p. 519 ff.
- 80) VAN WISSELINGH. Ueber das Kerngerüst. Bot. Zeitg. Bd. 57, 1899, S. 169.
- 81) CHARLES E. ALLEN. Das Verhalten der Kernsubstanz während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von *Lilium canadense*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42, 1906, S. 72.
- 82)* MISS. M. G. SYKES. Note on the number of the somatic chromosomes in *Funkia*. Archiv für Zellforschung 1908, Bd. I, p. 526.

Wij zien in onze tabel eene groote variatie van getallen, hoewel toch de cijfers 6, 7, 8, 9, 12, 14, 16, 18, 24 het meest voorkomen.

Hierbij moet echter in aanmerking genomen worden, dat vele gelijkkluidende cijfers tot plantensoorten van hetzelfde geslacht behooren. Evenwel kunnen toch verschillende soorten van eenzelfde geslacht een verschillend aantal chromosomen bezitten en sommige soorten bevatten dan dikwijls een dubbel zoo groot aantal chromosomen als de andere representanten van dat geslacht, hoewel dit laatste volstrekt niet noodzakelijk is en ook allerlei andere verhoudingen optreden. Ingeval van het dubbele aantal neemt STRASBURGER aan, dat in den loop der phylogenetische ontwikkeling eene lengtesplitsing der chromosomen oorzaak van deze verdubbeling is geweest. In de andere gevallen laat hij dwarsche doorsnoeringen eene rol spelen.

Volgens STRASBURGER ¹⁾ zou de vermeerdering van het chromosomenaantal door lengtesplitsing bij de phylogeneze, gepaard zijn gegaan met toename in grootte van kern en cel. De chromosoomvermeerdering tengevolge van dwarsche splijtingen zou geene toename der afmetingen van de kern tengevolge hebben, maar zou slechts tot een verschil in chromosoomgrootte kunnen voeren.

STRASBURGER's ²⁾ opinie over de onderlinge getallen-

¹⁾ E. STRASBURGER. Chromosomenzahlen. Flora 1910, Bd. 100, S. 398—446.

²⁾ E. STRASBURGER. Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechtes, Apogamie u.z.w. Histol. Beitr. Heft VII, 1909, S. 116.

verhouding in de verschillende plantengeslachten, familiën, enz. is deze, dat de weg der ontwikkeling in het algemeen van grootere chromosoomgetallen tot kleinere voert. Hij haalt als voorbeeld aan de phylogenetische rij van Vaatkryptogamen tot Phanerogamen en ziet dan de kernen der eerste door hooge getallen uitblinken, terwijl juist de hoogstaande familiën van de Angiospermen dikwijls opvallend kleinere chromosoomgetallen toonen.

Uit de publicaties en figurenafbeeldingen der diverse onderzoekers is duidelijk gebleken, dat het meest geschikte stadium voor de telling van het aantal chromosomen zoowel bij de vegetatieve deelingen als bij de generatieve, het einde der prophase en het begin der metaphase is, welk stadium bij de generatieve deelingen *diakinese* genoemd wordt.

Uit het feit, dat meerdere onderzoekers een verschillend aantal chromosomen bij eenzelfde plant constateerden, blijkt echter wel, hoe lastig de telling hiervan zelfs ook in die stadia kan zijn; vooral geldt dit indien de afmetingen gering en het aantal chromosomen groot is. Het lijkt mij dan ook voorzichtig, niet alle genoemde chromosoomgetallen zonder verder voorbehoud aan te nemen.

§ 5. META- EN ANAPHASE DER SOMATISCHE
KERNDEELING.

Algemeen is men het er over eens, dat in de metaphase zich de longitudinaal gedeelde chromosomen tot de z.g. kernplaat rangschikken, d. w. z. zich min

of meer plaatsen in het aequatoriale vlak tusschen de beide polen der inmiddels zich vormende spoel. Volgens STRASBURGER¹⁾ ontstaat de spoel uit het *kino-plasma*. Hij onderscheidt n.l. in het cytoplasma 2 deelen, het *kynoplasma*, bestemd voor de vorming van de spoel-draden en het *trophoplasma*, met eene voedende functie belast. Ook onderscheidt hij 2 soorten spoel-draden, 1^e. de van pool tot pool loopende *steundraden* (*Stützfasern*), 2^e. zulke die volgens zijne meening aan de chromosomen bevestigd zijn, de *trekdraden* (*Zugfasern*). BERGHS²⁾ neemt maar ééne soort cytoplasma aan en beschouwt de spoel als ontstaan door eene geleidelijke orientatie van het cytoplasma, terwijl ze op het einde der deeling weer in het cytoplasmatisch netwerk zou overgaan.

GRÉGOIRE en BERGHS³⁾ komen bij *Pellia epiphylla* tot de overtuiging, dat de chromatische spoel geheel van cytoplasmatischen aard is, en dat de kern niet tot hare vorming bijdraagt.

STOMPS geeft voor het ontstaan van de spoel eene geheel nieuwe hypothese. Hij zoekt een verband

¹⁾ E. STRASBURGER. Ueber Cytoplasmastructuren, Kern- und Zelltheilung. Jahrb. für wiss. Bot. XXX, H. 2 und 3. 1895. E. STRASBURGER. Ueber Reductionstheilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbilder im Pflanzenreich. Histol. Beitr. Heft VI, 1900, Jena, S. 115—125. E. STRASBURGER. Chromosomenzahlen, Plasmastructuren, Vererbungssträger und Reductionstheilung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLV, 1908.

²⁾ J. BERGHS. Le Fuseau hétérotypique de Paris *Quadrifolia*. La Cellule, T. XXII, 1^e fasc. 1905. p. 203.

³⁾ GRÉGOIRE et BERGHS. La figure achromatique dans le *Pellia epiphylla*. La Cellule, T. XXI, 1904, p. 204.

tusschen het optreden van de draden van de spoel, die hij als continu bestaande beschouwt, en de vacuolenwerkingen.

Volgens STOMPS vormen de trekdraden de verbindingen van het meer gespecialiseerde gedeelte van den protoplast, de chromosomen, met het overige cytoplasma. Dit verband zou steeds blijven bestaan, ook in den rusttoestand der kernen, ofschoon men daarvan dan niets kan ontdekken. Dit geeft hij dan ook als verklaring van het feit, dan in de prophase eener deeling de beide helften van een chromosoom op geheel overeenkomstige plaatsen door de spoeldraden worden aangegrepen.

Wat de aanname van STRASBURGER betreft, dat er 2 soorten cytoplasma zouden zijn, hierover zegt STOMPS ¹⁾ het volgende:

„Wanneer eene kern zich in de prophase eener deeling bevindt, verandert de structuur van het omliggend protoplasma. Van schuimvormig wordt het draderig. Tevens verandert zijn vermogen, om zich met bepaalde kleurmiddelen te kleuren. Zoo wordt het met Flemming's drie kleurenmethode thans violet in plaats van bruinachtig. STRASBURGER ²⁾ heeft er op gewezen, dat deze verandering met het verdwijnen van den nucleolus samengaat.

„Hij onderscheidt het schuimvormig plasma als trophoplasma en het draderige als kinoplasma. Deze omvorming van trophoplasma in kinoplasma berust nu in hoofdzaak op het kleiner worden van vacuolen.

¹⁾ TH. J. STOMPS. l. c. p. 136—137.

²⁾ E. STRASBURGER. Histol. Beitr. 1900. H. VI, S. 114.

„Wanneer men zich voorstelt, dat in reeksen van „vacuolen de dwarswanden verdwijnen, moeten in de „praeparaten draden van protoplasma zichtbaar worden.

STOMPS laat in het midden, of het verdwijnen van den nucleolus slechts toevallig tegelijkertijd plaats grijpt met het optreden van kinoplasma buiten de kern, of wel daarmede in causaal verband staat.

Omtrent het verloop der anaphase is men het er over eens, dat de dochterchromosomen, welke uit langsplitsing der moederchromosomen in de prophasen waren ontstaan, in 2 groepen verdeeld worden, die zich van het aequatoriëelvlak in tegengestelde richting verwijderen en zich naar de kernpolen begeven.

Over de wijze, waarop de dochterchromosomen naar de polen worden voortbewogen, bestaan meerdere opvattingen. Meerendeels neemt men aan, dat de dochterchromosomen door de trekdraden naar die polen getrokken worden en STRASBURGER ¹⁾ schrijft de verkorting der trekdraden toe aan een verlies van substantie, aangezien ze niet in dikte toenemen. Als argument voor het aanwezig zijn van bepaalde trekdraden voert STRASBURGER de omstandigheid aan, dat nabij de polen, zoodra de dochterchromosomen uiteengeweken zijn, eene grootere dichtheid der draden zichtbaar is dan in de ruimte tusschen de uiteengeweken dochterchromosomen.

GRÉGOIRE en BERGHS ²⁾ beschouwen deze contractie

¹⁾ E. STRASBURGER. Ueber Reductionstheilung usw. Histol. Beitr. Heft VI, 1900, S. 142.

²⁾ V. GRÉGOIRE et J. BERGHS. La figure achromatique dans le Pellia epiphylla. La Cellule, T. XXI, 1e fasc. 1904, p. 217.

tot aan de polen toe, als zeer onwaarschijnlijk, ook zij nemen geene verdikking der trekdraden waar maar verklaren de grootere dichtheid der spoeldraden nabij de polen uit eene convergentie dezer draden.

STOMPS¹⁾ is het eens met de vroeger reeds door FISCHER²⁾ verkondigde opvatting, dat de beweging der dochterchromosomen naar de polen moet worden toegeschreven aan groei- en bewegingsverschijnselen van het protoplasma en STOMPS beschouwt dit bewegen van de dochterchromosomen, evenals de geheele spoelvorming, als een gevolg van vacuolenwerking.

Vaak is er waargenomen, dat in het begin der anaphasen tusschen de dochterchromosomen een relatief gering aantal doorlopende verbindingsdraden aanwezig is, welke STRASBURGER³⁾ *primaire* verbindingsdraden noemde, terwijl op het einde der anaphasen en het begin der telophasen een veel grooter aantal zgn. *secundaire* zichtbaar worden. Deze secundaire verbindingsdraden, welke zich vormen vóór het optreden van de nog te bespreken *celplaat*, ontstaan volgens STRASBURGER⁴⁾ door splijting van de reeds bestaande; volgens GRÉGOIRE en BERGHS⁵⁾ zijn ze van den aanvang af aanwezig, alleen liggen ze aanvankelijk zeer dicht

1) TH. J. STOMPS. Diss. 1910, p. 139.

2) A. FISCHER. Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasma. S. 252.

3) E. STRASBURGER. Histol. Beitr. Heft 1, 1888, S. 155—158.

4) E. STRASBURGER. Die pflanzlichen Zellhäute. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 31, 1898, S. 512.

5) V. GRÉGOIRE et J. BERGHS. La figure achromatique etc. La Cellule, T. 21, 1904, p. 218.

tegen elkaar aan in bundels binnen de spoel, en zouden ze eerst door uiteenwijken duidelijk zichtbaar worden.

Wat eene latere vermeerdering der secundaire verbindingsdraden betreft, die ná het optreden van de celplaat wordt geconstateerd en waardoor de diameter van de ton wordt vergroot, STRASBURGER ¹⁾ neemt aan, dat ook deze vermeerdering als het gevolg eener lengtesplijting van reeds bestaande draden is te beschouwen.

§ 6. TELOPHASEN DER SOMATISCHE KERNDIELING.

Wij zijn nu tot de bespreking der opvattingen, die omtrent het verloop der telophasen bestaan, genaderd, welke telophasen tot de constructie van de rustende dochterkernen en tot deeling van de cel in 2 dochtercellen voert.

Over de wijze van het ontstaan der celplaat, waaruit later de nieuwe celwand zal gevormd worden, is men het nog niet eens. STRASBURGER heeft hierover in den loop der jaren meerdere opvattingen gepubliceerd. In 1880 was hij het met TREUB ²⁾ eens, dat bij de hoogere planten de celplaat opgebouwd wordt uit kleine korreltjes, die op de plaats zelve gevormd kunnen zijn, of zich van andere plaatsen naar het aequatorvlak

¹⁾ E. STRASBURGER. l. c. 1898, S. 515.

²⁾ M. TREUB. Quelques recherches sur le rôle du noyau dans le division des cellules végétales. Verhandl. der Kon. Akad. van Wet. te Amsterdam 1897, Dl. 19, p. 18.

kunnen hebben bewogen en die aanvankelijk onzichtbaar zouden zijn, en eerst bij hunne verzameling in het aequatorvlak in het oog zouden vallen. Deze korrels, die hij *celplaat-elementen* noemde, zouden dan door de verbindingsdraden op hunne plaats gehouden worden. De korrels zouden in deze draden liggen en dan eene verdikking der draden schijnen, of duidelijk tusschen die draden gelegen zijn. In 1882 kwam STRASBURGER ¹⁾ tot de conclusie, dat *microsomen*, die de celplaat vormen, door de verbindingsdraden heen aangevoerd zijn, eene opvatting, waartoe hij gebracht was door de waarneming, dat hij deze draden bij genoegzame vergrooiting fijn gepunktueerd zag.

In 1888 ²⁾ en 1898 ³⁾ beschouwt STRASBURGER de celplaat-elementen, die hij *dermatomen* noemde, als verdikkingen van de verbindingsdraden zelf en ziet ze het eerst optreden en later ook tot een membraan versmelten in het centrum van het aequatorvlak. Groei van de celplaat zou plaats hebben door het ontstaan van nieuwe verbindingsdraden aan den rand van die celplaat en deze nieuwe draden zouden op hunne beurt weder eene aequatoriale verdikking krijgen. GRÉGOIRE en BERGHS ⁴⁾ zijn het hier niet mee eens.

¹⁾ E. STRASBURGER. Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute 1882. Jena. S. 170.

²⁾ E. STRASBURGER. Ueber Kern- und Zelltheilung. Bot. Zeitg. 1888, S. 163.

³⁾ E. STRASBURGER. Die pflanzl. Zellhäute. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXI. 1898, S. 512—518.

⁴⁾ V. GRÉGOIRE et BERGHS. La figure archromatique, etc. La Cellule, T. XXI, 1904, p. 218.

Zij beschouwen de aequatoriale verdikking van de verbindingsdraden als niet reëel, maar als ontstaan ten koste van de, zich rondom elken draad bevindende substantie, die bestemd is om den nieuwen celwand te vormen.

Wat den chemischen aard van de celplaat aangaat, hierover verdeelt POSTMA¹⁾ de opinies in de volgende 3 groepen:

1e). De celplaat bestaat van den aanvang af alleen uit stoffen, welke behooren tot dezelfde groote klasse van chemische lichamen, waartoe ook de eigenlijke celwandstoffen, zooals cellulose en pectinestoffen, moeten worden gerekend.

2e). De celplaat bestaat uit protoplasma, waaruit door omzetting van de eiwitstoffen, de celwandstoffen gevormd worden; deze omzetting van de eiwitstoffen kan reeds optreden in de nog afzonderlijk zichtbare celplaatellemen.

3e). De celplaat is samengesteld uit protoplasma, waaruit vroeger of later door splinging twee buitenlaagjes of „*Hautschichten*” ontstaan, tusschen welke door afzetting van celwandstoffen de jonge celwand wordt gevormd.

STRASBURGER²⁾ was in 1888 de 2e meening toegedaan en nam dus aan, dat de celplaatellemen in chemische geaardheid (gedrag tegenover reagentia en kleurstoffen) en lichtbrekingsvermogen bij hun eerste optreden gelijk waren met de verbindingsdraden, welke elementen

¹⁾ G. POSTMA, Bijdrage tot de kennis van de vegetatieve celdeling bij de hogere planten. Diss. Groningen 1909, p. 33.

²⁾ E. STRASBURGER. l. c. 1888, S. 171.

geleidelijk in omvang zouden toenemen, waarbij hun lichtbrekingsvermogen vermeerderd, hunne resistentie tegenover Eau de Javelle vergroot en ze dus chemisch veranderd zouden zijn. Hij werd in 1898 voorstander van de 3^e opinie en stelde zich voor, „*dass die aus „der Zellplatte hervorgegangene Hautschicht sich spaltet, „die abschliessenden Hautschichten an der Theilungs- „stelle für die beiden Schwesterzellen schafft, eine Scheide- „wand aus Zellhautstoff sich aber in den Spaltungsfläche „bildet“*”.

MOTTIER¹⁾ denkt zich de celplaat als eene homogene lamel, die in dezen toestand meestal weinig gentiaan-violet zou opnemen en die dan door spling 2 Hautschichten zou opleveren.

Bij eene verdere bestudeering van literatuur blijkt, dat de 3^e opinie, waarvan STRASBURGER nog voorstander is, het meest door de cytologen wordt gehuldigd; evenwel werd zij in 1909 door POSTMA aangevallen, die op grond van zijne waarnemingen omtrent de inwerking van Eau de Javelle op den nieuw aangelegden celwand bij *Allium cepa* en *Psilotum triquetrum*, de celplaat opvatte als een celwand in wording, en van den aanvang af bestaande uit celwandstoffen.

Uit zijne proeven bleek²⁾ n.l., „*dat de celplaat samen- „gesteld is uit stoffen, welke niet, zooals de overige „protoplasmatische inhoudsbestanddeelen van de cel in*

1) D. MOTTIER. Beitr. zur Kenntniss der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotylen und Monocotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, S. 192.

2) G. POSTMA. l. c. 1909, p. 86.

„Eau de Javelle oplossen, of althans zeer moeilijk, en derhalve fundamenteel van de laatstgenoemde verschillen. De celplaat komt in zijn gedrag overeen met de celwanden, gedeeltelijk met de zetmeelkorrels”.

Gaan wij thans het lot van de chromatinsubstantie in de telofasen na. Wanneer de dochterchromosomen bij de polen zijn aangekomen, liggen zij zeer aaneengesloten tegen elkander aangedrukt, zoodat vaak hunne individualiteit niet meer zichtbaar is en er slechts 2 klompen chromatin aanwezig schijnen te zijn. Het is op dit tijdstip, dat de dochterkernwanden gevormd worden, hetgeen STOMPS, zooals wij reeds vroeger bespraken, aan eene vacuolenwerking toeschrijft. Aanvankelijk worden volgens hem tusschen de, bij de polen opgehoopte chromosomen, kleine vacuolen zichtbaar, welke grooter worden en tenslotte de chromosomen geheel omgeven, waardoor de kernwand ontstaat.

Volgens STOMPS bestaat dus de gevormde kernholte uit een samenstel van vacuolen, wier wanden zoo dun zijn geworden, dat men ze niet meer ziet, hetgeen daarom ook aannemelijk zou zijn, wijl de chromosomen niet door de zwaartekracht naar een bepaald deel van de kern worden getrokken, hetgeen het geval zou kunnen zijn, indien de geheele holte ééne groote vacuole was.

GRÉGOIRE en WYGAERTS¹⁾ laten de kern zich vormen om de chromosomenhoopjes, doordat op dit oogenblik de massa, die later de kerninhoud zal vormen, optreedt

¹⁾ V. GRÉGOIRE et A. WYGAERTS. l. c. 1904. Le Cellule T. XXI.

en de genoemde chromosomenhoopjes omringt, terwijl tevens de nieuwe kernwand wordt gevormd.

Over het verdere verloop van de telofasen bestaat niet minder verschil in opvatting.

Verscheidene botanisten, als HOF¹⁾, HOTTES²⁾ e.a., nemen aan, dat de chromosomen in de nieuw gevormde kernholte met de uiteinden tegen elkander aan komen te liggen en dat deze uiteinden samensmelten, waardoor continue dochterkerndraden zouden ontstaan. Deze zouden dan door voortgezette vertakking het het chromatinkernnet opleveren:

GRÉGOIRE³⁾ heeft uit zijne onderzoekingen bij *Tritium Allium* en *Lilium*, eene andere opvatting gekregen, die door zijne leerlingen door waarnemingen bij *Solanum* en *Phaseolus* is bevestigd.

Volgens hen ondergaan, zooals wij dit reeds bij de bespreking der prophasen hebben vermeld, de opeengehoopte chromosomen eene alveolisatie, welke het eerst zichtbaar wordt, doordat de chromosomen lichtere plekken vertoonen, omringd door donkerder chromatin. Dit verschijnsel wordt duidelijker, er ontstaan kleine holten in het binnenste der chromosomen, welke holten steeds grooter en talrijker worden, waardoor de gealveoliseerde chromatische banden ontstaan, welke door

1) A. C. HOF. Histologische Studien an Vegetationspunkten. Bot. Centralbl. 1898, Bd. 76, S. 65.

2) CH. F. HOTTES. Ueber den Einfluss von Druckwirkungen auf die Wurzel von *Vicia faba*. Inaugural-Dissertation. Bonn 1901, S. 19.

3) V. GRÉGOIRE. La réconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. La Cellule 1904, T. XXI, 1e fasc., p. 30.

verdere alveolisatie elkaar naderen en zoo dicht tegen elkaar komen te liggen, dat er een groot kernnet ontstaat, zooals de kern in rust dat vertoont.

Niettegenstaande er dus blijkens het voorafgaande tegenstrijdigheid bestaat omtrent de processen der telofasen neemt men toch algemeen aan, dat de telofasen, precies hetzelfde verloop hebben als de prophasen, echter in tegengestelde richting.

Wat de spoel betreft, deze ziet men geleidelijk onduidelijker worden en tenslotte verdwijnen.

GRÉGOIRE en BERGHS¹⁾ zeggen hierover: „*La transformation télphasique du fuseau se résume simplement en ce que les filaments fusoriaux détendent de plus en plus et redeviennent le réseau de la cellule en repos*”.

§ 7. DE HISTOGENESE.

Zoals bekend mag worden verondersteld, geeft de HANSTEIN'sche²⁾ verdeeling der meristimatische weefsels van stengel-vegetatiepunten in 3 histogenen, *dermatogeen*, *peribleem* en *pleroom*, volstrekt niet altijd een juist beeld van den bouw. Alleen in die gevallen kan er sprake van zijn, waarin de initiaalcellen minstens 3 étages vormen en de bovenste initiaalcel slechts radiale deelingen uitvoert en dus één enkele

¹⁾ GRÉGOIRE en BERGHS. La figure achromatique dans le Pellia epiphylla. La Cellule 1904, T. XXI, 1e fasc. p. 217.

²⁾ HANSTEIN. Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkte der Phanerogamen. Festschrift der niederrhein. Gesellsch. f. Naturkunde. Bonn 1868.

cellaag vormt. In talrijke gevallen echter blijken die initiaalcellen slechts als één of twee groepen aanwezig te zijn, terwijl zich bij de worteltjes een calyptrogeen met afzonderlijke initiaalcellen kan differentieëren en daarentegen in andere talrijke gevallen het wortelkapje zijn oorsprong vindt in initiaalcellen, die ook andere vormingsweefsels voortbrengen. Ook echter in die gevallen, waarin de 3 afzonderlijke histogenen aanwezig zijn, zou er volgens SCHOUTE ¹⁾ (en reeds andere onderzoekers vóór hem), niet steeds, zooals HANSTEIN zich voorstelde, ontogenetisch verband bestaan tusschen deze histogenen en de 3 definitieve weefsels: *epidermis*, *schors* en *centraalcylander*.

Trouwens reeds in 1877 zegt DE BARY ²⁾ hierover het volgende: „*Kehren wir nun zu der Frage zurück, ob immer und nur bestimmte Meristemzonen bestimmten Gewebearten den Ursprung geben, so ist die allgemeine Antwort nach unsern dermaligen Kenntnissen eine bestimmt verneinende*”.

Daartegenover stond toen echter reeds de opvatting van FAMINTZIN ³⁾, die aannam, dat bepaalde weefsel-systemen (voornamelijk epidermis en vaatbundelsysteem) bij de Angiospermen steeds in afzonderlijke primaire meristeemlagen hunnen oorsprong nemen,

¹⁾ J. C. SCHOUTE. Die Stelär-theorie. Diss. Groningen 1902.
J. C. SCHOUTE. Die Stelär-theorie. Koninkl. Akad. v. Wetenschappen, Amsterdam 1902—1903, Dl. XI, p. 613.

²⁾ A. DE BARY. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877, S. 24.

³⁾ FAMINTZIN. Bot. Zeitg. 1875, S. 508. 1876, S. 540.

welke meristeemlagen reeds in het embryo gescheiden zouden zijn en zich zelfstandig naast elkaar zouden ontwikkelen. Ook SANIO ¹⁾ kwam tot dit resultaat bij zijne onderzoekingen van stengelvegetatiepunten van *Elodea* en *Hippuris*, welk laatste geval echter door SCHOUTE is bestreden.

Uit een nauwkeurig door SCHOUTE ingesteld onderzoek bleek, dat hoewel het hier bedoeld verband bij sommige planten werkelijk bestaat, dit in bepaalde gevallen niet aanwezig is, maar dat zich allerlei complicaties kunnen voordoen.

Onafhankelijk van bovengenoemd verband behoudt natuurlijk de *Stelärtheorie* van VAN TIEGHEM, waarbij dus steeds eene differentieering wordt aangenomen in een *centraalcylinder* (stele), die uit zeer verschillende elementen kan bestaan, maar toch als een samenhoorend geheel moet beschouwd worden en de *schors*, welke laatste met de endodermis aan den centraalcylinder zou grenzen, hare volle waarde.

Van den anderen kant moet men de gevallen, waarin een laagsgewijze opbouw der meristimatische weefsels is waar te nemen, ook al blijkt het bedoelde verband niet te bestaan, voor eene nadere bestudeering van bijzonder belang achten. Immers, geheel afgescheiden van eene phylogenetische beteekenis der ontogenese, verdient deze laatste zeker zoo nauwkeurig mogelijk te worden bestudeerd. Al moge dan ook tot heden geringe systematische beteekenis aan de verschillende typen van laagsgewijzen bouw der meri-

¹⁾ SANIO. Bot Zeitg. 1864 S. 223.

stemmen kunnen worden toegekend, iedere plantensoort verdient in dit opzicht te worden onderzocht.

In den laatsten tijd zijn proefnemingen op geheel ander gebied een schitterend bewijs komen brengen voor de juistheid der aannahme van eenen laagsgewijzen opbouw van verschillende planten, welke oorsprong neemt in den bouw van het vegetatiepunt.

Ik bedoel nl. de WINKLER'sche ¹⁾ experimenten omtrent entbastaarden. Daarbij kwam hij tot de ontdekking van gewassen, waarbij de cellen van 2 planten zonder kernversmelting tot gemeenschappelijken opbouw van een nieuw individu dienst doen, een z.g. *chimäre*. Theoretisch laten zich daarbij volgens WINKLER drie mogelijkheden onderscheiden:

1^e) *Sektoriaal-chimären*, waarbij verschillende sectoren, bestaande uit cellen van 2 planten, door axiale vlakken gescheiden zijn en waarbij dus initiaalcellen van de 2 planten, naast elkander gelegen, aan den opbouw van de lagen deelnemen.

2) *Periklinaal-chimären*, waarbij sommige periklinale lagen van het vegetatiepunt door de eene, andere door de tweede plant geleverd worden.

¹⁾ HANS WINKLER. Über Pfropfbastarde und pflanzlichen Chimären. Ber. d. d. Bot. Gesellsch. 1908, H. 10, S. 568. HANS WINKLER. Weitere Mitteilungen über Pfropfbastarde. Zeitschr. f. Bot. Bd. 1, 1909, S. 315. HANS WINKLER. Ueber die Nachkommenschaft der Solanum-Pfropfbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen. Zeitschr. f. Bot. Bd. 2, 1910, S. 1. HANS WINKLER. Ueber das Wesen der Pfropfbastarde Ber. des deutsch Bot. Gesells. 1910. Heft 5, S. 116.

3^e) *Hyper-chimären*, waarbij het vegetatiepunt mozaïkachtig uit cellen beider componenten bestaat.

Door directe waarneming moet het zich nu laten beslissen of men met een sektoriaal-chimäre te maken heeft, immers moet de stengel dan sectoren vertoonen, die den bouw van de eene of van de andere component bezitten en die ook knoppen, zijtakken enz. moeten voortbrengen, die aan één van die componenten eigen zijn. Zulke gevallen zijn er nu ook meerdere geconstateerd ¹⁾.

De periklinaal- en de hyperchimären zullen beide een, van dat der beide moederplanten verschillend uiterlijk vertoonen. Inderdaad kon WINKLER entbastarden verkrijgen, die van de beide opbouwende componenten merkbaar afweken.

Om nu te weten in hoeverre de verschillende lagen uit cellen van de eene component waren opgebouwd of uit cellen van de andere of uit een mozaïk van beide celsoorten, of wel bestonden uit cellen met versmolten kernen, werden de chromosomengetallen in de meristematische cellen geteld en het bleek dat, één geval uitgezonderd, in dat vegetatiepunt steeds chromosomenaantallen van beide componenten aanwezig waren, en wel de aantallen van iedere component gebonden aan cellen van bepaalde lagen, terwijl men nergens in celkernen een gemiddeld aantal chromosomen

¹⁾ Men zie verder: M. W. BEYERINCK. Over het ontstaan van knoppen en knopvariëaties bij *Cytisus adami*. Verh. Kon. Akad. van Wetensch. Amsterdam, 1900, p. 336. M. W. BEYERINCK. Beobachtungen über die Entstehung von *Cytisus purpureus* aus *Cytisus adami*. Ber. d. d. Bot. Gesellsch. 1908, H. 2, S. 137.

zag optreden, waaruit geconcludeerd kan worden dat bij de bastaardeering geene versmelting van celkernen had plaats gehad.

Zoo was dus uitgemaakt, dat op één geval na, de thans bekende entbastaarden of sektoriaal of periklinaal-chimären zijn en tevens bleek, dat zich bij de verschillende periklinaal-chimären uit 2 componenten allerlei gevallen kunnen voordoen, al naarmate de verschillende lagen uit diverse componenten zijn opgebouwd.

Het eene uitzonderingsgeval, waarin men dus niet met eene chimäre te doen zou hebben, is volgens WINKLER een voorbeeld van een *versmeltings-bastaard* want hij meent hier een chromosomenaantal waar te nemen, dat het gemiddelde is van de chromosomenaantallen der beide componenten.

Het is nu juist de ontdekking der periklinaal-chimären, die aan de studie der histogenen eenen nieuwen stoot zal geven, daar zij de beteekenis van de laagsgewijze opbouw van de plant in een nieuw licht heeft gesteld.

HOOFDSTUK II.

Eigen onderzoekingen omtrent de somatische kerndeeling bij *Vicia faba*.

§ I. TECHNISCHE BIJZONDERHEDEN.

Met het oog op de kleuring met safranine-gentiaan-violet-oranje-G, verreweg het meest door mij toegepast, hardde ik mijn materiaal met Flemming's mengsel, en wel van de in het Delftsche laboratorium meest gebruikte concentratie. (50 cc. 2 0/0 osmiumzuur, 187.5 cc. 1 0/0 chroomzuur en 12.5 cc. ijs-azijn), welk mengsel 2 maal zoo rijk is aan osmiumzuur als dat, hetwelk STOMPS¹⁾ heeft gebruikt.

Bij deze sterkere oplossing beperkte ik den hardingsduur tot één of hoogstens 2 etmalen, daar bij een langer harden de objecten zoodanig aangetast bleken, dat ze vaak reeds door aanraking met een penseel ruit elkaar vielen.

De praeparaten in het hardingsfleschje, afgesloten met een lapje neteldoek, werden 24 uren in stroomend water uitgewasschen.

¹⁾ STOMPS. l. c. 1910, p. 20.

Alvorens in paraffine te worden ingesmolten, werden de objecten eerst volkomen watervrij gemaakt, door ze achtereenvolgens een paar uren te brengen in 30 0/0, 50 0/0, 70 0/0, 96 0/0 en absoluten alcohol. In dezen laatsten bleven ze één nacht over, en daarna werd de absolute alcohol vervangen door een mengsel van absoluten alcohol en chloroform (1 : 1), waarin de objecten, die aanvankelijk dreven, spoedig zonken. Daarop werden ze overgebracht in zuivere chloroform, waarin ze 24 uren bleven en daarna werd ingesmolten aanvankelijk in paraffine smt. 45°, daarna definitief in paraffine smt. 58°.

Ik gebruikte 2 microtomen, die van REINHOLD-GILTAY¹⁾ en die van MINOT, van welke mij de laatste soort, vooral bij het vervaardigen van coupes, niet dunner dan 4—5 μ het beste beviel, zoowel wat het lichte loopen (en dus de snelheid van snijden) betreft, als wat het onderhoud der messen aangaat. Terwijl de bij den eersten microtoom behorende messen uiterst teer zijn en eene herhaaldelijke en zorgvuldige slijping vereischen, waarvoor Prof. MOLL²⁾ eene speciale methode aanbeval, zijn de messen van de 2e soort uiterst eenvoudig in het gebruik en behoeven slechts zeer zelden geslepen te worden. Aan te bevelen verdient het dan ook mijns inziens, wanneer het ten minste niet te doen is om dunnere coupes dan 4 micron te snijden, deze soort messen eveneens bij een microtoom

¹⁾ MOLL. Das Mikrotom Reinhold-Giltay. Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. 9, 1892.

²⁾ MOLL. Het slijpen van Mikrotoommessen. Dodonaea III, 1891.

van REINHOLD GILTAY in gebruik te nemen, daar dit instrument overigens ook voortreffelijke eigenschappen bezit en uiterst nauwkeurig werkt.

Ik sneed mijne objecten op verschillende dikten varierende van 4 tot en met 10 μ .

De met den microtoom verkregen paraffinebanden werden op met eiwit-glycerine (mengsel van 50 deelen kippeneiwit, 50 deelen glycerine en 1 deel natriumsalicylaat) bestreken objectglaasjes gebracht, en vervolgens na toevoeging van gedistilleerd water in de warmte ($\pm 60^\circ$) gestrekt.

Ze bleven ten slotte een nacht over, om volkomen te drogen, en hierna werd uit de stevig en zonder rimpels op de dekglazen liggende coupes de paraffine met behulp van chloroform verwijderd.

Eventueel aanwezige verkleuringen, ontstaan door de inwerking van osmiumzuur op de vetten, werden verwijderd door de praeparaten eenige uren te laten staan in eene oplossing van SO_2 in 96 0/0 alcohol, of ook wel in eene verzadigde oplossing van kalium-chloraat in 70 0/0 alcohol, waarbij een paar druppels sterk zoutzuur waren gevoegd.

De aldus behandelde objecten, na afgespoeld te zijn met 70 0/0 alcohol, waren nu voor kleuring geschikt.

Kleuringsmethoden. Over de verschillende door mij toegepaste kleuringsmethoden zal slechts eene vluchtige beschouwing gegeven worden, daar deze in de verschillende handboeken over microtechniek uitvoerig behandeld worden.

Men kan hierbij onderscheiden: kleuringsmethoden ter bestudeering der kerndeeling, waarbij dus de kern-

bestanddeelen duidelijk te voorschijn moeten treden, en zulke, waarbij het voornamelijk te doen is om eene kleuring van de celwanden en die vooral toegepast worden bij de bestudeering van den bouw der weefsels en den aanleg van den nieuwen celwand.

De door mij gebruikte kleuringsmethoden voor de kleuring der kernbestanddeelen zijn:

- 1) de FLEMMING'sche *safranin-gentiaan-violet-oranje*, de zg. *driekleurenmethode* ¹⁾,
- 2) de HEIDENHAIN'sche *ijzer-haematoxyline kleuring* ²⁾,
- 3) de MAYER'sche *carmaluinkleuring* ³⁾,
- 4) de GUIGNARD'sche *Fuchsin-Methyl groenkleuring* ⁴⁾,

Voor de kleuring, speciaal van den celwand, gebruikte ik:

- 1^e de *tannine-ijzerkleuring* volgens STRASBURGER ⁵⁾,
- 2^e de *Bismarck-bruinkleuring*.

Bij de *Flemming'sche driekleurenmethode* werden de objecten achtereenvolgens in de onderstaande oplossingen en vloeistoffen gebracht, gedurende de daarachter aangegeven tijden.

1) E. STRASBURGER. Das Bot. Practicum, Jena 1902, 4e Aufl. S. 66—70.

2) E. STRASBURGER. l. c. 1902, S. 70.

3) ZIMMERMANN. Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Jena 1896, S. 6.

4) ZIMMERMANN. Die Botanische Mikrotechnik. Tübingen 1892, S. 183.

5) E. STRASBURGER. l. c. 1902, S. 308.

HERMANN'S safranine-aniline.	{ 2 gr. safranine 20 cc. 96 0/0 alcohol 180 cc. anilinewater ± 5 gr. aniline	één nacht.
Gedistilleerd Water		even afspoelen.
Zuuralcohol (96 0/0 alcohol + 0,1 0/0 H Cl.)		± 1/4 minuut.
Alcohol 96 0/0		± 1/4 minuut.
Gentiaanvioletoplossing	{ 2 gr. gentiaanviolet 20 cc. 96 0/0 alcohol 180 cc. anilinewater ± 5 gr. aniline	2 minuten.
Gedistilleerd Water		even afspoelen.
GRAM'S jood-joodkalium opl.	{ 1 gr. Jodium 1 gr. Joodkalium 300 cc. Water	4 minuten.
Alcohol 96 0/0		tot blauwe slieren verdwijnen.
Oranje-G.		2 minuten.
Alcohol 96 0/0		enkele seconden.
Absolute alcohol		" "
Kruidnagelolie		" "
Canadabalsem		

Bij eene goedgeslaagde kleuring zijn de chromosomen en nucleolen fraai rood gekleurd, de spoelen eenigszins bruinviolet en het overige cytoplasma bruin.

Eenvoudiger, evenwel niet in alle opzichten zoo goed voldoende, bleek de *Heidenhainsche ijzer-haematoxyline-kleuring* te zijn.

Hierbij werden de coupes eerst gebijst met eene 2 0/0 oplossing van zwavelzure ijzeroxydammoniak en wel gedurende 24 uur, dan goed met water afgespoeld, en daarna 24 uren gelegd in eene haematoxyline-oplossing (1/2 gram haematoxyline, 5 c.c. alcohol, 100 c.c. water), waarin ze geheel zwart werden.

Na goed afspoelen met water werden ze dan weer in 2 0/0 zwavelzure ijzeroxydammoniak gebracht, waarin ze weder grootendeels opbleekten, doordat de zwarte kleur uit het kern- en cytoplasma wordt getrokken, terwijl ze in het chromatin blijft vastgelegd. Binnen enkele minuten is dit opbleeken reeds genoegzaam verlopen. Het goede resultaat van de kleuring hangt af van het kiezen van den juisten graad dezer differentieering, welke dan ook voortdurend onder den microscoop moet gecontroleerd worden.

Zoodra de coupes genoegzaam waren opgebleekt, werden ze gedurende een kwartier in stroomend water afgespoeld en daarna achtereenvolgens behandeld met :

96 0/0 alcohol	± 1/2 minuut
Absoluten alcohol	„ „
Xylol	„ „

en daarna ingesmolten in canadabalsem.

Het donkerblauw gekleurd chromatin steekt dan scherp af tegen den omgevenden celinhoud.

Aangezien de 3^e en 4^e kleuringsmethode minder goede resultaten gaven, zullen ze hier niet verder besproken worden.

Voor de *tannine-ijzerkleuring* werden de doorsneden, nadat zij van paraffine waren ontdaan, op het voorwerpglas gedurende 5 minuten behandeld met eenige druppels eener koud verzadigde tannineoplossing, deze werd vervolgens afgespoeld en daarna werden enkele druppels ferrichloride op de doorsneden gebracht, waarbij de wanden zich door de vorming van looistofijzer zwart kleuren. Na afspoelen met water en overbrengen eerst in de alcoholen en daarna in bergamotolie, werden de praeparaten in canadabalsem ingesmolten. Hoofdzaak bij deze methode is de juiste keuze van den duur van het uitwasschen der tannine, welke zoodanig moet zijn, dat zich na toevoeging van ferrichloride geene zwarte wolken meer vormen.

Bij de kleuringsmethode met *Bismarck-bruin* werden de coupes gedurende 10 minuten met Bismarck-bruin gekleurd, doorliepen daarna alcoholoplossingen van 30⁰/₀, 50⁰/₀, 70⁰/₀, 96⁰/₀ en absoluten alcohol en werden tenslotte in phenol-xylol of bergamotolie doorschijnend gemaakt, alvorens in canadabalsem te worden ingesloten. Het resultaat hiermede, hoewel bevredigend, is m. i. minder fraai dan dat met de tanninekleuring.

Bij het microscopeeren van mijne praeparaten maakte ik steeds gebruik van een *Zeiss-microscoop*, voorzien van een *apochromatisch homogeen immersiesysteem* 2 mM. num. apertuur 1.3 mM. met de compensatie oculairen 4, 8 en 18.

Als lichtbron gebruikte ik meestal gasgloeilicht, met een glazen kolf, gevuld met eene ammoniakale kopersulfaatoplossing, als lichtfilter.

De met behulp van een teekenprisma van ABBE geteekende afbeeldingen werden met een vergrootings-toestel (Chambre Claire Universelle)¹⁾ vergroot, waardoor het mogelijk werd alle gewenschte details daarin scherp aan te geven en ze geschikt te maken voor reproductie langs photographischen weg.

Een lastige arbeid blijft steeds het nauwkeurig rangschikken der verschillende deelingsfiguren tot eene zoo volledig mogelijke serie, die zonder groote sprongen het geheele verloop van het deelingsproces weergeeft. Dit is vooral het geval bij de studie der vegetatieve deelingen, waar men de meest verschillende stadia direct naast elkaar ziet, zonder van te voren eenige aanduiding te hebben, welke cellen ouder, welke jonger zijn.

Bij de generatieve kerndeeling heeft men althans in de grootte der antheren een, zij het ook onvolkomen maatstaf voor den ouderdom van de deelingsstadia, die bovendien in pollenmoedercellen van eenzelfde antherenhokje vaak vrijwel gelijk zijn. Door het pionierswerk van STRASBURGER op dit gebied, sedert 1880, is dit rangschikken in de goede volgorde ons veel lichter gemaakt, daar het verloop van het deelingsproces, zooals STRASBURGER zich dat van het begin zijner cytologische onderzoekingen af heeft voorgesteld, althans in de groote trekken juist is gebleken te zijn.

¹⁾ Verkrijgbaar bij P. BERVILLE, Paris, 25 Chaussée d'Antin.

Evenwel is toch dit kritisch rangschikken volstrekt niet altijd op voldoende wijze doorgevoerd, en zoo mocht ik door nauwkeurig rangschikken der verschillende deelingsstadia er in slagen, een opzwellen van vacuolen in de prophasen zeer waarschijnlijk te maken, waardoor tevens licht wordt geworpen op de wijze, waarop zich het chromatin in die prophasen tot draden vereenigt.

§ 2. DE ROL DER KERNAVACUOLEN TIJDENS
DE PROPHASEN.

Reeds meermalen was mij de aanwezigheid van kleinere of grootere vacuolen, die de nucleoli insluiten, in de celkernen tijdens de prophasen opgevallen, vóór mij de ware beteekenis daarvan duidelijk werd.

Hoewel het voorkomen van deze vacuolen, die ik *kernvacuolen* zal noemen, niet door mij het eerst werd opgemerkt, en er in de literatuur ook wel afbeeldingen te vinden zijn van kernen, voorzien van eene dergelijke vacuole, zoo geloof ik echter niet, dat ooit aan deze *in het oog vallende vacuolen* eene belangrijke rol gedurende de prophasen der kern-deeling is toegeschreven.

Zoo merkt STRASBURGER ¹⁾ nog in 1906 betreffende de hier bedoelde vacuolen op: „*Nucleolen von wechselnder Zahl und Grösse liegen in runden Höhlungen*

¹⁾ E. STRASBURGER. Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42, 1906, S. 10.

„dieses Wabenwerkes, gleichsam wie in Vacuolen. Eine nachweisbare Vacuolenwand trennt sie aber nicht von Wabenwerk, dieses umgibt vielmehr als solches den Hohlraum der, wie der Vergleich mit dem Leben lehrt, eben nur das Resultat von zusammenziehungen bei der Fixierung ist“.

DEBSKI ¹⁾ had reeds vroeger van zulk een breed helder hof om de nucleolen gesproken en ook hij beschouwde dit te ontstaan ten gevolge van inschroepeling van nucleolen en kernplasma. Hij zegt: „der Nucleolus ist fast immer von einem ziemlich groszen farblosen Hofe umgeben, welcher aber mit voller Sicherheit als Schrumpfsproduct des Nucleolus und nur zum Teil des Kerngerüstes bei der Fixierung zu betrachten ist“.

Merkwaardig is het nu zeker, dat FLEMMING ²⁾ reeds in 1882 dergelijke beelden bij levende praeparaten gezien heeft en ze daar aan een optisch effect, veroorzaakt door de sterk lichtbrekende nucleolen, had toegeschreven en ze dus niet als kunstproducten had beschouwd.

Trouwens ook aan ZIMMERMANN ³⁾, die de heldere velden bij de meest verscheiden objecten heeft waargenomen, schijnt het niet waarschijnlijk, dat men hier met kunstproducten te doen heeft.

1) DEBSKI. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 30, 1897, S. 231.

2) W. FLEMMING. Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882, S. 152.

3) A. ZIMMERMANN. Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Jena 1896, S. 40.

Ook Hof¹⁾ nam dergelijke lichte hoven waar om de nucleoli bij *Vicia faba* en *Ephedra major* en geeft hiervan zeer typeerende afbeeldingen, hoewel hij er verder geene beschouwing aan vastknoopt.

HOTTES²⁾ heeft deze hoven eveneens bij *Vicia faba* waargenomen en laat zich als volgt uit: „*Ein Nucleolus oder seltener zwei liegen vollkommen rund und glatt und niemals im Durchmesser grösser als ein Drittel des Kernes in einem deutlich abgegrenzten Hofe, der seinerseits manchmal fast die Hälfte des Durchmessers des Kernes einnimmt*”.

Ook heeft hij reeds opgemerkt dat de grootte dezer hoven niet constant is en hij zegt hierover: „*Der Hof ist sehr unregelmässig in seinem Auftreten und schwankt beträchtlich in seiner Ausdehnung*”.

Deze kernvacuolen, die ik niet alleen bij *Vicia faba* en *Saccharum officinarum* waarnam, doch ook bij alle daarvoor door mij bestudeerde praeparaten, te weten van: *Balsamina impatiens*, *Spinacia oleracea*, *Pisum sativum*, *Allium cepa*, *Beta vulgaris* en *Soya hispida*, zijn dus niet te beschouwen als eigen aan eene speciale plantensoort. Trouwens, zooals bij de beschrijving van de microsporogenese zal blijken, vond ik deze kernvacuolen ook in de pollenmoedercellen van antheren van verschillende andere planten.

Het is nu aan de werking van deze kernvacuolen,

1) A. C. Hof. Histologische Studien an Vegetationspunkten. Bot. Centralbl. 1898, Bd. 76, S. 222.

2) CHARLES F. HOTTES. Ueber den Einfluss von Druckwirkungen auf die Wurzel von *Vicia faba*. Inaugural-Dissertation. Bonn 1901, S. 13—14.

aat ik de veranderingen in de verdeling van het chromatin gedurende de prophasen der kerndeeling toeschrijf en ik zal in het volgende eene althans gedeeltelijke verklaring trachten te geven van de processen, die zich gedurende de prophasen in de kern afspelen.

Beschouwen wij de kern in rusttoestand (Plaat I, fig. 1) dan zien we hoe bij *Vicia faba* de geheele kerninhoud ingenomen wordt door een netwerk van chromatin, terwijl in de knooppunten van dit netwerk het chromatin in grootere, doch uiterst onregelmatig gevormde massa's is opgehoopt. Daartusschenin zijn wel meerdere schijnbaar autonome granulaties zichtbaar, maar deze moeten grootendeels beschouwd worden als optische doorsneden van verbindingsdraden, en inderdaad is vaak, door dieper instellen met den microscoop hun samenhang met het netwerk te vervolgen.

In dit chromatisch kernnet zijn nu één of twee nucleolen gelegen en rondom deze kernvlekjes is meestal eene kleine vacuole te ontdekken. We moeten ons dus de nucleolen in de kernvacuole gelegen denken, terwijl zich daarbuiten het netwerk van chromatin bevindt.

Bij den aanvang der deeling begint nu de kernvacuole sterk in omvang toe te nemen (Plaat I, fig. 2), terwijl de mazen van het kernnet grooter worden, en de chromatinophoopingingen sterk toenemen. We moeten aannemen, dat de kernvacuole bij het opzwellen vloeistof aan het overige deel van de kern onttrekt.

Dit proces blijft voortduren, het aantal mazen in het kernnet neemt af en de chromatinophoopingingen

nemen steeds in grootte toe (Plaat I, fig. 3), terwijl ze verbonden blijven door chromatindraden, die niet in zoo sterke mate in dikte toenemen. Tenslotte verkrijgt de kernvacuole eenen zoodanigen omvang, dat haar wand den kernwand uiterst dicht nadert.

We moeten ons derhalve het chromatin in dit stadium denken als een *dun peripherisch netwerk tusschen den vacuolewand en den kernwand gelegen, terwijl zich binnen de vacuole de nucleolus bevindt.*

Waren in den aanvang meerdere nucleolen aanwezig, dan smelten weldra de hen omgevende kernvacuolen samen en kort daarop ook de nu in eene enkele vacuole liggende kernvlekjes¹⁾. In het stadium voorgesteld door Plaat I, fig. 4, valt het peripherisch netwerk, dat tot nu toe schijnt samen te hangen, uiteen in een diploid aantal min of meer gestrekte netwerken, die bij nog verdere concentratie zeer onregelmatig gevormde en sterk gekartelde chromatinbanden vormen (Plaat I, fig. 5). Dit uiteenvallen van het kernnet in een diploid aantal sterk gealveoliseerde chromosoombanden is echter slechts tot op zekere hoogte reëel, aangezien de eerst ontstane afzonderlijke kernnetjes en later de chromosoombanden nog steeds met elkaar verbonden blijven door uiterst dunne chromatindraden, hetgeen in de figuren 4 en 5 zichtbaar is.

Er moet hier op gewezen worden, dat terwijl de figuren 1, 2 en 3 een doorsnedebeeld geven, de figuren 4, 5, 6, 7 en 8 een bovenaanzicht voorstellen, en men moet in laatstgenoemde figuren dus ook het chromatin om

¹⁾ Vergelijk hiermede de later te bespreken vacuolenversmelting bij *Saccharum officinarum*.

de kernvacuole gelegen denken, terwijl men zich weder den nucleolus binnen die kernvacuole moet voorstellen.

KARPOFF ¹⁾ wees in 1904 ook reeds voor deze zelfde plant op het bestaan der chromosoombanden, die hij *stellaire banden* noemde, alhoewel hij zich overigens eene geheel andere voorstelling van hunne vorming en structuur maakte.

De randen dezer chromatiscche banden, in den beginne sterk gekarteld, ronden geleidelijk meer af, waardoor regelmatig gevormde chromatindraden ontstaan (Plaat I, fig. 6), die bij nog verder voortgezette concentratie de kortere en dikkere chromosoomstaafjes, zooals ze afgebeeld zijn op Plaat I, fig. 7, geven. De tusschen de chromosoombanden aanwezige dunne verbindingsdraden zag ik verdwijnen bij het afronden der chromosoombanden, zoodat nu althans van elkaar onafhankelijke chromosomen schijnen te zijn ontstaan.

Eenen doorloopenden kerndraad gedurende het kluwenstadium, zooals HOTTES bij *Vicia faba* aanneemt, kon ik niet ontdekken, steeds zag ik meerdere uiteinden (Plaat I, fig. 6), hoewel het in dit stadium onmogelijk was uit te maken, hoeveel chromatinbandstukken er aanwezig waren en dit eerst duidelijk werd in de stadia, waarvan Plaat I, fig. 7, een representant is. In deze figuur ziet men de chromosoomstaafjes op het oppervlak van de kernvacuole gelegen, terwijl eene min of meer evenwijdige stelling dezer chromosomen, op zoodanige wijze, dat de uiteinden naar 2 tegenover elkaar liggende polen gericht zijn, direct in het oog valt.

¹⁾ KARPOFF. La caryocinèse dans les sommets des racines chez *Vicia faba*. Trav. de l'Inst. agron. de Moscou 1904.

Dit verschijnsel, reeds in 1888 door STRASBURGER¹⁾ besproken, wordt algemeen bij dierlijke cellen waargenomen, voor planten is het evenwel in den regel niet zoo duidelijk zichtbaar en het voorkomen is daarvoor ook vaak tegengesproken. Bij *Vicia faba* echter kon ik de schijnbaar parallele ligging der chromosomen zeer vaak en duidelijk waarnemen. Een zeer veelvuldig voorkomend verschijnsel daarbij is, dat de chromosomen nog te lang zijn voor de besproken richting der uiteinden naar de 2 polen, en we zien in die gevallen het chromosoom zoodanig om de kernvacuole gelegen, dat de ombuigingsplaats naar de eene pool, de beide uiteinden naar de andere pool gericht zijn.

Evenmin als een doorlopenden kerndraad kon ik in deze phase van het proces, eene aanvankelijke langssplijting der chromosomen waarnemen, die volgens HOTTES²⁾ bij deze plant wel optreedt, echter reeds spoedig zou verdwijnen. Hij zegt n.l.:

„Dieser kurz und dickgewordene Faden beginnt sich
 „jetzt der Länge nach zu spalten, und zwar in der von
 „MOTTIER³⁾ geschilderten Art und Weise. Die winzigen,
 „jedoch bei geeigneter Färbung deutlich erkennbaren
 „Hälften der Chromatinscheiben bilden jetzt parallele
 „Reihen längs den äusseren Kanten des Lininfadens.
 „Bald jedoch treten die Chromatinteile wieder zusam-

1) E. STRASBURGER. Histol. Beitr. 1888, heft I, p. 60—75.

2) CH. F. HOTTES, l. c. 1901, S. 16.

3) D. MOTTIER, Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monocotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, S. 173.

„men, verschmelzen vorübergehend mit einander wodurch „der Kernfaden gleichmässig gefärbt erscheint“.

Dit beeld van de kern, waarbij dus de in dezelfde richting gestrekte chromatindraden ingesloten liggen tusschen den vacuolewand en den kernwand, blijft voortbestaan tot op het oogenblik waarop de kernvacuole verdwijnt, echter korten de chromatindraden zich steeds verder in. Van eene definitieve splitsing dezer draden is, mijnsinziens, zoolang de vacuole nog zichtbaar is, ook geen sprake. De nucleolus blijft in de kernvacuole liggen, onverminderd in grootte; wel meende ik vaak een geringer vermogen van dezen nucleolus om kleurstoffen vast te leggen in dit stadium op te merken. Terwijl hij in de eerste stadia der prophasen helder rood gekleurd was, werd hij in dit laatstbedoelde stadium meer geelrood.

Tot nu toe besprak ik de veranderingen, die optreden in de kern, echter ondergaat ook het daaromheenliggende cytoplasma eene verandering en ziet men vaak dit cytoplasma zich geleidelijk aan de beide tegenover elkaar liggende polen ietwat ophoopen. Van een optreden van spoeldraden, vóórdat de kernwand gebroken was, kon ik echter niets waarnemen.

Resumeerende, zien we, dat de concentratie van het chromatisch kernnet tot de chromosoomstaafjes moet toegeschreven worden aan de werking der zwellende kernvacuole, welke ten laatste eenen omvang bereikt, iets minder dan dien van de kern, eene zwellende, die plaats heeft ten koste van de vloeistof, die zich in de alveolen tusschen de chromatindeelen bevindt.

Uit het chromatisch kernnet, in den aanvang een, voor het oog althans, samenhangend peripherisch netwerk vormend, dat om de kernvacuole gelegen is, ontstaat, tengevolge van die vloeistofonttrekking, een diploid aantal netwerken, slechts met elkaar verbonden door uiterst fijne chromatindraden, welke bij verdere concentratie de onregelmatig gevormde gealveoliseerde chromosoombanden geven, ook nog door fijne chromatindraden met elkaar verbonden. Deze geven dan tenslotte bij nog verdere concentratie, de homogene afgeronde chromosomen, wier aantal ik, zooals nog nader zal blijken, bij *Vicia faba* op 12 vaststelde.

Wat het vervormen van het chromatisch netwerk tot de homogene chromosoomstaafjes betreft, dit verschijnsel beschouwt STOMPS¹⁾ als het gevolg van een kleiner worden van alveolen en met deze opvatting kan ik dus geheel meegaan, echter meen ik door de voorafgaande beschouwingen een nader licht te hebben geworpen op de oorzaak der veranderingen van de verdeeling van het chromatin in de prophasen, welke verschijnselen zich, zooals wij zullen zien, in de telophasen herhalen.

§ 3. DE OVERLANGSCHE SPLIJTING DER CHROMOSOMEN
EN HET CHROMOSOMENAANTAL.

In het stadium voorgesteld door Plaat I, fig. 8, is de kernwand juist verdwenen, terwijl ook de vacuolewand doorgebroken schijnt te zijn. Van een kernvlekje

¹⁾ STOMPS. l. c. 1910, p. 134.

was op dit tijdstip niets meer te bespeuren, steeds bleek het verdwenen te zijn. Een uiteenvallen van den nucleolus in kleinere lichaampjes nam ik nooit waar.

In dit stadium was van eene overlansche splitsing der chromosomen nog niets te zien, deze trad eerst op in dat stadium, waarin de chromosomen reeds in de kernspoel gerangschikt lagen. In stadia, vóórdat deze rangschikking heeft plaats gehad, telde ik 12 ongesplitste chromosomen. De telling hiervan is daarom lastig, omdat de afmetingen der chromosomen bij *Vicia faba* zoo groot zijn, en derhalve het geheele aantal niet in ééne coupe te vinden is, tenzij men volkomen gave cellen onder den microscoop krijgt. In betrekkelijk zeer weinig cellen kon ik dan ook duidelijk een twaalfstal tellen (zie bijv. Plaat I, fig. 8).

Ter staving van mijne opvatting, dat het diploide aantal inderdaad 12 is, onderzocht ik antheren van dezelfde plant en kon hier ook werkelijk een haploide aantal van 6 gemini vaststellen, zooals ook uit onderstaande tekstfiguren blijkt, die een heterotypische spoel

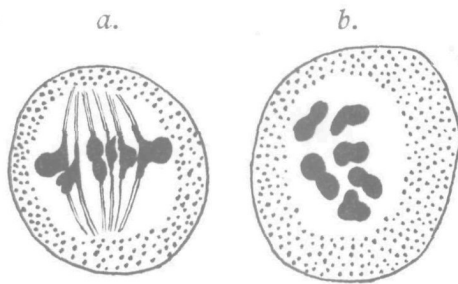


FIG. 1.

Heterotypische spoel in pollenmoedercel van *Vicia faba*.

a. = Zijaanzicht. b. = Bovenaanzicht.

Vergr. 1000.

van een pollenmoedercel van *Vicia faba* in zij- en een andere in bovenaanzicht voorstellen ¹⁾).

In het stadium afgebeeld door Plaat I, fig. 9, is de kernspoel gevormd en we zien hier een 12-tal gespleten chromosomen in de spoel gerangschikt.

Wat de plaats van aanhechting der trekdraden aan de chromosomen betreft, zoo nam ik zoowel *terminale* als *mediane* en *intermediaire* vasthechting waar. Het schijnt mij evenwel toe, dat de intermediaire de meest voorkomende is, daarna komt de terminale, terwijl de mediane vasthechting beslist het minst talrijk wordt aangetroffen.

§ 4. ANA- EN TELOPHASEN. VORMING VAN DE PHRAGMOPLAST.

In de vorige paragraaf vermeldde ik reeds, dat de chromosomen in de kernspoel geheel of gedeeltelijk in hunne beide helften gesplitst waren (Plaat I, fig. 9). Het viel mij op, dat het den schijn gaf, alsof deze chromosomenhelften zich bij hunne beweging naar de beide polen, bevinden aan de oppervlakte van 2 kegels, wier basis het aequatoriaal vlak is en wier toppen de polen zelve zijn (Plaat I, fig. 10). De verklaring van dit verschijnsel heb ik gezocht in het ongelijkmatig inkorten der trekdraden. Indien we ons voorstellen, dat de meer naar binnen gelegen verbindingsdraden

¹⁾ Deze figuur is ontworpen naar een praeparaat, vervaardigd door den Heer A. J. KLUYVER, T., assistent voor de microsc. anatomie, wien ik hierbij mijn dank betuig.

der stralingsfiguur zich sneller intrekken dan de buitenste, zoo volgt hier direct uit, dat de meer naar binnen gelegen en daar aan de trekdraden bevestigde gedeelten der chromosomenhelften, vlugger naar de polen worden bewogen dan de buiten gelegen deelen, die meer achterblijven.

Bij het uiteenwijken naar de polen (Plaat I, fig. 10) vertoonen de dochterchromosomen meestal den vorm van een J, hoewel ook zeer vaak de I-vorm wordt aangetroffen. Veel minder dikwijls komt evenwel de U-vorm voor.

Tusschen de beide groepen dochterchromosomen in bevinden zich de verbindingsdraden, in het stadium voorgesteld door Plaat I, fig. 11, nog daarmede verbonden. In het volgend stadium (Plaat I, fig. 12) zijn de chromosomen aan de polen aangekomen en leggen zij zich dicht tegen elkaar aan. Ik zag in de meeste gevallen de spoeldraden nu niet meer tot aan de dochterchromosomen doorloopen maar door lichte zones daarvan gescheiden. Op dit tijdstip is nog niets te zien van eene vorming der celplaat. Dit is evenwel anders in het stadium weergegeven in Plaat I, fig. 13, waarin een veel grooter aantal dunne draden zichtbaar is, misschien door splijting uit de eerst aanwezige ontstaan. Die draden loopen ook nu niet door tot de in eene klomp chromatin samengetrokken dochterchromosomen, doch gaan geleidelijk in het cytoplasma over, terwijl weer de 2 licht getroebelde zones tusschen chromatin en spoeldraden optreden. In het midden van deze draden zag ik verdikkingen gevormd, welke in het volgend stadium (Plaat I, fig. 14) zoodanig in

omvang zijn toegenomen, dat ze tegen elkaar zijn komen te liggen en de nieuwe celplaat vormen¹⁾.

Mijne waarnemingen omtrent deze vorming van die celplaat wijken wel eenigszins af van die van SIJPKENS²⁾ bij dezelfde plant. Deze onderzoeker teekent in fig. 23 van zijn proefschrift, die de toestand weergeeft vóór de celplaat nog gevormd is, tusschen de tot 2 kompakte massa's samengebalde dochterchromosomen doorlopende verbindingsdraden. Dit beeld ontmoette ik weliswaar soms naast den boven besproken toestand in mijn praeparaten, doch schijnt het mij toe, dat het optreden der genoemde zones tusschen dochterchromosomen en de spoeldraden (Plaat I, fig. 13) meer voorkomt.

Een meer essentieel verschil bestaat tusschen zijne waarnemingen en de mijne over de eigenlijke celplaatvorming. SIJPKENS neemt hier als regel aan, dat de spoeldraden, wier aantal ook hij in dit stadium als toegenomen beschrijft, in het aequatorvlak, waar later de celplaat zal gevormd worden, zijn doorgebroken (zijne fig. 24). Overigens teekent hij nu ook de spoeldraden door cytoplasmatische zones van de chromatinmassa's gescheiden.

Dit doorbreken der spoeldraden in het aequatorvlak is nu slechts betrekkelijk zelden door mij waarge-

¹⁾ Bij het nazien der gereproduceerde figuren bleek mij, dat de in fig. 14 geteekende celplaat een weinig te licht is uitgevallen; gemiddeld heeft zij zich in dit stadium reeds verder ontwikkeld, zooals ook in den tekst is aangegeven.

²⁾ B. SIJPKENS. Die Kernteilung bei *Fritillaria imperialis*. Recueil des trav. bot. Néerl. Vol. 2, S. 42.

nomen. Verreweg het meest trad de besproken verdikking der draden op, terwijl ik een hoogst enkele maal eene dergelijke verdikking wel zag, doch tevens eene afname in dikte der onmiddellijk hieraan grenzende gedeelten der spoeldraden waarnam (tekstfiguur 2).

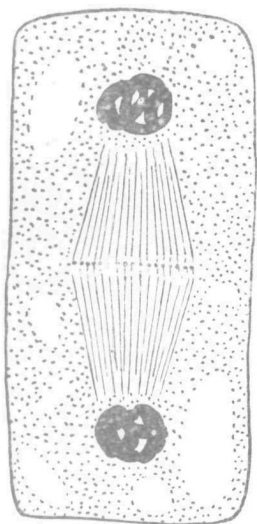


FIG. 2.

Aanleg celplaat met naast het midden verdunde spoeldraden.

Vicia faba.

Vergr. 2000.

Bij deze laatste gevallen werd in het aequatorvlak dus eene lichtere zone zichtbaar, waar de spoeldraden verbroken schenen, midden daarin bevond zich de eerste aanleg van de celplaat.

In het stadium, voorgesteld door Plaat I, fig. 14, beginnen de chromatinklumpen weder te ontwarren en zijn er reeds lichtere plekken, die de vorming van een kernholte aanduiden, waar te nemen, waarschijnlijk gevormd door eene zwellende vacuole. Het ontstaan van de dochterkernen schrijf ik n.l. weder toe aan het opzwellen eener vacuole, waaromheen zich het chromatin rangschikt.

We moeten daarbij aannemen, dat door onttrekking van het voor deze vacuole benodigde kernsap aan het omliggende cytoplasma, dit zoodanig geconcentreerd wordt, dat zich hieruit een nieuwe kernwand afzet als grens tusschen dat cytoplasma en de nieuw ontstane dochterkernen. Door de dichtheid der chromatin-massa's is het echter onmogelijk, reeds hier te constateeren, of de kernwand gevormd is en of er reeds nucleolen

zichtbaar zijn. Hunne aanwezigheid valt echter gemakkelijk in het oog in het volgend stadium (Plaat I, fig. 15), hetwelk het kluwenstadium der telofasen voorstelt.

We zien hier weder chromatindraden aan de oppervlakte der heldere ongekleurde vacuole liggen. De spoeldraden zijn geheel verdwenen en vervangen door een fijn en donkergekleurd cytoplasma, dat zich zijdelings even ver als de nieuwe celplaat uitstrekt, n.l. tot de zijwanden, waardoor eene tonvormige, troebele figuur zichtbaar is, die nu geleidelijk in afmetingen afneemt en nog slechts vaag is waar te nemen.

De figuren 16 en 17 op Plaat I geven het verdere verloop der telofasen aan. Ik zag de kernvacuole weder in omvang afnemen, terwijl het chromatinnetwerk steeds fijnmaziger en de chromatinophooping kleiner werden.

Resumeerende zien we dus, dat in de metaphase twaaf, in hunne helften gespleten, moederchromosomen in de kernspoel gerangschikt zijn. In de anaphasen bewegen zich de chromosomenhelften naar de polen, waarbij hunne ligging aan de oppervlakte van 2 kegels opvalt, van welk verschijnsel de verklaring te zoeken is in een zich sneller intrekken der binnenste trekdraden.

Bij de polen aangekomen leggen zich de dochterchromosomen zoo dicht tegen elkaar aan, dat slechts homogene chromatinklumpen zijn waar te nemen, terwijl de nieuwe celplaat door verdikking in het midden der verbindingsdraden ontstaat.

Door opzwellen eener nu weder zichtbaar wordende kernvacuole, worden de dochterchromosomen in de

telophase weder uit elkaar gedrukt, terwijl tevens een kernwand en een nucleolus ontstaan. In de verdere telophasen wordt deze kernvacuole weder geleidelijk kleiner, terwijl de chromosomen na het kluwenstadium te hebben doorloopen, waarin weder geen doorlopende draad gevormd wordt, door alveolisering tot een netwerk worden.

§ 5. DE PLASTIDEN DER MERISTEMATISCHE CELLEN.

In den laatsten tijd hebben meerdere onderzoekers hunne aandacht gewijd aan bijzondere vormingen in het protoplasma en zijn er een menigte termen voorgesteld om deze bijzondere vormelementen aan te duiden. HERTWIG¹⁾ noemt ze *chromidiën*, terwijl PFEFFER²⁾ in het algemeen van *plastiden* spreekt. MEVES³⁾ noemt deze plasmatische vormingen *chondriosomen*. Treden ze in den vorm van homogene draden op, dan noemt deze onderzoeker ze *chondriokonten*, zijn de draden korrelig, dan noemt hij ze *chondriomiten*, terwijl hij ingeval van een volkomen korrelstructuur van *mitochondrien* spreekt.

1) R. HERTWIG. Die Protozoen und die Zellentheorie. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 1, 1902.

2) W. PFEFFER. Pflanzenphysiologie 1897.

3) MEVES. Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 72, 1908. MEVES. Ueber das Vorkommen von Mitochondrien bezw. Chondriomiten in Pflanzenzellen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 22, 1904 S. 284.

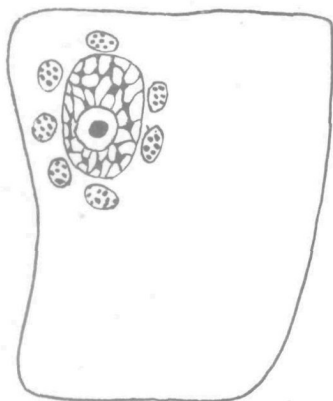
LUNDEGÅRD ¹⁾ vond in het protoplasma van de meristeemcellen bij *Vicia faba* dergelijke chromidiën in allerlei vormen, als korrels, strengen, blaasjes, draadachtige lichamen, enz. In bijna iedere cel ontdekte hij in het protoplasma rondachtige lichaampjes, gevuld met kleine staafjes of korrels, die zich met joodjoodkalium intensief blauw kleuren en dus naar alle waarschijnlijkheid uit zetmeel bestaan. LUNDEGÅRD beschouwt ze derhalve als *leukoplasten* en volgens hem worden deze leukoplasten dichter bij het vegetatiepunt kleiner, minder talrijk en zetmeelarmer. Hunne kleur na de Flemming'sche driekleuring is blauw. Ze liggen in het protoplasma verstrooid, dikwijls om de celkernen heen.

LEWITSKY ²⁾ neemt, evenals LUNDEGÅRD de chondriosomen, behalve in de embryonale somatische cellen, ook waar in de pollenmoederzellen en pollenkorrels. Hij komt tot het resultaat, dat ze in de stengeltoppen van kiemplantjes in *chloroplasten* veranderen en in de worteltopjes in *leukoplasten*, terwijl hij er tevens op opmerkzaam maakt, dat het vermogen der chondriosomen om zich van gladde draden om te zetten in korrelige draden en in korrels, zoo ook de in hen aangetroffen langsspijtingen op eenige analogie in bouwprincipe tusschen *chondriosomen* en *chromosomen* schijnt te wijzen.

¹⁾ H. LUNDEGÅRD. Ueber Protoplasmastructuren in den Wurzelmeristemzellen von *Vicia faba*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 48, Heft 5 1910, S. 329.

²⁾ G. LEWITSKY. Ueber die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. Ber. d. deutsch. bot. Gesell. Bd. 28, 1911, Heft 10, S. 538.

LUNDEGÅRD vond in zijne met safranin-gentiaan-violet-oranje gekleurde coupes van *Vicia faba* alleen de ronde met zetmeelkorrels voorziene leukoplasten, eene



.FIG. 3.

Plastiden om de kern gelegen.

Vicia faba.

Vergr. 1500.

waarneming, die ik aan mijne praeparaten van deze plant kon bevestigen, terwijl ook ik vaak eene ophooping dezer leukoplasten om de celkern waarnam, zooals tekstfiguur 3 dit weergeeft.

Ook mij bleken, evenals dezen onderzoeker die leukoplasten niet altijd intensief gekleurd te worden en dikwijls was de blauwe kleur nauwelijks waar te nemen. LUNDEGÅRD schrijft dit niet gekleurd worden toe aan

het verdwijnen van het zetmeel, dat dan waarschijnlijk door de fixeringsvloeistof is opgelost, daar toch de hydrolyse van het zetmeel door de verdunde zuren, die het Flemming's mengsel bevat, zeer bespoedigd wordt, eene conclusie, waarmede ik mij geheel kan vereenigen.

HOOFDSTUK III.

De Somatische kern- en celdeeling bij *Saccharum officinarum*.

§ I. OVEREENKOMST EN VERSCHIL MET *VICIA FABA*.

In eene vroegere publicatie¹⁾ gaf ik reeds eene beschrijving van de vegetatieve celdeeling bij *Saccharum officinarum* en het bleek mij thans bij een hernieuwd onderzoek, dat ik, hoewel in hoofdzaak tot dezelfde resultaten komende, toch de opvatting omtrent sommige details eenigszins moest herzien, terwijl eenige daar niet besproken gezichtspunten moesten worden toegevoegd. Bovendien ontwierp ik eene nieuwe serie teekeningen, aangezien de reeds bestaande schematisch was opgezet.

De kern in rusttoestand (Plaat II, fig. 1) heeft in hoofdzaak hetzelfde voorkomen als die bij *Vicia faba*, het chromatin vormt weder een netwerk met chromatische ophooping in de knooppunten. Bijzonder

¹⁾ W. J. FRANCK. Over kern- en celdeeling bij het suikerriet. Archief voor de suikerindustrie in Ned. Indië, 1910.

duidelijk en veelvuldig voorkomend is hier de kernvacuole, die een heldere kring om den nucleolus vormt.

Een zeer gewoon verschijnsel bij *Saccharum* is het voorkomen van meerdere kernvlekjes, ieder omringd door eene kernvacuole. Tijdens het opzwellen smelten deze vacuolen samen en weldra ontstaat dan uit de nu in eene enkele vacuole liggende nucleolen, door samensmelting een groote nucleolus.

De tekstfiguren 4, 5 en 6 geven hiervan eene voorstelling.

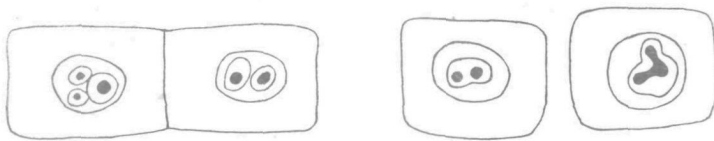


FIG. 4.

FIG. 5.

FIG. 6.

Cellen met meerdere kernvlekjes bij *Saccharum officinarum*.

Vergr. 875.

In Plaat II, fig. 2, zien we de kernvacuole sterk vergroot en de chromatinophooping in omvang toegenomen. Fig. 3 stelt het kluwenstadium in bovenaanzicht voor en het is over dit kluwenstadium, dat mijne meening sedert mijne vorige publicatie, gewijzigd is. Terwijl ik in 1910 het chromosoomkluwen als eenen enkelen continuen draad beschouwde, zoo bleek het mij nu, dat bij nauwkeurig microscopereen er soms meerdere uiteinden zichtbaar waren, hoewel het onmogelijk was hun aantal aan te geven.

Vooral ook in analogie met mijne opvatting omtrent dit punt bij *Vicia faba*, waar het gesegmenteerd zijn van het kluwen veel duidelijker uitkwam, verwierp ik

ook hier de opvatting, dat tijdelijk een continue draad zou bestaan.

De figuren 4 en 5 van Plaat II stellen beide hetzelfde stadium voor, de eerste geeft eene doorsnede, de tweede een bovenaanzicht. Fig. 4 werd verkregen door den microscoop een weinig lager in te stellen dan dit voor fig. 5 geschiedde, waardoor de kernvacuole duidelijker te voorschijn kwam. Bij nog dieper instellen kreeg ik de chromosomen te zien, die aan de onderzijde van den kernwand gelegen waren. Er is dan ook niet de minste twijfel, dat ook in dit stadium de chromosomen door de kernvacuole tegen den kernwand gedrongen zijn.

Wat het aantal chromosomen betreft, ben ik bij het oorspronkelijk geteld aantal gebleven, voor welks juistheid het feit mag gelden, dat de generatieve cellen inderdaad het halve aantal van het in de vegetatieve cellen geteld aantal vertoonen, zooals nog nader zal worden uiteengezet. Nooit kon ik meer dan 28 chromosomen tellen in de vegetatieve kernen van *Saccharum officinarum*.

Plaat II, fig. 5, geeft een indruk van hunne geringe afmetingen en onderlinge ligging. Van eene richting der uiteinden naar 2 polen was hier door de kleine afmetingen der chromosomen niets te ontdekken.

Het is op het einde van dit stadium, dat de vacuole en de kernwand doorbreken, waardoor de chromosomen in het cytoplasma van de cel komen te liggen. Plaat II, fig. 6 geeft eene afbeelding van dezen toestand.

In fig. 7 is de kernplaat gevormd en eene bipolaire spoel aangelegd. Het was mij onmogelijk eene beslis-

sing te nemen over het al of niet gesplitst zijn der chromosomen in 2 helften.

De figuren 8, 9, 10 en 11 geven het beeld der anaphasen, dat in hoofdzaak gelijk blijkt te zijn met dat van de anaphase bij *Vicia faba*. De chromosomenhelften verwijderen zich in tegengestelde richting naar de polen, terwijl tusschen hen verbindingsdraden zichtbaar blijven. Weldra treden in deze verbindingsdraden verdikkingen op, die als den eersten aanleg van den nieuwen celwand zijn te beschouwen.

Ook is het hier zeer duidelijk te zien, dat de verbindingsdraden, die in het begin der anaphasen tot de dochterchromosomen doorloopen, op het eind der anaphasen en begin der telophasen niet meer zoo ver komen, maar daarvan gescheiden blijven door eene cytoplasmatische zone. De dochterchromosomen bij de polen aangekomen, zijn hier zoo dicht tegen elkaar gaan liggen, dat er slechts 2 massa's chromatin zichtbaar zijn (Plaat II, fig. 11).

De figuren 12, 13 en 14 stellen de telophasen voor, die weder hetzelfde verloop hebben, als door mij bij *Vicia faba* is beschreven; fig. 12 toont ons het eerste uiteenwijken der chromosomen door het opzwellen der kernvacuolen; fig. 13 stelt het kluwenstadium der telophase voor. We zien hier de phragmoplast eenigszins gebogen tusschen de dochterkernen liggen en de verbindingsdraden zijn aan de randen van de spoel het duidelijkste zichtbaar.

In fig. 14, waar de dochterkernen weer in hunnen rusttoestand zijn getreden, is het verbindingsdradencomplex verdwenen en tusschen de kernen is eene

tonvormige figuur van fijner gekorrel, donkerder gekleurd cytoplasma aanwezig, die zich evenals de nieuwe celwand tot de zijwanden uitstrekt.

Uit de veelvuldigheid, waarin men de verschillende stadia aantreft, is, zooals ik reeds in Hoofdstuk I besprak, een conclusie te trekken over de snelheid waarmede de verschillende fasen verlopen. Zoo bleek mij, dat bij *Vicia faba*, zoowel als bij *Saccharum officinarum*, de vervorming van het chromatisch kernnet tot een kluwen vrij lang duurt, het inkorten der kluwendraden tot de definitieve chromosomen echter spoedig gevolgd wordt door het verbreken van de kernvacuole en den kernwand, terwijl dan ook zeer spoedig de rangschikking der chromosomen tot de kernplaat en de vorming der spoel plaats heeft. Cellen in de verschillende stadia der meta- en anaphasen zijn in eene serie willekeurig gekozen praeparaten weder zeer talrijk vertegenwoordigd en dit proces schijnt dus veel tijd te vereischen, terwijl de telophasen daarentegen in zeer korten tijd verlopen.

§ 2. DE STAND VAN DEN NIEUW AANGELEGDEN
CELWAND.

Reeds in 1877 heeft SACHS¹⁾ opgemerkt, dat de nieuw aangelegde celwand bij de celdeeling zich loodrecht plaatst op de zijwanden van de deelende

¹⁾ J. SACHS. Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen. Verhandl. d. phys. med. Gesellsch. Würzburg, n. F. XI, 1877.

cel, welk *principe van de rechthoekige snijding* in SCHWENDENER ¹⁾ in 1880 een voorstander vond. Deze wijze van plaatsing der nieuwe celwanden is ook waarneembaar in de figuur op Plaat III, welke plaat betrekking heeft op het worteltopje van *Saccharum officinarum*.

Nu is het duidelijk, dat de wijze van plaatsing van den wand van de grootste beteekenis is voor de verklaring van den definitieven vorm, die de weefsels, welke door de herhaalde celdeelingen ontstaan, zullen aannemen. Het is dan ook begrijpelijk, dat men getracht heeft, voor genoemd principe eene verklaring te vinden.

BERTHOLD ²⁾ trachtte dit feit te verklaren, door als regel aan te nemen, dat de membranen steeds een minimum oppervlakte zouden aannemen, welke regel echter niet steeds doorgaat en overigens ook nog geene verklaring geeft van het waargenomen verschijnsel.

ERRERA ³⁾ en DE WILDEMAN ⁴⁾ meenen deze loodrechte plaatsing te moeten verklaren uit de werkingen der oppervlaktetenspanningen.

¹⁾ SCHWENDENER. Ueber die durch Wachstum bedingte Verschiebung kleinster Theilchen in trajectorischen Curven. Monats-Ber. d. königl. Ak. d. Wissenschaft. Berlin 1880.

²⁾ BERTHOLD. Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

³⁾ ERRERA. Sur une condition fondamentale d'équilibre des cellules vivantes. Bull. Soc. belge de microscopie 1886, t. XIII, p. 12.

⁴⁾ E. DE WILDEMAN. Études sur l'attache des cloisons cellulaires. Mém. cour. et mém. des sav. étrang. publié par. l'academie royale de sc. de Belgique 1894, p. 9.

ERRERA beschouwt het membraan bij zijn ontstaan als een dun en plastisch vlies, waarvan de elementen eene bewegelijkheid vertoonen, te vergelijken met die van vloeistofdeeltjes, terwijl zijn gewicht geëlimineerd wordt (volgens het principe van ARCHIMEDES), aangezien zijne densiteit dezelfde is als die van het protoplasma, waarin het zich bevindt. Het membraan wordt dus volgens ERRERA onderworpen aan dezelfde wetten als die, welke gelden voor de zeepvliesen. DE WILDEMAN is het hiermee eens; hij zegt: „*Nous pouvons donc déduire avec ERRERA qu'une membrane cellulaire, au moment de sa genèse tend à prendre la forme, que prendrait dans les mêmes conditions une lame liquide sans pesanteur. Or une lame liquide homogène et sans pesanteur n'est en équilibre comme l'ont démontré les physiciens, que si elle constitue une surface à courbure moyenne nulle ou constante: nous devons donc retrouver une telle surface dans toute membrane homogène au moment où elle se forme. Quand les membranes, sous l'influence de leur tension, se sont façonnées en surfaces à courbure moyenne constante ou nulle, elles représentent des surfaces minima: c'est ce qu'a très bien indiqué PLATEAU* 1). *Il n'est donc pas indispensable, comme l'admet BERTHOLD, que dans les cellules toute membrane nouvelle occupe toujours de toutes positions possibles, celle qui donne la surface la plus petite*”.

ERRERA noemde deze conclusie, die hij ook nog

1) PLATEAU. Statique expérimentale et théorie des liquides soumiés aux seules forces moléculaires. 1873 t. II, p. 297.

later ¹⁾ verdedigde, het: „*principe de l'équilibre des cellules*”.

DE WILDEMAN en ERRERA nemen dus, zooals ik reeds in mijne vroegere verhandeling over de kern- en celdeeling bij het suikerriet beschreef, aan, dat de nieuwe scheidingswand zich aanvankelijk gedraagt als een vloeibaar vlies, terwijl zij de oude wanden der moedercel beschouwen als aan de binnenzijde bevochtigde vaste vlakken. Inderdaad zou in deze veronderstelling het nieuw aangelegde vloeistofvlak loodrecht op de zijwanden der cel worden getrokken. Toch zijn tegen deze beschouwingswijzen ernstige bezwaren aan te voeren.

Vooreerst is het in strijd met onze waarnemingen, dat de nieuwe celwand aanvankelijk als een vloeibaar vlies wordt aangelegd: wij zien hem steeds onmiddellijk als eenen vasten wand optreden. Nu kan men weliswaar de hypothese aldus wijzigen, dat men aanneemt, dat aan weerszijden van dat vaste vlak een vloeibaar wandje aanwezig is, waarvan de oppervlaktespanning het richten van den nieuwen wand zou bewerkstelligen, maar ook dan blijven ernstige bezwaren bestaan. In talrijke gevallen toch ziet men reeds onmiddellijk bij het vormen der karyokinetische figuur, de kernplaat in het midden van de cel gelegen, op de plaats, waar naderhand de nieuwe wand zal intreden. Wel komen hierop ook uitzonderingen voor en neemt de deelingswand somtijds eerst tegen het einde van zijnen

¹⁾ L. ERRERA. Cours de Physiologie moleculaire. Bruxelles 1907, p. 41.

aanleg den juisten stand in, maar de eerstbedoelde gevallen zijn toch zoo talrijk, dat men ongetwijfeld moet aannemen, dat, vóór er sprake is van den aanleg van den nieuwen wand, eene richtende kracht werkzaam is.

Werd de plaatsing van den nieuwen wand *geheel* bepaald door de werking der oppervlaktespanningen, dan zou deze steeds zoodanig in de cel te verwachten zijn, dat zijn oppervlakte het kleinst mogelijke was. Bij eene in de lengte gerekte cel zou dan de nieuwe wand loodrecht op de lengte-as komen te staan. Wel is dit in den regel het geval, maar wij zullen weldra zien, dat dit volstrekt niet altijd op deze wijze plaats heeft, en dat in vele gevallen eene plaatsing loodrecht op de korte as tot stand komt, of dat aanvankelijk de wand in schuinen stand wordt aangelegd om eerst later zijne definitieve plaats in te nemen. Trouwens DE WILDEMAN heeft dit bezwaar reeds gevoeld en hij tracht daaraan tegemoet te komen door aan te nemen, dat de plaatsing van den wand reeds ongeveer bepaald is, vóórdat hij definitief gevormd is. De laatste richtende kracht, die hem loodrecht zou stellen, zou dan toch de oppervlaktespanning zijn. In het door ons onderstelde geval van de in de lengte uitgerekte cel zou dus aanvankelijk die celwand min of meer scheef kunnen worden aangelegd, om ten slotte door de oppervlaktespanning recht te worden getrokken.

Onafhankelijk van de vraag, hoe de nieuwe wand in de cel komt te staan, is deze, hoe die wand ten opzichte van de stralingsfiguur is gelegen, en in dit

opzicht ben ik het met ZIMMERMANN¹⁾ eens, die zegt:
 „Erwähnt sei schliesslich noch, das der Phragmoplast
 „und ebenso die in demselben entstehende Scheidewana
 „in der Regel auf der Achse der vorausgegangenen
 „Kerntheilungsfiguren senkrecht steht. Eine Ausnahme
 „bilden in dieser Hinsicht, soweit wir bislang wissen,
 „nur die Rhizoiden der Moose, in denen die Achse der
 „Kerntheilungsfiguren nach den Beobachtungen von DE
 „WILDEMAN der Längsachse der Zellen parallel läuft,
 „während nach dem Auseinanderweichen der Tochter-
 „kerne eine Schiefstellung des Phragmoplasten und
 „auch eine entsprechende Membranbildung stattfindet”.

Steeds zag ik in mijne praeparaten de celplaat loodrecht op de verbindingsas der beide polen van de stralingsfiguur gevormd worden. Ingeval deze laatste in schuine richting in de cel gelegen is, wordt ook de celplaat scheef aangelegd en nu zou, mijns inziens, er inderdaad veel voor te zeggen zijn, de definitieve plaatsing van den nieuwen celwand loodrecht op de beide zijwanden in deze gevallen van scheeve opstelling der celplaat te verklaren uit de besproken werking der oppervlaktespanning, in de bevochtigende laagjes, waarbij de nieuw gevormde, nog los in de cel aanwezige, wand een minimum oppervlakte zou trachten te bereiken en ik ben het dus, wat het laatste richten van den wand aangaat, zoo deze schuin wordt aangelegd, geheel eens met de opvatting van ERRERA en DE WILDEMAN. Er blijft dan echter over eene verklaring te zoeken voor de richting

¹⁾ A. ZIMMERMANN. Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes 1896, S. 73.

der stralingsfiguur in de cel, immers, zooals we zagen, is deze in den regel op zoodanige wijze, dat de verbindingsas der polen in de lengterichting der cel valt.

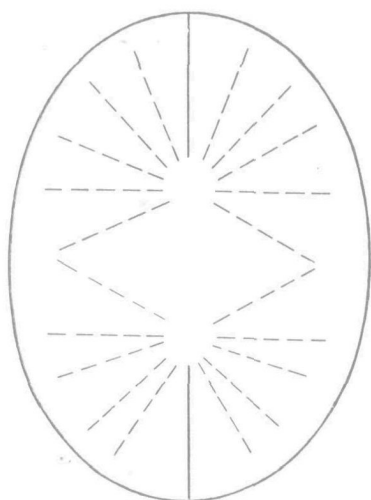


FIG. 7.

Schema van de ligging der stralingsfiguur in eene deelende cel volgens HERTWIG.

HERTWIG¹⁾ heeft getracht deze richting te verklaren als een gevolg van eenen volgens hem algemeen bij de deeling geldenden regel, welke hij aldus uitdrukt: *de beide polen van de deelingsfiguur komen steeds in de richting der grootste protoplasma-massa's te liggen.*

Om die reden zouden, volgens hem, bij eene in de lengterichting gerichte cel de polen der stralingsfiguur zoodanig komen te liggen, dat hun ver-

bindingslijn in de lengteas van die cel valt.

Bij nadere beschouwing blijkt, zooals ik ook reeds in mijn vroegere mededeeling betoogde, de aldus geformuleerde regel geen zin te hebben: immers men kan den celinhoud door vlakken door het middelpunt op oneindig veel manieren in twee protoplasma-massa's verdeelen, die even groot zijn als de protoplasma-massa's, waarin bij het door HERTWIG beschouwde geval, de polen gelegen zijn.

¹⁾ OSCAR HERTWIG. Allgem. Biologie. Jena 1909, 3e Aufl., p. 247.

Er zou dus volgens dezen regel evenveel reden voor bestaan, dat de as der stralingsfiguur in de breedterichting der moedercel kwam te liggen. Waarschijnlijk moeten de zonderlinge consequenties, waartoe de regel leidt, toegeschreven worden aan eene minder juiste formuleering. Blijkens hetgeen HERTWIG hierover verder opmerkt, is het zijne bedoeling geweest, uit te drukken, dat de polen der stralingsfiguur die plaats innemen, dat de protoplasmahelften, welke aan ieder dier stralingscentra toekomen, zoodanig zijn, dat hun vorm zoo weinig mogelijk van den bolvorm verschilt. Nu is het duidelijk, dat de bedoelde protoplasmamassa's bij stelling van de as der stralingsfiguur loodrecht op de lengterichting der cel belangrijk meer van den bolvorm afwijken, dan in het geval, dat de bedoelde as met de lengterichting van de cel samenvalt. Volgens deze beschouwingswijze zouden dus de nieuwe deelvlakken steeds loodrecht op de lengteas van de moedercel komen te staan.

Ik merkte hierboven reeds op, dat de hier bedoelde stand wel de meest talrijk voorkomende is, maar dat toch ook in vele gevallen een aanleg van den deelingswand loodrecht op de kortste as der cel wordt geconstateerd. Men kan dit juist in de vegetatiepunten der worteltjes nabij den top van het eigenlijke wortellichaam in verschillende cellen duidelijk waarnemen.

Nu zijn weliswaar aan HERTWIG dergelijke voorbeelden, waarop reeds JENNINGS ¹⁾ en anderen gewezen

¹⁾ H. S. JENNINGS. The early development of *Asplancha*. Bull. of Mus. of comp. zool. at Harvard College, Vol. XXX, 1896.

hebben, bekend, doch hij beschouwt deze als uitzonderingsgevallen. Het komt mij echter voor, dat juist door het optreden van dergelijke uitzonderingsgevallen de waarde van zijne verklaringswijze sterk vermindert. Eene andere, meer plausible verklaring voor de richting der stralingsfiguur, is echter tot heden nog niet gegeven.

In hoeverre de stand van den nieuwen celwand afhankelijk is van drukwerkingen is nog niet met zekerheid uitgemaakt. Wel kwam HOTTES¹⁾ uit zijne proefnemingen over den invloed van drukwerkingen op de wortels van *Vicia faba* tot het resultaat, dat de nieuw aangelegde wand niet, zooals dit door Kny en NĚMEC was beweerd, loodrecht op de richting van den sterksten druk geschiedt, doch zijne beschouwingen over de richting van den druk bij deze proeven zijn niet juist en mijns inziens is uit zijne proeven volstrekt niet de onafhankelijkheid van den aanleg der nieuwe celwanden van drukwerkingen bewezen. Stellig is een hernieuwd onderzoek in deze richting gewenscht.

Ten slotte dienen nog vermeld de proeven, die GIESENHAGEN²⁾ nam met gummiballons, gevuld met lucht, om de ligging der nieuwe celwanden te verklaren. Deze kunnen echter uit den aard der zaak nimmer een verklaring geven voor de richtende kracht, die de spoel beïnvloedt.

Niet alleen kan men het principe der loodrechte snijding bij den aanleg van eenen nieuwen wand in

¹⁾ CHARLES F. HOTTES. Ueber den Einfluss von Druckwirkungen auf die Wurzel von *Vicia faba*. Inaugural Dissertation. Bonn 1901.

²⁾ K. GIESENHAGEN. Die Richtung der Teilungswände in Pflanzenzellen. Flora 1909, S. 355—369.

een der afzonderlijke cellen van het, op Plaat IV afgebeelde wortelvegetatiepunt waarnemen, het bedoelde principe komt zelfs in den geheelen bouw van het wortelvegetatiepunt tot uitdrukking.

De top van het eigenlijke worteltje laat zich ten naastenbij vergelijken met eene omwentelings-paraboloïde. Bedenkt men nu, dat dit geheele lichaam wordt opgebouwd door deelingen van een bepaald aantal initiaal-cellen, die onder den top van die paraboloïde zijn gelegen, en dat bij al die deelingen het principe van de loodrechte snijding der deelingswanden wordt gevolgd, dan zal het duidelijk zijn, dat dit lichaam in verticale doorsneden celwandenreeksen te zien moet geven, die met stelsels van elkander rechthoekig snijdende convocale parabolen vergelijkbaar zijn. Op dezen eigenaardigen bouw van de vegetatiepunten is het eerst gewezen door SACHS¹⁾. Ook in ons geval ziet men in den top van het eigenlijke worteltje duidelijk deze stelsels van parabolen.

In het wortelmutsje wordt ook wel aanvankelijk het principe van de loodrechte plaatsing gevolgd, maar ten gevolge van het verslijmingsproces der oudere cellen gaat deze bouw daar spoedig verloren. Trouwens ook in de andere deelen van het eigenlijke worteltje ziet men de celvorm reeds spoedig verandering ondergaan, en de aanvankelijk vierhoekige doorsneden nemen daar andere vormen aan.

1) J. SACHS. Vorlesungen über Pflanzen-physiologie. Leipzig 1887, 2. Aufl., S. 429.

§ 3. HET VEGETATIEPUNT VAN WORTEL EN STENDEL.

Aangezien de bestaande afbeelding van het wortelvegetatiepunt van *Saccharum officinarum* van BENECKE, met de daaraan toegevoegde anatomische beschrijving ¹⁾ mij zeer onvoldoende bleek, zoo heb ik dit wortelvegetatiepunt aan een hernieuwd onderzoek onderworpen en nieuwe teekeningen vervaardigd.

Het wortelvegetatiepunt van het suikerriet behoort tot het, bij de Phanerogamen het meest verbreide type, waarbij meerdere initiaalcellen aanwezig zijn, die eensdeels naast elkaar (op gelijke hoogte om de lengteas gegroepeerd), anderdeels boven elkaar (etagevormig) gelegen zijn. Tengevolge dezer etagevormige ligging ontstaan uit de initiaalcellen door de opeenvolgende deelingen der verschillende meristimatische lagen, de zoogenaamde HANSTEIN'sche *histogenen* en ik onderscheidde in het wortelvegetatiepunt van *Saccharum officinarum* 4 van dergelijke histogenen, ieder voorzien van hunne eigen initiaalcellen, en wel:

1^e) het *Calyptrogeen*.

Dit is een onderdeel van het wortelmutsje en neemt zijn oorsprong in initiaalcellen, die onmiddellijk tegen den top van het eigenlijke worteltje gelegen zijn.

2^e) het *Dermatoperibleem*.

Dit histogeen ontstaat uit één initiaalcel, welke den top van het eigenlijke worteltje vormt.

Door deeling van deze cel ontstaat zoowel het weefsel, dat naderhand in den epidermis overgaat, als

1) W. KRÜGER. Das Zuckerrohr und seine Kultur. Wien 1899, S. 66.

dat, hetwelk de primaire schors zal uitmaken. Dat dit inderdaad zoo is, zal eerst duidelijk worden bij de bespreking der dwarsdoorsnede.

We hebben hier een geval, waar de bouw der primaire weefsels reeds dadelijk eene bevestiging geeft van de *Stelär-theorie* van VAN TIEGHEM. Het peribleem bestaat uit eene serie concentrische cellagen, die de pleromcellen als een mantel omhullen. Dit is vooral duidelijk te zien op Plaat IV, welke eene dwarsdoorsnede voorstelt van een worteltopje van *Saccharum officinarum*. We zien hier van buiten naar binnen gaande, in de eerste plaats de meer of minder gedeseorganiseerde cellen van het wortelmutsje, dat op deze hoogte nog om het eigenlijke worteltopje heensluit. Hierop volgt het dermatogeen, uit eene cellaag bestaande, die aan den buitenkant bedekt is met eene eigenaardige slijmerige laag, welke zich bij mijne kleuringen intensief donker kleurde en op de figuur als eene zwarte lijn is weergegeven met eenen sterk verdikten buitenwand, terwijl nog meer naar binnen het peribleemweefsel volgt.

Op zeer korten afstand van het vegetatiepunt treden reeds in het peribleem tusschen de cellagen met lucht gevulde intercellulairgangen op, welke op beide doorsneden duidelijk zijn waar te nemen, op Plaat III als lange donkerkleurige strepen, op Plaat IV als kleine vierkantjes of driehoekjes.

De binnenste cellaag van het peribleem gaat in dit geval over in de latere endodermis van het volwassen worteltje en het is nu aan deze cellaag, dat ik eene uiterst belangrijke rol toeschrijf, bij

de vorming van de cellen van het overige peribleemweefsel, waarover nog nader zal gesproken worden.

Eene bijzonderheid, die bij de lengtedoorsnede (Plaat III) direct in het oog valt, is het verschijnsel, dat in zekere celrijen van het peribleem celkernen zichtbaar zijn, terwijl daarnaast celcomplexen worden aangetroffen, waarin dit niet het geval is, en wel bleken beide soorten celgroepen in rijen schuin op de lengterichting van het peribleem voor te komen, terwijl de helling dezer rijen met elke volgende coupe van een serie, die men van een vegetatiepunt vervaardigt, varieert.

Terwijl ik vroeger dit verschijnsel beschreef als een gevolg van eene ietwat schuine stelling van het praeparaat ten opzichte van het microtoommes, waardoor beurtelings celreeksen meer in het midden der cellen en andere meer nabij den wand zouden worden doorsneden, zoo schijnt het mij thans, bij nadere overweging daarvoor te regelmatig te zijn en tevens te vaak voor te komen. Het blijkt bovendien een meer algemeen verschijnsel te zijn, althans merkte ik hetzelfde op bij worteltopjes van *Vicia faba*, *Pisum sativum*, *Zea Maïs* en *Balsamina impatiens*. Het schijnt mij derhalve toe, dat eene andere verklaring moet gezocht worden en ik breng het verschijnsel thans in verband met de bocht, die optreedt in de cellagen van het peribleem, nabij den top van het vegetatiepunt, waardoor regelmatig cellen op verschillende plaatsen worden doorsneden.

3^e) het *Pericambogeen*.

Terwijl we in de verschillende beschrijvingen der wortelvegetatiepunten van de Phanerogamen in de

literatuur steeds een viertal histogenen: *calyptrogeen*, *dermatogeen*, *peribleem* en *pleroom* of combinaties hiervan tegenkomen, ben ik bij de bestudeering der anatomie van het worteltopje van *Saccharum officinarum* tot de conclusie gekomen, dat hier een nog nimmer besproken histogeen aanwezig is met eigen initiaalcel en ik stel voor, aangezien uit dit histogeen het *pericambium* ontstaat het den naam te geven van *pericambogeen*. De waarneming van dit histogeen dank ik aan de toepassing van de tannine-ijzerkleuring, waarmee zich de wanden van deze cellaag intensiever kleuren dan de overige celwanden. Ook bij praeparaten van *Zea Maïs*¹⁾, *Hordeum vulgare* en *Avena sativa*, nam ik een dergelijk pericambogeen waar. Dit histogeen, dat aan de binnenzijde van de endodermis gelegen is, blijft aanvankelijk slechts één cellaag dik, doordat er slechts radiale deelingen in voorkomen, zooals ook op Plaat III te zien is, waar deze cellaag met *p*, is aangeduid. Op eenigen afstand van het vegetatiepunt treden echter ook hier en daar tangentiale deelingen op, waardoor het pericambogeen meerdere cellagen dik wordt, hetgeen wijst op een begin van aanleg van zijwortels. Juist in verband met de waarneming van dit nieuwe histogeen met eigen initiaalcel, lijkt het mij zeer gewenscht, dat een nader onderzoek ingesteld wordt naar de wijze van ontstaan van de zijwortels uit deze cellaag.

1) De praeparaten van deze plant werden vervaardigd door den Heer KOOPMANS, die ze welwillend tot mijne beschikking stelde.

4°) het *Pleroom*.

Van het pleroom, sluiten de cellen alle zonder intercellulaire ruimten aan elkaar. We zien op onze dwarsdoorsnede (Plaat IV) een zestal grootere cellen, welke de elementen voorstellen, waaruit later houtvaten gevormd zullen worden; de wanden dezer, thans nog levenden inhoud bevattende, cellen zijn nog niet verhout. In het meer naar buiten gelegen pleroomweefsel komen nog bijzonder gemarkeerde cellen voor, waaruit zooals in oudere dwarscoupes te leeren is, ook vaten ontstaan. We vinden hen daar nl. als inhoudslooze vaten tusschen de met inhoud voorziene pleroomcellen gelegen, terug. Op de lengtecoupes vallen deze vaten in het oog, doordat zich hun wand intensiever kleurt dan die der overige cellen. Van eene bepaalde teekening van dien wand is echter nog weinig te bespeuren.

Gaan we nu de vorming van de cellen van het wortelvegetatiepunt uit de initiaalcellen door deeling wat nauwkeuriger na en beschouwen we daartoe het vegetatiepunt, afgebeeld in tekstfiguur 8 en dat weergegeven op Plaat III.

In het laatst bedoelde vegetatiepunt, ziet men duidelijk eene enkele initiaalcel aan den top van het eigenlijk worteltje. In tekstfiguur 8 ziet men 2 cellen aan dien top gelegen, aangeduid als a en a' . De verklaring hiervan is deze, dat de initiaalcel met zekere tusschenpoozen eene celdeeling uitvoert en eene cel afsplitst, die korten tijd daarna nieuwe deelingen gaat uitvoeren. Die afgesplitste cel is in ons geval de cel a' , terwijl de gearceerde groep, die links van a is gelegen, den

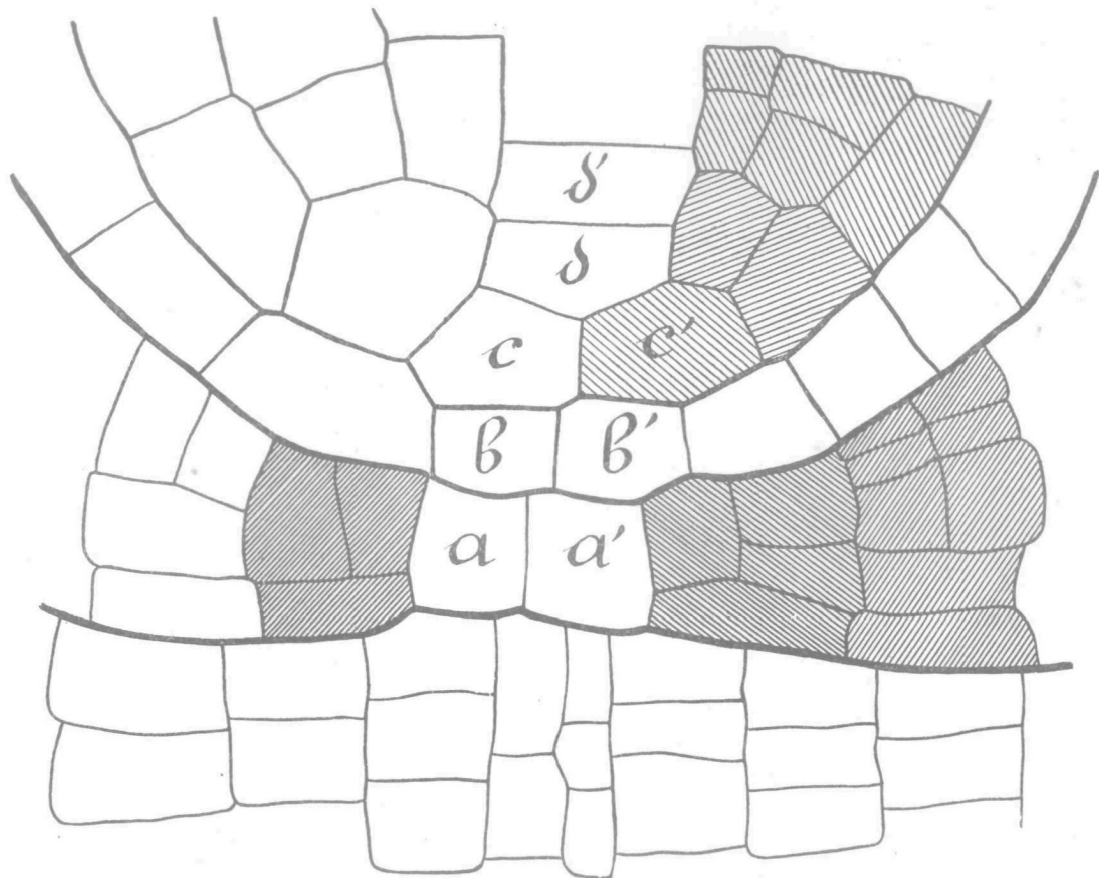


FIG. 8.

Initiaalcellen en eerste deelingsstadia bij een worteltopje van suikerriet. Vergr. 840 maal.

deelingstoestand weergeeft, die in a' na eenigen tijd zal optreden. De gearceerde celgroep rechts van a' geeft een volgend stadium weer. Op deze wijze voortgaande, kan men telkens celgroepen aanwijzen, welke hunnen oorsprong gevonden hebben in eene door de initiaalcel afgesplitste cel.

Ook in het vegetatiepunt, op Plaat III afgebeeld, zijn dergelijke celgroepen duidelijk terug te vinden. De beide cellen links van de initiaalcel geven daar een nog jonger stadium weer van den deelings-toestand der afgesplitste cel dan dat, hetwelk wij in Fig. 8, links van a aantreffen. Rechts van de initiaalcel treft men ook weer volkomen hetzelfde stadium, als wij in Fig. 8 links van a vonden.

Uit de bestudeering van de afgebeelde vegetatiepunten, blijkt verder, dat onmiddellijk na de afsplitsing van eene cel door de initiaalcel, hierin een horizontale celwand gevormd wordt, en dat hiermede de vorming van het eigenlijke dermatogeen wordt ingeleid; immers, de buitenste van de 2 aldus gevormde cellen blijft ook in de verdere stadia harer ontwikkeling steeds den buitenkant van het worteltje vormen en voert uitsluitend radiale deelingen uit. Ik kan mij dan ook niet vereenigen met de opvatting van VAN TIEGHEM, dat de buitenste cellaag van deze wortels niet zou mogen worden aangesproken als epidermis. De 2^e der bedoelde cellen geeft dan door zijne achtereenvolgende deelingen aanleiding tot de vorming van het peribleem.

Het is nu over de vormingswijze van het peribleem uit deze cel, dat ik de volgende opvatting heb gekregen.

Terwijl de algemeen gangbare en ook door mij ¹⁾ in 1910 gehuldigde meening is, dat door herhaaldelijke tangentiële deelingen van deze cel en de daaruit ontstane cellen, het periblemsweefsel werd gevormd, terwijl de binnenste hierbij ontstane cellaag de endodermis zou worden, zoo ben ik thans tot de overtuiging gekomen, dat bij *Saccharum officinarum* het peribleem hoofdzakelijk ontstaat door *tangentiële deelingen* van deze *endodermis*.

We zagen reeds, dat de, uit de initiaalcel door eene radiale deeling ontstane cel op hare beurt zich door eene tangentiële deeling verdeelt in een buitenste cel, die aanleiding geeft tot het ontstaan van het dermatogeen en een binnenste cel α_1 , (zie tekstfiguur 9, welke eene schematische voorstelling geeft van de

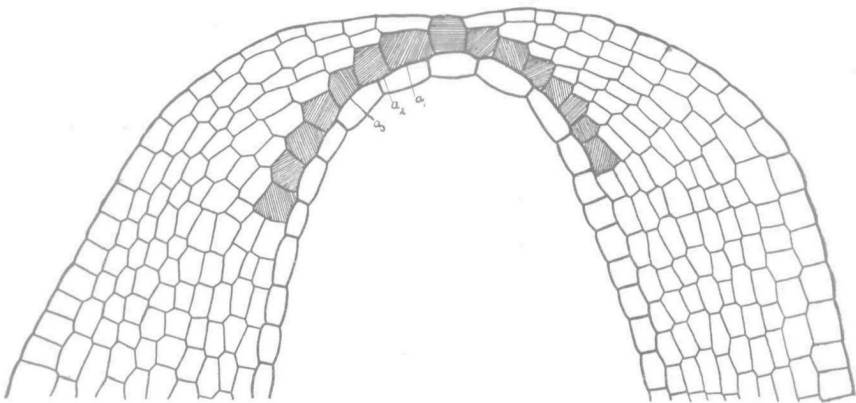


FIG. 9.

Schema opbouw dermatoperibleem bij *S. officinarum*.

¹⁾ W. J. FRANCK. Over Kern- en Celdeeling bij het Suikerriet. Archief 1910.

bedoelde wijze van opbouw van het peribleem uit de endodermis).

Cel a_1 geeft nu weder door eene tangentialle deeling aanleiding tot de vorming van 2 cellen, waarvan de buitenste voortaan in hoofdzaak antikline deelingen zal uitvoeren, en zoodoende de buitenste laag van het peribleem vormt. De binnenste cel a_2 gaat zich opnieuw tangentiall deelen, de buitenste der thans ontstane cellen, ondergaat hetzelfde lot als de buitenste cel bij de eerst besproken deeling, en vormt zoodoende de op één na buitenste peribleemlaag, indien althans de buitenste peribleemlaag zich nog niet door eene tangentialle deeling van een der cellen in tweeën gesplitst heeft, hetgeen menigmaal het geval is en waardoor zich de structuur der buitenste cellagen compliceert. De binnenste cel a_3 voert opnieuw eene tangentialle deeling uit. Zoo gaat het steeds verder en we zien derhalve, dat op deze wijze vrijwel het geheele peribleemweefsel wordt opgebouwd door herhaalde tangentialle deelingen van de binnenste der telkens onstane cellen, die te zamen de endodermis vormen.

Uit deze beschouwingwijze volgt tevens, dat de initiaalcel van het dermatoperibleem ook eene endodermis cel is.

Dit bedoelde principe van opbouw, hetwelk wij hierboven aan een schematische figuur hebben toegelicht, is nu ook zichtbaar in de afbeelding op Plaat III ¹⁾.

¹⁾ Hierbij zij opgemerkt, dat deze afbeelding zoowel als die op Plaat IV reeds geheel afgewerkt waren, toen ik door herhaald microscopeeren tot deze opvatting over het ontstaan der peribleemcellen kwam.

We zien hier duidelijk, hoe de binnenste der ontstane cellen van het peribleem zich eenige malen tangentiaal deelt, en de buitenste der afgesplitste cellen dan door antikline deelingen eene cellaag van het peribleem vormt. Dit principe, hoewel duidelijk in de figuur zichtbaar, is toch niet volkomen doorgevoerd. We zien hier ook wel enkele malen de buitenste der door de tangentiale deeling ontstane cellen, zich weder tangentiaal deelen, hetgeen echter hoofdzakelijk het geval is in de nabijheid van de initiaalcel. In verder afgelegene peribleemcellen komen deze tangentiale deelingen uiterst zeldzaam voor.

Hieruit is ook het beeld te verklaren, dat het peribleem op de dwarsdoorsnede (Plaat IV) ons vertoont.

De binnenste lagen van het peribleem, welke blijkens mijne waarneming dus de laatst ontstane zijn, zien wij daar volkomen regelmatig opgebouwd, terwijl de buitenste en dus tevens de oudste, een veel onregelmatiger beeld geven, hetgeen nu juist te verklaren is uit de, nabij den top nog voorkomende, tangentiale deelingen in die lagen. De buitenste cellaag, het dermatogeen is weder uiterst regelmatig gebouwd en het is duidelijk waarneembaar, dat hier nooit tangentiale deelingen hebben plaats gehad.

Het is verder voor onze opvattingwijze zeer belangrijk op te merken, dat op de dwarsdoorsnede eene tangentiale deeling van de endodermis zichtbaar is. Eén endodermiscel heeft zich juist gedeeld in 2 cellen b' en b'' , b' vormt nu weder een endodermiscel, b'' is een gewone peribleemcel geworden. De endoder-

miscel α is nu aan de beurt om zich te deelen en nu is het duidelijk in te zien, hoe ook de spiraalvormige ligging, die zoo opvallend is voor de peribleemcellen, tot stand is gekomen.

Ook de kerndeelingsfiguren in het peribleem op Plaat III zijn volkomen in overeenstemming met deze beschouwingen. Wij zien hier overal deelingsfiguren, die aanleiding geven tot de vorming van antikline wanden, hetgeen immers volgt uit de ligging dezer stralingsfiguren, zooals dit in de voorgaande § is besproken. Slechts de deelingsfiguur, zichtbaar in de endodermis aan de rechterzijde, geeft aan, dat zich hier een perikline wand zal vormen, terwijl ook die aan de linkerzijde van het worteltje in deze cellaag, waarschijnlijk door draaiing wel zal bijdragen tot de vorming van eenen tangentialen wand, welke gevallen dus in overeenstemming zijn met mijne opvatting over de vormingswijze van de peribleemlagen.

De eigenschap van de endodermis, om zich nog op grooten afstand van het vegetatiepunt te kunnen deelen, schijnt mij juist daarom van zoo groot belang, omdat wij dus voortdurend 2 cellagen naast elkaar hebben liggen, die beide het vermogen hebben, om ver van het vegetatiepunt, nog tangentiale deelingen te kunnen uitvoeren, immers ook de cellen van het pericambogeen bezitten deze eigenschap, zooals ik reeds besprak.

Hierdoor komt echter juist het vraagstuk van het ontstaan der bijwortels in een nieuw licht en zou het mijns inziens van groot belang zijn een hernieuwd onderzoek in te stellen, in hoeverre het, uit het pericam-

bogeen ontstane pericambium, uitsluitend werkzaam is aan de vorming van de bijwortels en na te gaan of niet de endodermis ook haar aandeel daaraan heeft.

Onmiddellijk boven de besproken initiaalcel van het dermatoperibleem ligt op Plaat III een enkele initiaalcel, die in de tekstfiguur 8 haar eersten deelingstoestand b , b' vertoont. Dit is de initiaalcel, die aanleiding geeft tot de vorming van het pericambogeen.

Op de beide thans besproken initiaalcellen volgt naar binnen toe op Plaat III eene groote cel, die kort geleden door eenen horizontalen celwand eene daarboven gelegen cel heeft afgesplitst. Deze cel kan echter ook nog eene andere deelingwijze uitvoeren en wel eenen verticalen wand vormen. Zoo moet het ontstaan der beide cellen c en c' van tekstfiguur 8 verklaard worden; d en d' dezer figuur stellen eenen volgenden deelingstoestand voor van de in Plaat III afgesplitste cel. Ook hier laten zich de volgende deelingstadia met grootere of geringere duidelijkheid in het plerroom vervolgen.

Moeilijker valt het om in het calyptrogeen de initiaalcellen aan te wijzen. De verschillende celreeksen maken het echter waarschijnlijk, dat hier meerdere initiaalcellen werkzaam zijn.

Wat het stengelvegetatiepunt van *Saccharum officinarum* betreft, hierover vermag ik slechts voorloopige resultaten te vermelden.

Het bleek nl., zooals ik reeds in de inleiding opmerkte, dat de in Indië verzamelde en geharde vegetatiepunten, afkomstig van rijp of bijna rijp riet (verzameld in April en Mei) geene deelingen meer

vertoonden, en we dus niet meer met een meristimatisch weefsel, maar met een dauerweefsel te maken hadden.

Door groei der cellen waren hunne oorspronkelijke vormen en ligging ten opzichte van elkaar zoodanig veranderd, dat reeds op eenigen afstand van het vegetatiepunt, absoluut geene beslissing te nemen viel over de al of niet aanwezigheid van afzonderlijke lagen. Alleen aan den uitersten top was nog wel eene vorming van lagen uit initiaal cellen waar te nemen en meende ik in talrijke bij door mij onderzochte stengelvegetatiepunten zeer vaag eene differentieering in een dematogeen, peribleem en plerroom aan te moeten nemen, zooals ook op Plaat VIII, fig. 2 zichtbaar is. De onderlinge grenzen waren echter lang zoo scherp en duidelijk niet als bij het wortelvegetatiepunt.

Ik hoop evenwel hierover een hernieuwd onderzoek in te stellen en dan wel bij stengels, waarvan de groeipunten zich nog onder den grond bevinden of even boven de oppervlakte uitsteken en het zal dan blijken of de differentieering in de genoemde histogenen inderdaad bestaat.

HOOFDSTUK IV.

Stand van het onderzoek der microsporogenese bij Angiospermen.

§ I. DE PRE- EN POSTSYNAPTISCHE STADIA EN DE DIAKINESE.

In het vorige jaar verscheen van de hand van GRÉGOIRE ¹⁾ eene uitgebreide studie, een overzicht gevende, over de diverse theoriën omtrent de processen, die in de prophasen verlopen.

De groote kwestie is nl. nog steeds, hoe de paren van de diakinese ontstaan en GRÉGOIRE verdeelt de opvattingen hieromtrent in 2 hoofdgroepen, A en B, die scherp tegenover elkaar staan en ieder weer in verschillende kleinere categorieën gesplitst zijn.

Volgens opinie A zijn de beide helften van de chromosomen in de diakinese niet het resultaat van eene longitudinale verdubbeling van de draden van het zgn. dikke spireem, maar vertegenwoordigen

¹⁾ VICTOR GRÉGOIRE. Les cinèses de maturation dans les deux règnes. La Cellule, T. XXVI, 1910, p. 279.

zij twee naast elkaar gelegen draadstukken van dat spireem.

GRÉGOIRE noemt de voorstanders van deze meening: *metasyndetisten* en verdeelt hen in 2 groepen. De eerste wordt gevormd door degenen, die aannemen, dat het dikke spireem gevormd wordt door een haploid aantal draadstukken, ieder twee, in den aanvang achter elkaar gelegen, somatische chromosomen voorstellend. Door omvouwing en daaropvolgende transversale kloving zouden uit die draadstukken een haploid aantal gemini ontstaan, waarvan dus de helften ieder een somatisch chromosoom zouden voorstellen. Onder degenen, die deze opvatting der *metasyndese* zijn toegedaan, zijn o. a. te noemen: FARMER, MOORE, MONTGOMERY en MOTTIER.

De tweede groep onderzoekers neemt aan, dat het dikke spireem zich segmenteert in een diploid aantal draadstukken, ieder een somatisch chromosoom voorstellende. Deze draadstukken zouden dan 2 aan 2 gerangschikt worden en zodoende een haploid aantal gemini vormen. Ook bij deze opvatting zijn de ten slotte verkregen diakinetische lichamen „gemini”, d. w. z. bivalente chromosomen, waarvan de beide helften uit somatische chromosomen bestaan. Voorstanders van deze opvatting zijn o. a. GEERTS en GATES.

Volgens opvatting B zijn de beide helften der diakinetische chromosoomcomplexen ontstaan door eene longitudinale verdubbeling van een haploid aantal pachytene draadstukken. De voorstanders van deze hypothese, de zgn. *parasyndetisten*, verdeelen zich ook weder in 2 groepen.

De eerste neemt aan, dat de pachytene draden als gewone somatische chromosomen gevormd zijn, maar in haploid aantal. De longitudinale verdubbeling, welke zij ondergaan, is bij deze aanname dus eene werkelijke longitudinale splijting, evenals die, welke bij de somatische chromosomen voorkomt. Er ontstaan dus volgens deze opvatting in de diakinese geene gemini, doch longitudinaal gedeelde chromosomen.

De tweede groep neemt daarentegen aan, dat de pachytene draadstukken resulteeren uit eene *zygotenie* (*parasyndese*), d.w.z. uit eene vereeniging van dunne draden, ieder een somatisch chromosoom voorstellend. Ook de voorstanders van deze opvatting zijn weder onder te verdeelen en wel in:

a) degenen, die aannemen, dat de draden die bij de longitudinale verdubbeling in het *postspirematisch* stadium ontstaan, dezelfde zijn als die, welke in het *prespirematisch* stadium versmolten tot het dikke spireem. Zij beschouwen derhalve de definitieve helften der diakinetische chromosoomcomplexen als somatische chromosomen. De voorstanders van deze opvattingwijze over het ontstaan der gemini, vormen de meerderheid en o. a. zijn daartoe GRÉGOIRE, BERGHS, STRASBURGER en ROSENBERG te rekenen,

b) degenen, die meenen, dat de samensmelting in het zygotene-stadium volkomen is en derhalve tot eene nieuwe grootheid voert. De op dat stadium volgende longitudinale verdubbeling is volgens hen dus eene werkelijke longitudinale deeling, en niet het weder vrij worden der somatische chromosomen. Volgens deze opvatting, die o. a. BONNEVIE, is toege-

daan, bestaan de diakinetische chromosoomcomplexen dus niet uit 2 naast elkander gelegen somatische chromosomen en zijn derhalve niet als gemini te beschouwen.

Het fundamenteele punt van verschil tusschen de metasyndetisten (A) en de parasyndetisten (B) is, zooals uit de voorgaande beschouwingen volgt, hierin te zoeken, dat de eersten, elk pachyteen draadstuk als uit 2 somatische chromosomen bestaande beschouwen, welke achter elkaar gelegen zijn (bout à bout; end to end), terwijl de laatsten de pachytene draadstukken denken samengesteld uit 2 langs elkaar gelegen somatische chromosomen.

Bij die opvattingen, waarbij de ten slotte in de diakinese ontstane chromosoomcomplexen, als gemini beschouwd worden, en dus de beide helften ieder als een somatisch chromosoom, moet de op de diakinese volgende metakinese als eene werkelijke reductiedeeling opgevat worden, daar zich dan geheele chromosomen naar de 2 polen zullen begeven. Dit geldt ook nog voor de opvattingwijze, die wij onder *Bb* noemden.

Daar waar de helften als gehalveerde somatische chromosomen worden beschouwd, wordt de metakinese als eene gewone deeling opgevat, aangezien hierbij geen geheele somatische chromosomen aan de polen zouden aankomen en volgens die opvattingen heeft de eigenlijke reductie dus reeds plaats gedurende de prophasen.

Hier volgt nu eene nadere uiteenzetting der opvattingen van STRASBURGER en GRÉGOIRE over het verloop der prophasen bij de generatieve kerndeeling.

STRASBURGER ¹⁾ ging bij zijne beschouwingen uit van eene bespreking der zgn. *prochromosomen*, vormbestanddeelen der celkern, welke het eerst zijn beschreven door ROSENBERG ²⁾.

Deze laatste onderzoeker merkte nl. op, dat in de rustende kernen van eenige planten duidelijk korrels te zien zijn, wier aantal volgens hem gelijk is aan het aantal der in de mitose optredende chromosomen. Deze prochromosomen werden in 1905 ook beschreven door OVERTON ³⁾, die ze als deelen van chromosomen beschouwde, die bij den overgang der kern in den rusttoestand niet netvormig geworden zijn. Hij maakte tevens de opmerking, dat ze dikwijls 2 aan 2 gegroepeerd liggen.

STRASBURGER noemt nu de in groepen gelegen chromatin-korrels om die prochromosomen *pangenosomen*, terwijl hij de, bij een zelfde chromosoom behorende, pangenosomen, nadat zij bij het begin der deeling, gerangschikt zijn tot draden, den naam van *gamosomen* geeft.

Deze gamosomen zouden zich nu in de verdere prophasen met elkaar tot paren, de zoogenaamde *zygosomen*, vereenigen, waarna de synaptische contractie zou plaats vinden. Gedurende deze contractie zouden de twee gamosomen dezer paren met elkander in

¹⁾ E. STRASBURGER. Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1906, Bd. 42, S. 37.

²⁾ O. ROSENBERG. Ueber die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Flora Bd. 93, 1904.

³⁾ J. B. OVERTON. Ueber Reductionstheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42, 1906, S. 121.

wisselwerking treden, waardoor hunne pangen een bepaalde orientatie zouden ondergaan, zoodat bij een nu volgende strekking in ieder der beide gamosomen een overeenkomstig volgorde der pangen verkregen zou worden. Hiermede verklaarde STRASBURGER de beteekenis van het na de synapsis, zoo karakteristieke uitspinnen der zygosomen in lange dunne draden, welke laatste hij *gamomiten*, of na onderlinge versmelting 2 aan 2, *zygomiten* noemde. In een verder gevorderd stadium der prophase zouden zich nu de zygomiten weder in de gamomiten splitsen, waardoor opnieuw de dubbele natuur der draden zichtbaar wordt. Door korter en dikker worden zouden hieruit nu de beide helften der chromosoomparen in de diakinese ontstaan.

De opvatting van GRÉGOIRE¹⁾ stemt in hoofdzaken met die van STRASBURGER overeen, hoewel overigens GRÉGOIRE zich, wat verschillende punten betreft, een enigszins andere voorstelling maakt.

GRÉGOIRE denkt zich namelijk, uit het *cytaire netwerk* van de sporocyten, zeer dunne draadstukken gevormd, 2 aan 2 langs elkaar gelegen. Dit stadium, dat hij het *leptotene stadium (leptonema)* noemt, gaat nu door het dicht samenkomen dezer draadstukken over in het *zygotene (of amphitene) stadium*, waarin de 2 helften niet meer scherp van elkaar te onderscheiden zijn. Door verdikking der draden en door min of meer achter elkander plaatsing ontstaat hieruit volgens hem het

¹⁾ V. GRÉGOIRE. Les cinèses de maturation dans les deux règnes. La Cellule 1910, T. XXVI. p. 237.

zoogenaamde *dikke spireem* (*pachytene stadium*), waarmede de prespirematische stadia zouden overgaan in de postspirematische. Hierbij zouden de dikke pachytene draadstukken eene longitudinale splitsing ondergaan en hierdoor dubbele draden zichtbaar worden; dit is het *strepsinema* (met de *strepsitene* of *diplotene* kern). Gedurende de leptotene, zygotene en pachytene stadia en soms nog gedurende het strepsinema zou volgens GRÉGOIRE contractie van de chromatische stof naar eene pool van de kern zijn waar te nemen.

Uit bovengenoemde beschouwingen blijkt derhalve, dat, terwijl STRASBURGER eene paring aannam. van vrij dikke gamosomen, die zich hierna tot de fijnere gamomiten zouden uitspinnen, GRÉGOIRE zeer fijne leptotene draden ziet paren, terwijl beide onderzoekers het ook over de beteekenis der zygotenie niet eens zijn. STRASBURGER neemt namelijk tijdens de synapsis eene uitwisseling van pangenosomen aan, terwijl GRÉGOIRE elke wisselwerking tusschen de 2 draadhelften ontkent.

Als aanhangers van STRASBURGER'S opvatting zijn o.a. te noemen ALLEN¹⁾, MIYAKE²⁾ en OVERTON³⁾, welke drie onderzoekers hunne opvattingen als „*Histo-*

1) CHARLES E. ALLEN. Das Verhalten der Kernsubstanz während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von *Lilium canadense*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42, 1906, S. 72.

2) KIICHI MIYAKE. Ueber Reductionstheilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42, 1906, S. 83.

3) JAMES BERTRAM OVERTON. Ueber Reductionstheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42, 1906, S. 121.

logische Beiträge zur Vererbungsfrage" uitgaven, terwijl als vertegenwoordigers der richting van GRÉGOIRE moeten genoemd worden, zijne leerlingen WYGAERTS en BERGHS ¹⁾.

Als eindstadium van de prophase geldt algemeen *de diakinese*, ontstaan na contractie der dubbeldraden. Een opvallend verschijnsel hierbij is, dat steeds de gevormde gemini aan de peripherie van den kernwand gelegen zijn.

In het voorgaande hebben we gezien, dat men het er vrijwel algemeen over eens is, dat de tenslotte in de diakinese gevormde chromatinlichamen als bivalent moeten beschouwd worden. In hoeverre echter de helften, somatische chromosomen voorstellen, en we dus met werkelijke gemini te doen hebben, hierover heerscht, zooals uit het voorafgaande volgt, een groot verschil van meening. We zagen reeds, dat de metasyndetisten zich voorstellen dat, in de diakinese, de in haploid aantal aanwezig zijnde chromatinelichamen, ieder een bivalent chromosoom voorstellend en bestaande uit twee somatische chromosomen, gemini zijn.

Van de parasyndetisten komt de meerderheid uit de door hen gemaakte voorstelling der prophasen, er ook toe, de diakinetische chromatin-complexen als gemini te beschouwen, terwijl de minderheid ze niet voor gemini aanziet, maar eenvoudig voor longitudinaal gedeelde chromosoomstaafjes.

¹⁾ JULES BERGHS. La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. I et II, La Cellule 1904, T. XXI, fasc. 1, p. 173 et fasc. 2, p. 383; III et IV, La Cellule 1905, T. XXII fasc. 1, p. 43 et fasc. 2, p. 141.

§ 2. DE REDUCTIEDEELING EN DE INTERKINESE.

Na de vorming der *gemini* in de prophase volgen de beide rijpingsdeelingen, waarbij de *tetraden* ontstaan.

Uit de studie der hierover bestaande literatuur en door eigen onderzoek daartoe gebracht, nam GRÉGOIRE ¹⁾ aan, dat deze rijpings-deelingen bij een zeer groot aantal planten een zelfde schema, het zgn. *heterohomoiotypische* volgen, over welke opvatting men het dan ook thans vrijwel algemeen eens is.

We onderscheiden bij deze beide deelingen de volgende fasen:

Metaphase I, waarbij de *gemini* in de kernspoel worden opgenomen en de beide helften op het punt zijn, zich van elkaar te verwijderen. Zoodra ze niet meer in contact zijn, treedt de *anaphase I* op, die voortduurt, tot de *gemini*helften, die we *chromosomen I* noemen, bij de polen zijn aangekomen, waarna het door GRÉGOIRE met *interkinese* betitelde stadium volgt, dat duurt van af dit oogenblik tot het weder verschijnen der *chromosomen II* in de dochterkernen der eerste deeling, d.z. de zgn. *dyadocyten*. Hierop volgt de homoiotypische deeling, welke voert tot de vorming der tetradogonen, hetgeen in de volgende paragraaf zal besproken worden.

Het voornaamste proces in de metaphase I is de verplaatsing der *gemini* naar het midden van de spoel

¹⁾ V. GRÉGOIRE. Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. La Cellule. Tome XXII 1905, p. 222.
V. GRÉGOIRE. Les cinèses de maturation dans les deux règnes. La Cellule, Tome XXVI 1910, p. 231.

der eerste deelingsfiguur, waarbij de groote meerderheid der cytologen aanneemt, dat de beide helften *boven elkaar* worden geplaatst, welke helften in de anaphase naar een pool zouden worden bewogen. Deze meening staat tegenover de opvatting, die slechts zeer weinig onderzoekers zijn toegedaan, dat de helften der gemini *naast elkaar* in de spoel bevestigd worden, waarbij dan verder wordt ondersteld, dat in de anaphase elke helft eene longitudinale splijting zou ondergaan.

Het meerendeel der botanici, waaronder o. a. GRÉGOIRE, STRASBURGER, MOTTIER, GREGORIE, GUIGNARD en OVERTON, neemt nu verder aan, dat in een vergevorderd stadium der metaphase I, of gedurende de anaphase I, elk der dochter-chromosomen I eene longitudinale spitsing ondergaat. Een klein aantal onderzoekers waaronder BELAJEFF en ANDREW nemen eene transversale deeling in deze periode aan, terwijl eene derde categorie geen verschijnsel in dit stadium opmerkt.

De eerste groep onderzoekers haalt tot staving hunner aanname het feit aan, dat de geminihelften op hunnen weg naar de polen 3 verschillende hoofdvormen vertoonen, naar gelang de wijze, waarop de gemini vastgehecht zijn. Zij geven eenen dubbelen V-vorm te zien bij mediane vasthechting, een gestaarte V-vorm bij intermediaire en eenen eenvoudigen V-vorm bij terminale vasthechting, (zie tekstfiguur 10, 2^e rij; de 1^e rij dezer figuur geeft het eerste uiteenwijken der geminihelften te zien). Deze verschillende vormen zijn nu gemakkelijk te verklaren door de aanname van

eene longitudinale splitsing der dochter-chromosomen I. Zonder deze aanname zouden de chromosomen I respectievelijk de vormen vertoonen:

- 1) van een V bij mediane vasthechting,
 - 2) " " geknikt staafje " intermediaire " ,
 - 3) " " enkel " " terminale " ,
- (tekstfiguur 10, 3^e rij).

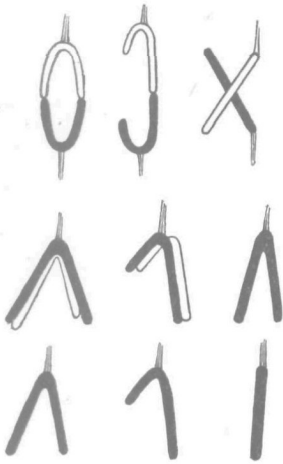


FIG. 10.

Schema's voor het uiteenwijken der geminihelften en den bouw daarvan in de anafase.

Op de besproken anafase volgt, zooals wij zagen, de interkinese, waarin de dochter-chromosomen I meer of minder onduidelijk zouden worden, dikwijls tot een netwerk zouden uitspinnen, om bij het einde der interkinese weer te voorschijn te komen als chromosomen II, die van het oogenblik van te voorschijn komen af, reeds uit 2 helften zouden bestaan, welke helften dan gedurende de nu volgende metaphase II en anafase II van elkaar zouden gescheiden worden.

Als over het algemeen vaststaande, mag dus volgens GRÉGOIRE worden aangenomen, dat:

- 1^e) de dochterchromosomen I bij hun verdwijnen bij het begin der interkinese longitudinaal gesplitst zijn,
- 2^e) ook de op het einde der interkinese te voorschijn komende chromosomen II direct bij hun verschijnen reeds longitudinaal gesplitst zijn.

De hierdoor waarschijnlijk geworden conclusie, dat de dochterchromosomen I identiek zijn met de chromosomen II, m.a.w. dat de individualiteit der chromosomen gedurende de interkinese blijft voortbestaan, wordt door het meerendeel der onderzoekers aanvaardt.

Deze opvatting wordt versterkt door het feit, dat in verscheidene gevallen de dochterchromosomen I direct overgaan in de chromosomen II, zonder eerst in de interkinese gealveoliseerd te zijn. In andere gevallen blijft men duidelijk gealveoliseerde chromosoombanden gedurende de interkinese herkennen, terwijl daarbij nooit de vorming van eenen continuen draad is waargenomen. In verreweg de meeste der waargenomen gevallen, worden de chromosomen tijdens de interkinese, nadat ze bij de polen der 1^e deelingsfiguur dicht tegen elkaar aan zijn gaan liggen en om hen heen een nieuwe kernwand is gevormd, wel in een chromatisch kernnet veranderd, na een kluwenstadium te hebben doorlopen, terwijl ook weder nucleolen zichtbaar worden. Dit proces schijnt echter doorgaans niet zoover doorlopen, dat de volkomen rusttoestand der kern bereikt wordt, maar men neemt aan, dat reeds van te voren weder eene nieuwe kerndeeling wordt ingeleid. Na het verdwijnen van den kernwand zullen de moederchromosomen II zich tot de kernplaat der homoiotypische deeling rangschikken. Deze laatste vorm van interkinese neemt bijv. MOTTIER ¹⁾ aan voor *Helleborus foetidus*, *Podophyllum* en *Pinus*.

¹⁾ D. MOTTIER. Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, S. 169.

Vaak is geconstateerd, dat gedurende de anaphase van de reductiedeeling er een eerste begin van aanleg van eene celplaat ontstaat in het equatorvlak van de stralingsfiguur, terwijl dit in andere gevallen daarentegen niet zou zijn te bemerken.

Dit proces van celplaatvorming blijft bij sommige planten voortduren en dan volgt ook inderdaad op de kerndeeling eene celdeeling, in andere gevallen daarentegen is van de oorspronkelijk aangelegde celplaat, tijdens de homioiotypische deeling niets meer te bespeuren.

Volgens MOTTIER zou bij *Helleborus*, *Podophyllum* en *Pinus* gedurende dit stadium geen nieuwe celwand gevormd worden, maar verraadt zich de tendenz tot eene celplaatvorming daarin, dat de verbindingsdraden zich verdikken daar, waar de nieuwe celwand zou moeten optreden.

Bij *Lilium* daarentegen, volgt, volgens MOTTIER, op de heterotypische kerndeeling wel eene celdeeling. Hier zou de celplaat in den aanvang als een homogeen membraan optreden, dat zich in 2 „Hautschichten” slijt, waartusschen de nieuwe celwand dan zou gevormd worden en deze zou bij de tetradogenese niet meer verdwijnen.

Ook bij *Hemerocallis* zou volgens JUEL ¹⁾ de celwand niet weder geresorbeerd worden, maar blijven bestaan.

¹⁾ H. O. JUEL. Die Kerntheilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* und die bei denselben auftretenden Unregelmässigkeiten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1897. Bd. 30, S. 205.

§ 3. DE HOMOIOTYPISCHE DEELING EN DE
TETRADOGENESE.

Na het interkinese-stadium zullen de reeds van hun verschijnen af, gespleten dochterchromosomen II zich tot de kernplaat van de *metaphase II* rangschikken, welke metaphase II overgaat in de *anaphase II*, zoodra de dochterchromosomen-helften II uit elkaar gaan wijken. Deze komen bij de 4 polen opgehoopt te liggen, waarna dan in de *telophasen II* weder de 4 dochterkernen gevormd worden, elk voorzien van een chromatisch kernnet. Deze 4 dochterkernen, ieder omringd door een deel van het cytoplasma der pollenmoeder cel, zullen tengevolge van simultane vorming van nieuwe celwanden tenslotte de pollenkorrels (*tetradogonen*) geven.

Het is bij deze telophasen II, dat GRÉGOIRE en WYGAERTS¹⁾ het optreden van *caryomeriten* hebben beschreven, in welk verschijnsel o.a. WILSON een verschil zag tusschen de telophasen bij de vegetatieve deeling en die bij de homoiotypische deeling. GRÉGOIRE en WYGAERTS daarentegen komen tot het resultaat, dat er geen reëel verschil bestaat tusschen beide telophasen en schrijven het al of niet optreden van caryomeriten alleen toe aan de verschillende onderlinge ligging der chromosomen op het oogenblik, dat zich de kernvloeistof om hen afzet.

¹⁾ V. GRÉGOIRE et A. WYGAERTS. La réconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. La Cellule 1904, T. XXI, p. 52.

Zij geven de volgende definitie¹⁾ van een caryomerite: „*Un caryoméríte est une vacuole limitée par „une couche membraneuse cytoplasmique et dans laquelle „plonge un — ou plusieurs — chromosome transformé, „par alvéolisation en un réseau élémentaire.*

GRÉGOIRE en WYGAERTS slaagden er niet in, het begin der telofasen bij de homoiotypische deeling te bestudeeren en konden daarom niet uitmaken of de caryomeriten van het begin af onafhankelijk van elkaar waren en of er evenveel caryomeriten waren als chromosomen, maar wel zagen zij, dat deze caryomeriten zich tenslotte vereenigen en de dochterkernen vormen. Zij laten zich hierover als volgt uit²⁾:

„*Mais ce qui est certain, c'est que le noyau résulte „de la confluence de vésicules, ou monochromosomiques „ou polichromosomiques, soit que cette confluence se „produise dès le début, soit qu'elle s'effectue seulement „plus tard.*

Zij beschouwen het ontstaan dezer caryomeriten volkomen identiek met een door hen opgemerkt alveoliseeren van chromosoom-einden, die eenigszins geïsoleerd in het cytoplasma liggen, bij de telofasen der vegetatieve deelingen, en besluiten: „*Nous pouvons „donc conclure que, dans Trillium une vésicule „chromosomique, n'est qu'une vacuole, au sein de „laquelle le chromosome, baignant dans l'enchylème „nucléaire, se transforme par alvéolisation en un „réseau spongieux.*”

1) l. c. 1904, p. 63.

2) l. c. 1904, p. 49.

Het samensmelten dezer caryomeriten zou nu als volkomen gelijk te beschouwen zijn aan het versmelten van willekeurige vacuolen.

Het verschil tusschen de telophasen met en zonder caryomeritenvorming, zou dus tenslotte slechts daarin gelegen zijn, dat in het eerste geval meerdere vacuolen zouden ontstaan, waarin de chromosoomstaafjes zich zouden alveoliseeren, welke vacuolen zich tenslotte met elkander zouden vereenigen, waardoor dan een groot chromatisch kernnet zou ontstaan, terwijl in het tweede geval reeds van den aanvang af eene enkele vacuole zou ontstaan, waarin nu alle chromosomen zouden alveoliseeren en zodoende een netwerk vormen.

GRÉGOIRE en WYGAERTS beschouwen dit verschil echter niet als essentieel. De kernvloeistof zou zich volgens hen uitsluitend direct om de chromosoomstaafjes afzetten. Zijn deze nu bij elkaar opgehoopt, dan zou zich van het begin af slechts een enkele nucleaire vacuole vormen, deze chromosoomstaafjes omringend. Liggen de staafjes daarentegen meer geïsoleerd, dan zouden zich de afzonderlijke caryomeriten vormen en wel naarmate de graad van isolatie, zouden dan één- of meer-chromosoom bevattende caryomeriten ontstaan. Bij deze aanname zou dan tevens het bestaan van alle tusschenvormen tusschen deze caryomeriten en de gewone kernen verklaard zijn.

HOOFDSTUK V.

Eigen onderzoekingen omtrent de microsporogenese bij *Helleborus viridis*.

§ 1. DE BOUW VAN DE ONRIJPE ANTHERE.

Plaat VI stelt eene lengtedoorsnede eener anthere van *Helleborus viridis* voor met pollenmoedercellen, die zich in verschillende stadia der prophasen bevinden. Op eene dwarsdoorsnede zou men hebben kunnen zien, dat de anthere 4 pollenzakken (microsporangien) bezit, verbonden door het *connectief*, en dus ten naastenbij een beeld te zien geeft als Plaat VIII, fig. 1, waar eene dwarsdoorsnede door eene onrijpe anthere van *Saccharum officinarum* is afgebeeld. In onze lengtedoorsnede zien we slechts 2 helmhokjes, van elkaar gescheiden door het connectief, dat in de coupe, waaraan onze figuur ontleend is, werd doorgesneden zijdelings van het vaatbundeltje. De cellen in het midden van dit connectief zag ik langgerekt, evenals de zich daarin bevindende celkernen.

De 4 pollenzakken, waaruit de anthere bestaat,

worden hier, zooals dat ook door STRASBURGER ¹⁾ e. a. voor andere planten is opgemerkt, naar buiten begrensd door een weefsel, dat uit de volgende 4 cellagen bestaat:

1^e) de buitenste laag, de *epidermis* (*exothecium*), (op Plaat VI aangeduid als: *ex.*), uit bijna isodiametrische cellen bestaande, die slechts eenigszins gerekt zijn in de richting, evenwijdig aan de lengteas van de anthere.

2^e) De direct hieronder liggende laag door STRASBURGER de *fibreuze laag* genoemd (*vezellaag*, *endothecium*) (*en*), waarvan de cellen, in den aanvang ook isodiametrisch, zich naderhand radiaal strekken. Het is op de celwanden van deze cellen, dat in latere stadia van ontwikkeling der anthere, U-vormige verdikkingslijsten ontstaan. Deze blijven aan de meest naar de buitenzijde gekeerde celwanden achterwege, vandaar het ontstaan van U-vormen.

3^e) *de te verdringen cellaag* (*v*), welke laag haar naam te danken heeft aan haar korten levensduur. Zij wordt nl. geleidelijk verdrongen door het overige weefsel en wel begint dit aan de connectiefzijde en zet zich van onderen naar boven voort. Hare cellen worden in latere stadia steeds meer tangentiaal gerekt en radiaal samengedrukt, hetzelfde geldt voor de daarin voorkomende celkernen, zoodat deze tenslotte nog slechts als eene donkere streep zijn te herkennen,

1) Men vergel. bijv. E. STRASBURGER. Das Bot. Practicum 1902, Jena S. 528. STRASBURGER, JOST, SCHENCK, KARSTEN. Lehrbuch der Botanik 1910, Jena S. 401.

tusschen de cellen van het endothecium en die van de 4^e cellaag. In mijne figuur zijn deze langgerekte, platgedrukte cellen (aangeduid met *v*) duidelijk zichtbaar.

4^e) *De tapetencellaag (t)*, waarvan de cellen in radiale richting gestrekt zijn en grooter in afmetingen zijn dan de tot nu toe besprokene. Zij onderscheiden zich volgens STRASBURGER door het intensiever kleuringsvermogen van hun protoplasma en de grootte hunner kernen, terwijl zij vaak 2 kernen zouden bezitten, welke met elkaar kunnen versmelten en zodoende zgn. *syndiploide* kernen kunnen vormen. Het intensievere kleuringsvermogen bij de kleuring met Safranin-Gentiaan-Violet-Oranje-G. was ook in de tapetencellen van *Helleborus viridis* duidelijk zichtbaar, 2 kernen of diploide kernen in de tapetencellen kon ik niet ontdekken.

Wanneer de jonge pollenkorrels door tetradendeeling der pollenmoedercellen gevormd zijn, boeten de tapetencellen hunne zelfstandigheid grootendeels in, en dringt hun inhoud tusschen de vrijliggende pollenkorrels. Duidelijk zichtbaar was bij *H. viridis*, dat gedurende dit rijpingsproces de tapetencellen aan de naar de pollenmoedercellen gerichte zijde, zeer fijne, intensief bruin gekleurde oliebolletjes aan hunne binnenwanden afscheiden.

Binnen de tapetenlaag liggen in onze figuur de nog samenhangende polygonale pollenmoedercellen, welke gedurende de verdere microsporogenese losraken, zoodat de later gevormde pollenkorrels vrij komen te liggen.

Ten slotte zij nog opgemerkt, dat de cellen van het connectief evenals de cellen der pollenzakwanden voorzien zijn van eene menigte plastiden, die weder volkomen hetzelfde voorkomen hebben als de bij *Vicia faba* beschreven leukoplasten. Om de duidelijkheid der figuur niet te schaden, teekende ik deze plastiden (Plaat VI, *pl.*), slechts in een klein gedeelte der pollenzakwanden en men moet ze dus ook aanwezig denken in de cellen van het overige deel der pollenzakwanden en in die van het connectief.

§ 2. DE ROL DER KERNVACUOLE BIJ HET ONTSTAAN
DER DIAKINESE.

De structuur van het chromatisch kernnet, bestaande uit chromatine-ophooping, verbonden door fijne chromatindraadjes, komt bij *Helleborus viridis* geheel overeen met de beschrijving, die BERGHS¹⁾ geeft voor *Helleborus foetidus*.

Daar de pollenmoederkernen gevormd zijn in de telofasen eener somatische kerndeeling acht ook ik het hoogst waarschijnlijk, dat het kernnet weder moet beschouwd worden als ontstaan door alveolisatie van somatische chromosomen.

Van pro-chromosomen, zooals OVERTON die voor *Helleborus foetidus* opgeeft, kon ik niets waarnemen;

¹⁾ J. BERGHS. La Microsporogénèse de *Drosera rotundifolia*, *Narhecium ossifragum* et *Helleborus foetidus*, La Cellule 1905, T. XXII, 1e fasc. p. 141.

wel zag ik vaak grootere chromatinophooping, maar van een optreden hiervan in een bepaald aantal was geen sprake.

Ook hier valt bij den aanvang der kerndeeling weder de aanwezigheid van kleine vacuolen om de nucleoli direct in het oog, daar deze heldere vacuolen scherp afsteken tegen het donkere chromatinenetwerk en ik ken ook hier weder aan deze kernvacuolen in de verdere fasen dezelfde gewichtige rol toe, als ik voor de overeenkomstige vacuolen bij de somatische kerndeeling aangenomen heb.

Daarvoor wees ik er reeds op, dat het voorkomen dezer kernvacuolen een zeer verbreid verschijnsel is in de vegetatieve kernen, welke kernvacuolen nu tevens aanwezig blijken te zijn in de geslachtelijke cellen.

Ik vond ze in de pollenmoedercelkernen van alle hierop door mij onderzochte plantensoorten. Zoo nam ik ze zeer duidelijk waar bij *Saccharum officinarum*, *Galtonia candicans*, *Pisum sativum*, *Vicia faba* en *Beta vulgaris*.

Beschouwen wij de kern op het oogenblik, dat ze in deeling gaat, (Plaat V, fig. 1) zoo zien we zooals reeds werd opgemerkt, de chromatinmassa netvormig in de kern gelegen en het kernvlekje met de omgevende vacuole, geheel in zich sluitende. In het volgend stadium (Plaat V, fig. 2) is deze vacuole sterk vergroot, terwijl de chromatine-ophooping merkbaar in omvang zijn toegenomen, welk beeld later (fig. 3) nog typeerder wordt.

Wij moeten dus ook hier weder besluiten, dat de processen in alle verdere stadia der prophasen zich

evencens afspelen om deze groote kernvacuole heen, en dus in de enge ruimte tusschen vacuolewand en kernwand, waaruit dan ten slotte ook de ligging der gemini bij de diakinese tegen den kernwand is te verklaren.

§ 3. VERTOONT HELLEBORUS VIRIDIS ZYGOTENIE?

In het stadium, volgende op dat, hetwelk in de vorige paragraaf door figuur 3 is voorgesteld, zag ik de chromatin-ophooping verandert tot dunne chromatine-draden (Plaat V, fig. 4), die overeenkomen met degene, welke GRÉGOIRE en BERGHS voor het zygotene stadium beschrijven, echter met deze restrictie, dat het mij onmogelijk was in die draden eene dualistische structuur te ontdekken. Nooit vond ik, zooals BERGHS dit voor *Helleborus foetidus* beschrijft, eene paarsgewijze rangschikking van chromatinedraden.

Mijne waarneming hieromtrent bij *Helleborus viridis* komt dus overeen met die van GEERTS¹⁾ voor *Oenothera Lamarckiana*. Ook deze onderzoeker kon daarvoor geene dubbele draden in de praesynaptische stadia waarnemen. Hij laat uit het kernnetwerk zich een fijne draad differentieeren, wiens windingen grootendeels naar een kant van de kern zijn samengedrongen

¹⁾ J. M. GEERTS. Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. Recueil der Trav. bot. Néerl. 1909, Vol. V. p. 157.

(zijne figuren: Tafel VI, fig. 3, 4, 5 en Taf. XII, fig. 7, 8, 9) eene waarneming, die ik ook aan mijne praeparaten deed, zooals later nog nader zal worden beschreven.

Wat evenwel het verder verloop der prophasen betreft, zag ik bij *Helleborus viridis* een geheel ander beeld dan GEERTS voor *Oenothera* beschrijft.

GEERTS komt tot het volgende resultaat: „Bei der „*Oenothera Lamarckiana* sieht man also während der „*Synapsis* kein Zusammentreten zweier Fäden und „aus dem *Synapsisknäuel* treten die Chromosomen in „der vegetatieven Zahl hervor, und später nach der „*Auflösung* der Kernmembran paaren sie sich; diese „bivalenten Chromosomen gehen in die Bildung der „*Kernplatte* ein”.

Van dit segmenteeren in een vegetatief aantal chromatindraden heb ik nooit iets kunnen vinden; zooals in de volgende paragraaf zal blijken, komt volgens mijne meening een haploid aantal ongesplitste draden uit het klompstadium te voorschijn.

De uit het kernnet ontwikkelde dunne chromatinedraden, welke dus ingesloten liggen tusschen den vacuolewand en den kernwand gaan zich, zooals wij reeds opmerkten, aan ééne zijde van de kern samen-trekken, waardoor weldra een dicht kluwen gevormd wordt, dat in het stadium, afgebeeld in Plaat V, fig. 5, waarin de synaptische contractie haar hoogtepunt bereikt heeft en dat ik het *klompstadium* zal noemen, zoo dicht in elkaar gewonden ligt, dat slechts een homogene chromatinklomp zichtbaar is, waarin onmogelijk de windingen te vervolgen zijn.

We moeten ons ook in dit stadium de kernvacuole nog steeds intact denken, zoodat haar wand gedeeltelijk met den kernwand samenvalt, en verder tegen het chromatisch kluwen aangedrukt is.

In deze kernvacuole ligt nog altijd de nucleolus, die echter in dit stadium steeds door de chromatin-klomp wordt aangetrokken, zoodat zij daar onmiddellijk tegen aan komt te liggen, alleen daarvan gescheiden door den vacuolewand.

Ook aan STOMPS¹⁾ is deze bijzondere ligging van chromatinmassa en nucleolus ten opzichte van elkaar opgevallen en hij zegt: „*Bij het ontsiaan van het syn-apsiskluwen trof het mij, dat het steeds tusschen den nucleolus en den kernwand schijnt aangelegd te worden*”. STOMPS beschouwt nucleolus en kluwen met elkander verbonden; eene directe verbinding heb ik echter niet kunnen waarnemen.

Op grond van bovengegeven beschouwingen ben ik tot het resultaat gekomen, dat *Helleborus viridis*, geene zygotenie vertoont in den geest, zooals BERGHS en GRÉGOIRE zich dat voorstellen voor *Helleborus foetidus* en voor andere planten.

Ik stel mij echter voor, dat, zoodra de draadstukken uit het chromatisch netwerk ontstaan, zij reeds een zygoten karakter bezitten, m. a. w. dat zij van den aanvang af reeds bestaan uit paren van 2 vereenigde leptotene draden, ieder een somatisch chromosoom voorstellend.

¹⁾ STOMPS. Kerndeeling en Synapsis bij *Spinacea oleracea* L. Diss. 1910, Amsterdam p. 99.

Deze draadstukken, die weder uit het synaptisch kluwen te voorschijn komen en dus ook dan in haploid aantal aanwezig zijn, ondergaan in de nu volgende stadia eene voortdurende inkorting en verdikking.

Mijne aanvankelijke opinie, dat de draadstukken, vóór de synaptische contractie, somatische chromosomen zouden voorstellen, die gedurende het klompstadium paarsgewijze zouden versmelten en dat deze paren de uit de klomp te voorschijn tredende chromatinlissen zouden vormen, moest ik daarom wel laten varen, omdat in dit geval vóór deze contractie minstens een dubbel zoo groot aantal windingen van het kluwen zou moeten zichtbaar zijn als daarna, terwijl ook de oorspronkelijke draadstukken slechts de halve dikte der dualistische lichamen, die uit de chromatinklomp te voorschijn komen, zouden moeten bezitten. Het bleek echter, dat het aantal windingen niet veel grooter was vóór de contractie dan daarna, terwijl ook de dikte der draden vóór en ná de contractie niet veel verschilde, en voor zooverre verschil zichtbaar was, dit zeer goed uitsluitend aan een contractie der draden kon worden toegeschreven.

§ 4. PARA- OF METASYNDESE?

Bij het loswikkelen van het kluwen zien we geleidelijk meerdere lissen en draaduiteinden daaruit te voorschijn komen (fig. 6, 7, 8, 9, 10, 11 en 12). Zoo toont fig. 6 ons eene kern, waarin zich ééne lis met nog geringe afmetingen uit het kluwen ontward heeft.

In fig. 7 is eene lis en ook een vrij draaduiteinde zichtbaar. De figuren 8, 9, 10, 11 en 12 stellen het verdere verloop voor van het loswikkelen van het kluwen.

Of de draden uit het kluwen te voorschijn komen als lis of wel als vrij draaduiteinde is afhankelijk van hunne ligging in dat kluwen; ligt een midden-gedeelte van een draad nabij de buitenkant van het kluwen vrij, dan ontstaat er een lis, ligt daar een draaduiteinde, dan zien we een enkelen draad optreden.

Zeer dikwijls zag ik ook draden met een vrij uiteinde die eenen knik vertoonen, hetgeen hunnen oorsprong als lis meer of minder duidelijk aanwijst. Zoo toont fig. 8 ons eene lis, die juist geopend is, doordat na het midden ook het eene uiteinde van den draad uit het kluwen is te voorschijn gekomen.

Of het aantal draden, dat door het loswikkelen van het kluwen zichtbaar wordt, juist het haploide aantal is, hierover valt in dit stadium bij *Helleborus viridis* nog geene beslissing te nemen, daar de kern hiertoe veel te rijk aan chromatine is, zoodat de draden zóó door elkaar loopen, dat telling ten eenenmale onmogelijk is. Aangezien ik echter van dit oogenblik af, tot aan de diakinese het inkortingsproces dezer draadstukken schrede voor schrede kon vervolgen en ik in dit laatste stadium een haploid aantal gemini aanwezig zag, zoo lijkt het mij alleszins aannemelijk, aan te nemen, dat zich reeds direct uit het kluwen-stadium een haploid aantal chromatindraden loswikkelt, te meer, daar het ook reeds kort na het klompstadium, gedurende de contractie der draden tot gemini, vrij

goed mogelijk wordt 12 ongespleten chromatindraden te tellen.

Wat nu de vraag aangaat, of de uit het kluwen ontstane pachytene draden reeds onmiddellijk eene longitudinale verdubbeling vertoonen, BERGHS¹⁾ meldt hierover in zijne studie over *Helleborus foetidus*, dat daar reeds direct bij het loswikkelen van het kluwen de pachytene draden zich door eene longitudinale spleet verdubbelen, waardoor zeer spoedig het als „*strepsinema*” betitelde stadium optreedt. Bij *Helleborus viridis* vond ik het verloop nu eenigszins anders. Hier zijn de draden bij het loswikkelen van het kluwen, voor het oog althans, *duidelijk enkele draden* en is er nog *geen spoor* van longitudinale splitsing waar te nemen. Wel zien we eene geregelde afwisseling van lichter en donkerder plaatsen in het chromatin, maar dit verschijnsel hebben alle stadia van de prophasen, waar we draden als zoodanig kunnen waarnemen, gemeen. Het is eerst na de verdere contractie (fig. 13), dat de dubbele structuur der draden waarneembaar wordt. Ik zag nu de dikke draden zoo duidelijk in 2 dünnere gesplitst, die bij nog verder samentrekken (fig. 14 en 15) de gemini-helften vormen, dat er geen twijfel kan blijven bestaan over de wijze van ontstaan dezer gemini, en de opvatting der *metasyndetisten*, die aannemen, dat de beide helften ontstaan uit éénen draad door omvouwing, bij *Helleborus viridis* althans, verval. Immers hunne onderstelling dat in de *strepsitene* draden (dus de verdubbelde

1) J. BERGHS. La Cellule l. c. 1905.

pachytene) weldra de longitudinale spleet weer zou verdwijnen, terwijl de uiteinden zich dan naar elkaar toe zouden buigen en dat door het ontstaan eener transversale kloof op de knik waardoor de beide helften der *gemiini* zouden gevormd worden, is hier niet steekhoudend. Bij *Helleborus viridis* is integendeel de eens opgetreden longitudinale spleet gedurende de geheele volgende contractie der draden steeds zichtbaar, zoodat de definitief gevormde geminihelften wel degelijk uit deze longitudinale helften ontstaan.

Opmerkelijk is het feit, dat de zich inkortende draad-stukken zeer lang met hun eene uiteinde in het verdwijnende kluwen blijven hangen en eerst kort vóór de diakinese van elkander loslaten, welk verschijnsel in Plaat V, fig. 13, nog zichtbaar is.

In de diakinese (fig. 15) hebben de ingekorte draden hunne definitieve gedaante bereikt en vertoonen de gevormde gemini allerlei vormen, zooals de figuur aanwijst. Ik merkte de gemini op als V-vormige, ringvormige en X-vormige paren en ook met om elkaar heen gestrengelde helften.

In dit diakinesestadium kunnen we gemakkelijk een haploid aantal gemini tellen, hetgeen voor *Helleborus viridis* 12 is. Op te merken valt daarbij nog, dat ik zeer dikwijls waarnam, dat de gemini in deze diakinese nog niet absoluut vrij van elkaar zijn, doch door uiterste fijne chromatindraadjes met elkaar verbonden blijven, een verschijnsel, dat MOTTIER ook reeds waarnam bij *Podophyllum*, *Helleborus foetidus* en *Lilium*. Zeer duidelijk zijn dan ook de gemini eenigszins uitgetrokken, op de verbindingsplaatsen met deze

draden, waardoor de omtrekken op die plaatsen een gekarteld voorkomen bezitten.

Dit feit, en ook de omstandigheid, dat bij de somatische deeling de chromosoombanden, althans in den aanvang duidelijk met elkaar verbonden blijven door fijne draadjes, is mijns inziens wel van belang voor de vraag in hoeverre wij ons de individualiteit der chromosomen in alle stadia als absoluut moeten voorstellen, aangezien toch waarschijnlijk in de hier beschreven phase de chromatinmassa's in directe wisselwerking kunnen treden.

Resumeerende kom ik tot het resultaat, dat de gemini van *Helleborus viridis* onmogelijk door metasyndese kunnen gevormd zijn, doch dat eene parasynetische vormingswijze als de juiste moet worden aangenomen.

§ 5. DE HETERO-HOMOIOTYPISCHE DEELINGSSTADIA.

Op het einde van het diakinesestadium verdwijnt de kernwand, terwijl ook van den vacuolewand niets meer te speuren is (Plaat V fig. 16). Ook de nucleolus blijkt bij *Helleborus viridis* plotseling verdwenen te zijn, zoodra de kernwand onzichtbaar is geworden. Nooit zag ik de nucleolus in meerdere lichaampjes uiteenvallen, zooals MOTTIER dit beschrijft bij *Helleborus foetidus*. Zoolang dit lichaam zichtbaar is, blijft zijn grootte onveranderd, alleen is op het laatste oogenblik vóór het verdwijnen duidelijk zijn geringer vermogen om kleurstoffen op te nemen op te merken en hij blijkt dan slechts geel gekeurd te zijn.

Tusschen de gemini in, bleek het cytoplasma zich tot dunne draden georiënteerd te hebben, die door-elkaar gelegen waren. Het was mij onmogelijk in deze dradenmassa eenen aanleg van eene multipolaire stralingsfiguur te ontdekken. In dit stadium waren dan ook nog geene bepaalde polen aan te wijzen. Zoodra eene duidelijke stralingsfiguur zichtbaar werd, was deze steeds bipolar. Het cytoplasma van tevoren gelijkmatig in de cel verdeeld, heeft zich in dit stadium vooral aan de buitenzijde opgehoopt, waardoor rondom de in het midden gelegen gemini eene eenigszins lichtere zone zichtbaar wordt.

In het volgend stadium (Plaat V, fig. 17) zien we de gemini in de kernplaat van de heterotypische deeling gerangschikt.

De meest voorkomende vormen der gemini in dit stadium zijn wel die, aangegeven in tekstfiguur 11 als *a* en *b*, terwijl de vormen *c*, *d*, *e*, *f* en *g* ook vaak te zien zijn.

We moeten ons de vormen *a*, *b* en *c* tot stand gebracht denken, ten gevolge van eene versmelting van twee tegen over elkaar liggende uiteinden van

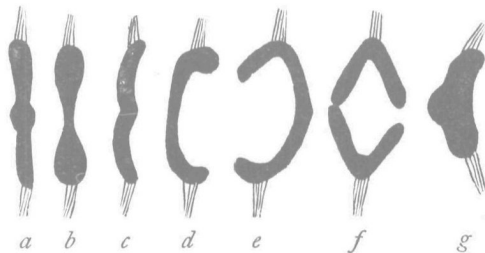


FIG. 11.

Vormen van gummi in de heterotypische spoel.

geminushelften, terwijl de andere 2 uiteinden door de *terminaal* vastgehechte verbindingsdraden naar de polen getrokken worden. In de figuren *f* en *g* zijn de geminihelften *mediaan* aan verbindingsdraden bevestigd, terwijl deze bevestiging in fig. *e* intermediair moet genoemd worden. We zien derhalve, dat de drie vroeger beschreven wijzen van bevestiging alle bij *Helleborus viridis* voorkomen.

In Plaat V, fig. 18 begeven zich de geminushelften naar de beide polen. De dochterchromosomen I vertoonen in de verschillende stadia der anaphase meestal min of meer geprononceerd een U-vorm. Eene duidelijke langssplitsing dezer dochterchromosomen, was bij *Helleborus viridis* in dit stadium niet te bemerken, wel was vaak aan den vorm der chromosomen de aanwezigheid van 4 uiteinden eenigszins waar te nemen.

Het is nu in het 2^e gedeelte dezer anaphase, dat zich bij *Helleborus viridis* het verschijnsel voordoet van het optreden van verscheidene lichaampjes, die zich volkomen op dezelfde wijze kleuren als de nucleoli. Dit verschijnsel is reeds herhaaldelijk bij andere planten waargenomen en beschreven, zoo o. a. door STRASBURGER 1) bij *Larix*, door MIYAKE 2) bij *Lilium* door DEBSKI 3) bij *Chara fragilis*.

1) E. STRASBURGER, Histol. Beitr. 1900, Heft VI, S. 128.

2) KIICHI MIYAKE. Ueber Reductionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen, Jahrb. f. wiss. Bot. 1906. Bd. 42, S. 100.

3) BRONISLAW DEBSKI, Beobachtungen über Kerntheilung bei *Chara fragilis*, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, S. 227.

Deze nucleolusachtige lichamen, welke zich in het cytoplasma bevinden, hetwelk de deelingsfiguur omgeeft, nam ik bij *Helleborus* niet alleen gedurende dit stadium herhaaldelijk waar, maar ook in den loop der volgende stadia. De lichaampjes worden het eerst zichtbaar op het einde der anaphase van de heterotypische deeling (fig. 19); in de metaphase dezer deeling (fig. 17) was van hen nooit iets te ontdekken. Ze treden aanvankelijk in vrij groot getal op, 6—12 per cel. In een verder stadium van de anaphase zijn hunne afmetingen sterk toegenomen, hun aantal evenwel verminderd, zoodat gedurende de interkinese steeds 4 groote nucleolusachtige lichamen zichtbaar zijn, wier ligging in de cel eene zekere regelmaat vertoont. Bij elke nieuwgevormde kern in de interkinese zijn er n.l. twee gelegen, die aan weerszijden dier kernen geplaatst zijn.

In de metaphase der homoiotypische deeling zijn de nucleolusachtige lichamen steeds verdwenen, om dan weder op het einde der anaphase te voorschijn te treden, thans in grooter aantal. Zij blijven nu zichtbaar, totdat de tetraden ieder met eigen kern- en celwand, reeds gevormd zijn en schijnen daarna weder in het cytoplasma op te lossen. Zij zijn derhalve nog zichtbaar als de nucleoli in de dochterkernen weder optreden.

Volgens NĚMEC 1), die talrijke dergelijke korrels waarnam, in het, de deelingsfiguur omgevende, cyto-

1) B. NĚMEC, Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. Berlin 1910, S. 102.

plasma van de ongesegmenteerde endospermaanleg van *Corydalis pumila*, verschijnen zij al gedurende de prophase, nog vóór de nucleolen opgelost zijn en verdwijnen zij op dat tijdstip van de telofasen, waarop de dochterchromosomen reeds nieuwe nucleolen bezitten.

Volgens NĚMEC heeft men hier misschien met fixerings-artefakten te doen. Ik beschouw het optreden van deze korrels bij *Helleborus viridis* echter als te regelmatig in bepaalde stadia optredend, om ze als kunstproducten aan te nemen, doch ik ben het overigens wel met NĚMEC eens, dat de overeenkomst in kleuringsvermogen met de nucleolen nog geen bewijs is, dat men hier met eenzelfde soort lichaampjes te doen heeft en dat, teneinde hieromtrent zekerheid te krijgen, microchemische reacties misschien veel zouden kunnen bijdragen.

Op het einde der anaphase van de heterotypische deeling (Plaat V, fig. 20), dringen de dochterchromosomen zoo dicht tegen elkaar aan, dat hunne onderscheiding onmogelijk wordt. Ze vormen dan eenen dichten klomp chromatin, die echter weldra door eene zwellende vacuole wordt uiteengedrukt terwijl daarna door alveolisatie weder een chromatisch netwerk ontstaat (Plaat V, fig. 21). Bovendien is hier weder een kernwand ontstaan.

We vinden bij *Helleborus viridis* somtijds gedurende het interkinesestadium de reeds in het vorige hoofdstuk besproken tendenz tot celplaatvorming. Inderdaad ziet men dan eene verdikking der verbindingsdraden

in het aequatorvlak tusschen beide dochterkernen, welke evenwel spoedig weder verdwijnt.

In het volgend stadium is weder de kernwand verdwenen en de moederchromosomen II rangschikken zich tot de kernplaat der homoiotypische deeling (Plaat V, fig. 22). Plaat V, fig. 23 stelt de nu volgende anaphase der homoiotypische deeling voor, en we zien in deze figuur en in de voorgaande eene sterke ophooping van cytoplasma tusschen de spoelen der beide deelingsfiguren welke ophooping echter gedurende de telophase weder geleidelijk verdwijnt. Plaat V, fig. 24 stelt het einde der homoiotypische deeling voor. We zien hier in de 4 polen de dochterchromosomen II bij elkaar gedrongen, tusschen hen zien we nu verbindingsdraden opgetreden, die de 4 tetraederhoekpunten op alle mogelijke manieren met elkander verbinden. In de volgende figuur (Plaat V, fig. 25) zijn de 4 dochterkernen gevormd, deze bevinden zich nu in het kluwenstadium der telophase.

Van eene vorming van caryomeriten, zooals GRÉGOIRE en WYGAERTS die voor *Trillium* beschreven hebben, kon ik niets ontdekken. Steeds zag ik eene kernvacuole optreden, waaromheen het alveoliseeren der chromatindraden plaats had.

Het cytoplasma wordt om de kernen heen verzameld en het begin der simultane wandvorming is zichtbaar als verdikkingen in de verbindingsdraden. Ook zijn hier reeds de nu optredende insnoeringen van het cytoplasma zichtbaar.

Om alle pollenmoedercellen is vanaf het diakinese-

stadium, eene door oranje-G gekleurde laag zichtbaar ¹⁾, een laag, die gevormd wordt, nadat die cellen van elkander zijn losgeraakt en die ook in mijne figuren 15—26 geteekend is. Deze laag bleek mij, bij meerdere planten aanwezig te zijn, zoo bijv. bijzonder duidelijk bij *Galtonia candicans*. Ook andere onderzoekers merkten hare aanwezigheid op. GEERTS ²⁾ heeft bijvoorbeeld speciaal gewezen op de aanwezigheid van deze gele laag, welke volgens BEER ³⁾ uit callose zou bestaan, bij *Oenothera Lamarckiana*.

Zoodra nu de nieuwe celwanden gevormd zijn, dringt de callose-laag tusschen de 2 helften der juist aangelegde celplaat, zoodat wij dan (Plaat V, fig. 26) de nog onrijpe pollenkorrels geheel in die calloselaag gelegen zien. Het chromatin in de kernen is nu weder netvormig geworden en op het punt om zich in den rusttoestand te begeven. Nog altijd zijn de uitgestooten nucleolusachtige lichamen zichtbaar.

§ 6. DE BOUW VAN DE RIJPE ANTHERE.

Eene bijzonderheid, welke bij de beschouwing der rijpe anthere van *Helleborus viridis* direct opviel, was

¹⁾ Op onze Plaat V vertoonen de figuren 1 tot en met 14 celkernen omringd door een laagje van het cytoplasma, de overige geven geheele cellen, omringd door de bedoelde laag.

²⁾ J. M. GEERTS. Beiträge zur Kenntniss der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. Recueil d. Trav. bot. Néerl. Vol V, 1909, S. 149.

³⁾ R. BEER. Beihefte zum Bot. Centralbl. 19, 1905.

de afwezigheid der tapetencellen, die gedurende de rijping der pollenkorrels geleidelijk opgelost waren, zooals reeds in § 1 van dit hoofdstuk besproken is, terwijl ook de cellen van de te verdringen laag geheel gedesorganiseerd en grootendeels verdwenen waren. Binnen de pollenzakwanden waren slechts de rijpe pollenkorrels overgebleven, die nu geheel vrij in de pollenzakken lagen.

In de 2^e plaats viel de aanwezigheid van de dikke reeds besproken U-vormige verdikkingslijsten in de celwanden van het endothecium sterk in het oog.

Een microscopisch onderzoek van het onderste deel der pollenzakwanden eener rijpe anthere van *Helleborus viridis* leerde mij, dat in de binnenwanden der endotheciumcellen deze verdikkingslijsten meer of minder stervormig te zamen loopen, waardoor ik beelden waarnam, zooals ook o.a. HOLTERMANN¹⁾ ze beschreven en afgebeeld heeft. In de radiale wanden loopen deze verdikkingslijsten vrijwel evenwijdig, terwijl ze op de buitenwanden geheel ontbreken.

De endotheciumcellen voorzien van deze met verdikkingslijsten bezette wanden, zouden nu eene rol spelen bij het openen van de antheren. Dit opengaan kan men beschouwen als in 2 hoofdphasen verloopende: eerstens het losscheuren van de pollenzakwanden, in den regel langs een overlanschen naad, welk proces, tot geene bijzondere opmerkingen aanleiding heeft gegeven en tweedens het open- en terugklappen van

1) CARL HOLTERMANN. SCHWENDENER's Vorlesungen über Mechanische Probleme der Botanik. Leipzig 1909, S. 130, fig. 88.

de wandstukken en het is over de oorzaak van dit verschijnsel dat de meeningen verdeeld zijn en zich tot 2 groepen laten samenbrengen. De voorstanders van de eerste opvattingwijze zoeken die oorzaak in *hygroskopische* veranderingen van de endotheciumcellwanden, terwijl de 2^e groep het bedoelde proces toeschrijft aan *kohaesieverschijnselen*.

Volgens de voorstanders van de eerste theorie, de zgn. „*Schrumpfungstheorie*, (o. a. LECLERC DU SABLON, SCHRODT, SCHWENDENER, SCHNEIDER en HABERLANDT), zouden de dunne wandgedeelten der reeds besproken endotheciumcellen het water, waarmede ze doortrokken zijn, door uitdroging verliezen en zich tengevolge van dat waterverlies op de epidermiszijde sterk verkorten, terwijl de met verdikkingslijsten voorziene binnenwand ongeveer dezelfde lengte blijft behouden en hierdoor zou dan de naar buiten gerichte kromming plaats hebben.

De voorstanders der tweede theorie, de zgn. *kohäsionstheorie*, (o. a. STEINBRINCK, JOST en HANNIG), schrijven daarentegen dit openen der antherenhokjes toe aan de volumevermindering van den inhoud van de cel, als gevolg van sterke transpiratie der endotheciumcellen, waarbij, dank zij de kohæsie, de waterdeeltjes aan elkaar en dank zij de adhæsie ook aan de celwanden verbonden blijven. Dit leidt er toe, dat de dunne buitenwand meer naar binnen wordt getrokken dan de meer verdikte binnenwand hierdoor komt dan openspringen tot stand.

Het zou mij te ver voeren de verschillende argumenten pro en contra dezer theorieën, welke door de

diverse onderzoekers zijn aangevoerd en lijnrecht tegenover elkaar staan, te bespreken en ik verwijs daarvoor naar de hierover in het vorige jaar uitgekomen verhandeling van HANNIG ¹⁾, welke eenë krachtige verdediging bevat voor de kohaesietheorie.

De groote dunwandigheid van de buitenzijde der hier bedoelde cellen bij *Helleborus viridis* doen mij het zeer onwaarschijnlijk achten, dat hygroskopische inkrimping daarvan de groote vormveranderingen kan verklaren, die hier bij het opengaan der antheren in in 't spel zijn. Afgescheiden nog van de omstandigheid, dat de argumenten van de voorstanders der cohæsietheorie mij overtuigender toeschijnen dan die der andere opvattingwijze, brengt mij deze overweging er toe die cohæsietheorie als de meer waarschijnlijke te achten.

¹⁾ E. HANNIG. Ueber den Öffnungsmechanismus der Antheren. Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, Bd. 47, 2e Heft, S. 186.

HOOFDSTUK VI.

De Microsporogenese bij *Saccharum officinarum*.

§ 1. VERSCHIL EN OVEREENKOMST MET DE MICRO- SPOROGENESE BIJ *HELLEBORUS VIRIDIS*.

Bij den aanvang der deeling is het chromatin netvormig in de kern verdeeld, terwijl ook hier weder om den nucleolus een helder hof zichtbaar is, dat gevormd wordt door de kernvacuole (Plaat VII, fig. 1), welke laatste zich weldra sterk vergroot (fig. 2). Ik vond het verloop der prophasen bij *Saccharum officinarum* hetzelfde als dat bij *Helleborus viridis*, alleen bleek de synaptische contractie bij *Saccharum* lang niet zoo geprononceerd te zijn als bij *Helleborus*. In fig. 3 is de netstructuur van het chromatin op de reeds vroeger besproken wijze veranderd in eene draadvormige en het begin der contractie is hier reeds zichtbaar. In fig. 4 heeft deze contractie haar hoogtepunt bereikt en we zien nu de chromatinmassa niet zooals bij *Helleborus* schijnbaar geheel versmolten, hier blijft nog wel degelijk de draadstructuur

waar te nemen. Fig. 5 stelt het pachytene stadium voor, waarin de chromatindraden zich reeds aanmerkelijk hebben gecontraheerd.

Zooals de figuren 3 en 5 aangeven, was noch vóór noch ná de synapsis een dubbele draad te ontdekken, doch moet hierbij opgemerkt worden, dat het bij deze plant, tengevolge van de fijnheid der chromatindraden, uiterst lastig was uit te maken, of men hier met eenen enkelen of dubbelen draad te doen had.

Fig. 6 stelt de diakinese voor en we zien de 14 gemini door de kernvacuole tegen den kernwand aangedrongen liggen, terwijl hier zeer duidelijk hunne bivalentie is waar te nemen.

Het mocht mij niet gelukken een stadium aan te treffen tusschen dat van fig. 5 en 6 in, in welk stadium de zich contraheerende chromatindraden dan eene longitudinale splinging zouden hebben moeten vertoonen (zooals dit bij *Helleborus* werd afgebeeld op Plaat V, fig. 13). Ik ben evenwel overtuigd, dat er ook hier volkomen analogie bestaat met *Helleborus* en het bij rijker materiaal gelukken zou deze ontbrekende stadia aan te treffen.

Evenmin slaagde ik er in het stadium te vinden, waar de kernwand juist verbroken was en de gemini nog niet tot de kernplaat gerangschikt lagen.

Fig. 7 stelt de reeds gevormde spoel der heterotypische deeling voor. Het begin der anaphase is weder hetzelfde als dat bij *Helleborus*. In Fig. 8 zien we de geminihelften uit elkander gaan, welke helften in fig. 9 de polen bereikende, zoo dicht tegen elkaar komen te liggen, dat er slechts homogene chromatin-

klompen zichtbaar zijn. Naar alle waarschijnlijkheid is de homogeniteit dier klompen echter slechts schijnbaar, daar in fig. 10 opnieuw eene kernvacuole de chromatinstaafjes uit elkaar heeft gedrukt, waardoor deze weder zijn komen te liggen tusschen den vacuolewand en den inmiddels gevormden kernwand.

Het is nu in dit stadium, dat een werkelijk verschil optreedt met den toestand, die wij waarnamen bij *Helleborus viridis*. Terwijl daar gedurende de diadenvorming slechts zelden een begin van eenen aanleg van eene kernplaat te zien was en meestal de beide dochterkernen in een gemeenschappelijk cytoplasma gelegen bleven, vertoont fig. 10 ons reeds duidelijk de vorming van eene kernplaat.

In fig. 11, waarin de dochterkernwanden weder verbroken zijn en de moederchromosomen II zich tot de kernplaat der homoiotypische deeling rangschikken, zag ik dien nieuwen celwand gevormd en in dit stadium was zelfs reeds eene calloselaag tusschen de beide helften van dezen wand gedrongen. Deze waarneming, dat er bij *Saccharum officinarum* reeds gedurende de interkinese een nieuwe celwand wordt gevormd, die blijft bestaan tijdens het verdere verloop der deeling, is geheel in overeenstemming met die van MIYAKE¹⁾, welke onderzoeker heeft opgemerkt, dat in de pollenmoedercellen der meeste monocotylen de celwandvorming direct na de kerndeeling geschiedt

¹⁾ KIICHI MIYAKE, Ueber Reductionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42, 1906, S. 83.

en dat dus daarvoor de kernen in het diadenstadium door eenen kernwand van elkaar worden gescheiden. Bij vele dicotylen zou volgens hem de celwandvorming in dit stadium uitblijven, hetgeen ook door onze waarneming bij *Helleborus viridis* wordt bevestigd.

Fig. 12 stelt de metaphase der homoiotypische deeling voor; de moederchromosomen II liggen hier in de kernplaten. Ook hier bevonden beide stralingsfiguren zich steeds volkomen in hetzelfde stadium. De cytoplasma-massa's zijn geheel omgeven door eene calloselaag.

Fig. 13 stelt de anaphase der homoiotypische deeling voor; de dochterchromosomen II zijn reeds bij de polen aangekomen. In de aequatorvlakken tusschen de polen zijn hier nog geen verdikkingen in de verbindingsdraden waar te nemen. Deze homoiotypische deeling schijnt ook bij *Saccharum* zeer snel te verloopen, ik ontdekte althans in al mijne praeparaten slechts 3 gevallen¹⁾, die een beeld gaven als in fig. 13 is weergegeven. Ook kon ik geen tusschenstadium vinden tusschen dit en het stadium voorgesteld door fig. 14, waar de tetraden reeds gevormd zijn, en de kernen zich in het kluwenstadium der telophase bevinden. Het cytoplasma der tetraden is hier geheel omringd door de calloselaag. In fig. 15 heeft zich het chromatin weder uitgesponnen tot een netwerk, en zijn de pas gevormde pollenkorrels door oplossen van de callose-laag juist van elkaar gescheiden.

¹⁾ Een dezer 3 deelingsfiguren vertoonde reeds verdikkingen der spoeldraden, als eersten aanleg van nieuwe celwanden.

We zien blijkens het voorafgaande, dat de microsporogenese bij *Saccharum officinarum*, volkomen hetzelfde verloop vertoont als bij *Helleborus viridis*, behalve wat betreft de celwandvorming in het interkinetische stadium, terwijl ook de synaptische contractie hier niet zoover doorgevoerd is.

§ 2. DE BOUW EN ONTWIKKELING VAN DE ANTHERE
VAN SACCHARUM OFFICINARUM.

De bouw van de anthere van het suikerriet stemt bijna volkomen overeen met dien van de anthere van *Vicia faba*, welken ik in het vorige hoofdstuk besproken heb. Ook hier bestaan de pollenzakwanden van de onrijpe anthere uit 4 cellagen, *exothecium*, *endothecium*, *te verdringen cellaag* en *tapetenlaag*, terwijl daarbinnen weder de pollenmoedercellen gelegen zijn. Een klein verschil met *Vicia faba* bestaat hierin, dat de pollenmoedercellen, die bij deze laatste plant gedurende de eerste helft der microsporogenese met de tapetencellen en met elkaar verbonden bleven, bij het suikerriet reeds veel spoediger van de pollenzakwanden loslaten.

Beschouwen we Plaat VIII, fig. 1, welke eene dwarsdoorsnede eener *onrijpe* anthere van *Saccharum officinarum* voorstelt, waarin de pollenmoedercellen zich in de prophase der reductiedeeling bevinden, dan zien we die pollenmoedercellen aaneengesloten liggen, geheel los van de tapetencellen. Bij iets

oudere stadia liggen de zich deelende pollenmoeder-
cellen geheel los van elkander. Dit geeft ook GOLINSKI ¹⁾
aan in zijne afbeeldingen voor *Secale cereale* (zijne fig.
1, 2, 3, Taf. I) en voor *Triticum vulgare* (zijne fig. 4,
Taf. I).

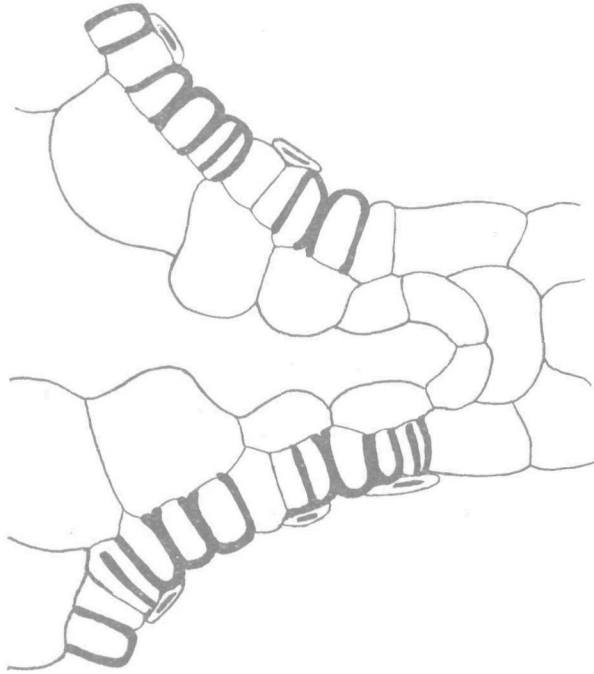


FIG. 12.

Pollenzakwanden met verdikkingslijsten bij eene rijpe anthere van
Saccharum officinarum.

¹⁾ ST. J. GOLINSKI. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des
Androeceums und des Gynaeceums der Gräser. Bot. Centralblatt
Bd. LV, S. 1.

In het connectief merkt men in onze figuur een vaatbundel op, die zich door de aanwezigheid van kleinere cellen onderscheidt van het overige weefsel.

Bij de beschouwing eener *rijpe* anthere van *Saccharum officinarum* vallen direct de reeds besproken verdikkingslijsten in het oog in eene cellaag van de pollenzakwanden en het is door het vervolgen van de ontwikkeling der onrijpe anthere tot rijpe gemakkelijk uit te maken dat deze U-vormige verdikkingslijsten in de cellen van het endothecium optreden.

Deze tangentiale en radiale verdikkingen der cellwanden zijn reeds door LECLERC DU SABLON¹⁾ voor verscheidene gramineën waargenomen en beschreven, welke waarneming in 1893 door GOLINSKI²⁾ voor de grassen bevestigd werd.

In mijne tekstfiguur 12 is duidelijk zichtbaar, dat deze verdikkingslijsten in de buitenwanden van het endothecium niet aanwezig zijn. Ik zag zeer vaak U-vormige lijsten van naast elkander gelegen cellen tegen elkaar aansluiten, waardoor in de doorsnede een zeer regelmatig beeld zichtbaar werd. Tusschen dergelijke regelmatige celreeksen kwamen dan vaak plotseling cellen, die geen verdikkingslijsten te zien gaven, doordat deze in die cellen niet in het vlak van doorsnede lagen. Dikwijls werd de regelmatigheid ook daardoor verbroken, dat er tusschen de beide beenen der U's

¹⁾ LECLERC DU SABLON. Recherches sur la structure et la déhiscence des anthères. Ann. d. sc. nat. Bot. Ser. VII, T. 1, 1885, p. 97.

²⁾ ST. J. GOLINSKI. l. c. 1893, S. 1, fig. 4.

nog afzonderlijke dieper gelegen lijsten zichtbaar waren.

Onze figuur geeft aan, hoe in de rijpe anthere de cellen van de te verdringen cellaag geheel gedesorganiseerd zijn en op verscheidene plaatsen niet meer aanwezig.

HOOFDSTUK VII.

De beteekenis van de studie der kern- en cel-
deeling voor de zaadwinning bij
het suikerriet.

§ 1. BOUW VAN DE RIETBLOEM IN VERBAND MET DE BESTUIVING.

Het vormen van nieuwe variëteiten door middel der zaadselectie kan alleen dan op rationeele wijze plaats vinden, wanneer onze kennis zich uitstrekt over den inwendigen bouw der voortplantingsorganen, immers kan ons door de wetenschap, dat en waarom van sommige variëteiten de mannelijke of vrouwelijke voortplantingsorganen onvruchtbaar zijn, een groote dosis arbeid bij de kruisbestuiving bespaard worden.

Het is bekend, dat meerdere variëteiten, in het bezit van goed stuivende pluimen, geheel onbruikbaar zijn voor de zaadwinning. Een rijkelijk stuiven der antheren is nog geen maatstaf voor het te verwachten resultaat. Dit werd door VAN DER STOK¹⁾

¹⁾ J. E. VAN DER STOK. De methoden aan het proefstation O.-Java gevolgd, ter verkrijging van nieuwe of verbeterde variëteiten. Archief voor Java Suikerindustrie 1907, 8e Congres, p. 28.

opgemerkt in eene rede, op het 8^e suikercongres te Soerabaia gehouden, en tevens wees genoemde onderzoeker er op van hoeveel belang de nadere kennis van het bloeiproces moest geacht worden. Volgens hem bloeit de rietpluim 's-nachts, d.w.z. de opening der kafjes ¹⁾, en de strekking der helmraden grijpt bijna uitsluitend plaats vóór zonsopgang. Na zonsopgang openen zich zoo goed als geen bloempjes meer, waaruit volgt, dat een, voor kunstmatige bestuiving overdag afgesneden pluim weinig diensten meer zal kunnen verrichten. Bij vele stuifmeelrijkere variëteiten (*Chunnee*, *G. Z.* 181, enz.) zou echter ook na zonsopgang nog voldoende stuifmeel in de geopende pollenzakken achterblijven, hetgeen bij schudden der pluim zou kunnen vrijkomen.

Bovendien zijn er volgens VAN DER STOK vele variëteiten, waarbij de helmhokjes in het geheel niet openspringen; in deze gevallen zou het stuifmeel kleverig zijn, terwijl de pollenkorrels daarbij bovendien abnormaal bleken. Zoo zag de heer v. D. STOK bijv. nooit stuivende helmknoppen van *G. Z.* 100, het stuifmeel is hier kleverig en blijft binnen de anthere besloten. Hetzelfde nam hij waar bij *G. Z.* 36 (*Cheribon* ♀ × *Chunnee* ♂).

Waaraan nu de steriliteit bij verschillende andere variëteiten te wijten kan zijn, zal ik in de beide volgende paragrafen nader uiteenzetten.

¹⁾ Voor de nadere beschrijving van den bouw der rietbloemen verwijs ik naar: J. H. WAKKER. Onze zaadplanten van het jaar 1893. Archief 1893, p. 384.

§ 2. VRUCHTBARE EN ONVRUCHTBARE VARIËTEITEN
VAN HET SUIKERRIET.

Van algemeene bekendheid is, dat zeer vaak bastaarden steriel blijken te zijn en men kan in het algemeen als regel aangeven, dat hoe meer uiteenlopend de soorten, geslachten of variëteiten zijn, welke gekruist worden, des te onvruchtbaarder de bastaarden worden. Bij kruising van zeer naverwante zijn de bastaarden in den regel wel vruchtbaar en ook bij het suikerriet zijn hiervan talrijke voorbeelden bekend, zoo is bijv. de zaadvariëteit *No.* 235 vruchtbaar.

De voortplanting stoot bij de bastaarden dus blijkbaar op hindernissen, die soms overwonnen worden.

Volgens FRÜWIRTH ¹⁾ zetelt de verhindering, die tot onvruchtbaarheid leidt, meestal in de mannelijke voortplantingsorganen. Bastaarden bezitten volgens hem zeer dikwijls abnormale pollenkorrels, somwijlen bruikbare naast onbruikbare, terwijl zelfs de geheele pollenvorming kan achterwege blijven.

Ook bij het suikerriet, waarvan wij evenwel voor de natuurlijke variëteiten niet weten of wij met knopvariëaties, die door jarenlange vegetatieve voortplanting gedegeneerd zijn, te maken hebben of wel met bastaarden, bleek aan WAKKER ²⁾, bij een 1893 verricht onderzoek, de onvruchtbaarheid der pollenkorrels

¹⁾ G. FRÜWIRTH. Die Züchtung der Landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Berlin 1909, Bd. I, S. 110.

²⁾ J. H. WAKKER. Onze zaadplanten van het jaar 1893. Archief 1893, p. 384.

meerendeels de oorzaak te zijn van de steriliteit der variëteiten. Bij onderzoek van de rietbloemen van verschillende onvruchtbare variëteiten, gelukte het hem n.l. niet, zeer enkele gevallen uitgezonderd, eene abnormaliteit aan de stampers te ontdekken.

Het stuifmeel van het onvruchtbare *Cheribonriet* vertoonde een zeer afwijkenden bouw. Volgens de beschrijving van WAKKER bestaat het normale suikerriet-stuifmeel uit kleine zeer zuiver bolvormige korrels, met eenen gladden wand en zeer troebelen protoplasmatischen inhoud. Deze waren nu bij het *Cheribonriet* niet te vinden. De best ontwikkelde stuifmeelkorrels vertoonden daar wel den zuiveren bolvorm, maar de inhoud bestond grootendeels uit water, slechts tegen den wand zag deze onderzoeker protoplasma aanwezig, terwijl ook het voorkomen van celkernen er op wees, dat de cellen levend waren. Zelfs deze soort korrels waren nog betrekkelijk zeldzaam, de meeste waren hoekig samengedrukt en verdroogd.

In het volgend jaar stelde WAKKER ¹⁾ een onderzoek in over de bloemen van een 60-tal suikerriet-variëteiten en vond hierin een serie degeneratie-verschijnselen in de voortplantingsorganen, waaruit bleek, dat bij de verschillende variëteiten van het suikerriet de ontwikkeling der voortplantingsorganen, en wel speciaal der pollenkorrels, op de meest verschillende tijdstippen gestuit was.

¹⁾ J. H. WAKKER. Verdere mededeelingen omtrent de bloem van het suikerriet in verband met het vraagstuk der degeneratie. Archief 1894, p. 713.

Als rietsoorten met volkomen normaal stuifmeel noemt WAKKER de wilde soorten, *Kassoerriet* en *Saccharum ciliatum*, terwijl ook verschillende echte suikerrietvariëteiten niets abnormaals, wat betreft hunne pollenkorrels, vertoonen, dit geldt bijvoorbeeld voor: *Weri Poeti*, *Soerat koening Fidji* en *Item Bandjermassin*.

De eerste stap van achteruitgang vertoont zich in den vorm van eene gedeeltelijke indroging van het stuifmeel. Dit toont bijv. het *Cheribonriet*. Hierop volgen de soorten, waarbij het stuifmeel zoo goed als geheel verdroogd is, dat is o. a. bij *Poeti-Fidji*, *Batjan Keong* en *Diard Malakka*.

Bij deze soorten verdroogt het stuifmeel eerst, nadat de tetradendeeling heeft plaats gehad. Bij *Baida* houdt de ontwikkeling reeds op gedurende de tetradendeeling, waarvan het gevolg was, dat WAKKER bij deze plant de pollenkorrels 4 aan 4 of 2 aan 2 zag samenhangen. Bij eene soort met nog verder gedege-
nereerde bloemen, het zgn. *Banka-rottan* waren de helmknoppen geheel loos.

Terwijl voor de besproken variëteiten aan de vrouwelijke voortplantingsorganen geene abnormaliteit werd geconstateerd, volgen nu een aantal variëteiten, voor de voortplanting door zaad volkomen ongeschikt, aangezien zij in 't geheel geene voortplantingsorganen bezitten, bijv. *Teboe Mangli Selcredjo* en *Keong Sambas*. Deze soorten dragen volgens WAKKER bloemen, waarvan de buitenste kafjes normaal ontwikkeld zijn, terwijl daarbinnen slechts een onregelmatig cilindrisch met plaatselijke verdikkingen bezet lichaam wordt aangetroffen waarvan de cellen den vorm aan den

jongen toestand eigen hebben behouden en dat slechts een aantal vliesjes of draadjes draagt, die elk in een schijnbaar normale, paarse stempel eindigen. Van meeldraden of van een vruchtbeginsel was niets te bespeuren (zie zijne figuur 5).

Als voorbeeld van een volgenden graad van degeneratie noemde WAKKER de variëteiten, waarbij binnen de kafjes slechts een celheuveltje te vinden is. Tot deze variëteiten behooren *Teboe Batoe*, *Teboe Monjet* en *Nieuw Guinea rood hol*.

Hierop volgt het *Teboe Troeboe*, waarbij noch kafjes noch voortplantingsorganen worden ontwikkeld, terwijl als laatste trap van degeneratie, het nooit bloeiend riet beschouwd moet worden en WAKKER geeft als voorbeeld hiervan het *Teboe Gadja* van Birma.

Bij zaadvariëteiten vond nu WAKKER merkwaardigerwijze het meerendeel der door hem onderzochte hybriden gekenmerkt door helmknoppen met eene overgrootte meerderheid van kogelronde, levende stuifmeelkorrels, en dat wel in gevallen, waarbij de soorten, waartoe de moederplanten behooren, grootendeels verdroogde pollenkorrels bezaten, zooals uit zijne tabel, die ik hier laat volgen, blijkt.

Vergelijking aard stuifmeel van dochterplanten met dat van moederplanten (volgens WAKKER)

MOEDERPLANT- VARIËTEIT.	STUIFMEEL VAN DE MOEDERPLANT.	NUMMER DER ZAADPLANT.	STUIFMEEL VAN DE ZAADPLANTEN.
<i>Nipa Telok Betoeng</i>	Grootendeels	106	Normaal, inhoud korrelig.
	verdroogd,	116	" " waterig.
	enkele korrels	125	" " "
	met waterigen, enkele met korreligen inhoud.		
<i>Lahina Malakka</i>	Grootendeels	288	Normaal.
	verdroogd,	297	"
	vele korrels	304	Gedeeltelijk normaal, ged. verdroogd.
	met waterigen,	307	Normaal.
	enkele met	308	"
	korreligen	312	" , enkele verdroogd.
	inhoud.	329	Grootendeels verdroogd.
		509	Normaal.
		560	Grootendeels normaal.
		573	" "
	600	" " , enkele verdroogd.	

Het beschreven verschijnsel is daarom zoo belangrijk, omdat het tot zekere hoogte in tegenspraak is met het vaak waargenomen feit, dat bastaarden steriel zijn.

We kunnen echter ook niet omgekeerd uit het optreden van steriliteit van een plant, tot hare bastaard-natuur besluiten, en zooals wij reeds opmerken, kunnen wij dan ook niet uitmaken of bij de natuurlijke steriele variëteiten van het suikerriet, de onvruchtbaarheid van het stuifmeel te wijten is aan bastaardeering of wel aan degeneratie door voortgezette vegetatieve voortplanting of aan andere oorzaken.

De steriliteit bij het suikerriet is nu echter geenszins altijd te wijten aan de steriliteit der pollenkorrels, maar kan ook, zooals wij reeds zagen, haar oorzaak hebben in de onvolkomen ontwikkeling der vruchtbeginsels. Zoo werd o.a. absolute steriliteit der vruchtbeginsels van *G. Z.* 36 geconstateerd, terwijl ook een groot deel der zaadknoppen bij *G. Z.* 100 zich abnormaal gedragen, zoodat ook hier een belangrijk percentage steriel genoemd moet worden.

Een oppervlakkig microscopisch onderzoek gaf hier geene verklaring. Het laat zich evenwel verwachten dat bij een nauwkeurig microscopisch onderzoek wel degelijk zal blijken, dat zich abnormaliteiten bij de ontwikkeling der zaadknoppen voordoen, zooals een dergelijk onderzoek dat reeds heeft geleerd bij verschillende andere planten.

§ 3. DE CYTOLOGIE VAN DE ABNORMALE POLLENVORMING.

In de vorige paragraaf werd er op gewezen, dat de oorzaak der steriliteit van de bastaarden meerendeels moet gezocht worden in eene abnormale pollenvorming. De dualistische natuur der kernen bij de bastaarden verhindert hen blijkbaar niet gewone vegetatieve kern- en celdeelingen te verrichten, maar moeilijkheden doen zich blijkbaar juist voor, waar deze dualistische natuur wordt opgeheven, d. i. bij de tetradenvorming. Het laat zich derhalve verwachten, dat speciale stadia der deelingsprocessen bij deze tetradenvorming op afwijkende wijze verlopen, welke verwachting o.a. bevestigd werd door een onderzoek van JUEL¹⁾. Deze onderzoeker bestudeerde de tetradenvorming bij *Syringa rothomagensis* (*S. vulgaris* × *S. persica*) en het bleek hem, dat zich hier verscheidene abnormaliteiten bij de microsporogenese voordoen, welke ik hier kort noemen zal.

Gedurende de prophasen der tetradendeeling zag JUEL den inhoud van verscheidene pollenmoedercellen tot bollen samengetrokken, die veel kleiner waren, dan hunne celruimte. Het cytoplasma was hierin sterk verdicht, de kern vertoonde eenen nucleolus in eene overigens homogene kernvloeistof. Deze bolvormige cytoplasmaophooping en waren volgens hem niet als artefacten te beschouwen, daar bij *Syringa vulgaris* in dit ontwikkelingsstadium geene dergelijke figuren werden gevonden.

¹⁾ H. O. JUEL. Beiträge zur Kenntniss der Tetradentheilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, S. 626.

Verder nam deze onderzoeker op dit tijdstip verscheidene pollenmoedercellen waar met 2 kernen, waarschijnlijk ontstaan bij eene amitotische deeling, welke hij in verscheidene cellen opmerkte. Het bleek hem, dat beide kernen zich verder konden deelen, wat op te maken was uit het feit, dat zich dikwijls in een volgend stadium 4 spoelen in de pollenmoedercellen vertoonden. Ook in de metaphase der heterotypische deeling nam JUEL verscheidene amitotische deelingen waar, hij zag in die gevallen de kern in de diakinese zich insnoeren, welk proces doorging tot er 2 kernen waren ontstaan. De chromosomen werden bij deze deeling waarschijnlijk onveranderd over beide kernen verdeeld. Dit insnoeren herhaalde zich nu vaak bij de 2^e deeling. Meestal werd hierbij om de zich insnoerende kernen een soort achromatische spoel gevormd, hoewel ook dikwijls in het geheel geene kinoplasmadraden te zien waren.

Ook waren er volgens JUEL meerdere cellen te vinden, waar de abnormaliteit in de deeling meer aan den afwijkenden bouw van het achromatisch deel moet worden toegeschreven, in de eerste plaats aan draderigheid van het cytoplasma, waardoor volkomen abnormale metakinesen voorkwamen (zijne taf. XVI, fig. 24—25).

De tetradendeeling kan bij *S. rothomagensis*, zooals uit bovenstaande beschouwing volgt, dus zoowel door karyokinese als door insnoeringen plaats vinden. In beide gevallen geschiedde de vorming van den nieuwen celwand op volkomen normale wijze.

Zeer vaak vertoonden de door de tetradendeeling

ontstane celcomplexen meer dan 4 kernen. Dit doet zich overigens ook wel voor bij normale deelingen, zooals wel blijkt uit het feit, dat WILLE het bij een 17-tal *Angiospermen* aantrof. JUEL¹⁾ zelf nam deze overtollige kernen nog waar bij *Hemerocallis fulva*, doch zij ontstonden hier meestal gedurende de metakinese der 1^e deeling, doordat enkele chromosomen in het aequatorvlak achterbleven en daar kleine kernen construeerden. Volgens JUEL werden daarentegen de overtollige kernen bij *Syringa rothomagensis* meereendeels gevormd uit de pollenmoederzellen, welke zich gedurende de prophase doorgesnoerd en verder ontwikkeld hadden.

Bij zoo groote in onregelmatigheden in de tetradendeeling kan het ons niet verwonderen, dat zich ook abnormaliteiten voordoen in den bouw der tenslotte gevormde pollenkorrels, welke tot hare steriliteit leiden.

Uit zijne waarnemingen leidde JUEL een hypothese af voor de nadere oorzaak van deze steriliteit. Hij zag n. l. de directe deelingen (amitosen) meestal uitgevoerd worden door kernen, die zich in het diakinesestadium bevinden. In plaats van nu eene normale reductiedeeling te ondergaan, worden de chromosomen in de door insnoering ontstane dochterkernen opgenomen. JUEL vermoedt nu, dat deze chromosomen geen geschikten bouw hebben voor de heterotypische

¹⁾ H. O. JUEL. Die Kerntheilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* und die bei denselben auftretenden Unregelmässigkeiten. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, S. 205.

deeling. Hiermee zou ook verklaard kunnen worden, dat meermalen goede kernspoelen gevormd worden en toch meerdere chromosomen zich niet deelen.

JUEL komt dus tot het resultaat dat de steriliteit van *Syringa rothomagensis* door eene abnormale tetradenvorming wordt te voorschijn geroepen; hetgeen waarschijnlijk ligt aan den bouw der chromosomen tijdens de diakinese, welke bouw de uitvoering der heterotypische deeling zou verhinderen.

Nog andere mogelijke oorzaken worden voor deze steriliteit bij de abnormale tetradenvorming genoemd en TISCHLER beschouwt bijv. plasma-armoede als de oorzaak der onvruchtbaarheid.

In verband met het voorgaande wijs ik er verder nog op, dat bij *Oenothera Lamarckiana*, voor welke plant GEERTS¹⁾ een gedeeltelijke steriliteit der pollenkorrels waarnam, de deelingen in de pollenmoedercellen regelmatig zijn en dat nadat de 4 tetraden gevormd zijn, er gewoonlijk slechts 2 zich geheel verder ontwikkelen en de beide andere slechts gedeeltelijk. Uit deze laatste 2 zouden dan de pollenkorrels ontstaan, wier inhoud langzamerhand verdwijnt, in welk feit een steriel zijn van 50⁰/₀ der pollenkorrels zijne verklaring vindt.

Uit het voorafgaande blijkt in ieder geval, dat de studie van de microsporogenese van verschillende suikerrietvariëteiten eene zeer gewenschte aanvulling

¹⁾ J. M. GEERTS. Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. Recueil des Trav. bot. Néerl. 1909, Vol. V, S. 190.

zou zijn voor de kennis der processen, die bij het voortbrengen van zaad bij het suikerriet eene rol spelen.

Het onderzoek omtrent de normale rijping moest natuurlijk aan de oplossing van dit vraagstuk voorafgaan

SLOTBESCHOUWINGEN.

In het volgende zal een kort overzicht gegeven worden van de voorafgaande beschouwingen. Er is hier eene in sommige opzichten van de heerschende opvatting afwijkende verklaring van de processen der kern- en celdeeling gegeven, en er zij dus op gewezen, dat in deze regels slechts mijne opvattingen hieromtrent zijn weergegeven.

Uit een vergelijkend onderzoek bleek, dat de *vegetatieve* kern- en celdeeling bij *Saccharum officinarum* in hoofdzaak hetzelfde schema doorloopt als die bij *Vicia faba*, welk schema ook bij andere *Angiospermen* blijkt de waarnemingen van meerdere onderzoekers wordt gevolgd.

Tusschen de deelingsfiguren van *Saccharum officinarum* en die van *Vicia faba* bestond het verschil, dat ze voor de eerste plant veel minder duidelijk waren en lastiger in alle stadia te vervolgen dan voor de tweede, hetgeen zijn oorzaak vindt in de omstandigheid, dat de chromosomen van *S. officinarum* veel kleiner zijn dan die van *Vicia faba* en dat ze ook in de eerste plant veel talrijker zijn. Van *S. officinarum* bedraagt het aantal chromosomen in de somatische kernen 28, van *Vicia faba* 12.

Bij beide planten was gedurende de prophasen een opzwellen eener kernvacuole op te merken, waardoor tenslotte het geheele chromatisch kernnet aan de peripherie der kern komt te liggen, ingesloten tusschen kern- en vacuolewand. Alle veranderingen van het chromatin in de verdere stadia van de prophasen moeten nu gedacht worden plaats te grijpen aan de oppervlakte dezer kernvacuole, zoodat ook de definitief gevormde chromosomen tegen den kernwand aanliggen.

Een doorlopende kerndraad werd door mij niet waargenomen. Een duidelijke paarsgewijze ligging der chromosomen op het einde der prophase kon door mij evenmin worden waargenomen als een geprononceerde ongelijkheid in grootte daarvan.

In de metaphasen zag ik steeds een bipolaire en nimmer een multipolaire spoel aangelegd.

De meer naar binnen gelegen spoeldraden, trekken zich sneller in dan de buitenste, waardoor in de anaphasen de chromosomenhelften aan de oppervlakte van kegelvormige figuren komen te liggen, hetgeen voornamelijk zichtbaar is bij *Vicia faba*, daar bij het *suikerriet* de chromosomen te kleine afmetingen hebben om dit waar te nemen.

De phragmoplast ontstaat bij beide planten door eene verdikking der verbindingsdraden. De celplaat wordt steeds loodrecht op de verbindingsas der beide polen van de stralingsfiguur gevormd.

Ingeval deze laatste in schuine richting in de cel gelegen is, wordt ook de celplaat scheef aangelegd, de definitieve plaatsing van den nieuwen celwand lood-

recht op de beide zijwanden wordt bewerkstelligd door de werking der oppervlaktespanning.

In de telophase wordt de kernvacuole weder zichtbaar, ze zwelt aanvankelijk sterk op en drukt zoodoende de tegenelkaargedrongen chromosomen uiteen, waarna de dochterkernwanden gevormd worden. Hierop volgt eene inkrimping der kernvacuole, terwijl het chromatin weder eene netvormige structuur aanneemt, tengevolge eener alveolisatie der chromosomen.

Voor het suikerriet werd nu verder nagegaan hoe zich de meristematische weefsels door de celdeelingen vormen.

Aan het *wortelvegetatiepunt* van *S. officinarum* zijn 4 histogenen te onderscheiden, het *calyptrogeen*, *dermatoperibleem*, *pericambogeen* en *pleroom*, ieder voorzien van eigen initiaalcellen. Hiervan is het pericambogeen een nieuw waargenomen histogeen, dat ook bij enkele andere gramineeënwortels door mij werd aangetroffen. Het dermatoperibleem wordt grootendeels opgebouwd door perikline deelingen van de cellen der cellaag, die de *endodermis* vormt.

In de *geslachtelijke* cellen van *Saccharum officinarum* is het aantal gemini 14, terwijl dat van *Helleborus viridis* 12 bedraagt.

De vorming der gemini in de prophasen der microsporogenese bij *H. viridis* heeft plaats door eene *parasyndese*; een doorlopend spireem is noch hier, noch in de telophasen aanwezig. Hetzelfde geldt voor *S. officinarum*.

Eene paarsgewijze langs elkander ligging der leptotene draden in de vroege prophasen was bij *H.*

viridis zeker niet waar te nemen, de draadstukken moeten hier direct na hun verschijnen uit het kernnet als zygoteen beschouwd worden, terwijl *S. officinarum* geene duidelijke praeparaten voor de beantwoording dezer vraag opleverde.

De pachytene draden, die zich uit de, bij de synaptische contractie gevormde chromatinklomp, loswikelen, blijven bij *H. viridis* tot onmiddellijk vóór het diakinesestadium, althans in schijn ongesplitst, hierna ontstaat eene longitudinale kloof en door contractie ontstaan de paarsgewijze aan elkaar verbonden blijvende geminihelften. Op te merken viel, dat de gemini in het diakinesestadium nog met elkaar verbonden waren door uiterst fijne chromatindraadjes.

De hetero-homoiotypische deelingen verlopen bij *S. officinarum* en *H. viridis* volgens het voor de Angiospermen normale schema. Bij *S. officinarum* wordt gedurende de interkinese reeds een nieuwe celwand gevormd, die gedurende de homoiotypische deeling blijft bestaan, bij *H. viridis* is onmiddellijk na de heterotypische deeling soms een eerste aanleg van eene celplaat te bemerken, doch dit verdwijnt weder zeer spoedig.

Gedurende bepaalde stadia der hetero-homoiotypische deeling is bij *H. viridis* de aanwezigheid van nucleolusachtige lichamen in het cytoplasma op te merken, wier aantal aanvankelijk zeer wisselt. Tijdens de interkinese zijn echter steeds 4 van dergelijke lichamen zichtbaar, deze verdwijnen kort daarna. Bij het weder verschijnen van de nucleolusachtige lichamen gedurende de homoiotypische deeling is het aantal weder gestegen.

De bouw der *antheren* bij *S. officinarum* en *H. viridis* is geheel normaal. De pollenmoedercellen laten echter bij *S. officinarum* veel spoediger van de tapetenlaag en van elkaar los dan bij *H. viridis*.

In de endotheciumcellen der rijpe antheren van beide planten zijn U-vormige verdikkingslijsten zichtbaar, welke bij het openklappen der pollenzakken eene rol spelen. Waarschijnlijk is het de „vloeistof-Cohaesie”, die het openspringen der antheren veroorzaakt.

Het laat zich verwachten, dat de studie der *vegetatieve* deeling van belang kan zijn voor de misvormingen, die ziek riet vertoont, terwijl de studie der *microsporogenese* van beteekenis zal blijken te zijn voor het oplossen van vragen betreffende de steriliteit van verschillende suikerrietvariëteiten.

FIGURENVERKLARING.

PLAAT I. VICIA FABAE.

Alle figuren zijn ontleend aan het wortelvegetatiepunt van *Vicia faba*. Vergrooting: 1500 maal. Geteekend met olie-immersie, 2 m.M. num. apert. 1.30 m.M. Comp. oculair 8 en groot teekenprisma van Abbe. Daarna vergroot met een Chambre Claire Universelle.

De figuren 1, 2, 3, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 16, 17 geven een doorsnedebeeld.

De figuren 4, 5, 6, 7, 15 een bovenaanzicht.

FIG. 1. Chromatin aanwezig als chromatisch kernnet. Kernvacuole om den nucleolus gelegen.

FIG. 2. De kernvacuole een weinig opgezwollen. Mazen van het kernnet vergroot. Chromatine-ophooping in afmetingen toegenomen.

FIG. 3. De kernvacuole sterk opgezwollen. In chromatisch kernnet begin van draadstructuur zichtbaar.

FIG. 4. Chromatisch kernnet in deelen uiteengevallen, welke nog verbonden blijven door fijne chromatindraden. Al het chromatin gelegen tusschen kern- en vacuolewand.

FIG. 5. Vorming van de chromosoomstaafjes door verdwijnen der alveolen. Ze zijn nog onderling verbonden door fijne chromatindraadjes.

FIG. 6. Kluwenstadium. Er is geen doorloopende kerndraad zichtbaar.

FIG. 7. De uiteinden der gecontraheerde chromosoomstaafjes richten zich naar 2 polen.

FIG. 8. Kern- en vacuolewand verdwenen. Diploid aantal chromosomen = 12.

FIG. 9. Metaphase. Kernspoel gevormd. De 12 chromosomen in hunne langshelften gespleten.

FIG. 10. Anaphase. De chromosomen helften beginnen uiteen te wijken.

FIG. 11. Einde der chromosomenhelften juist bij de polen aangekomen.

FIG. 12. De chromosomenhelften beginnen dicht tegen elkaar te liggen. De verbindingsdraden loopen niet meer door tot aan de chromatinmassa's maar blijven daarvan door eene cytoplasmatische zone gescheiden.

FIG. 13. De chromosomenhelften dicht tegen elkaar gedrongen. Aanleg kernplaat zichtbaar.

FIG. 14. De chromosomen beginnen uiteen te wijken door opzwellen der kernvacuolen. De tonvormige figuur van verbindingsdraden uitgebreid.

FIG. 15. Dochterkernen gevormd. Kluwenstadium der telophase. De verbindingsdraden verdwenen en vervangen door donkerder gekleurd en fijn gekorrelt cytoplasma.

FIG. 16. Het chromatisch kluwen in een netwerk veranderd door alveolisatie. De kernvacuole in afmetingen afgenomen. De tonvormige figuur kleiner geworden.

FIG. 17. Chromatineophooping in grootte afgenomen, evenals de kernvacuole. Tonvormige figuur op het punt van verdwijnen. Nieuwe celwand geheel gereed.

PLAAT II. SACCHARUM OFFICINARUM.

Alle deelingsfiguren hebben betrekking op de somatische kern- en celdeeling bij *Saccharum officinarum*. Variëteit: Rood-Egyptisch. Vergrooting: 1750 maal. Geteekend op dezelfde wijze als Plaat I.

De figuren 1, 2, 4, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 14 geven een doorsnedebeeld.

De figuren 3, 5, 12 een bovenaanzicht.

Fig. 1. Aanvang van de deeling. Chromatin netvormig, chromatische ophooping in de knooppunten. De kernvacuole nog klein in afmeting.

Fig. 2. Chromatische ophooping in de knooppunten toegenomen in afmeting. Kernvacuole sterk vergroot.

Fig. 3. De kern bevindt zich in het kluwenstadium. Geen doorlopende draad zichtbaar.

Fig. 4. Definitieve chromosomen gevormd. Chromosomen door de kernvacuole tegen den kernwand gedrukt.

Fig. 5. Zelfde stadium als fig. 4 in bovenaanzicht. Aantal chromosomen = 28.

Fig. 6. Kern- en vacuolewand doorgebroken. De chromosomen rangschikken zich tot de kernplaat.

Fig. 7. Metaphase. Kernspoel gevormd.

Fig. 8. Begin Anaphasen. De chromosomenhelften begeven zich naar de polen.

Fig. 9. Chromosomenhelften halfweg naar de polen.

Fig. 10. De chromosomenhelften hebben de polen bereikt en beginnen zich tegen elkander aan te leggen. Eerste aanleg van de celplaat zichtbaar in den vorm van verdikkingen der verbindingsdraden in het aequatoriaalvlak tusschen de polen.

Fig. 11. Einde anaphasen. De chromosomen zijn elkander zoo dicht genaderd, dat er slechts een schijnbaar homogeen chromatinklomp zichtbaar is. De verbindingsdraden loopen niet meer door tot aan de chromatinmassa's maar blijven daarvan gescheiden door cytoplasmatische zones. Celplaat zijdelings uitgebreid.

Fig. 12. Begin telophasen. De kernvacuole zwelt op, waardoor de chromosomen weder uit elkander wijken. Nieuwe kernwand reeds zichtbaar.

Fig. 13. Kluwenstadium der telophase. Celplaat verder zijdelings uitgebreid.

Fig. 14. In de dochterkernen weder een chromatisch kernnet terug gevormd. Kernvacuole weder zichtbaar. De celplaat heeft de zijwanden bereikt. De verbindingsdraden verdwenen en vervangen door donkerder gekleurd cytoplasma.

PLAAT III. SACCHARUM OFFICINARUM.

Lengte doorsnede door wortelvegetatiepunt van *Saccharum officinarum*. Variëteit: Rood-Egyptisch. Vergrooting: 240 maal.

Cal. = calyptrogeen, derm. = dermatogeen,
en = endodermus, p = pericambogeen.

In de cellen van het wortelmutsje talrijke zetmeelkorrels.

Verscheidene cellen van het worteltje toonen celdeelingen.

PLAAT IV. SACCHARUM OFFICINARUM.

Dwarsdoorsnede door wortelvegetatiepunt van *Saccharum officinarum*. Variëteit: Rood-Egyptisch. Vergrooting: 300 maal.

d = dermatogeen, p = peribleem, en. = endodermis,
per. = pericambogeen, h = aanleg van een houtvat,
b', b'' = gedeelde endodermis.

Spiraalvormige ligging der peribleemcellen is duidelijk waar te nemen.

PLAAT V. HELLEBORUS VIRIDIS.

Alle deelingsfiguren hebben betrekking op de microsporogenese bij *Helleborus viridis*. Vergrooting 1000 maal. Geteekend op dezelfde wijze als Plaat II.

De figuren 1, 2, 3, 16, 17, 18, 19, 22, 23, 24 geven eene doorsnede.

De figuren 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 20, 25, 26 geven een bovenaanzicht.

De figuren 1 tot en met 14 geven kernen met een dun laagje cytoplasma daaromheen, alle overige complete cellen met een daaromheen gevormde calloselaag.

FIG. 1. De kern in begin der prophase. Kleine kernvacuole om den nucleolus. Chromatisch kernnet met kleine ophooping in de knooppunten.

FIG. 2. Kernvacuole opgezwollen Chromatinophooping in afmeting toegenomen.

FIG. 3. Kernvacuole nog grooter geworden. Mazen van het chromatisch netwerk vergroot.

FIG. 4. Het chromatinenetwerk gedifferentieerd in draden. Begin synaptische contractie zichtbaar.

FIG. 5. Klompstadium. Hoogtepunt der synaptische contractie.

FIG. 6. Klompstadium. Eene lis heeft zich uit het kluwen losgewikkeld.

FIG. 7. Uit het kluwen eene lis losgewikkeld, terwijl reeds eene andere lis zich geopend heeft.

FIG. 8, 9, 10, 11, 12. Opeenvolgende stadia van het verder loswikkelen van het chromatisch kluwen.

FIG. 13. Contractie der pachytene draden. Een begin van longitudinale splijting zichtbaar.

FIG. 14. De pachytene draden verder gecontraheerd. De longitudinale splijting zeer duidelijk zichtbaar.

FIG. 15. Diakinesestadium. Gemini gevormd. Zij blijven met elkander verbonden door zeer fijne chromatindraadjes. Calloselaag is hier en in de volgende figuren steeds om de cel zichtbaar.

FIG. 16. Kern- en vacuolewand doorgebroken. Gemini tot de kernplaat gerangschikt. Tusschen hen in, begin van spoelvorming te ontdekken.

FIG. 17. Kernspoel der heterotypische deeling gevormd. Bipolair.

FIG. 18. Anaphase der heterotypische deeling.

FIG. 19. Dochter-chromosomen I op weg naar de polen. Optreden der nucleolusachtige lichamen.

FIG. 20. Dochter-chromosomen I tot II chromatinklumpen tegen elkaar aangedrukt.

FIG. 21. Interkinese. Dochterkernen gevormd. Aantal nucleolusachtige lichamen is 4.

FIG. 22. Metaphase der komoiotypische deeling. Tusschen de deelingsfiguren in cytoplasmatische ophooping. Nucleolusachtige lichamen verdwenen.

FIG. 23. Anaphase der homoiotypische deeling. Cytoplasmatische ophooping tusschen de deelingsfiguren nog duidelijk zichtbaar.

FIG. 24. Einde Anaphasen. Dochter-chromosomen II bij de polen aangekomen. Cytoplasmatische ophooping tusschen de deelingsfiguren verdwenen. Stralingsfiguren tusschen de 4 chromatinmass's zichtbaar. Nucleolusachtige lichamen weder zichtbaar.

FIG. 25. Dochterkernen gevormd. De nieuw celwanden simultaan aangelegd.

FIG. 26. Tetraden gevormd. Calloselaag tusschen de cellen ingedrongen. Het chromatin in de dochterkernen netvormige structuur aangenomen. Nucleolusachtige lichamen nog steeds zichtbaar.

PLAAT VI. HELLEBORUS VIRIDIS.

Lengtedoorsnede door eene onrijpe anthere van *Helleborus viridis*, welker pollenmoedercellen zich in de prophase der microsporogenese bevinden. Vergrooting: 250 maal.

ex. = exothecium, en. = endothecium, v = de te verdringen cellaag, t = tapetenlaag, p = pollenmoedercellen, c = connectief, pl. = plastiden.

De plastiden zijn slechts in een klein onderdeel der figuur geteekend.

PLAAT VII. SACCHARUM OFFICINARUM.

Alle deelingsfiguren hebben betrekking op de microsporogenese bij *Saccharum officinarum*. Zaadvarieteit G. Z. 235.

Vergrooting: 1250 maal. Geteekend op dezelfde wijze als Plaat VI.

De figuren 1, 2, 7, 8, 9, 11, 12 en 13 geven eene doorsnede.

De figuren 3, 4, 5, 6, 10, 14 en 15 geven een bovenaanzicht.

FIG. 1. Aanvang der prophasen. Chromatin netvormig. Kernvacuole klein.

FIG. 2. Chromatin ophooping in de knooppunten vergroot. Kernvacuole sterk opgezwollen.

FIG. 3. Zygotene stadium. Begin van de synaptische contractie.

FIG. 4. Synapsis.

FIG. 5. Het dikke spireem. Geen doorlopende kerndraad zichtbaar.

FIG. 6. Diakinese. Een haploid aantal (14) gemini door de kernvacuole tegen den kernwand aangedrukt. Nucleolus in de kernvacuole gelegen.

FIG. 7. Metaphase der heterotypische deeling. De kernspoel gevormd.

FIG. 8. Anaphase der heterotypische deeling. Geminihelften wijken naar de tegenovergestelde polen.

FIG. 9. Einde anaphase Polaire contractie der dochterchromosomen I.

FIG. 10. Interkinese. Zichtbaar worden van kernvacuolen, die de chromosomen uit elkaar persen. Kernwand gevormd. Aanleg celplaat zichtbaar.

FIG. 11. Aanvang homioiotypische deeling. Nieuwe celwand geheel gevormd en reeds gesplitst, waardoor eene calloselaag tusschen de beide dochtercellen is ingedrongen. De chromosomen rangschikken zich tot de spoel der homioiotypische deeling.

FIG. 12. Metaphase der homioiotypische deeling. De spoelen der beide deelingfiguren loodrecht op elkaar.

FIG. 13. Anaphase der homioiotypische deeling. In het midden der verbindingsdraden worden verdikkingen zichtbaar, die de eerste aanleg der celplaten vormen.

FIG. 14. Tetradogonen gevormd. Kernen in kluwenstadium der telophase.

FIG. 15. Tetradogonen los van elkander liggend. Chromatisch kernnet teruggevormd.

PLAAT VIII. SACCHARUM OFFICINARUM.

FIG. 1. Dwarsdoorsnede door anthere van *Saccharum officinarum*. Zaadvariëteit No. 235. Vergrooting: 500 maal.

FIG. 2. Lengtedoorsnede door stengelvegetatiepunt van *Saccharum officinarum*. Zaadvariëteit No. 100. Vergrooting: 1000 maal.



STELLINGEN.

I.

De door Dr. Z. KAMERLING voor suikerriet beschreven en afgebeelde stomata (Archief voor de Javasuikerindustrie 1900, p. 221) hebben geene betrekking op deze plant.

II.

De groote en zoozeer in 't oogvallende intercellulaire luchtkanalen in de fibrovasaalstrengen bij *Saccharum officinarum* zijn niet van schizogenen doch uitsluitend van lysigenen oorsprong.

III.

Het opengaan van antheren moet niet, zooals SCHWENDENER, SCHRODT, SCHNEIDER e. a. meenen, worden toegeschreven aan eene verkorting van de membranen van het endothecium (Schrumpfungstheorie), doch, zooals STEINBRINCK en HANNING zich dit voorstellen, aan eene wateronttrekking aan het cellumen, waardoor de wanden vouwen gaan vertoonen (Cohäsionstheorie).

IV.

Voor de opvatting, dat de chromosomen gedurende de rustperiode van de kern hunne individualiteit behouden, ontbreken directe bewijzen.

V.

Het bewijs voor eene directe reductiedeeling van syndiploide kernen is door NĚMEC niet geleverd.

VI.

De plantenalkaloïden moeten als dissimilatieproducten beschouwd worden en niet als tusschenproducten bij de eiwitsynthese.

VII.

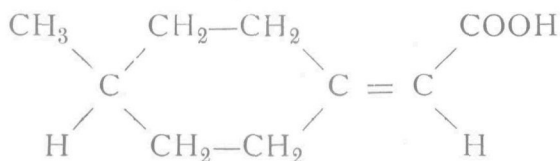
WILLSTÄTTER geeft geene afdoende verklaring van het, voor de chlorophyllchemie zoo gewichtige, feit, dat hij aanvankelijk in het gekristalliseerde chlorophyll (WILLST., HOCHEDER u. HUG. Ann. der Chemie 371, 1, 1909) twee methoxylgroepen meende te mogen aannemen, terwijl hij in zijne laatste publicatie (WILLST. en STOLL. Ann. 378, 18, 1910) mededeelt, dat daarin één methoxyl- en één aethoxylgroep voorkomen.

VIII.

De formule van rietsuiker, opgesteld door TOLLENS (Ber. 1883, Bd. 16, S. 921) en gemodificeerd door E. FISCHER (Ber. 1893, Bd. 26, S. 2400), is in overeenstemming met de eigenschappen van deze suikersoort.

IX.

De meening van PERKIN en POPE (Journal of the Chem. Soc. 1909, Vol. 95, II, p. 1789), dat de door hen bereide verbinding, waaraan zij de samenstelling:

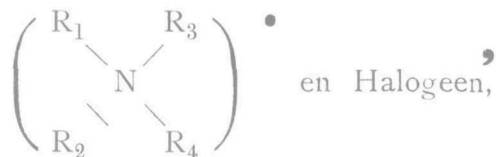


geven, eene optisch actieve stof zou zijn, zonder asymmetrisch koolstofatoom in het molecuul, is onjuist.

X.

Van de verschillende theorieën, welke betrekking hebben op de configuratie der optisch actieve, vijfwaardige stikstofverbindingen (WERNER, CAIN, JONUS, FRÖHLICH en WEDEKIND) voldoet er geene. De meest waarschijnlijke is die, waarbij men de 4 affiniteiten van de stikstof naar de 4 hoekpunten van een tetraeder gericht veronderstelt, in welks midden zich het stikstof-

atoom zelf bevindt, terwijl de 5^e affiniteit, die de verbinding vormt tusschen de ionen :



bewegelijk gedacht moet worden.

XI.

Het is waarschijnlijk, dat de „gekleurde zilverhaloïden” (zgn. photohaloïden) door kolloïdaal zilver gekleurd zijn.

XII.

Het is waarschijnlijk, dat „permutiten” chemische siliciumverbindingen zijn, waarin de verschillende basen door middel van aluminiumresten aan het silicium verbonden zijn.

XIII.

Na de uitkomsten der proeven van PERRIN (Journ. de Chem. et de Phys., 1910, p. 57) mag het bestaan van moleculen als zeker beschouwd worden.

XIV.

Het is aanbevelenswaardig het zwaveligzuur, benodigd voor de sulfitatie in rietsuikerfabrieken, aan te zuigen van de ovens en deze niet onder druk te houden.

XV.

Bij het installeeren van eene nieuwe molenbatterij in eene rietsuikerfabriek is het aan te bevelen, deze uit een crusher en 4 molens te doen bestaan.

XVI.

De suikerindustrie brengt op Java den inlander meer economische voordeelen, dan hij zonder die cultuur in het tegenwoordig stadium van zijne ontwikkeling zichzelf zou kunnen verwerven.

XVII.

Ter voorkoming van belangrijke financieele nadeelen is het noodzakelijk, dat aan elke rubberonderneming eene wetenschappelijk gevormde kracht verbonden is.

XVIII.

Eene trapsgewijze vermindering van het debiet der opiumregie in Ned.-Indië, met geheele uitroeijing van het opiumgebruik als einddoel, is niet aan te bevelen; het gouvernement behoort alleen zoodanige maatregelen te treffen, dat misbruik van opium zooveel mogelijk wordt beperkt en tegengegaan.

XIX.

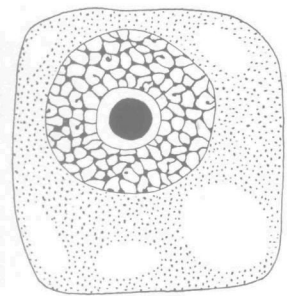
Bij voorschriften voor „normaalpapieren van de stofklasse A”, is het niet voldoende te eischen, dat deze papieren uitsluitend uit lompen zijn vervaardigd; daar dient aan te worden toegevoegd, dat deze lompen van goede kwaliteit moeten zijn.

XX.

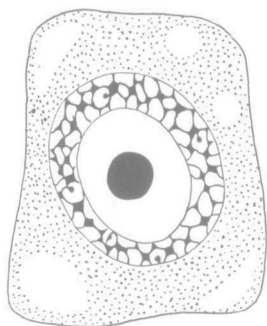
Noch de opvatting van MOLL en JANSSONIUS, dat in wetenschappelijke verhandelingen: „was sich in Worten sagen lässt, nie Gegenstand einer Zeichnung sein soll” (Mikrographie des Holzes u. s. w. 1906, I. T. S. 38), noch die van SCHNEIDER: „dasz ein Bild die schnelle und sichere Erkennung einer Sache stärker fördert als die beste Beschreibung” (Dendrologische Winterstudien 1903, Vorwort S. III.) is houdbaar.

XXI.

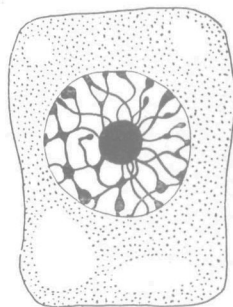
Bij verwezenlijking van de voorstellen der „Ineen-schakelingscommissie”, zal het onderwijs in het Latijn, gedurende slechts 2 jaren aan alle leerlingen der beide eerste klassen van het lyceum gegeven, ook voor hen, die daarna in die taal geen onderwijs meer ontvangen, doch later aan eene inrichting van hooger onderwijs gaan studeeren, voordeelen afwerpen, die den tijd en de moeite, welke daaraan besteed werden, ruimschoots beloonen.



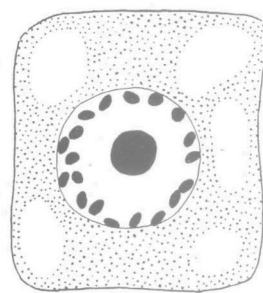
1.



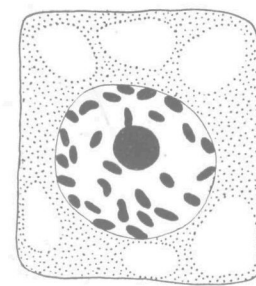
2.



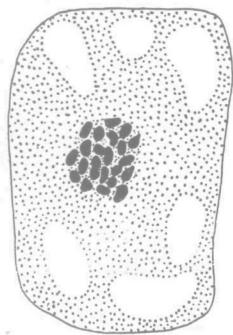
3.



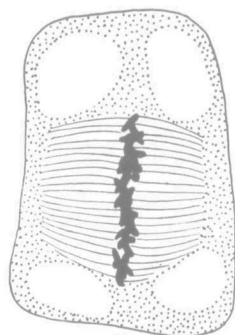
4.



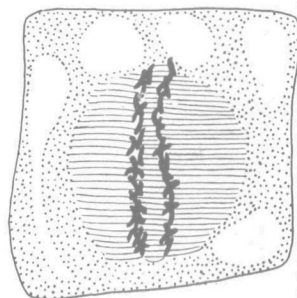
5.



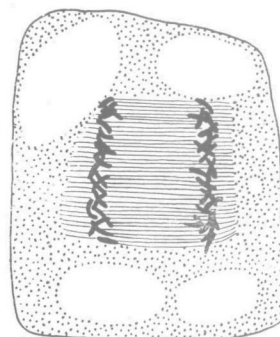
6.



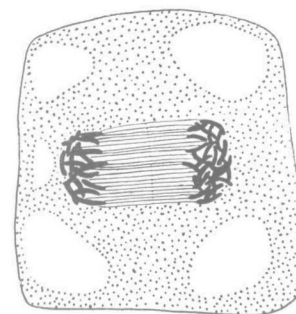
7.



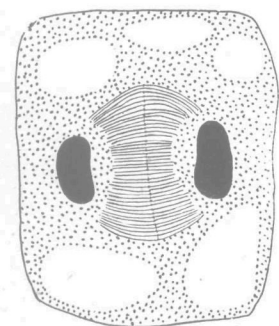
8.



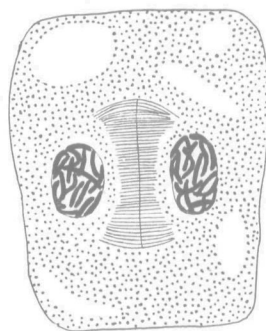
9.



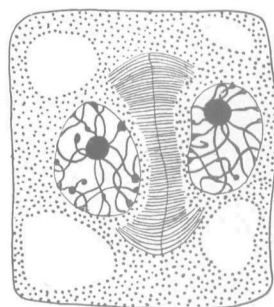
10.



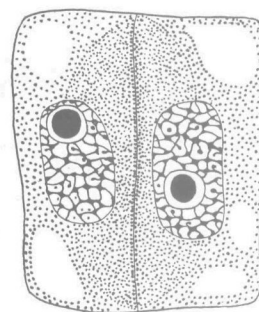
11.



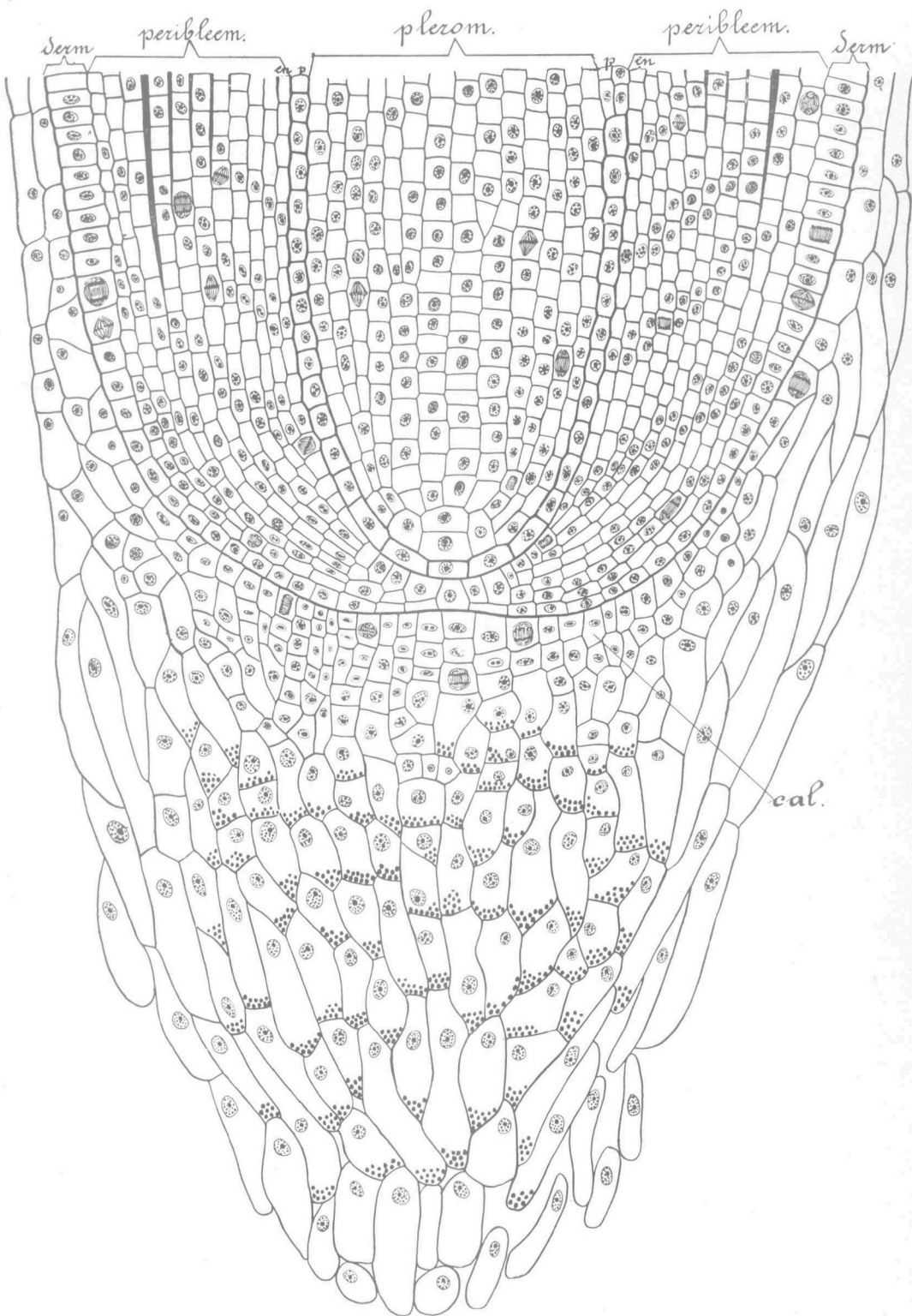
12.

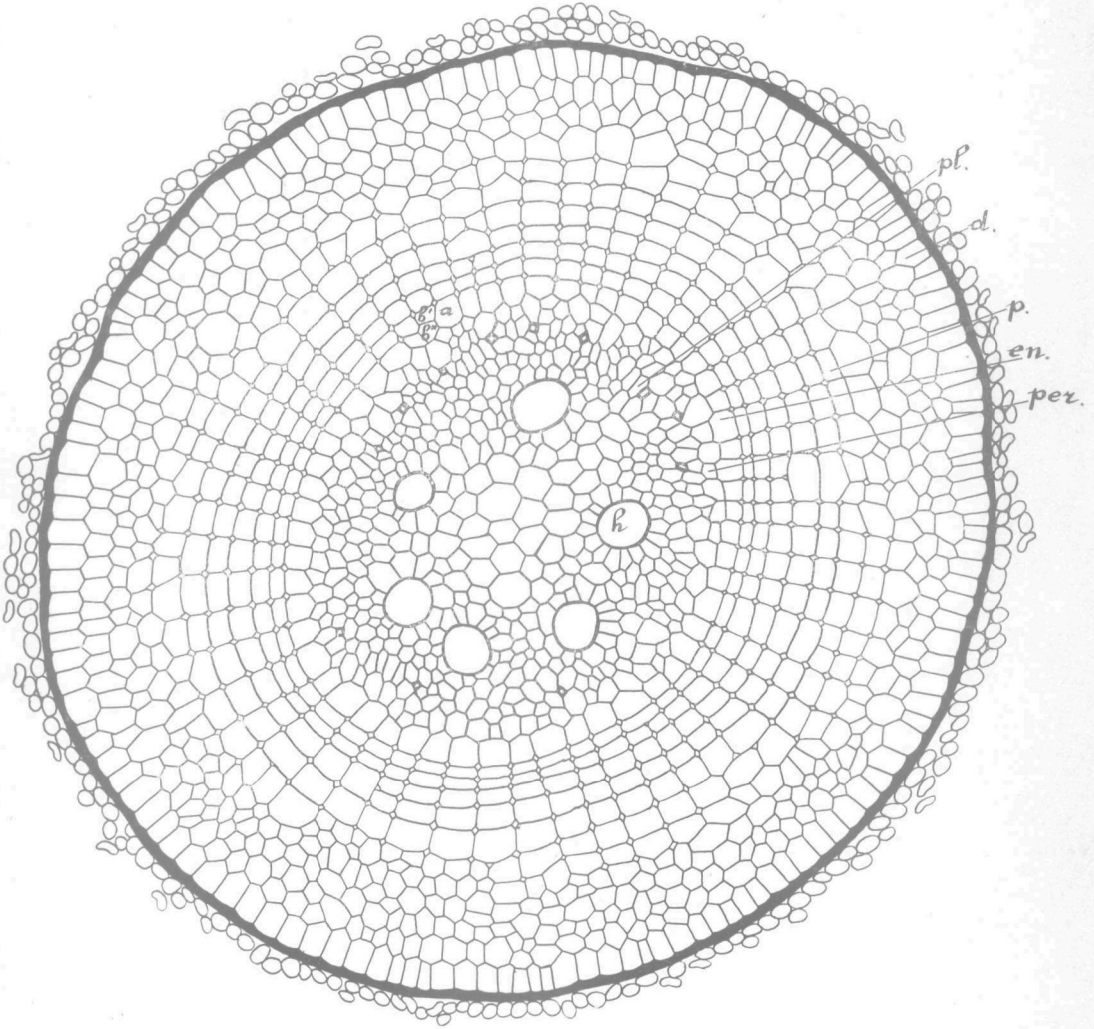


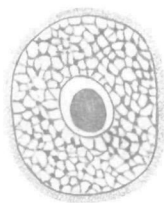
13.



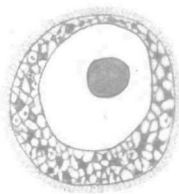
14.



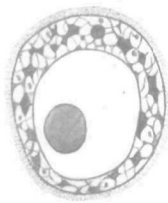




1.



2.



3.



4.



5.



6.



7.



8.



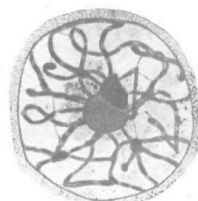
9.



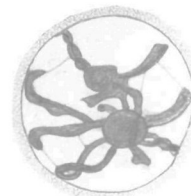
10.



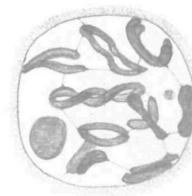
11.



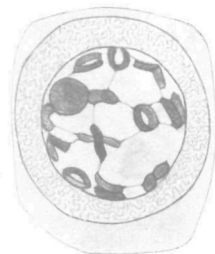
12.



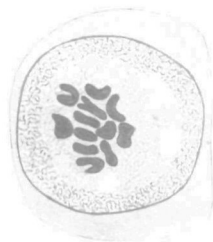
13.



14.



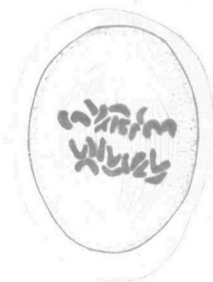
15.



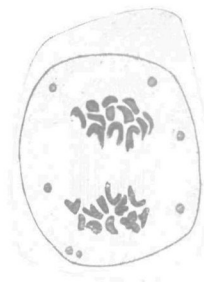
16.



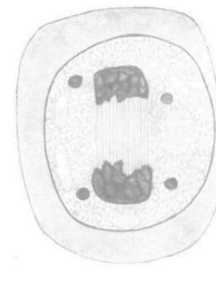
17.



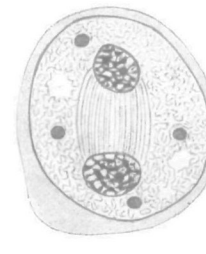
18.



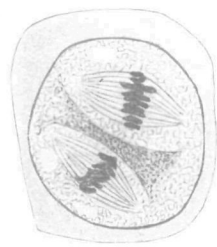
19.



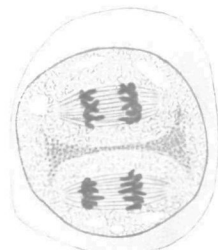
20.



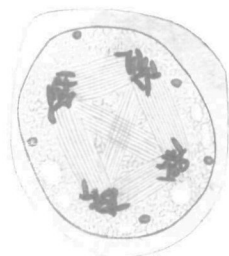
21.



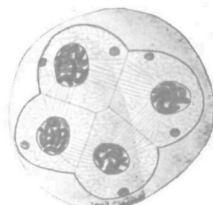
22.



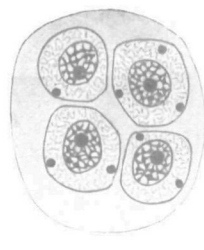
23.



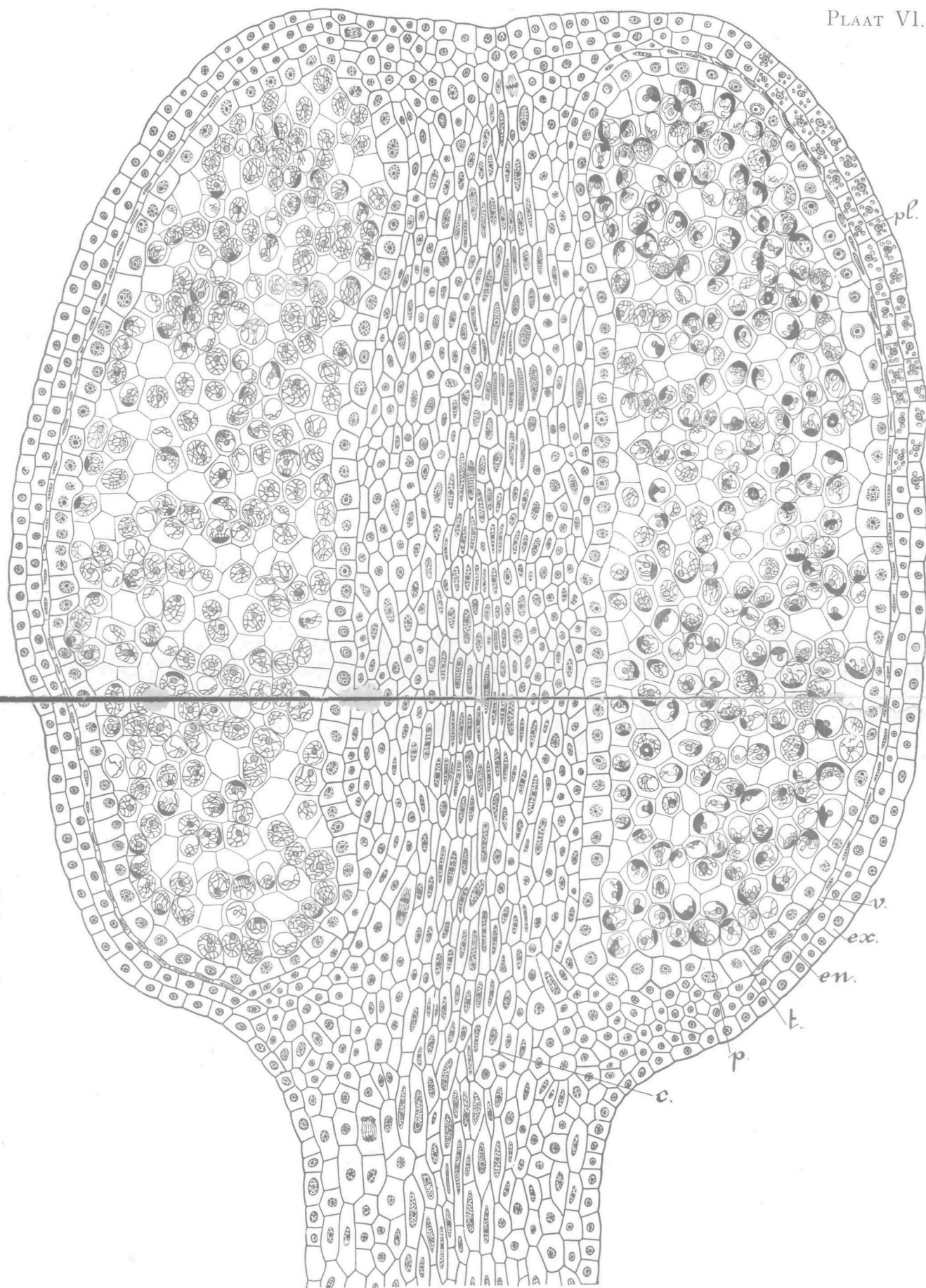
24.

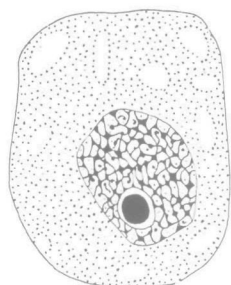


25.

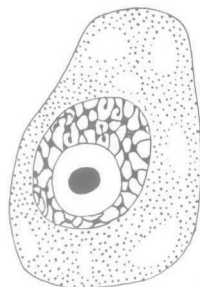


26.

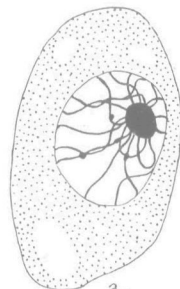




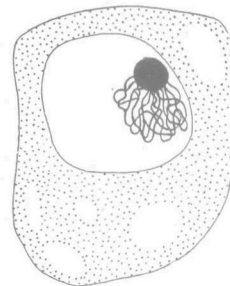
1.



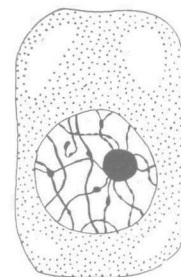
2.



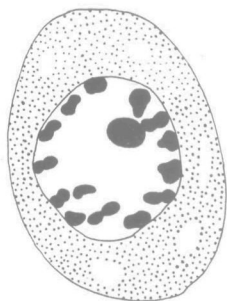
3.



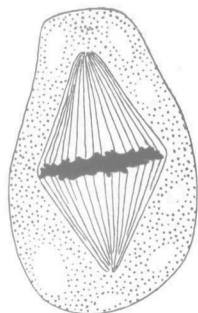
4.



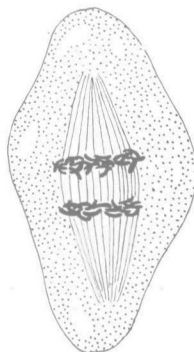
5.



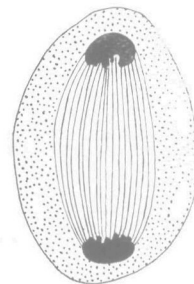
6.



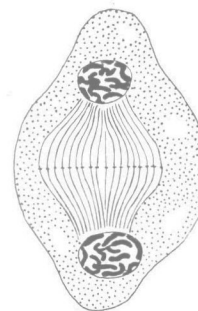
7.



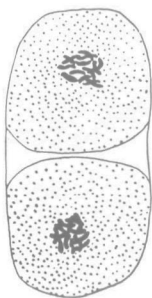
8.



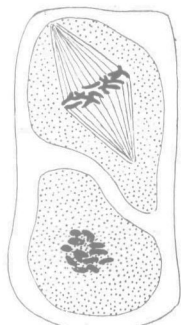
9.



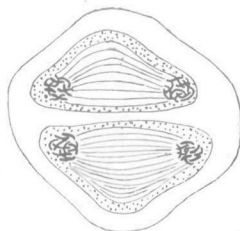
10.



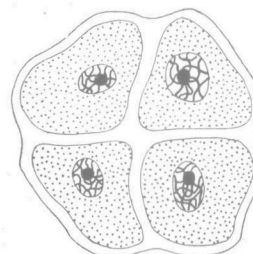
11.



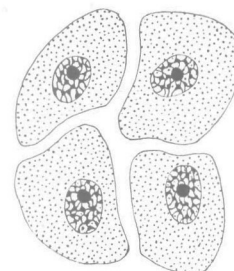
12.



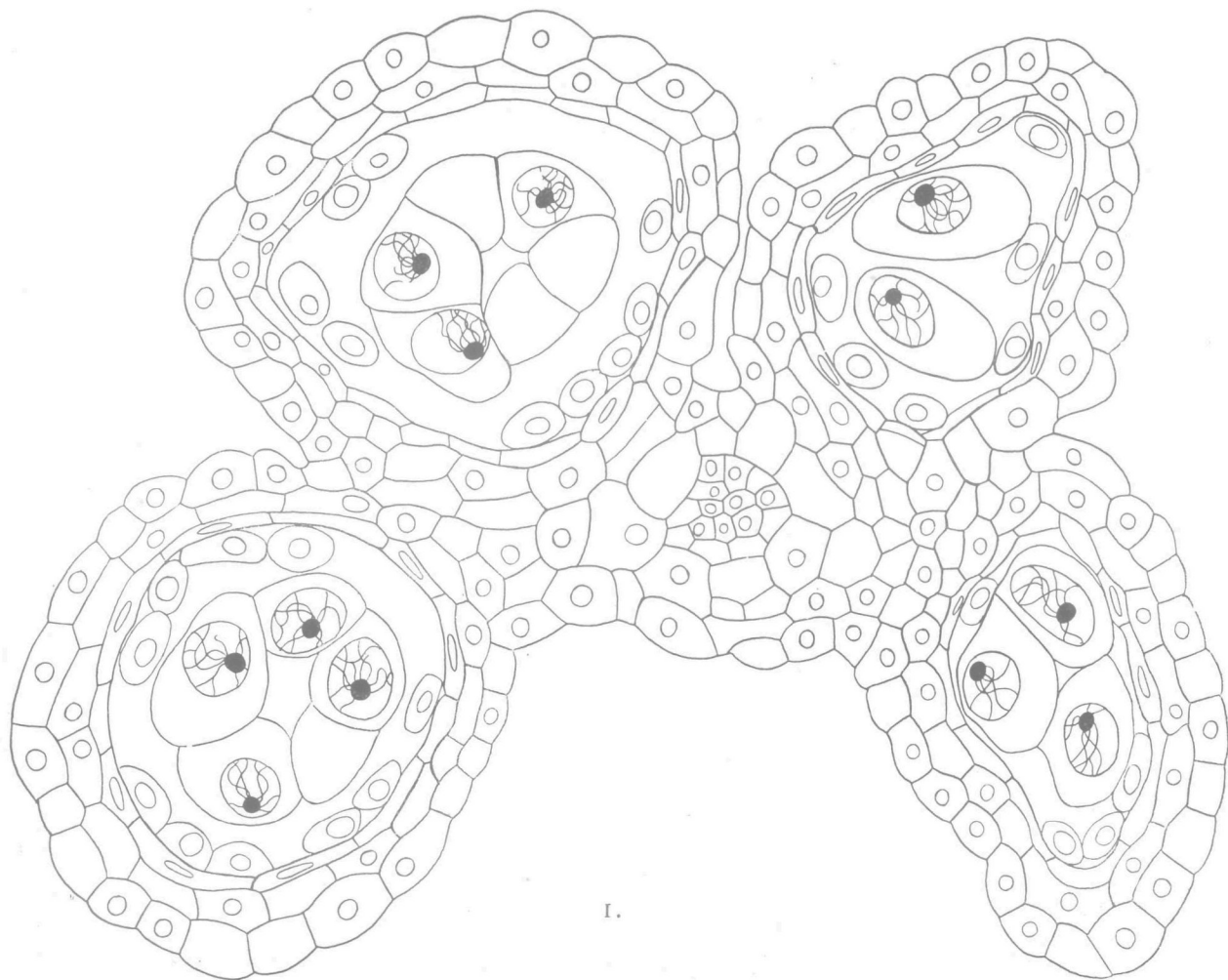
13.



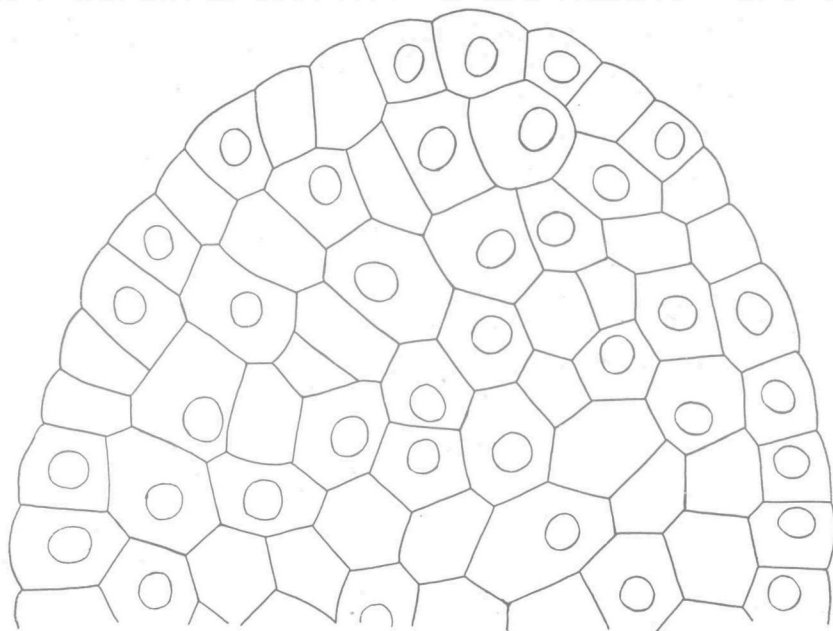
14.



15.



I.



2.