

# EEN CYTOLOGISCH ONDERZOEK AAN EENIGE SOORTEN EN SOORTSBASTAARDEN VAN HET GESLACHT SACCHARUM.

PROEFSCHRIFT TER VERKRIJGING VAN DEN  
GRAAD VAN DOCTOR IN DE LANDBOUW-  
KUNDE AAN DE LANDBOUW-HOOGESCHOOL  
TE WAGENINGEN OP GEZAG VAN DEN  
RECTOR-MAGNIFICUS DR. M. J. VAN UVEN,  
HOOGLEERAAR IN DE WISKUNDE, VOOR EEN, —  
OVEREENKOMSTIG ARTIKEL 46 LID 4 VAN DE  
WET VAN 15 DECEMBER 1917 TOT REGELING  
VAN HET HOOGER LANDBOUW- EN HOOGER  
VEEARTSENIJKUNDIG ONDERWIJS (STAATS-  
BLAD No. 700), — DAARTOE BENOEMDE COM-  
MISSIE UIT DEN SENAAT, TE VERDEDIGEN  
OP MAANDAG 28 NOVEMBER 1921, DES NA-  
MIDDAGS TEN DRIE URE,

DOOR

**GUSTAV BREMER**

GEBOREN TE ROTTERDAM.

*Aan mijne moeder en aan de  
nagedachtenis van mijn vader.*

## VOORWOORD.

---

Het is mij een behoefte mijn hartelijken dank te betuigen aan U, Hooggeleerde Heeren, Professoren van de Landbouwhoogeschool, voor al hetgeen gij tot mijn vorming hebt bijgedragen en voor de welwillendheid, die ik steeds van U heb mogen ondervinden. In de eerste plaats denk ik hierbij aan U, Hooggeleerde GILTAY; Uw lessen in de plantkunde hebben mijn belangstelling in deze wetenschap zoo aangewakkerd, dat ik mij gedrongen voelde mij toe te gaan leggen op de botanische studie der landbouwgewassen.

Om mij in die richting verder te bekwamen, heb ik in het botanisch laboratorium der Utrechtsche universiteit een jaar onder leiding van Prof. WENT gewerkt. Voor het vele, dat ik bij hem mocht leeren en den grooten invloed, welken hij op den loop van mijn leven gehad heeft, ben ik hem in de hoogste mate erkentelijk. Zonder de kennis, onder zijn leiding opgedaan, zou ik nooit in staat geweest zijn, het onderzoek te verrichten, waaraan ik mijn proefschrift gewijd heb.

Ik dank U, Hooggeleerde HONING voor de hulp, die ik van U heb mogen ondervinden bij het schrijven van mijn proefschrift en vooral voor het feit, dat U mijn promotor hebt willen zijn.

Dat U, Zeergeleerde VAN HARREVELD, mij als directeur van het proefstation te Pasoeroean in de gelegenheid stelde dit onderzoek te verrichten, waardeer ik zeer en ik ben U dankbaar voor de belangstelling, die U steeds in mijn werk toonde.

Onder leiding van Dr. JESWIET heb ik inzicht gekregen in de systematiek van het geslacht *Saccharum*. Dr. KUYPER gaf mij meermaals raad bij het vervaardigen mijner praeparaten. Ik breng hun hiervoor mijn oprechten dank.

---

## INHOUD.

---

	Blz.
Inleiding . . . . .	1
Hoofdstuk I. Materiaal en methodé van onderzoek . . . . .	7
Hoofdstuk II. Het onderzoek over het chromosomengetal.	
§ 1. De prophase der deeling van de pollen-moedercellen .	25
§ 2. Het chromosomengetal van <i>Saccharum spontaneum</i> L.	27
§ 3. Het chromosomengetal van <i>Saccharum officinarum</i> L.	36
§ 4. De chromosomengetallen van de Britsch-Indische <i>Saccharum</i> -variëteiten Chunnee en Ruckree II . . . . .	65
Hoofdstuk III. Bespreking van de resultaten van het vorige hoofdstuk in verband met de litteratuur. . . . .	74
Hoofdstuk IV. Resultaten van een voorloopig onderzoek over de cytologie van eenige bastaarden tusschen <i>Saccharum officinarum</i> en <i>Saccharum spontaneum</i> .	
§ 1. Eenige opmerkingen over soortsbastaarden in het geslacht <i>Saccharum</i> , voornamelijk betreffende de fertiliteit	84
§ 2. De cytologie van eenige bastaard-individuen <i>Saccharum officinarum</i> × <i>Saccharum spontaneum</i> . . . . .	86
Hoofdstuk V. De cytologie der soortsbastaarden van andere geslachten in verband met de cytologie der in het vorige hoofdstuk behandelde soortsbastaarden van het geslacht <i>Saccharum</i> — Over vermeerdering van het aantal chromosomen . . . . .	93
Samenvatting der resultaten . . . . .	110

---

# STELLINGEN.

---

1.

De meening van BARBER, dat de Britsch-Indische suikerleverende *Saccharum*variëteiten, waartoe *Chunnee* en *Ruckree* behooren, en mogelijk ook de dikke tropische suikerrietvariëteiten, ontstaan zouden zijn uit *Saccharum spontaneum*, is onjuist.

2.

Ten gevolge van kruising kunnen plantenvormen ontstaan, die een hoger aantal chromosomen bezitten dan hunne ouders.

3.

Slechts aan tetraploide planten, die op ongeslachtelijke wijze uit diploide planten ontstaan zijn, kan nagegaan worden of er verband bestaat tusschen het aantal chromosomen en de afmetingen der planten.

4.

De gronden, waarop ERNST besluit het suikerriet tot de planten te mogen rekenen, waarbij parthenocarpie voorkomt, zijn in strijd met zijn eigen definitie van parthenocarpie.

5.

Plantenziekten, die veroorzaakt worden door parasieten, worden in het algemeen begunstigd door minder goede culturomstandigheden.

6.

De gele-strepenziekte van het suikerriet wordt veroorzaakt door een virus, hetgeen door insecten op gezonde planten overgebracht wordt.

7.

Op een vulkanisch eiland als Java worden de eigenschappen van de voor de cultuur geschikte gronden beheerscht door de mineralogische samenstelling, de vorming en de ligging der vulkanische afzettingen en de klimatologische omstandigheden waaronder zij verkeerren.

8.

De meening van GROENEWEGE, dat „de landbouwmicrobiologie in het biochemisch onderzoek de grenzen van het thans bereikbare overschrijdt” is onjuist.

9.

Het is noodzakelijk, dat de rol, welke het fluor speelt in de huis-houding van planten en dieren nader onderzocht wordt, steunende op de resultaten van het onderzoek van GAUTIER en CLAUSMANN.

10.

Uit resultaten, die men met bemesting in Europa verkregen heeft, mag men geen conclusies trekken over de werking dier meststoffen in Indië.

11.

Het gebruik van superfosfaat als meststof zal in de toekomst verminderen.

12.

Het „clean-weeding”-systeem is nadeelig voor het behoud van een goede bouwkruid.

---

## INLEIDING.

---

Vóór het jaar 1885 was men algemeen van meening, dat *Saccharum officinarum* geen kiembaar zaad kon opleveren. Het weinig bloeien en de geheele of gedeeltelijke steriliteit van vele variëteiten, de kleinheid van het zaad en de zorgvuldige behandeling, die noodig is om het zaad te doen kiemen, zijn hier ongetwijfeld de oorzaak van geweest. A. DE CANDOLLE <sup>1)</sup> schreef nog in den tweeden druk van zijn boek „L'origine des plantes cultivées”, in het jaar 1883, „personne à ma connaissance n'a décrit ou figuré la graine”. HACKEL <sup>2)</sup> schrijft in 1889 over *Saccharum officinarum* „Cariopsin nemo adhuc videsse videtur” (het schijnt, dat niemand tot nogtoe de graanvrucht gezien heeft). Toch moet J. W. PARRIS <sup>3)</sup> reeds tusschen de jaren 1858 en 1861 op het eiland Barbados suikerriet uit zaad gekweekt hebben. Ook heet het, dat op Java door den regent van Kendal, NOTO HAMI PRODJO <sup>4)</sup> in 1862 zaadplantjes van suikerriet verkregen zijn. Voor de cultuur heeft dit zaaien echter geen beteekenis gehad; de mogelijkheid riet uit zaad te winnen was geheel onopgemerkt gebleven en spoedig weder geheel vergeten geraakt.

In 1885 begon SOLTWEDEL, de eerste directeur van het proefstation „Midden Java” te Semarang, zijn proeven over rietzaaien. Hij bracht in dat jaar zaad van *glagah*, *Saccharum spontaneum*, tot kieming <sup>5)</sup>. Het volgend jaar begon hij met onderzoekingen over den bloei en over het voorkomen van stuifmeel bij suikerriet. Hij vond, dat de pluimen bij meerdere suikerrietvariëteiten normale bloempjes voortbrachten,

---

<sup>1)</sup> A. de Candolle. L'origine des plantes cultivées. deuxième édition 1883.

<sup>2)</sup> Monographiae Phanerogamarum A. de Candolle.  
Vol. VI, E. Hackel, Andropogonae.

<sup>3)</sup> J. D. Kobus. Historisch overzicht over het zaaien van suikerriet. Archief voor de Java-Suikerindustrie I pag. 15.

<sup>4)</sup> Jhr. D. F. van Alphen. Natuurkundig tijdschrift voor Ned.-Indië. Deel 25 1862, pag. 359.

<sup>5)</sup> Verslag der werkzaamheden, verricht in den proeftuin en het proefstation te Semarang, gedurende de maand Mei 1886. Tijdschrift voor Land- en Tuinbouw en Boschcultuur, Tweede jaargang 1886—1887, pag. 104.

en bij het *Mauritiusriet*, *Loethers*, zag hij dikwijls stuifmeelkorrels op de stempels, welke daar gekiemd waren. Ook bij *glonggong*<sup>1)</sup> trof hij „geheel normaal ontwikkelde bloemen, bestuiving, bevruchting en zaadvorming” aan. Naar aanleiding hiervan schreef hij nu: „Hetgeen thans allereerst voor de hand ligt, is te beproeven, of een kruising tusschen *Glonggong* en *Mauritiusriet* *Loethers* mogelijk is”.

In het jaar 1887 trachtte SOLTWEDEL *glagah* te kruisen met *Loethers*<sup>2)</sup> Hij schreef hierover: „Voor zulk een proef met kruisbevruchting kozen wij dit jaar *Glagah* en *Loethers*; *Glonggong* kon niet in aanmerking komen, omdat deze rietsoort eerst bloesem zet als *Loethers* reeds uitgebloeid heeft. Een kruisbevruchting bij suikerriet echter stoot op bijna niet te overwinnen moeilijkheden, wegens de zeer geringe grootte der bloesems. Door middel van een zeer kleine anatomische schaar, trachtten wij de nog niet geopende helmknopjes uit een reeks van bloesems van *Glagah* en *Loethers* te verwijderen. Vervolgens brachten wij op de dusdanig gecastreerde bloesems van *Glagah*, stuifmeel van *Loethers* en omgekeerd, op de bloesems van *Loethers* stuifmeel van *Glagah*.

Bij het daarop volgend onderzoek bleek, dat de bloesems van *Glagah* wel zaad, maar de bloesems van *Loethers* geen zaad gezet hadden”. Hij zelf betwijfelde echter of het *glagah*zaad wel door kruising ontstaan was. Kruisingen tusschen *glagah* en *Loethers* heeft hij niet verkregen. Het idee van rietkruisen stamt echter van SOLTWEDEL.

In hetzelfde jaar kreeg SOLTWEDEL zaad van negen suikerrietsoorten<sup>3)</sup>; van zes soorten kiemde het. Slechts van *Geel Hawai-riet* kreeg hij krachtige planten<sup>4)</sup>. Hiermede dus had SOLTWEDEL in 1887 bewezen, dat suikerriet kiembaar zaad kon voortbrengen.

Men is zich, van toen af, met grooten ijver gaan toeleggen op het

1) Mededeelingen van het proefstation voor Midden-Java te Semarang, Aug. 1886. Tijdschrift voor Land- en Tuinbouw en Boscheultuur, Tweede jaarg. pag. 210.

2) Mededeelingen van het Proefstation voor Midden-Java te Semarang, Juni 1887. Tijdschr. v. Land- en Tuinbouw en Boschkultuur, Derde Jaargang pag. 129.

3) De Java-rietplanter spreekt nooit over suikerrietvariëteiten, doch steeds over suikerrietsoorten. Waar hier dus in het vervolg over suikerrietsoorten wordt gesproken, worden bedoeld individuen, uit één zaadje ontstaan, behorende tot de botanische soorten *Saccharum officinarum*, die steeds ongeslachtelijk door stekken vermeerderd zijn; in werkelijkheid zijn deze suikerrietsoorten dus klonen. Worden soorten van het geslacht *Saccharum* bedoeld, dan zal waar dit noodig is geschreven worden „botanische soorten”, zie ook Jeswiet, Onderscheidingskenmerken bij het suikerriet. Verslag 6e bijeenkomst Technisch personeel proefstations.

4) J. D. Kobus. Historisch overzicht over het zaaien van suikerriet. Archief I pag. 17.



winnen van zaailingen van suikerriet. Het zaad of liever gezegd de vrucht werd het eerst beschreven en afgebeeld door BENECKE <sup>1)</sup>.

Geheel onafhankelijk van SOLTWEDELS zaaiproeven zijn op Barbados door J. B. HARRISON en T. R. BOVELL <sup>2)</sup> in het jaar 1889 rietplanten uit zaad verkregen. In 1890 waren op dat eiland reeds 2500 zaailingen.

Den eersten tijd had men op Java veel last van het doodgaan der kiemplantjes. De oorzaak hiervan was, dat men de kiemplantjes in zand kweekte en ze in de schaduw liet staan.

MOQUETTE <sup>3)</sup> vond, in 1891, dat het voor de kiemplantjes noodig was hen in vette aarde en in de volle zon te laten opgroeien. Het resultaat hiervan was, dat hij het volgend jaar een vijfduizendtal zaadplanten, afkomstig van 38 rietvariëteiten, in den vollen grond kon overbrengen.

Op Java werd in dien tijd haast uitsluitend *Zwart Cheribon* verbouwd, dat zwaar van serehziekte te lijden had. Men ging zich daarom spoedig ten doel stellen door kruising rietsoorten te verkrijgen, die een hoge suikerproductie zouden geven en tevens immuun zouden zijn tegen serehziekte. Dit wilde men verwezenlijken door *Zwart Cheribon*, dat een hoog gehalte aan suiker in het sap bezit, te kruisen met voor serehziekte ongevoelige soorten.

In het jaar 1893 kruiste BOURICIUS <sup>4)</sup> op aanraden van MOQUETTE *Zwart Cheribon* met *Canne-morte* of *Fidji* en kreeg hieruit in dat jaar 21 zaailingen. Over het *Fidji-riet* schreef hij in 1894 <sup>5)</sup>, dat deze soort een groot weerstandsvermogen tegen sereh bezit, waardoor bibituinten in de bergen onnoodig zijn. Een derde generatie bevatte geen spoor van sereh. In het jaar 1895 vond hij <sup>6)</sup> echter reeds in de door stekken vermeerderde zaadplanten van 1893 serehziekte.

J. H. WAKKER, de toenmalige directeur van het Proefstation Oost Java te Pasoeroean en J. D. KOBUS wilden het *Zwart Cheribonriet* kruisen met andere botanische soorten van het geslacht *Saccharum*, die immuun zouden zijn tegen serehziekte. Hun bedoeling was dus over te gaan tot soortsbastaardeering.

WAKKER <sup>7)</sup> schreef hierover in 1893:

<sup>1)</sup> F. Benecke. Over suikerriet uit „zaad”. Mededeelingen van het Proefstation „Midden-Java” te Semarang 1889.

<sup>2)</sup> J. D. Kobus. Historisch overzicht over het zaaien van suikerriet. Archief I pag. 29.

<sup>3)</sup> Moquette. Is het kweken van suikerriet uit zaad, op groote schaal mogelijk? Teysmannia 3e deel. 1892 pag. 610.

<sup>4)</sup> R. J. Bouricius. Zaaien en kruisen van suikerriet. Archief I 1893 pag. 500.

<sup>5)</sup> R. J. Bouricius. Kruisingsproeven van Cheribonriet met Canne-morte. Archief II 1894 pag. 807.

<sup>6)</sup> R. J. Bouricius. Archief III, 1895, pag. 976.

<sup>7)</sup> J. H. Wakker. Onze zaadplanten van het jaar 1893. Archief I pag. 386.

„Wij moeten trachten eene of meerdere variëteiten te verkrijgen, die in een of ander opzicht de voorkeur verdienen boven de variëteiten, die wij thans bezitten.

De opzichten, waaraan men in de eerste plaats denken zal, zijn:

- 1e. Een hooger gehalte aan winbare suiker;
- 2e. Een grooter weerstandsvermogen tegen ziekten”.

In hetzelfde jaar was WAKKER er toe overgegaan *Cheribon* te kruisen met het *Kassoerriet*, hetgeen in het wild aan den voet van de Tjerimai gevonden was. WAKKER hield dit riet voor een wilde botanische soort. Uit de kruising kreeg hij dertien planten.

In het jaar 1890 maakte KOBUS een reis door Britsch-Indië, om vanuit dat land rietsoorten te importeerden op het eiland Banka. Die rietsoorten, welke daar niet ziek werden, zouden later naar Java overgebracht worden.

Naar aanleiding van deze reis schrijft hij: <sup>1)</sup>

„Een groot aantal der Engelsch-Indische rietvariëteiten toch komen mij voor tot een andere soort van het geslacht *Saccharum* te behooren. Mogelijk, dat men deze kan kruisen met onze rietsoorten en daardoor bastaardvormen verkrijgen, die met het hooge suikergehalte van beide ouders, de afmetingen van de eene en het weerstandsvermogen van de andere overnemen”.

Tot de rietsoorten, die hij op Banka invoerde, behoorden o.a. *Chunnee* en *Ruckree*, die in habitus sterk afwijken van *Saccharum officinarum*. Hij vond de kans groot, dat zij immuun zouden zijn tegen serehziekte, en voor kruising had hij groote verwachtingen van deze soorten. Nadat zij op Banka gezond gebleven waren, werden ze naar Java overgebracht en in het jaar 1897 werd voor het eerst het suikerriet *Gestreep Preanger* met *Chunnee* gekruist <sup>2)</sup>. De kruising slaagde.

Van af dien tijd heeft men op steeds grootere schaal soortsbastardeering toegepast en hieruit zijn planten verkregen, die in hooge mate ongevoelig zijn voor serehziekte en een goed suikerproduct geven. Steeds werd hierbij uitgegaan van *Saccharum officinarum*, *Chunnee* en *Kassoer*. De soortshybriden hieruit gewonnen, zijn voor een groot deel volkomen fertiel. Hierdoor bleek het mogelijk bastaarden van *Saccharum officinarum* en *Chunnee* te kruisen met die van *Saccharum officinarum* en *Kassoer*, eveneens deze kruisingen weder te kruisen met suikerriet. Hierdoor zijn soortsbastaarden van zeer ingewikkelden aard verkregen.

Het *Kassoerriet* werd door KRÜGER <sup>1)</sup> als de mogelijke wilde stam-

<sup>1)</sup> en <sup>2)</sup> J. D. Kobus. Dezaadplanten der kruising van Cheribonriet met de Engelsch-Indische variëteit *Chunnee*. Archief VI 1898 pag. 625.

ouder van suikerriet aangezien; JESWIET is echter van meening, dat dit riet een spontane kruising is van wild riet met *Zw. Cheribon* <sup>2)</sup>. In de jaren 1918, 1919 en 1920 zijn aan het Proefstation te Pasoeroean vele kruisingen verricht tusschen suikerriet, *Saccharum officinarum* en glagah, *Saccharum spontaneum*; deze kruisingen hebben vele individuen opgeleverd, die in habitus zeer groote overeenkomst met het *Kassoerriet* vertoonen. Hieruit blijkt dus, dat het uiterst waarschijnlijk is dat *Kassoer* een kruising is tusschen suikerriet en glagah en dat men dus alle *Kassoerkruisingen* te beschouwen heeft als kruisingen van *Saccharum spontaneum* en *Saccharum officinarum*.

De aan het Proefstation te Pasoeroean gemaakte soortsbastaarden zijn dus opgebouwd uit *Saccharum officinarum*, *Saccharum spontaneum* en het *Chunneeriet*, een *Saccharum*variëteit, die niet tot deze twee soorten gerekend kan worden.

Sedert 1918 zijn bovendien nog kruisingen gemaakt tusschen *S. officinarum* en een andere „botanische soort”, die vooral in Zuid China voorkomt; het ligt in de bedoeling aan dit proefstation zoo mogelijk alle botanische soorten van het geslacht *Saccharum* in de kruising te betrekken. Het is daarbij van belang een indeeling van de „botanische soorten” te maken en deze nauwkeurig te beschrijven naar hun morphologische kenmerken.

Met dit onderzoek is JESWIET bezig. Hiernaast kan een cytologisch onderzoek van groot nut zijn. In de laatste vijftien jaren is namelijk gebleken, dat „botanische soorten” tot één geslacht behoorend, dikwijls verschillende chromosomengetallen bezitten en dat deze in vele gevallen een reeks vormen. Zoo vond TAHARA <sup>3)</sup> in de geslachtscellen van soorten van het geslacht *Chrysanthemum* de chromosomengetallen 9, 18, 27, 36 en 45. Volgens HEILBORN <sup>4)</sup> heeft *Carex pilulifera* 8, *Carex ericetorum* 16, *C. digitata* 24, *C. caryophyllea* en *C. flava* 32 als haploïde chromosomengetal. STOUT had bij *Carex agnatis* 37, JUEL bij *Carex acuta* 52 haploïde chromosomen gevonden. Bij de eetbare pisang of banaan, *Musa sapientum*, komen in de rassen verschillende chromosomengetallen voor: TISCHLER <sup>1)</sup> vond bij het ras „Dole” in de gametophyt

1) W. Krüger. Das Zuckerrohr und seine Kultur. pag. 24.

2) J. Jeswiet. Beschrijving der soorten van het suikerriet. Derde bijdrage. Archief 1916, pag. 1343.

3) Masato Tahara. Cytological Studies in Chrysanthemum. Botanical Magazine Tokyo. Vol. XXIX 1915 pag. 48.

4) Otto Heilborn. Zur Embryologie und Zytologie einiger Carex-arten. Svensk Botanisk Tidskrift 12, 1918.

8, bij de „Radjah Siam” 16 en bij de „Kladi” 24 chromosomen; D'ANGREMOND<sup>2)</sup> kon bij de „Appelbacove” 11-12 en bij de „Gros-Michel” 16 chromosomen aantoonen.

Uit het hier volgend onderzoek zal nu blijken, dat *Saccharum officinarum* en *Saccharum spontaneum* verschillende chromosomenaantallen bezitten en dat bij de variëteiten, die tot deze „soorten” behooren, de aantallen chromosomen overeenstemmen, terwijl de morfologisch afwijkende typen *Chunnee* en *Ruckree* een onderling overeenstemmend aantal chromosomen bezitten, dat echter afwijkt van de chromosomenaantallen der bovengenoemde soorten. Waarschijnlijk zal dit een steun zijn voor een indeeling op morfologische kenmerken.

Over de chromosomengetallen bij *Saccharum* bestaan reeds twee onderzoekingen, waarvan de uitkomsten niet met elkander in overeenstemming te brengen zijn en evenmin met de uitkomsten welke door mij verkregen zijn. FRANCK<sup>3)</sup> vond bij *Saccharum officinarum* haploid 14 en diploid 28 chromosomen; KUWADA<sup>4)</sup> vermeldt, dat zoowel bij *Saccharum officinarum* als bij *Saccharum spontaneum* diploid circa 68 chromosomen voorkomen.

Verder zal iets medegedeeld worden over het voorloopig onderzoek der cytologie van eenige bastaardindividuen met kruisingen van *Saccharum officinarum* en *Saccharum spontaneum*.

---

<sup>1)</sup> G. Tischler. Untersuchungen über die Entwicklung des Bananen-Pollens. Archiv f. Zellforschung V 910.

<sup>2)</sup> A. d'Angremond. Parthenocarpie und Samenbildung bei Bananen. Flora. Bd. 107. pag. 57-110. 1915.

<sup>3)</sup> W. J. Franck. Somatische kern- en celdeeling en microsporogenese bij het suikerriet. Dissertatie 1911.

— Over kern- en celdeeling bij het suikerriet. Archief XVIII 1910 pag. 383.

<sup>4)</sup> Yoshinari Kuwada. Ueber die Chromosomenzahl von Zea Mays L. Botanical Magazine. Vol. XXIX 1915, pag. 87.

## HOOFDSTUK I.

### MATERIAAL EN METHODE VAN ONDERZOEK.

---

Waar bij alle tot nog toe onderzochte soorten van het geslacht *Saccharum* een bijzonder groot aantal chromosomen voorkomt, komen voor het onderzoek naar het chromosomengetal in de eerste plaats de pollen-moedercellen in aanmerking. Met de embryozak-moedercellen bezitten zij de grootste kernen, welke bij *Saccharum* voorkomen. Gaan deze kernen zich deelen, dan wordt het aantal chromosomen op de helft gereduceerd. In de prophase der deeling komen de chromosomen daarbij in paren te liggen, die door inkorting zich ten slotte als klompjes gaan voordoen, die bijna even lang als breed zijn; deze nu zijn, ook doordat ze in het halve aantal voorkomen, bijzonder geschikt voor telling. De chromosomen in zich deelende kernen van worteltopcellen zijn gekromd, langgerekt en komen in het volle aantal voor; dit maakt, dat tellingen veel moeilijker te verrichten zijn, zoodat het zelfs vrijwel onmogelijk is tot het juiste chromosomengetal te komen.

We moeten daarom in de eerste plaats nagaan in welk ontwikkelingsstadium der pluim zich deelende pollen-moedercellen te vinden zijn.

Vóór hiertoe over te gaan, zal echter eerst in het kort iets over den bouw van de pluim van *Saccharum* gezegd moeten worden. De pluim is samengesteld; de hoofdas draagt zijassen van de eerste orde, deze dragen weder assen van de tweede orde, soms kunnen ook assen van de derde orde voorkomen. De zijassen van de tweede, respectievelijk die der derde orde zijn trossen, opgebouwd uit zeer korte leedjes. Aan de knopen tusschen deze leedjes is, beurtelings aan de eene zijde, dan weder aan de andere zijde der as, een aartjespaar ingeplant, bestaande uit een zittend en een gesteeld aartje. Ieder aartje wordt omhuld door een krans van lange haren, welke aan den voet van het aartje zijn ingeplant. In de aartjes komt steeds één bloempje voor. Fig. 1 toont een diagram van een aartje van *Saccharum spontaneum*, vervaardigd naar twee doorsneden uit een microtoompraeparaat. In het geheel zijn 3 glumae, een palea inferior en een palea superior aanwezig.

Gluma 1 is dubbelgekiëld en bezit twee hoofdnerven; gluma 2 is

enkelgekield, staat tegenover gluma 1 en wordt door de randen van gluma 1 omgeven; gluma 3 ligt binnen gluma 1 en is vliezig.

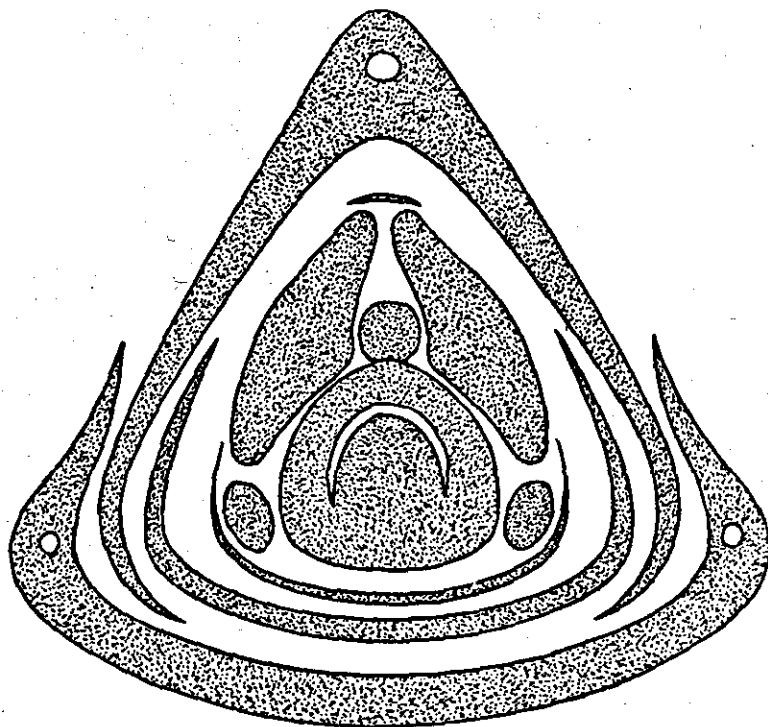


Fig. 1a.

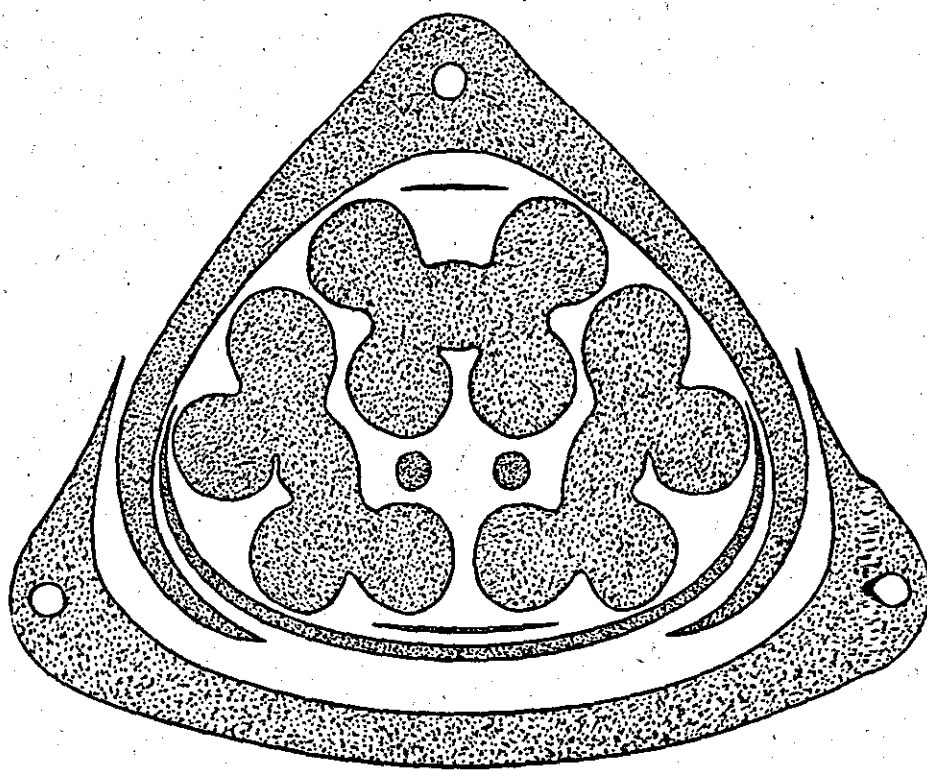


Fig. 1b.

Fig. 1. Diagram van een aartje van *Saccharum spontaneum*.  
 a. doorsnede ter hoogte van den zaadknop en lodiculæ.  
 b. doorsnede ter hoogte van de antheren. Vergr. 86  $\times$ .

De palea inferior ligt binnen gluma 2, is meestal lijnvormig en vliezig en kan bij *Saccharum officinarum* ontbreken. De palea superior is meestal veel korter dan de palea inferior en kan zeer sterk wisselen

in vorm. Binnen de twee palea liggen drie helmknoppen, een vruchtbeginsel met twee veervormige stempels en twee lodiculae. Het vruchtbeginsel bevat een campylotropen zaadknop, die zijdelings aan den vruchtwand is ingeplant. De zaadknop bezit twee integumenten, waarvan

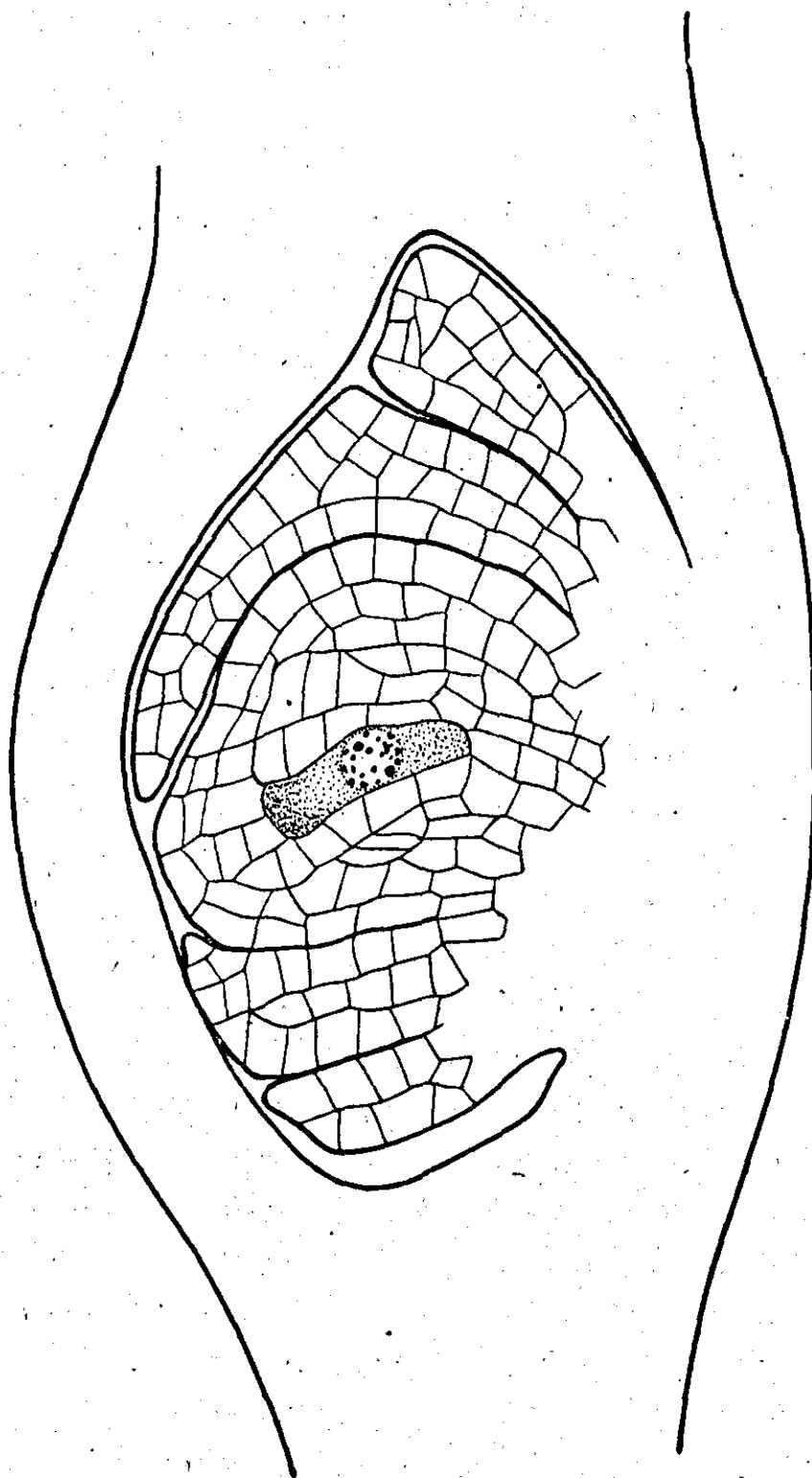


Fig. 2.

Fig. 2. Mediane doorsnede van een jongen zaadknop met embryozak-moedercel van officinarum (variëteitsbastaard 247 B). Vergr. 380  $\times$ .

het buitenste integument het binnenste slechts gedeeltelijk omhult. In fig. 2 is dit duidelijk te zien bij een jongen zaadknop, waarin een embryozak-moedercel aanwezig is; bij oudere zaadknoppen, die een

volgroeiden embryozak bevatten, blijft dit zoo. Zeer algemeen komt het verschijnsel, dat het buitenste integument den zaadknop slechts ten deele omhult, bij Gramineën voor; het is o.a. door GOLINSKI<sup>1)</sup> gevonden bij *Triticum* en door GUIGNARD<sup>2)</sup> bij *Zea Mays*. De helmknoppen bezitten twee thecae, die ieder twee pollenzakjes of microsporangia bevatten. De wand der helmknoppen bestaat uit vier cel-lagen: de epidermis, het endothecium, een laag van cellen, die later verdrukt wordt en het tapetum. Het tapetum omsluit in jonge antheren de pollen-moedercellen, zoodanig dat iedere pollen-moedercel aan één zijde tegen het tapetum aan gelegen is (zie de figuren 9, 10 en 11 pag. 26 en 27).

Bij suikerriet komt de pluim apicaal aan den stengel voor. Ongeveer drie maanden voor den bloei heeft het bladgevend vegetatiepunt zich reeds omgevormd tot één, waaruit een pluim ontwikkeld wordt. De laatste bladeren, die door het vegetatiepunt gevormd zijn, vertoonen een afwijkenden vorm. Dit maakt, dat, voordat de pluim uit den koker der bladscheeden geschoven is, men reeds aan een rietstengel kan zien dat deze zal gaan bloeien. Van deze bloeiverschijnselen is door WILBRINK en LEDEBOER<sup>3)</sup> een goede beschrijving gegeven. Zij deelen hierover mede:

„Wanneer een rietstok zal gaan bloeien, is dit het eerste hieraan te zien, dat de afstand tusschen de opvolgende bladgewrichten, die anders naar den top toe kleiner wordt, nu bij de hoogste gewrichten grooter gaat worden. Dit is het gevolg hiervan, dat de opvolgende bladscheeden langer worden. Hiermede gaat gepaard een steile stand van de topbladeren, hetgeen weer veroorzaakt wordt door het korter worden der opvolgende bladschijven. Gaan we de lengteverhouding van scheede en schijf bij de opvolgende bladeren onder de bloeiwijze na, dan zien we dat, naarmate de scheede langer wordt, de schijf korter wordt en de totale bladlengte dus vrijwel gelijk blijft. De laatste bladscheede, die de bloeipluim omsluit, kan een lengte bereiken van meer dan een meter, de laatste bladschijf, het zoogenaamde vlaggetje, is dikwijls niet meer dan enkele decimeters lang (bij G.Z. 100 40 cM. tegen scheede 95 cM.).” Verder merken zij op:

„De middennerf is aan de basis der bladschijf zeer zwak gebouwd, zoodat de bladschijf op die plaats dan ook gemakkelijk omknikt, wat vooral bij het vlaggetje dikwijls voorkomt.

<sup>1)</sup> S. J. Golinski. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Androeceums und des Gynaeceums du Gräser. Bot. Centralblatt. Bd dV. 1893 pag. 1.

<sup>2)</sup> L. Guignard. La double fécondation dans le Maïs. Journ. de Bot. 1901.

<sup>3)</sup> G. Wilbrink en F. Ledebøer. De geslachtelijke voortplanting bij het suikerriet. pag. 368.



Het ver uit elkander schuiven der bladgewrichten wordt behalve door de grootere lengte der bladscheeden, ook veroorzaakt door het langer worden der geledingen, naar den top van den stengel toe".

Meestal zijn aan een bloeistengel 7 of 8 florale bladeren aanwezig. Zoolang de schijven hiervan nog niet alle uit den koker der bladscheeden voor den dag getreden zijn, doch wel de vormverandering van de „bladkroon" reeds te zien is, zegt de Javaan, van den rietstengel, die dit verschijnsel vertoont, dat deze „boenting" (zwanger) is. Dit „boenting" zijn wordt steeds meer opvallend, naarmate meer bladschijven te voorschijn komen. Ongeveer drie weken nadat de eerste „boenting"-verschijnselen op te merken waren, komt het vlaggetje in zijn geheel te voorschijn. Het ver uit elkander schuiven der bladscheeden gebeurt tijdens het „vlaggetjes"-stadium, doordat de strekking der hoogste leden begint, nadat alle bladscheeden volgroeid zijn. De as tusschen den hoogsten stengelknoop en de oksels der laagste zijassen van de pluim is gedurende het „boenting"-stadium nog geheel ongestrekt; de strekking begint ongeveer gelijktijdig met den aanvang van het „vlaggetjes"-stadium. De pluim, welke geheel omhuld wordt door de hoogste bladscheede, komt hierin steeds hoger te liggen en treedt na 14 dagen uit den top der scheede te voorschijn. De as onder de pluim groeit daarna nog een tijd door, zoodat de pluim zich ten slotte een eind boven het vlaggetje verheft.

Door metingen te doen aan rietstengels, die bloeiverschijnselen in verschillend ontwikkelingsstadium vertoonen en deze in teekening te brengen op overeenkomstige wijze als door KUYPER<sup>1)</sup> gedaan werd voor een drie maanden ouden stengel van de rietsoort 247 B, kunnen voorstellingen gegeven worden, welke in meerdere opzichten het hier boven beschrevene verduidelijken.

KUYPER schrijft over de nomenclatuur, welke hij toepaste, het volgende: „Blad 1 is dat blad, waarvan de overgang van schijf tot scheede, het gewricht dus, nog juist zichtbaar is.

Naar buiten volgen hierop de bladeren 2, 3, 4, enz., oudere dus; naar binnen blad 0, — 1, — 2 enz., de jongere dus. Ik beschouw verder het internodium, op welks top het blad zit, als bij dit blad behoorende; internodium 1 draagt dus blad 1".

Over zijn voorstelling van een drie maanden ouden stengel van 247 B sehrijft hij:

„Om nu een overzichtelijke voorstelling te krijgen, heb ik mij den stengeltop gehalveerd gedacht. Daar de dan verkregen doorsnee sym-

<sup>1)</sup> J. Kuyper. De groei van bladschijf, bladscheede en stengel van het suikerriet. Arch. v/d Suikerindustrie in Ned. Ind. 23ste jrg. 1915 pag. 532 en 533.

metrisch gebouwd is, wordt slechts één helft afgebeeld. Aan den linkerkant vindt men de buitenste bladscheeden, aan den rechterkant de binnenste, en den vegetatietop van den stengel.

Ik laat een ouder internodium steeds  $\frac{1}{2}$  c.M. buiten het jongere uitspringen; terwijl dus aan de afbeelding in de lengterichting de maten ten grondslag liggen, zijn de maten in de breedterichting relatief veel te groot, zoodat de figuur in de breedterichting sterk

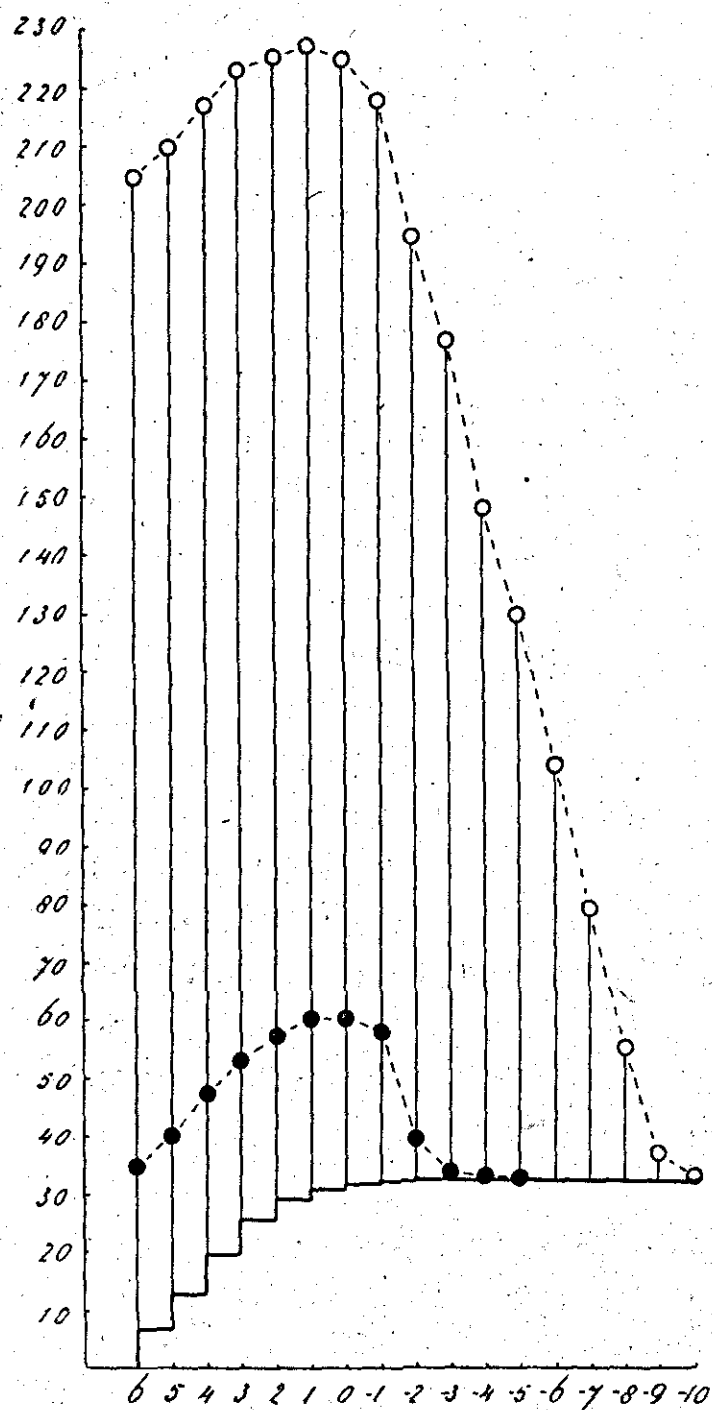


Fig. 3.

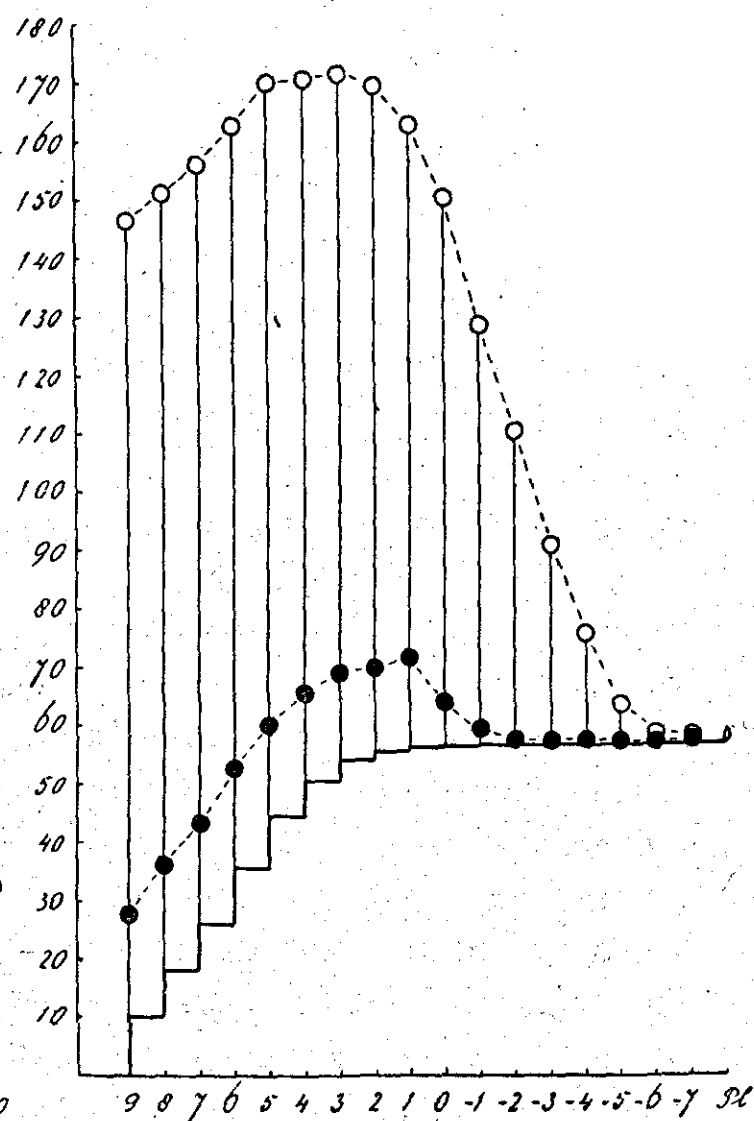


Fig. 4.

Fig. 3. Voorstelling van een stengeltop van de suikerrietsoort Bandjermasin hitam, geen bloeiverschijnselen vertoonend. De lengtematen zijn op  $\frac{1}{20}$  der natuurlijke grootte weergegeven.

Fig. 4. Voorstelling van een glagahstengeltop, welke uitwendig nog geen bloeiverschijnselen vertoonde, doch waarin reeds een jeugdig pluimpje aangelegd was.

gerekt is. De stengel krijgt door het uitspringen den vorm van een trap; op den hoek van elke trede is een blad ingeplant, dat voorgesteld wordt door de dunne verticale lijn, in dat punt opgericht".

Fig. 3 geeft nu eerst voor het suikerriet *Bandjarmasin hitam* een dergelijke voorstelling van een stengeltop, die geen bloeiverschijnselen vertoont. Men ziet dat alle schijven der bladeren 1 tot en met 6 ongeveer even lang zijn, hetzelfde is het geval met de scheeden. De internodiën 1 en 2 zijn, doordat ze nog niet volgroeid zijn, veel korter dan de lagere. De ontwikkelingsgang van een blad verloopt zoodanig, dat de bladschijf vrijwel haar volle lengte heeft bereikt voordat de scheede begint te strekken. Bij blad 6 was de lengte der scheede nog niet te meten, de schijf was reeds 72 c.M. lang.

Fig. 4 geeft een voorstelling van een glagahstengeltop, waaraan uitwendig nog geen bloeiverschijnselen zichtbaar waren. Zoowel van de schijven als van de scheeden der bladeren 1 tot en met 9 is de lengte gelijk. Van blad 2 was de scheede 0,7 c.M. lang, de schijf 53 c.M. De bladeren hierbinnen hadden alle reeds een meetbare scheede; die van blad 7 had een lengte van 0,3 c.M. en omsloot een zeer jeugdig pluimpje dat 0.25 c.M. lang was. Dit wordt dus reeds in de eerste stadiën van ontwikkeling door een meetbare bladscheede beschermd. Bij een rietstengel kan dus reeds een eerste begin van een pluim aanwezig zijn, als uitwendig nog geen bloeiverschijnselen zichtbaar zijn, doordat alle florale bladeren nog in onvolwassen toestand binnen den koker der bladscheeden gelegen zijn.

Fig. 5 geeft een voorstelling van een stengeltop van *Bandjarmasin hitam*, die duidelijk „boenting” was. Van blad 8 tot en met blad 4 zijn de scheeden ongeveer even lang. Van blad 3 tot en met blad 1 neemt de lengte der scheeden voortdurend toe; de afstanden tusschen de opeenvolgende bladgewrichten is hier grooter dan bij de lagere bladscheeden, niettegenstaande dat de leden nog zeer kort zijn. De scheede van blad 2 omhult een 25 c.M. lange pluim. Bij een niet-bloci-stengel is deze scheede nog zeer kort, hier overtreft zij de normale bladscheeden aanzienlijk in lengte. Men ziet verder, dat vanaf blad 5 de lengte der schijven voortdurend afneemt; de afname in lengte der bladschijven begint hier dus reeds eerder dan de toename in lengte der bladscheeden; dit is gewoonlijk, doch niet altijd het geval.

Fig. 6 geeft voor *Bandjarmasin hitam* een voorstelling van een stengel in het „vlaggetjes”-stadium. Het vlaggetje is hier in zijn geheel uit de bladscheede van blad 2 te voorschijn gekomen. Alle scheeden en schijven der florale bladeren zijn hier ongeveer volgroeid. Het verschil in lengteverhouding van scheeden en schijven tusschen de florale bladeren

en blad 8, dat als het laatste normale blad te beschouwen is, komt hier duidelijk uit. De bladscheede van blad 1 omhult een pluim van 75 c.M. lengte; de as tusschen den hoogsten stengelknoop en de oksels

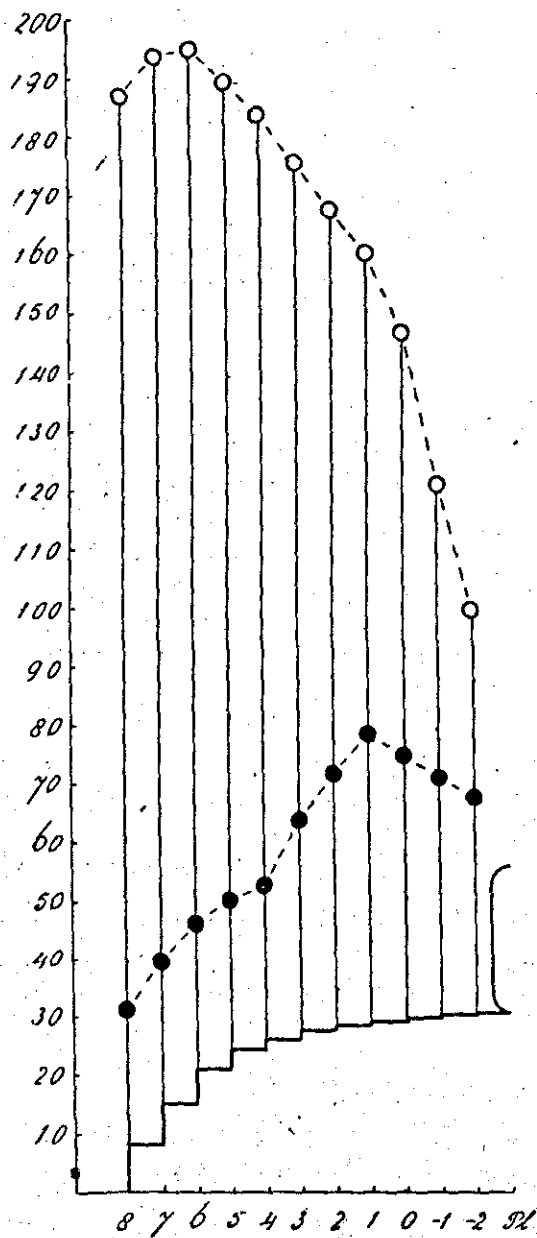


Fig. 5.

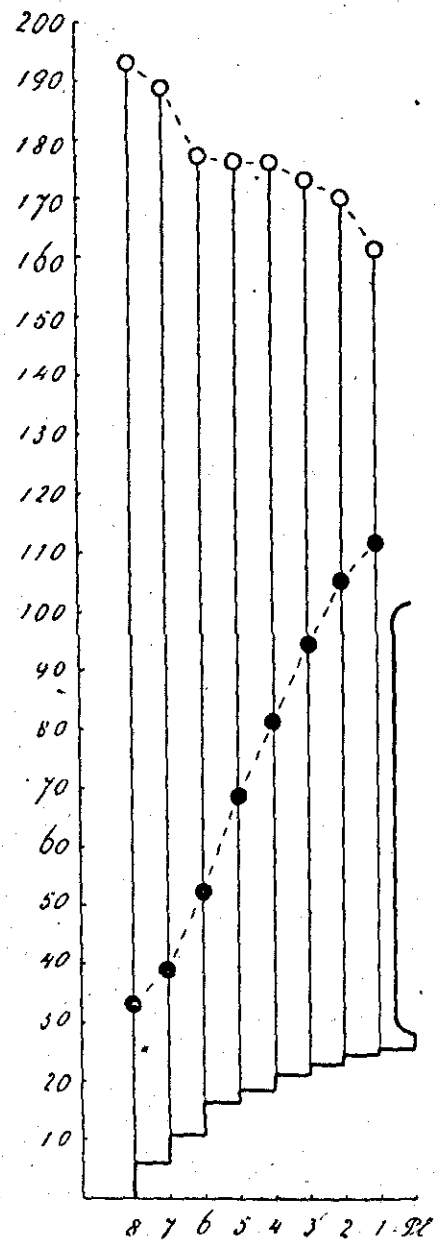


Fig. 6.

Fig. 5. Voorstelling van een stengeltop van *Bandjermasin hitam* in het „boenting”-stadium.

Fig. 6. Voorstelling van een stengeltop van *Bandjermasin hitam* in het „vlaggetjes”-stadium.

der laagste zijassen der pluim begint te strekken en heeft een lengte van 2 c.M. De hoogste leden zijn nog niet met de strekking begonnen.

In fig. 7 is een bloeistengel van *Bandjermasin hitam* voorgesteld, waarvan de pluim bezig is uit te schuiven. De afstanden tusschen de hoogste bladgewrichten zijn hier veel grooter dan bij den stengel uit fig. 6.. De oorzaak hiervan is, dat de hoogste leden bezig zijn te strekken: internodium 1 overtreft alle lagere internodiën reeds in lengte. De

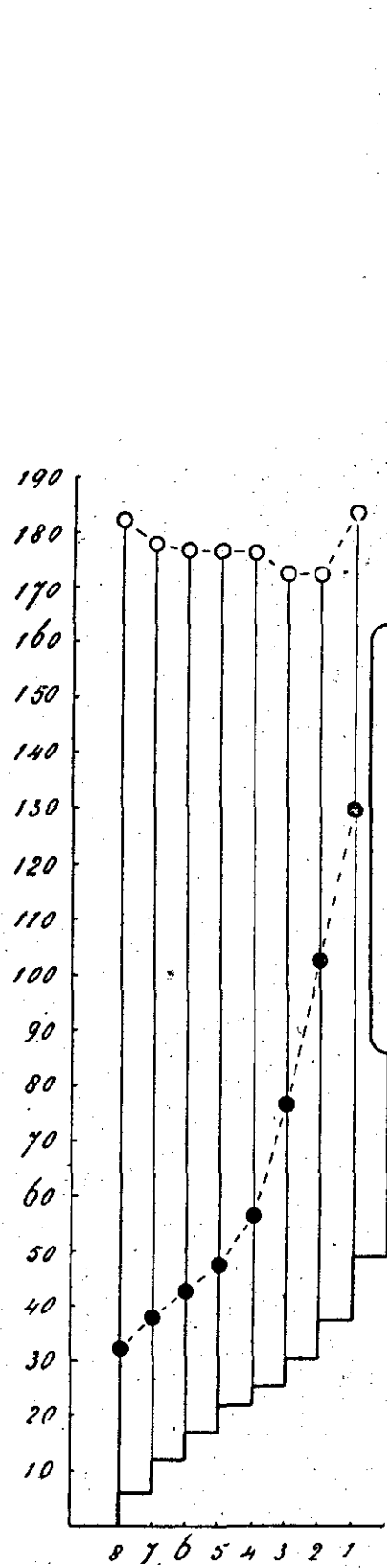


Fig. 7.

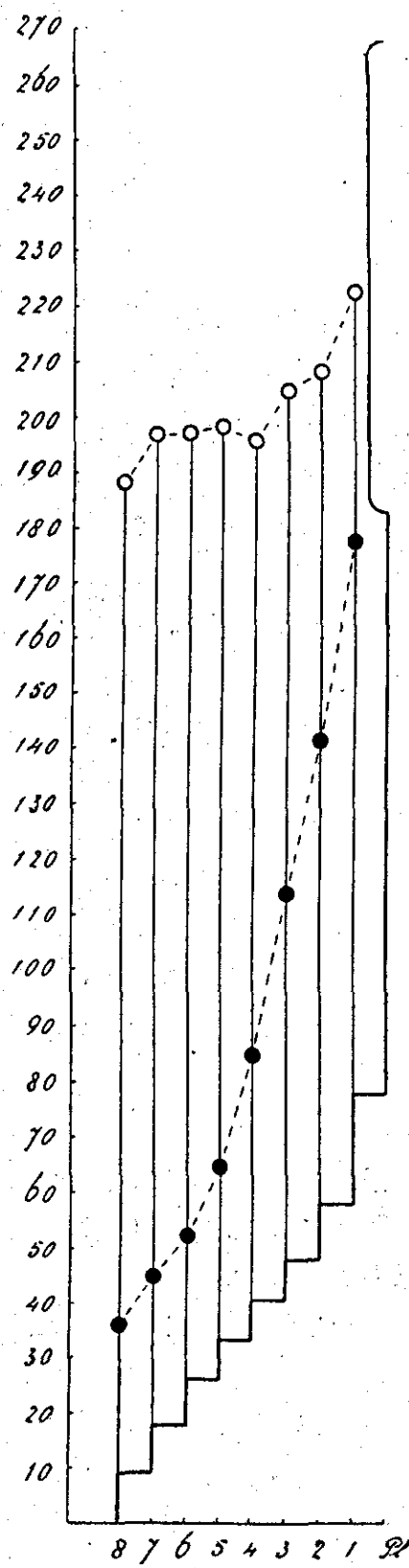


Fig. 8.

Fig. 7. Voorstelling van een stengeltop van Bandjermasin hitam, waarvan de pluim bezig is uit te schuiven.

Fig. 8. Voorstelling van een stengeltop van Bandjermasin hitam met een bloeiende pluim.

pluim is hier volwassen en overtreft die uit fig. 6 slechts zeer weinig in lengte. De grootste groei van de pluim geschiedt dus niet tijdens het „vlaggetjes”-stadium, maar gedurende het „boenting”-stadium.

In fig. 8 is een stengel van *Bandjermasin hitam* afgebeeld, waarvan de pluim geheel uitgeschoven en volop in bloei is. Men ziet, dat de as onder de pluim hier een aanzienlijke lengte gekregen heeft en dat de hoogste stengelleden de lagere duidelijk in lengte overtreffen. In het algemeen kan men wel zeggen, dat als uitwendig de eerste bloei-verschijnselen te zien zijn, de pluim ongeveer een vijfde of een zesde van zijn definitieve lengte bereikt heeft. Als de stengel van het „boenting”- tot het „vlaggetjes”-stadium overgaat heeft de pluim reeds ongeveer  $\frac{2}{3}$  van zijne lengte bereikt. De groote groei heeft dus plaats tijdens het „boenting”-stadium. Tijdens dit stadium worden zijassen en aartjes gevormd en ontstaan binnen de aartjes de geslachtsorganen. Steeds is daarbij de top van de pluim veel verder ontwikkeld dan de voet.

Onderzoekt men een pluim uit een stengeltop waarvan het vlaggetje nog niet geheel uit de scheede van het tweede blad te voorschijn getreden is, dan zal men in de aartjes aan den top reeds duidelijk helmknoppen kunnen onderscheiden, terwijl in de aartjes aan den voet van de pluim deze veelal nog niet aanwezig zijn, zelfs kunnen de glumae dezer aartjes nog in een jeugdig ontwikkelingsstadium verkeerden. Maakt men microtoompraeparaten van aartjes uit den top van zulk een pluim, dan zal men wel hierin reeds pollen- en embryozak-moeder-cellen kunnen vinden; deze zijn echter nog niet in deeling. Pluimen uit rietstengels, die in het „boenting”-stadium verkeerden zijn dus voor het onderzoek der reductiedeeling te jong. Zich deelende pollen-moeder-cellen kan men echter volop vinden in pluimen uit stengeltoppen, die sinds korten tijd vlaggetjes dragen. Men kan zeggen, dat ongeveer gelijktijdig met den overgang van het „boenting”- tot het „vlaggetjes”-stadium ook de deeling van de pollen-moeder-cellen een aanvang neemt. Zich deelende pollen-moeder-cellen komen steeds het eerst in de helmknoppen der bloempjes aan den top van een pluim voor; als hierin reeds stuifmeelkorrels aanwezig zijn, kan men in het midden der pluim pollen-moeder-cellen in deeling vinden, eerst later vindt men ze in den voet der pluim. Aan den top van een as zijn steeds de bloempjes in een ouder ontwikkelingsstadium dan aan den voet. Bij *Saccharum spontaneum* is in één aartjespaar het gesteelde aartje verder ontwikkeld dan het zittende, bij *Saccharum officinarum* is het omgekeerde het geval; bij *Chunnee* en *Ruckree II* zijn de gesteelde aartjes in een ouder ontwikkelingsstadium dan de zittende, doch het verschil in ontwikkeling is hier veel minder geprononceerd dan bij *Saccharum*

*spontaneum*. Bij *Saccharum spontaneum* kan het voorkomen, dat in de aartjesparen dicht onder den top van een as de helmknoppen der gesteelde aartjes reeds pollen bevatten, als in die der zittende aartjes pollen-moederzellen in het diakinese- of metaphasestadium van deeling te vinden zijn; de helmknoppen der gesteelde aartjes aan den voet dier as kunnen dan bijv. pollendiaden of nog moederzellen in het metaphasestadium van deeling bevatten, terwijl in die der zittende aartjes nog algemeen moederzellen in het synapsisstadium voorkomen.

In de drie helmknoppen van één bloempje kan men soms dezelfde, soms verschillende deulingsstadia vinden, ook kunnen in één helmknop verschillende deulingsstadia tegelijkertijd voorkomen, zelfs kan dit het geval zijn bij de verschillende sporangia van één helmknop.

Als men helmknoppen van versch materiaal onder den microscoop bekijkt, is het zeer goed mogelijk door den wand heen, pollen-moederzellen, diaden, tetraden en stuifmeelkorrels te onderscheiden. Pollen-moederzellen, die nog in het ruststadium zijn, sluiten alle nog geheel tegen elkaar aan. Dit is ook nog zoo als zij al in het synapsisstadium overgegaan zijn (zie fig. 10 en fig. 11 pag. 26 en 27). Tijdens dit stadium ontstaat echter een centrale holte tusschen deze cellen. Is deze centrale holte nog niet aanwezig, dan weet men zeker, dat de voor het chromosomenonderzoek vereischte deulingsstadia nog niet te vinden zijn en het materiaal nog te jong is. Door bij elke fixatie eenig materiaal af te zonderen om in verschen toestand onder den microscoop te bekijken, kan men zich steeds overtuigen of men al of niet materiaal in den gewenschten ouderdomstoestand gefixeerd heeft.

In het algemeen kan men zeggen, dat, als in de gesteelde aartjes uit een top van een pluim van *Saccharum officinarum* bepaalde deulingsstadia te vinden zijn, ongeveer 6 dagen later deze deulingsstadia aan den voet dier pluim zullen voorkomen. Bij *Saccharum spontaneum*, welke soort kleinere pluimen heeft, zal dit na een tijdsverloop van 4 dagen reeds het geval zijn.

Het bleek het meest gewenscht pluimen van *Saccharum spontaneum* 1 of 2 dagen na het begin van het „vlaggetjes”-stadium in te zamelen. Bij *Saccharum officinarum* was het beter te wachten tot de stengel 4 of 5 dagen „vlagde”. Werd langer gewacht dan kwamen hoogstens enkel in den voet der pluim nog pollen-moederzellen in deeling voor.

Verder kan nog opgemerkt worden, dat als met het bloote oog in de aartjes duidelijk heldergele helmknoppen te onderscheiden zijn, deze zeker te oud zijn voor onderzoek. Dergelijke helmknoppen bevatten steeds stuifmeelkorrels, die reeds een exine en intine bezitten. Komen

deze enkel in den top van de pluim voor dan is het zeker, dat lager nog volop de juiste stadia te vinden zijn.

Ten slotte geeft ook de lengte der hoofdas tusschen de oksels der laagste zijassen van de pluim en den hoogsten stengelknoop in dit opzicht eenige aanduiding. Is dit deel der hoofdas met de strekking begonnen en ongeveer 2 tot 5 c.M. lang, dan is de pluim waarschijnlijk geschikt voor fixatie, is de lengte hiervan reeds 8 of 10 c.M. dan is de pluim zonder twijfel voor dit doel te oud.

Ter verkrijging van wortelmateriaal werden stukken van rietstengels in groote glazen doozen boven water tusschen vochtig filtreerpapier gelegd, waarbij deze doozen niet geheel gesloten werden, zoodat lucht kon toetreden. Het aantal wortels, dat uitliep uit de wortelringen boven de knopen, zoowel als de snelheid waarmede dit uitloopen geschiedde, kon voor de verschillende rietsoorten in sterke mate variëren. Bij zachtbastige *S. officinarum* variëteiten werden na weinig dagen reeds vele wortels ter fixatie verkregen.

Wij zullen nu van de onderzochte *Saccharum*-soorten in het kort die kenmerken aangeven, waaraan deze soorten te onderscheiden zijn.

*Saccharum spontaneum*. Stengels dun, ongekleurd, van een dikke waslaag voorzien. Leden cylindrisch. Merg niet of zeer weinig suikerhoudend. Voorkomen van lange stolonen. Bladeren variabel in stand en breedte. Pluim klein, slechts de onderste zijassen van de 1ste orde dragen soms assen van de 2de orde. De assen zijn lang zacht behaard. In de aartjes komt steeds de palea inferior voor. Lodiculæ gewimperd.

*Saccharum officinarum*. Stengels dik, van zeer wisselende kleur, dikte der waslaag zeer verschillend. Leden uiteenlopend in vorm. Merg suikerhoudend. Lange stolonen ontbreken. Bladeren variabel in stand en breedte, steeds breeder dan bij *Saccharum spontaneum*. Pluim groot, draagt zijassen van de 1ste, 2de en 3de orde, soms komen zijassen van de 4de orde voor. Assen nooit lang behaard. De palea inferior is al of niet aanwezig. Lodiculæ ongewimperd.

De Britsch-Indische *Saccharum*-variëteiten *Chunnee* en *Ruckree II*. In habitus veel overeenkomst met *Saccharum spontaneum* vertoonend. Stengels dun, lichtgeel, van een dikke waslaag voorzien. Leden cylindrisch. Merg suikerhoudend. Lange stolonen ontbreken. Bladeren vrij smal, overhangend, steeds van talrijke kleine gele vlekjes voorzien. Pluim vrij klein, draagt zijassen van de 1ste en van de 2de orde; de laatste komen ook hooger in de pluim voor, terwijl soms aan den voet van de pluim assen van de 3de orde voorkomen. Assen dragen een lange



zachte beharing. De palea inferior is aanwezig. Lodicae ongewimperd.

Het onderzoek naar het chromosomengetal van *Saccharum officinarum* werd door mij aan vijf variëteiten dezer soort verricht, te weten *Ardjoeno*, *Groen Duitsch Nieuw Guinea*, *Fidji*, *Batjan* en *Bandjermasin hitam*. Van al deze variëteiten is door JESWIET<sup>1)</sup> een uitgebreide beschrijving gegeven. Hier zal daarom slechts heel in het kort iets over deze soorten vermeld worden, dat in hoofdzaak aan zijn beschrijving ontleend is.

*Teboe Ardjoeno* of *Redjoeno*. Veel op Javaansche erven gekweekt. Stengel groen, leden tonvormig. Steile breedbladige „bladkroon”. Van deze variëteit komt een geelgestreepte knopvariant voor, die witte strepen in de bladscheeden en bladschijven vertoont. Groote gevoeligheid voor serehziekte, gele strepenziekte en wortelrot. De soort is mannelijk en vrouwelijk in hooge mate fertiel en levert bij zelfbestuiving wel planten op, die groote overeenkomst vertoonen met de moedersoort, doch niet, zooals OSTERMANN<sup>2)</sup> dacht, in hun uiterlijk hieraan volkomen gelijk zijn. Meerdere variëteiten zooals het *Teboe Agoeng* en het *Teboe Soerat Bourbon* zijn nauw aan *Ardjoeno* verwant.

*Groen Duitsch Nieuw Guinea*. Afkomstig van Nieuw Guinea. Forsche, dikke, bronsgroene soort, met vrij korte, cilindrische tot bijna tonvormige geledingen; „bladkroon” breedbladig, de oudere bladeren hangen over, de jongere staan rechtop en hebben overhangende punten, Riet-product hoog, rendement laag. De soort bloeit veel met groote pluimen. Zoowel mannelijk als vrouwelijk fertiel, doch de mannelijke fertiliteit kan vrij sterk uiteenloopen. Bij zelfbestuiving en kruising ontstaan, naast krachtige forsche planten, vele dwergen met zeer korte geledingen. Nauw verwant aan deze soort zijn volgens JESWIET: het *Sampangriet* van Madoera, *Sanoe Kroepoek* van Java, *Rood en wit Ceram*, *Rood en Geel Duitsch Nieuw Guinea* en *Yellow Caledonia*. In de groep komen vele krachtig groeiende soorten voor, die een sterk wortelstelsel en een geringe gevoeligheid voor serehziekte hebben. Naast een groote mannelijke en vrouwelijke fertiliteit komt in de groep geheele steriliteit voor, waarbij in de uiterste gevallen zelfs alle geslachtsorganen in de aartjes ontbreken.

*Fidji*. Stengels lang en dik, eerst geel, later donkerrood. Leden lang, cilindrisch, staan duidelijk zig-zag. „Bladkroon” steil, soms wijnrood

1) J. Jeswiet. Een zestal rietsoorten, die meermalen als bijmenging in 100 POJ voorkomen. Rietsoort *Fidji*. Archief voor de Suikerindustrie in Ned.-Ind. Jaargang 24, 1916, pag. 1325.

— Zestien oorspronkelijk Rietsoorten uit den Maleischen Archipel. Archief. Jaargang 28, 1920, pag. 2183.

2) F. Benecke. Over Suikerriet uit „zaad”. Mededeelingen van het Proefstation „Midden-Java” 1899, pag. 51.

aangelopen. Bloeit veel met groote pluimen. Mannelijk en vrouwelijk goed fertiel. Op Java met groot succes voor kruising gebruikt.

*Batjan*. Komt in twee vormen voor: een geheel groene vorm, daarnaast een groen met geel gestreepte knopvariant, met witte strepen op de bladscheeden, die zich tot in de bladschijven kunnen voortzetten. Stengel vrij dun, leden conisch. „Bladkroon” steil, smalbladig. Rendement hoog. Zeer gevoelig voor sereh- en gele strepenziekte. Bloeit vrij rijk met kleine pluimen. De soort levert een vrij geringe hoeveelheid pollen, dat voor 50 % normaal ontwikkeld is. Wordt *Gestreept Batjan* als moederplant in een kruising gebruikt, dan kunnen geheel witte kiemplantjes ontstaan, die spoedig afsterven. De oorzaak hiervan is, dat ook in de pluim witte sectoren kunnen voorkomen, waarin alle chlorophyl ontbreekt. Voor kruising is *Batjan* veel gebruikt, omdat ook de zaailingen hooge rendementen bezitten.

*Bandjermasin hitam*. Stengels donker bruinrood, duidelijk bewast, dik. Leden vrij kort, cilindrisch tot tonvormig. Bladeren breed, overhangend. Hoog rietgewicht, vrij hoog rendement. Gevoelig voor serehziekte, gele strepenziekte en wortelrot. Bloeit veel met groote pluimen. Vrouwelijk goed fertiel, mannelijke fertiliteit gering. Ongeveer de helft der antheren opent, waarbij een kleine hoeveelheid pollen vrijkomt, dat slechts voor 50 % normaal ontwikkeld is. Men kan de soort zonder castratie als vrouwelijke plant in een kruising gebruiken; zelfbestuiving treedt daarbij slechts sporadisch op.

Nauw verwant aan deze soort zijn o.a. *Zwart Cheribon*, *Zwart Borneo*, *Soerat Banteng* en *Soerat Bali*. Deze soorten vertoonen alle een geringe mannelijke fertiliteit of zijn mannelijk geheel steriel, waarbij de helmknoppen gesloten blijven.

Van *Zwart Cheribon*, dat door FRANCK onder den naam van *Rood Egyptisch riet* cytologisch onderzocht werd en waarvan hij als diploid chromosomengetal 28 opgeeft, kon slechts het somatische chromosomengetal onderzocht worden, daar dit riet de laatste 2 jaren op het proefstation te Pasoeroean niet bloeide.

*Zwart Cheribon* is een vrij dikke, donkerviolette, blauw-berijpte rietsoort met cilindrische leden en een breede, waaivormige, overhangende „bladkroon”. Rendement hoog. De soort bloeit frequent met groote pluimen en is mannelijk geheel steriel; de helmknoppen blijven gesloten en zijn vaak verdroogd en verschrompeld. *Zwart Cheribon* wordt in vele landstreken, waar suikerriet verbouwd wordt, gekweekt en werd vanuit Tucuman in Argentinië naar het proefstation te Pasoeroean gezonden onder de namen No. 6 Morada Tucuman, No. 55 van Brazilië en No. 58 van Brazilië; van Louisiana werd de soort

ontvangen als Louisiana purple, terwijl de soort ook in Egypte veel gekweekt wordt.

Het fixeeren van het materiaal geschiedde steeds in den ochtend, gewoonlijk tusschen 7 en 9 uur. Aangezien fixatie van bloeimateriaal in den tuin onmogelijk was moesten rietstokken, die de gewenschte bloeiverschijnselen vertoonden, steeds naar het laboratorium gebracht worden. Zij werden daarbij even boven den grond afgesneden, in een bamboekoker met water geplaatst en zoo vlug mogelijk getransporteerd; de kans, dat de pluim daarbij vocht zou verliezen, was daardoor practisch uitgesloten.

In het laboratorium werd de pluim ontdaan van de omhullende bladscheeden, vervolgens werden op verschillende hoogte uit de pluim eenige zijassen genomen en deze in buisjes met fixeeringsvloeistof gedaan. Daarbij werd steeds zorg gedragen, dat het volume van het fixatiemiddel vele malen dat van het te fixeeren materiaal overtrof. De buisjes werden daarna onmiddellijk onder de luchtpomp geplaatst, zoodat de lucht uit de kafjes en uit de weefsels verdrongen werd.

Voor fixatie werden de volgende middelen beproefd:

1e. Een mengsel van drie deelen absoluten alcohol en één deel ijsazijn volgens CARNOY <sup>1)</sup>.

2e. Een mengsel van 6 deelen absoluten alcohol, 3 deelen chloroform en 1 deel ijsazijn volgens CARNOY <sup>2)</sup>.

3e. Een mengsel van 2 gram zinkchloride, 2 c.c. ijsazijn en 100 c.c. 80 % alcohol volgens JUEL, gewijzigd door STRASBURGER <sup>3)</sup>.

4e. De FLEMMINGSche fixeeringsvloeistof in zwakke oplossing volgens CHAMBERLAIN <sup>4)</sup>.

Van de bovengenoemde fixatiemiddelen gaf alcohol-ijsazijn de beste resultaten. De JUELSche fixeeringsvloeistof en het alcohol-chloroform-ijsazijn mengsel deden het plasma sterk verschrompelen, zoodat deze vloeistoffen geheel onbruikbaar waren.

Het „Flemming”-materiaal was eveneens minder goed gefixeerd dan het alcohol ijsazijnmateriaal, ook slaagde de kleuring met haematoxyline bij het laatste beter, zoodat deze fixatie verder uitsluitend toegepast werd en het geheele onderzoek aan alcohol-ijsazijnmateriaal is geschied. Bij bepaalde soorten slaagde het fixeeren altijd goed, terwijl bij andere

<sup>1)</sup> E. Strasburger. Das Botanische Praktikum. Fünfte Auflage. 1913 pag. 71.

<sup>2)</sup> Strasburgers Praktikum. pag. 64.

<sup>3)</sup> Strasburgers Praktikum. pag. 70.

<sup>4)</sup> Ch. J. Chamberlain. Methods in Plant Histology. Third revised edition 1915.

steeds minder goede resultaten verkregen werden. De fixatie der kernen was echter steeds voldoende.

Daar het niet gewenscht was geheele aartjes met het microtoom te snijden, aangezien de buitenste twee glumae vrij hard zijn en evenals de top van het derde kafje vele kiezelharen dragen, werden de aartjes in een bakje met alcohol onder den binoculair-microscoop hiervan ontdaan. Tevens werden hierbij steeds bloempjes voor verder onderzoek genomen, die waarschijnlijk pollen-moedercellen in de verlangde stadia van deeling bevatten. Dit kan men bereiken door van de zittende of van de gesteelde aartjes even onder den top en aan den voet der bloeias de antheren te nemen en deze onder den microscoop in een druppel water te bekijken. Ook in het gefixeerde materiaal namelijk kan men duidelijk, door den wand der helmknoppen heen pollen-moedercellen en stuifmeelkorrels onderscheiden. Door een weinig op het dekglas te drukken, gelukt het dikwijls een deel der pollen-moedercellen uit de antheren te doen treden en dan is het zeer goed mogelijk in deze nog ongekleurde cellen chromosomen als sterk lichtbrekende lichaampjes te onderscheiden; men kan daarbij dan duidelijk diakinesestadia en metaphasen waarnemen. Vertoonen nu aartjes vlak onder den top van een bloeias pollen-moedercellen of tetraden, terwijl die aan den voet der as pollen-moedercellen bezitten, waarin nog geen chromosomen waarneembaar zijn, dan kan men er vrijwel zeker op aan, dat in de daartusschen gelegen aartjes de verlangde deelingen voorkomen, zoodat men, door deze voor verder onderzoek te bestemmen, reeksen van bloempjes verkrijgt, waarin alle deelingsstadia voorkomen vanaf synapsis-kluwens of spiremen tot en met homotypische deelingen toe. Een groot nadeel van Flemming-materiaal is, dat, door het zwart worden van alle weefsels, niet na te gaan was welke deelingsstadia in de bloempjes voorkwamen, zoodat veel bloempjes voor verdere behandeling uitgekozen werden, die voor het onderzoek niet in aanmerking kwamen.

De bloempjes, die op de hierboven beschreven wijze uitgezocht waren, werden op de gebruikelijke wijze in paraffine overgebracht en in blokjes ingesmolten. Voordat deze blokjes geheel in het water afgekoeld waren, doch juist zoo hard waren geworden, dat de paraffine snijdbaar was, werden zij uit het water genomen en zóó gemodelleerd, dat ze met het microtoom gesneden konden worden.

Het bleek namelijk, dat als ik de paraffine eerst geheel liet afkoelen, deze dikwijls inwendig barstjes ging vertoonen en dat alleen de buitenste laag gelijkmatig en fijn uitkristalliseerde. Door nu reeds vóór de ge-

heele afkoeling de paraffineblokjes zoodanig te modelleeren, dat de te snijden voorwerpjes slechts omringd bleven van een vrij dun laagje paraffine, had ik van dit grofkorrelig worden en barsten in het geheel geen last.

De gebruikte paraffine had een smeltpunt van  $57^{\circ}$  C. en liet zich, bij een kamertemperatuur van  $\pm 28^{\circ}$  C. nog tot op dikte van 20 micron snijden.

Voor worteltoppen werd paraffine gebruikt, die iets harder was en daardoor dunner gesneden kon worden, doch welke een smeltpunt van  $56^{\circ}$  C. bezat. Dit is wel een bewijs, dat paraffine van verschillende oorsprong sterk uiteen kan lopen in eigenschappen.

Voor het snijden werd een „Rocking microtome” der Firma wed. C. van der Stadt en Co. te Amsterdam gebruikt, dat voor deze kleine objecten bijzonder goed voldeed. De bloempjes werden eerst op 7—12 micron dikte gesneden; hierdoor echter snijdt men slechts stukken van celkernen, daar de diameter hiervan varieert tusschen 12 en 18 micron. Later werden daarom steeds de doorsneden op 18 tot 20 micron dikte genomen, daar enkel aan heele celkernen juiste chromosomentellingen mogelijk zijn. Het maken van doorsneden van deze dikte was door de hoge temperatuur zeer goed mogelijk. Alleen vroeg in den ochtend, als de temperatuur nog eenige graden lager was, kon de paraffine zoo hard zijn, dat de doorsneden niet aan elkander kleefden, waardoor geen paraffinelinten ontstonden. Om dit dan toch te bereiken werden de blokjes voor het snijden even zacht verwarmd. Van de bloempjes werden zoowel lengte- als dwarsdoorsneden gemaakt.

De wortels van *Saccharum* zijn vrij hard, doordat de buitenwand van het dermatogeen evenals bij andere Gramineeeën, verdikt is. Ze laten zich daardoor slechts op een dikte van 7 à 10 micron snijden. Het was bovendien niet noodig om er dikkere doorsneden van te maken, aangezien het slechts om metaphasen van kerndeelingen te doen was.

De kleuring geschiedde met Heidenhains ijzer-haematoxyline. De haematoxylineoplossing was bij de hoge temperatuur slechts een korten tijd houdbaar en kon zeer snel in bederf overgaan. Ze werd daarom steeds in vrij verschen toestand gebruikt en spoedig door een nieuwe oplossing vervangen, waarmede, een week na het maken, reeds goede kleuringen te verkrijgen waren, zoodat voor Indië niet geldt, dat de kleuring des te beter slaagt, hoe ouder de oplossing is <sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> T. J. Stomps. Kerndeeling en synapsis bij *Spinacia oleracea* L. Dissertatie 1910 pag. 26.

In een goed praeparaat behooren de chromosomen en nucleoli blauwzwart van kleur te zijn, terwijl uit alle andere deelen de haematoxyline verdwenen is. Na eenige oefening werden talrijke praeparaten verkregen, die aan deze eischen voldeden.

Behalve de haematoxylinekleuring werd nog kleuring met safranine geprobeerd. Bruikbare resultaten werden daarbij niet verkregen, mogelijk, doordat bij de hooge temperatuur de safranine te snel uit de chromosomen trok.

Voor het verrichten van chromosomentellingen werden steeds de homogene immersie 1/12'', num. apert. 1.3 of de apochromatische homogene immersie 1.5 mM. num. apert. 1.3 van ZEISS gebruikt, welke objectieven gecombineerd werden met het compensatieoculair 12. De kerndeelingsfiguren, die voor telling werden uitgekozen, werden steeds zoo nauwkeurig mogelijk met het teekenapparaat van Abbe geteekend. Daarna werd de teekening zorgvuldig naar het microscopisch beeld gecorrigeerd.

Figuren, die gereproduceerd moesten worden, werden eveneens geteekend met behulp van het teekenapparaat. Op enkele uitzonderingen na, werd daarbij steeds de apochromaat 1.5 mM. gebruikt, gecombineerd met compensatieoculair 12. Het tekenpapier lag daarbij op de werktafel. De vergrooting van de geteekende figuren overtrof hierbij, die van het microscopische beeld. Het voordeel hiervan was, dat aan de zeer kleine chromosomen in de teekening beter de juiste vorm gegeven kon worden. De figuren werden bij reproductie op 2/3 verkleind, waardoor de vergrooting ten naaste bij gelijk is aan die der microscopische beelden. De chromosomen die bij hooge instelling te zien waren, werden donker geteekend, terwijl aan die, welke bij lage instelling zichtbaar werden, een lichte tint gegeven werd.

Als lichtbron deed een groot wit scherm dienst, dat buiten, voor het venster, in de zon geplaatst werd. Over het algemeen viel gedurende den ganschen ochtend op de zon te rekenen, daar te Pasoeroean gedurende den morgen de hemel meestal onbewolkt is. Dit scherm wierp een sterker licht op den spiegel van den microscoop dan een glasgloeilamp, waarvan bovendien de hitte bij de tropische temperatuur ondragelijk was.

## HOOFDSTUK II.

# HET ONDERZOEK OVER HET CHROMOSOMENGETAL.

---

### § 1. DE PROPHASE DER DEELING VAN DE POLLEN-MOEDERCELLEN.

In hoofdstuk I werd er reeds op gewezen, dat de somatische kern-deeling der cellen van worteltoppen zich slecht leent tot chromosomentelling, terwijl de reductiedeeling der pollen-moederzellen voor dit doel bij uitstek geschikt is. Enkel van de laatstgenoemde cellen zal daarom het verloop der deeling besproken worden.

Slechts heel in het kort zal iets over de jongste deelingsstadia gezegd worden, dat geldt voor alle totnogtoe onderzochte soorten van het geslacht *Saccharum*. Hierover lang uit te weiden ligt geheel buiten het doel van het onderzoek, bovendien zijn deze deelingsfiguren zoo ingewikkeld en uiterst fijn van structuur, dat het onmogelijk is zich hier een juist oordeel over te vormen.

Zoolang de pollen-moederzellen nog in rust zijn of juist in synapsis overgaan, ziet men ze in mediane lengte-doorsneden van micro-sporangia in twee lange rijen liggen, die tegen elkander aansluiten en welke samen geheel omgeven worden door tapetumcellen (fig. 9); in dwars-doorsneden van antheren vindt men de pollen-moederzellen bij drie tot vijf tegelijk en deze worden dan omsloten door een ring van tapetumcellen (fig. 10). Hieruit blijkt, dat het tapetum de pollen-moederzellen omgeeft en wel zoodanig, dat ieder van deze cellen aan een zijde tegen het tapetum aan ligt. Dit blijft nog zoo tijdens de hoogste contractie van het synapsiskluwen, waarbij dit tegen den nucleolus aanligt of dezen omgeeft. Na dit stadium echter ontstaat een centrale holte tusschen de microspore-moederzellen in; in dwars-doorsneden liggen deze in een ring, omgeven door een ring van tapetumcellen. Een dusdanige ligging van de pollen-moederzellen toont fig. 11, doch daar zijn deze cellen reeds in een later deelingsstadium.

Uit de synapsiskluwens beginnen nu uiterst fijne chromatinedraden voor den dag te komen. Hierbij wordt het kluwen steeds losser en gaat over in een spireem van lange, dunne gesegmenteerde draden, welke in vele bochten voornamelijk tegen den kernwand aanliggen,

doch waarvan ook steeds eenige de kern doorkruisen. Het was mij onmogelijk in een teekening een juisten indruk van deze zeer ingewikkelde spiremen te geven.

In het nu volgende stadium, de diakinese, zijn de draden ingekort en liggen in paren. Hoe echter deze paring tot stand gekomen is, was niet na te gaan. Eerst zijn nog de draden van een paar, die ieder een chromosoom voorstellen, zoo lang en daarbij dikwijls zoo gekromd, dat het onmogelijk is de paren te tellen, doordat deze ten deele nog door elkander geward liggen. Langzamerhand korten de

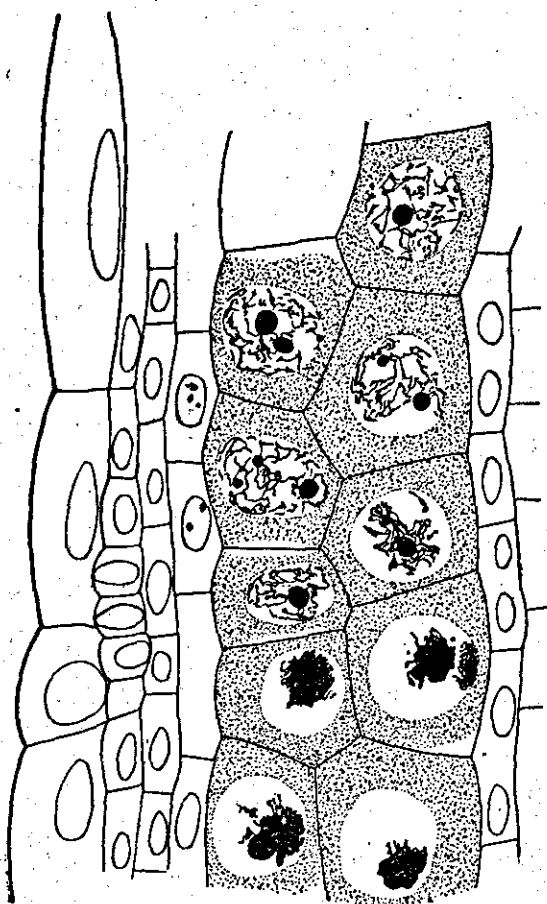


Fig. 9.

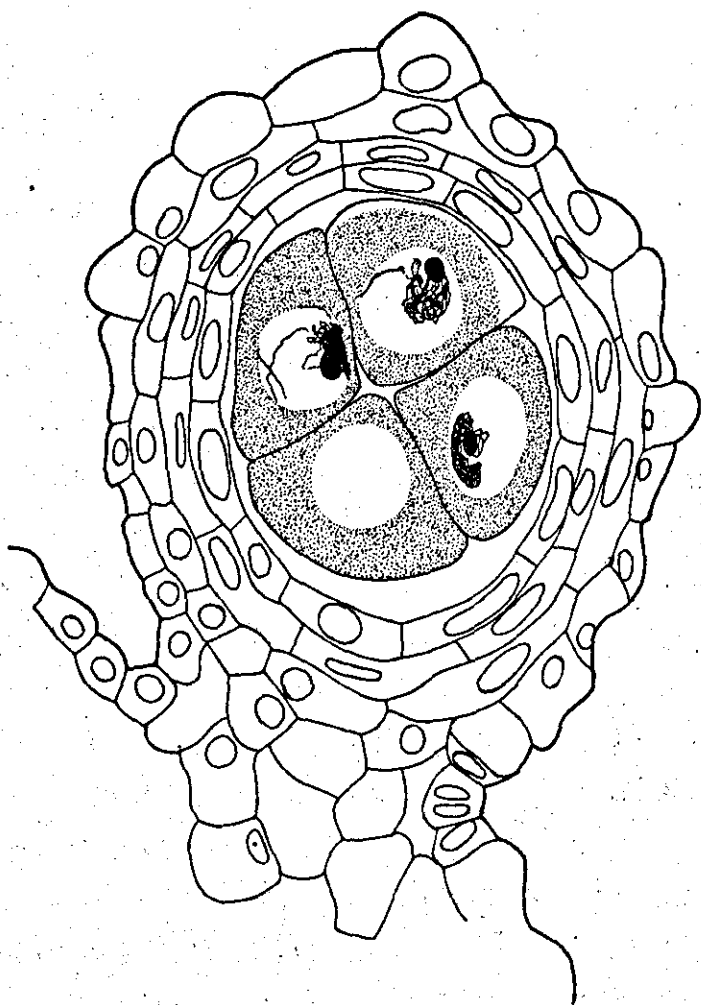


Fig. 10.

Fig. 9. Deel van eene lengtedoorsnede van een microsporangium van *Saccharum officinarum* var. Groen Duitsch Nieuw Guinea, waarin de pollen-moedercellen in het synapsis-stadium overgaan. Vergr. 900  $\times$ .

Fig. 10. Dwarsdoorsnede van een microsporangium van *Saccharum officinarum* var. Groen Duitsch Nieuw Guinea met pollen-moedercellen in synapsis. Vergr. 900  $\times$ .

chromosomen van ieder paar of geminus zich verder in en komen daarbij nauwer tegen elkander aan te liggen. Dit schrijdt zoo voort, dat de gemini zich ten slotte als klompjes voordoen, die maar weinig langer dan breed zijn en waarin nog wel bij het meerendeel



de dubbele structuur te herkennen is. In gunstige gevallen laten deze gemini zich met vrij groote nauwkeurigheid tellen. Diakinesekernen, waarin alle chromatine-elementen duidelijk als bivalent te herkennen zijn, zijn vrij zeldzaam. De inkorting der chromosomen mag hiervoor nog niet te ver gevorderd zijn en moet in de verschillende gemini ongeveer gelijktijdig hebben plaatsgegrepen. Dit laatste komt zelden voor; meestal zijn enkele gemini reeds te sterk ingekort, terwijl andere nog te lang zijn, waardoor telling moeilijk wordt.

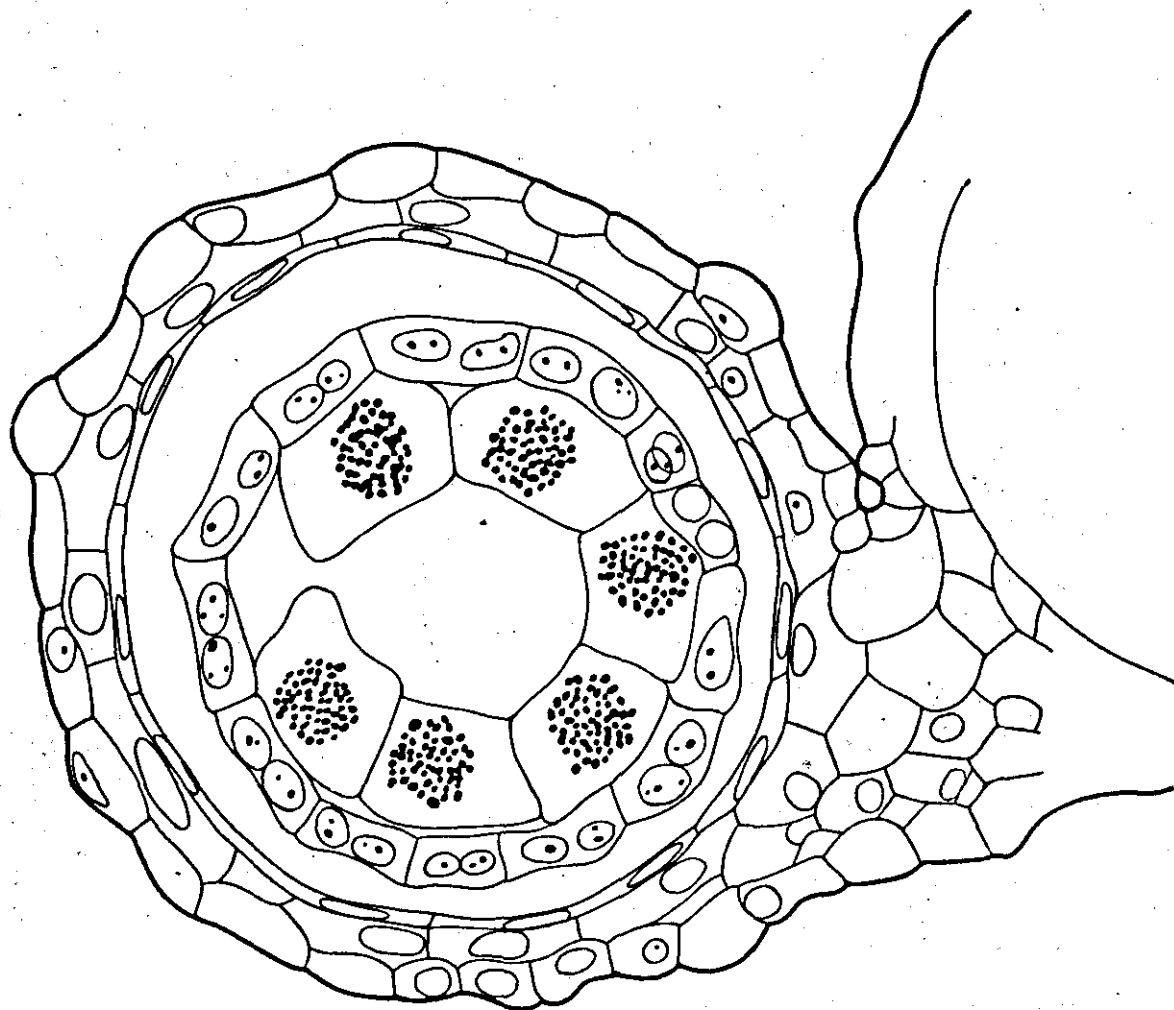


Fig. 11.

Fig. 11. Dwarsdoorsnede van een microsporangium van *Saccharum spontaneum* met pollen-moedercellen in het metaphase-stadium van deeling. Vergr. 900  $\times$ .

## § 2. HET CHROMOSOMENGETAL VAN *SACCHARUM SPONTANEUM* L.

De diakinesekernen van *Saccharum spontaneum*, *glagah*, vertoonen een buitengewoon groot aantal gemini. Bij onderzoek blijkt het aantal 56 te zijn. Deze gemini rangschikken zich zeer regelmatig in het æquatoriale vlak, vervolgens wijken in de anaphase de twee chromosoom-groepen gelijkmatig naar de polen uiteen. Ook tijdens de homotypische deeling zijn, hoewel met moeite, in beide kernplaten nog 56 chromosomen te onderscheiden. Aan de hand van figuren zal dit nu verder duidelijk gemaakt worden.

Fig. 12 geeft een beeld van een diakinesekern van *S. spontaneum* weer. In deze kern is de inkorting der gemini zeer gelijkmatig geschied. Van alle chromatine-elementen is duidelijk te zien, dat ze uit twee deelen opgebouwd zijn. De gemini hebben hier een X-, O-, of V-vormige gedaante. Later zal blijken dat ook bij *S. officinarum* dezelfde geminusvormen teruggevonden worden. Door vele onderzoekers zijn dergelijke vormen bij andere planten geconstateerd. In de figuur

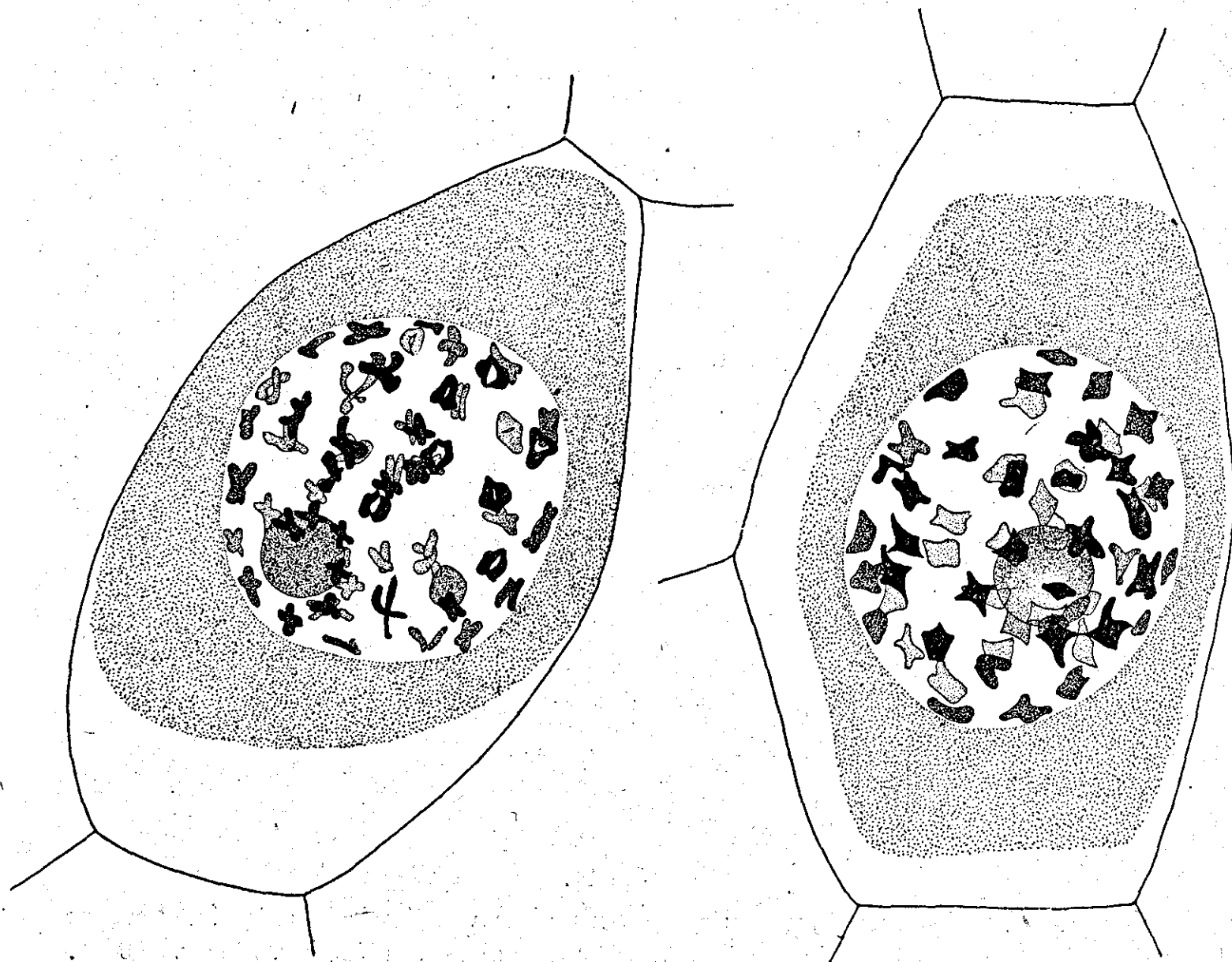


Fig. 12.

Fig. 13.

Fig. 12. Pollen-moedercel van *Saccharum spontaneum* (Glagah alas Troeno) in het diakinese-stadium. Vergr. 2300  $\times$ .

Fig. 13. Pollen-moedercel van *Saccharum spontaneum* (Glagah alas Troeno) in het eindstadium van diakinese. Vergr. 2300  $\times$ .

zijn de gemini, die bij hooge instelling te zien zijn, zwart gekleurd; die welke bij instelling en ter halver hoogte van de kern voor den dag treden, hebben een donkergrijze tint gekregen; de laag gelegen chromosomen zijn lichtgrijs getint. Zé liggen bijna alle tegen den kern-

wand aan, hetgeen in de teekening duidelijk uitkomt. Men ziet hoe sommige gemini andere bijna geheel bedekken; toch kan men ze alle afzonderlijk waarnemen, doordat ze bij verschillende instelling zichtbaar worden. In de afbeelding komen twee nucleoli voor, een vrij groote en een kleine; meestal echter is er slechts een groote nucleolus aanwezig. De nucleolus kan bij telling moeilijkheden opleveren; het kan voorkomen, dat de chromosomen er vlak tegen aan liggen, zoodat ze zich slechts als uitpuilingen van dit lichaampje voordoen, ook kunnen ze geheel door den nucleolus bedekt worden, zoodat ze geheel onzichtbaar blijven. In de hier afgebeelde figuur is dit laatste waarschijnlijk niet het geval. De afgebeelde kern vertoont ons 56 gemini. Het hierboven beschreven geval is echter uitzondering en is te beschouwen als een tussenstadium, dat slechts van zeer korten duur is en meestal minder regelmatig verloopt. Veel treft men in de praeparaten het eindstadium van de diakinese aan, waarin de chromosomen, waaruit de gemini opgebouwd zijn nauw tegen elkander aan gelegen zijn (fig. 13). Vele gemini laten door hun kruisvorm nog duidelijk de dubbele structuur herkennen, doch bij sommige, vooral bij die, welke men van de smalle zijde waarneemt en in de afbeelding aan den rand der kern voorkomen, is de bivalentie niet duidelijk zichtbaar. Hetzelfde is het geval bij de twee chromosomen, die onder tegen den nucleolus aan liggen en zich als uitpuilingen van dit lichaampje voordoen. Men ziet hier tevens, dat ook hier bijna alle chromosomen tegen den kernwand aan gelegen zijn, doch dat eenige chromosomen, dicht bij den nucleolus, hierop een uitzondering maken. Dit laatste is zeer dikwijls het geval. In deze kern bedroeg het aantal chromatine-elementen wederom 56, waarvan het wel waarschijnlijk was, dat ze alle bivalent waren; doch de bivalentie was niet altijd aantoonbaar.

Na afloop van de diakinese verdwijnt de kernwand, de chromosomen komen in een kluitje te liggen, vanwaar naar verschillende zijden kinoplasmadraden uitstralen, die te zamen een multipolaire spoel vormen. Dit stadium werd in de praeparaten vrij dikwijls aangetroffen, komt echter nooit veel tegelijk voor, waaruit volgt, dat het slechts van korten duur is. Uit de multipolaire spoel ontstaat een bipolaire, de gemini rangschikken zich in het aequatoriale vlak. Hiermede is de metaphase der heterotypische deeling bereikt. Duidelijk zijn van terzijde gezien de spoeldraden waarneembaar, maar slechts in sommige gevallen is te zien, dat deze met de gemini verbonden zijn.

De metaphase is bij *Saccharum spontaneum* bijzonder geschikt voor chromosomentelling. Ze komt veel in de praeparaten voor en treedt veel tegelijk op, waaruit blijkt, dat dit stadium van vrij langen

duur is <sup>1)</sup>. In kernplaten vanuit een der polen gezien zijn vrijwel alle gemini gelijktijdig waarneembaar, ze zijn dan rond tot hoekig van vorm, ongeveer even lang als breed en verschillen nogal in grootte. Ook hier is de bivalentie moeilijk herkenbaar. Toch verschilt het nog aanmerkelijk, welk glagahindividu men voor telling heeft uitgekozen. Bij sommige liggen de gemini duidelijk gescheiden, bij andere nauw tegen elkaar, bij de eene zijn ze nauwkeuriger in een vlak gelegen dan bij de andere. In kernplaten van terzijde gezien (fig. 14), hebben de gemini dikwijls een min of meer ruitvormige gedaante, ze zijn zeer kort; de twee chromosomen, waaruit ze opgebouwd zijn, zijn niet afzonderlijk te onderscheiden. Toch zal later blijken, dat univalente chromosomen duidelijk een anderen vorm bezitten. Bovendien liggen

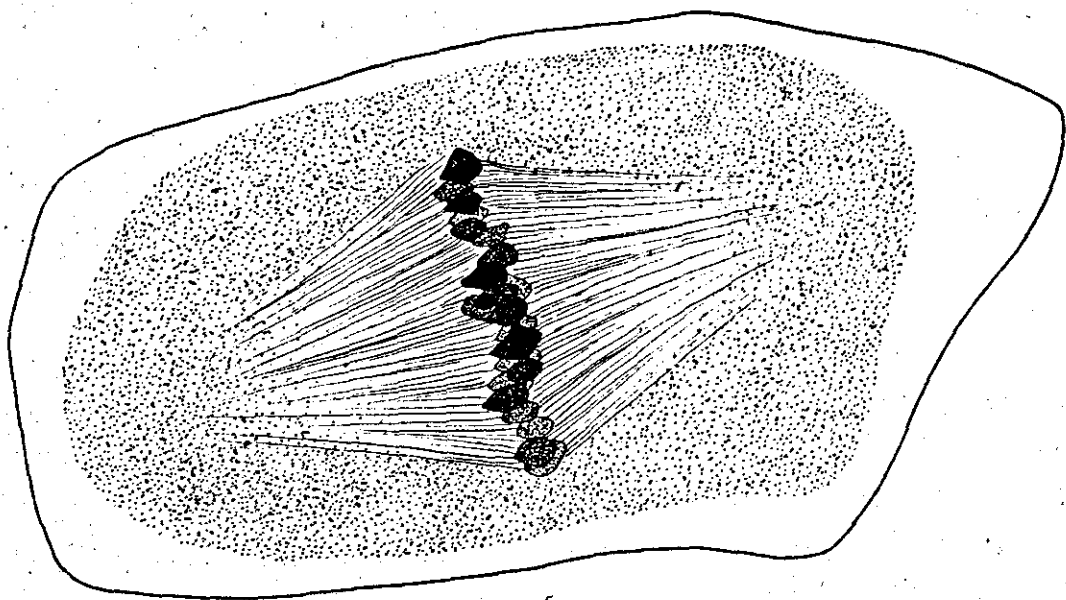


Fig. 14.

Fig. 14. Metaphase van de heterotypische deeling bij *Saccharum spontaneum* van ter zijde gezien. Vergr. 2300  $\times$ .

deze dikwijls niet zuiver in het aequatoriale vlak, hetgeen bij de gemini van *Saccharum spontaneum* wel het geval is. Tellingen van gemini in kernplaten van terzijde gezien zijn totaal onmogelijk, doordat de hoog gelegene de andere te veel bedekken.

Van vier vormen van *S. spontaneum*, die in hun habitus duidelijke verschillen vertoonen, zoowel in bladbreedte, stengeldikte, vorm en beharing van het oog, als vorm en beharing van de glumae, werd het chromosomengetal onderzocht.

<sup>1)</sup> Fig. 11 toont een dwarsdoorsnede van een deel van een helmknop van Glagah Kepandjen, men ziet hier 6 aequatoriale platen tegelijkertijd. Voor het onderzoek van metaphasen zijn steeds dwarsdoorsneden van bloempjes te prefereeren, aangezien meer kernplaten loodrecht op, dan evenwijdig aan de lengte-as van den helmknop gelegen zijn. Voor het diakinesestadium echter zijn lengtedoorsneden te verkiezen.

Verreweg de mooiste kernplaten vertoonde een vorm, ingezameld bij de desa Kepandjen bij Malang; zij is zeer smalbladig en dun stengelig. Hiervan is een kernplaat in fig. 15 afgebeeld, waarin duidelijk 56 chromosomen te tellen zijn. In 26 andere kernplaten werd 24 keer zonder eenigen twijfel het getal 56 vastgesteld, éénmaal bestond twijfel tusschen de getallen 55 en 56, éénmaal werden 57 chromosomen gevonden, doch in het laatste geval was waarschijnlijk reeds een begin van anaphase aanwezig.

Bij een forsche, breedbladige vorm afkomstig van de suikerfabriek *Djatiroto*, werd 12 maal 56 gevonden, 2 maal bestond twijfel tusschen 55 en 56, eenmaal tusschen 56 en 57.

Voor *Glagah alas Kletak III*, een vorm uit het Tenggergebergte, waarvan de chromosomen in de kernplaten veel dichter tegen elkaar

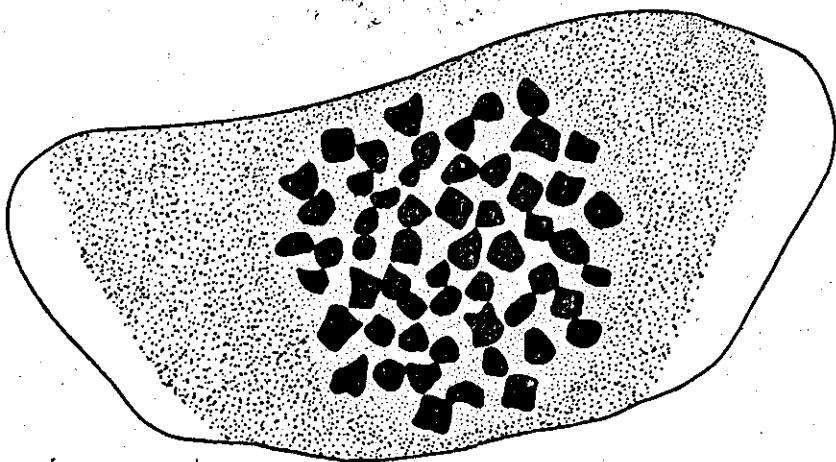


Fig. 15.

Fig. 15. Metaphase van de heterotypische deeling bij *Saccharum spontaneum* (Glagah Kepandjen) vanuit een der polen gezien. Vergr. 2300  $\times$ .

aanliggen, terwijl ook de diameter van de kernplaat kleiner is, werd 3 maal 56 gevonden, 2 keer 57 en eenmaal 55, zoodat ook hier 56 waarschijnlijk het juiste getal is.

Voor *Glagah alas Troeno* van het Ardjoenogebte, waarvan de twee afgebeelde diakinese-figuren (fig. 12 en 13) 56 chromosomen laten zien, werd in de metaphase 4 keer 56 geteld, 2 keer 55, terwijl 2 keer getwijfeld werd tusschen 55 en 56.

Zonder eenigen twijfel is dus het haploide chromosomengetal van *Saccharum spontaneum* 56.

In het volgende deelingsstadium, de anaphase, hebben de chromosomen der gemini van elkander losgelaten en wijken zij naar de polen uiteen. Het aantal anaphasen is in de praeparaten steeds vrij gering, waaruit blijkt, dat de chromosomen de polen snel bereiken.

Zeer zelden ziet men achterblijvende chromosomen: Fig. 16 toont een anaphase van terzijde gezien. In deze cel was de lengte-splitsing der chromosomen, welke gewoonlijk reeds in de anaphase der heterotypische deeling de homotypische deeling voorbereidt, niet te zien.

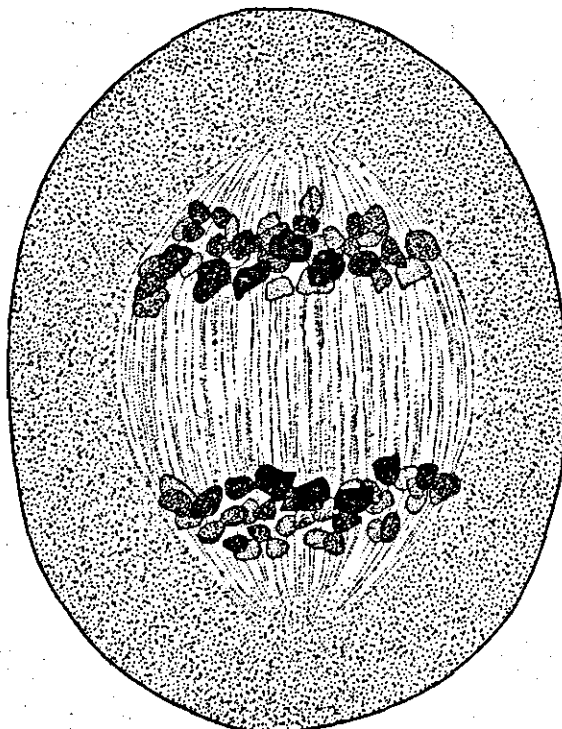


Fig. 16.

Fig. 16. Anaphase van de heterotypische deeling bij *Saccharum spontaneum* (Glagah alas Troeno) van terzijde gezien. Vergr. 2300  $\times$ .

In fig. 17 is een anaphase afgebeeld, vanuit een der polen gezien. De twee chromosomenplaten waren in dezelfde doorsnede, iets scheef gelegen, doch op beide was zeer goed in te stellen. In ieder van hen waren duidelijk 56 chromosomen te tellen, welke op bijna gelijken



Fig. 17.

Fig. 17. Anaphase van de heterotypische deeling bij *Saccharum spontaneum* (Glagah Kepandjen). Vergr. 2300  $\times$ .

afstand de polen genaderd waren, zoodat er geen sprake van was, dat er chromosomen achterbleven. Dat in dit stadium het getal 56 gevonden werd, is het beste bewijs, dat werkelijk 56 gemini in de

pollen-moedercellen gevormd worden. Waren er tusschen de 56 chromatine-elementen, die in de kernplaat gelegen zijn, univalente chromosomen, dan zouden deze zich zóó gedragen, dat men in de anaphase tot andere uitkomsten zou komen, zooals later blijken zal.

Hebben de chromosomen in de telephase de polen bereikt, dan vormen ze hier een dichte massa, waarin ze niet afzonderlijk te onderscheiden zijn (zie fig. 45 pag. 48, die op suikerriet betrekking heeft). Vervolgens worden de dochterkernen gevormd en ontwikkelt

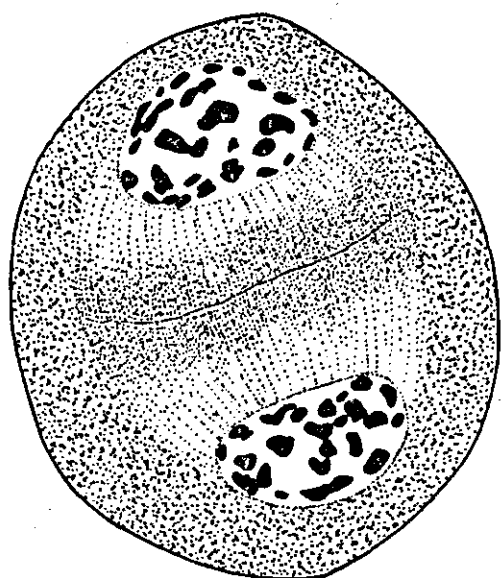


Fig. 18.

Fig. 18. Vorming van den tusschenwand in een diade van *Saccharum spontaneum* (Glagah alas Djatiroto). Vergr. 1750  $\times$ .

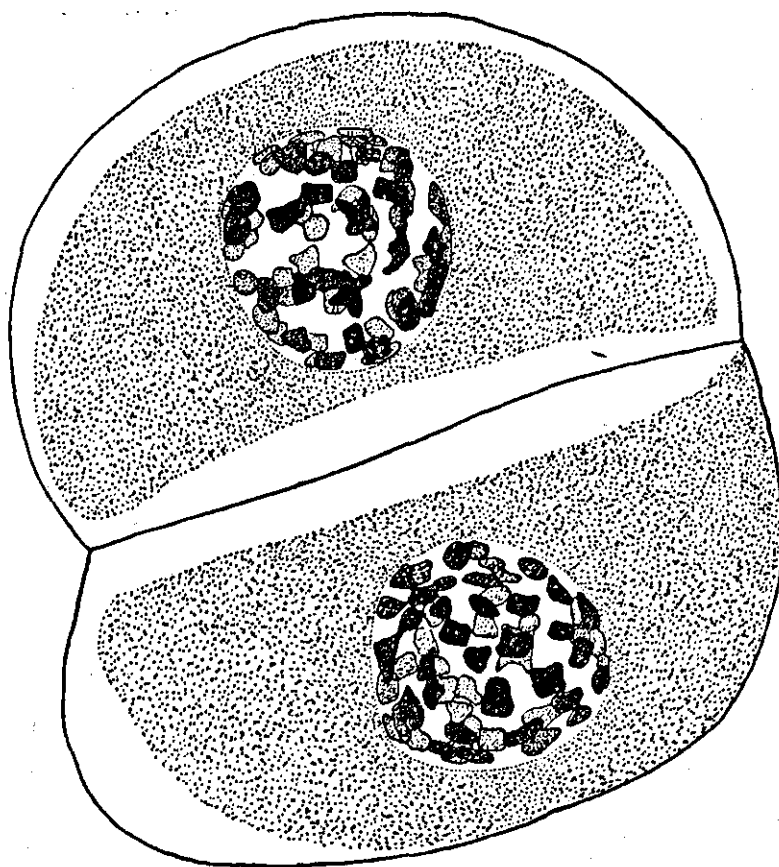


Fig. 19.

Fig. 19. Pollen-diade bij *Saccharum spontaneum*. (Glagah alas Djatiroto). Vergr. 2300  $\times$ .

zich de scheidingswand (zie fig. 18); de dochterkernen komen niet tot een ruststadium. Het vormen van een celwand tijdens de interkinese is iets, dat bij monocotylen algemeen voorkomt, bij dicotylen ontstaan pas celwanden bij de vorming der tetrade. De diade is in fig. 19 te zien; in de twee kernen zijn duidelijk chromosomen waarneembaar, waarvan sommige een kruisvorm vertoonen, ontstaan nadat de chromosomen reeds met de lengtesplitsing zijn begonnen, welke in de homotypische deeling voltooid wordt. Het is onmogelijk de chromosomen hier nauwkeurig te tellen, doordat er te veel over elkander heen liggen.

In de homotypische deeling liggen de kernspoelen meestal met hunne lengteassen vrijwel evenwijdig aan elkander of zij kruisen elkander onder een rechten hoek; zelden ziet men, dat ze elkander onder een scheeven hoek kruisen. In fig. 20 ziet men de twee kernplaten van uit de polen gezien, de chromosomen doen zich voor als klompjes, welke ongeveer even lang als breed zijn. Ze zijn kleiner dan de gemini, liggen vrij dicht op elkander en zijn slechts zelden nauwkeurig te tellen. In dit geval werden in beide platen duidelijk 56 chromosomen vastgesteld. Fig. 21 vertoont het geval, dat de assen der kernspoelen elkander loodrecht kruisen. Daardoor ziet men de eene kern-

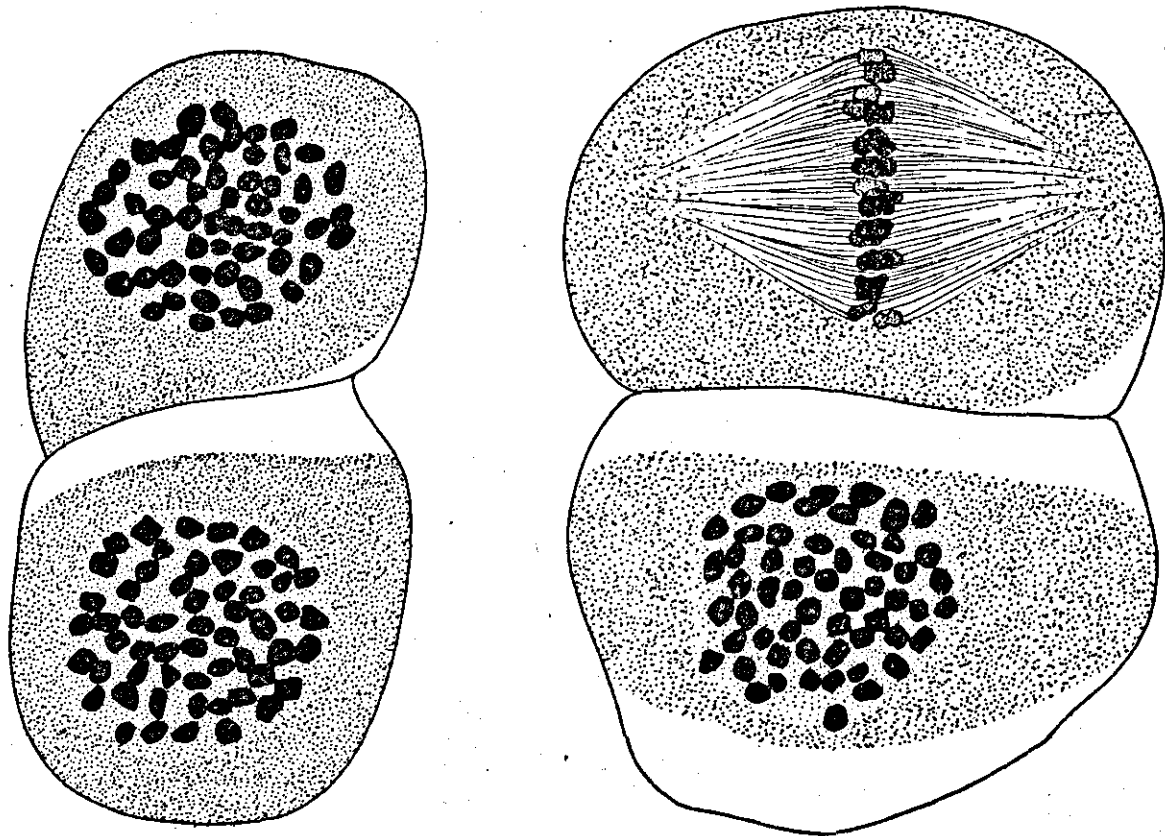


Fig. 20.

Fig. 21.

Fig. 20. Metaphase der homotypische deeling bij *Saccharum spontaneum*. (Glagah alas Djatiroto). Beide kernplaten vanuit de polen gezien. Vergr. 2300  $\times$ .

Fig. 21. Metaphase der homotypische deeling bij *Saccharum spontaneum*. (Glagah alas Djatiroto). Één kernplaat vanuit een der polen gezien, de andere van terzijde. Vergr. 2300  $\times$ .

plaat van terzijde, waarbij de chromosomen zich als korte, eenigszins ingesnoerde lichaampjes voordoen. In de andere plaat, vanuit een der polen gezien, zijn 57 chromosomen geteekend, hetgeen waarschijnlijk hierop berust, dat een der chromosomen reeds overlangs gesplitst is.

Fig. 22 vertoont de anaphase der homotypische deeling; het juiste aantal der chromosomen is hier niet aan te geven, doordat zij elkaar te veel bedekken. De tekening werd echter vervaardigd om aan te toonen, dat er ook hier geen sprake van achterblijvende chromosomen is.



Het ontstaan van de tetrade, waarbij de celwanden gevormd worden en chromosomen in de vier kernen te zien zijn, is afgebeeld in fig. 23, terwijl fig. 24 ons de voltooide tetrade laat zien. Jonge stuifmeelkorrels, kort na het uiteenvallen van de tetrade zijn in fig. 25 afgebeeld.

De figuren geven afbeeldingen van normale, algemeen voorkomende deulingsstadia van pollen-moedercellen van *Saccharum spontaneum*. Deelingen, die op een andere wijze verlopen kwamen bij de onderzochte vormen dezer soort niet voor. Slechts zeer zelden werden kleine onregelmatigheden in de deeling aangetroffen.

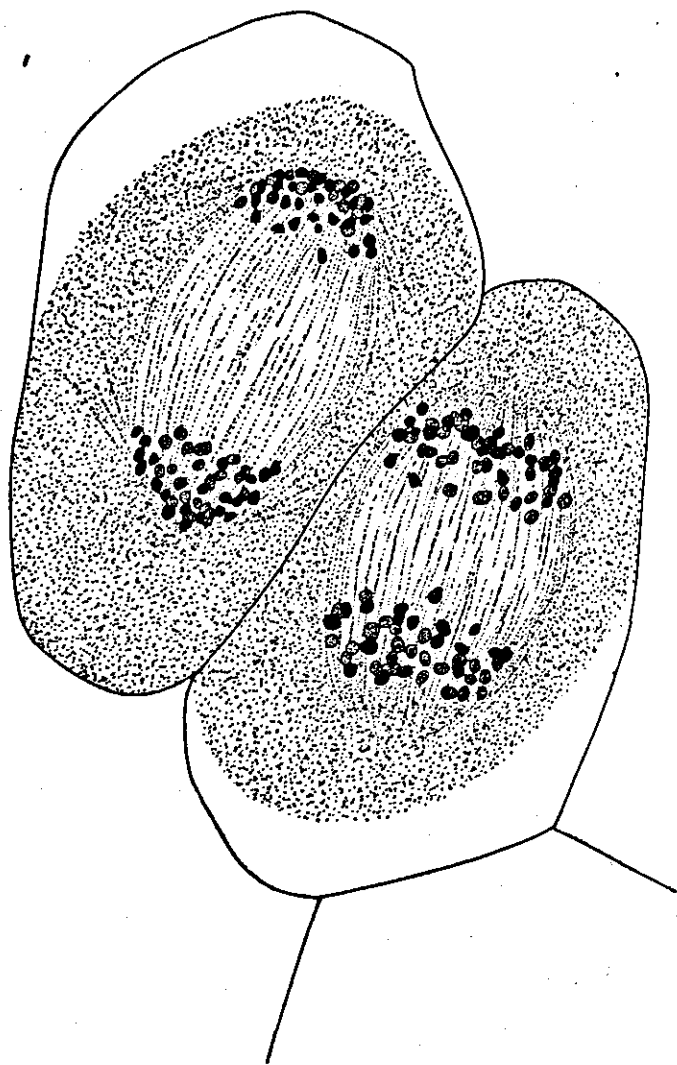


Fig. 22.

Fig. 22. Anaphase der homotypische deeling bij *Saccharum spontaneum* (Glagah alas Djatiroto) van terzijde gezien. Vergr. 2300  $\times$ .

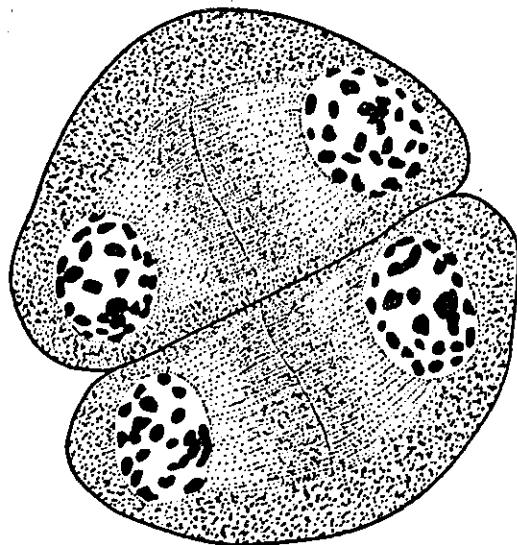


Fig. 23.

Fig. 23. Vorming van de tusschenwanden in een pollen-tetrad. (Glagah alas Djatiroto). Vergr. 1750  $\times$ .

Uit het bovenstaande volgt dus :

1. Bij *Saccharum spontaneum* heeft een volkomen normale reductie-deeling plaats.
2. In de prophase dezer deeling ontstaan 56 chromosomenparen.
3. In de kernplaten der homotypische deeling zijn 56 chromosomen aanwezig.

4. Als gevolg hiervan krijgen de kernen der pollenkorrels 56 chromosomen.

In kernplaten van de vegetatieve celdeeling uit worteltoppen was chromosomentelling onmogelijk, aangezien de somatische chromosomen dun, lang en gekromd zijn en over elkander heen liggen, waardoor een hoogst onduidelijk beeld ontstaat.

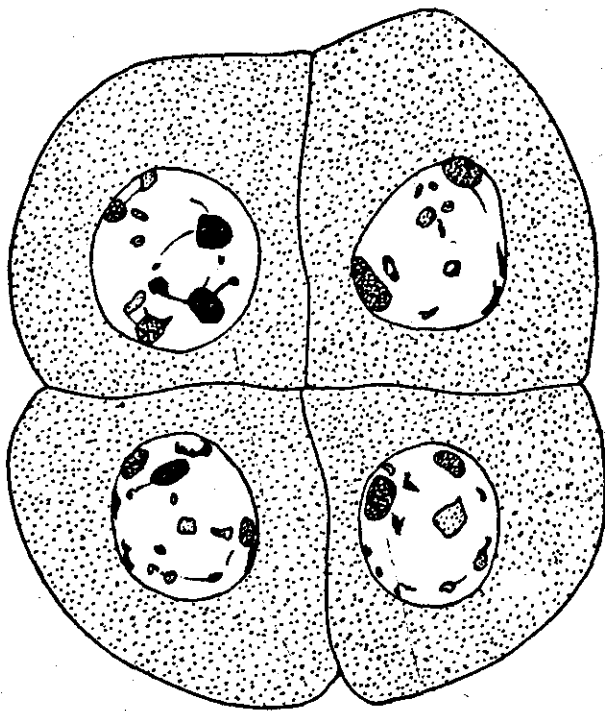


Fig. 24.

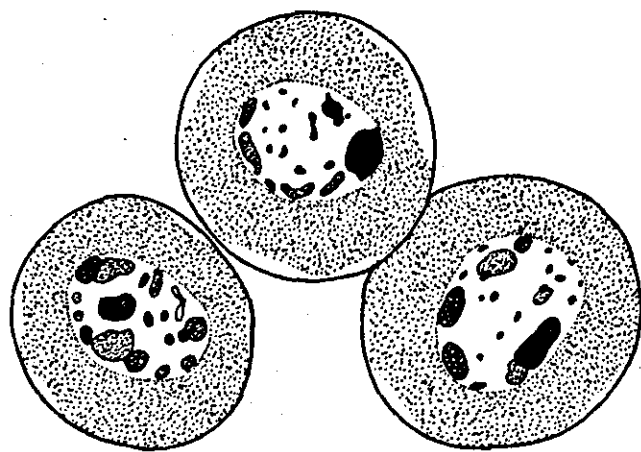


Fig. 25.

Fig. 24. Pollen-tetrade van *Saccharum spontaneum*. (Glagah alas Djatiroto). Vergr. 1750  $\times$ .

Fig. 25. Jonge pollenkorrels van *Saccharum spontaneum*. (Glagah alas Djatiroto). Vergr. 1750  $\times$ .

### § 3. HET CHROMOSOMENGETAL VAN *SACCHARUM OFFICINARUM* L.

Bij vergelijking van kernen van pollen-moedercellen van *S. officinarum* met die van *S. spontaneum* valt het op, dat gedurende de diakinese die van suikerriet duidelijk kleiner zijn dan die van glagah en dat er tevens minder gemini in voorkomen. Bij de onderzochte suikerriet-variëteiten blijkt dan ook het haploide chromosomengetal 40 te bedragen. Ten gevolge van onregelmatigheden in de reductiedeeling echter, worden dikwijls getallen gevonden, die van dit getal 40 afwijken. Er zijn variëteiten, waarbij geheel regelmatige reductiedeeling der pollen-moedercellen steeds vergezeld wordt door onregelmatige, bij andere verloopt de reductiedeeling steeds onregelmatig. Bij het *Ardjoenriet*, waarbij zoowel de regelmatige als de onregelmatige deeling voorkomt, worden duidelijke deelingsfiguren aangetroffen. Het *Groen*

*Duitsch Nieuw Guinea-riet* geeft eveneens zeer duidelijke beelden van kerndeeling te zien, doch hier is het deelingsverloop steeds onregelmatig en valt dit onregelmatige deelingsverloop meer op dan bij *Ardjoeno*. Daarom zal eerst het regelmatige deelingsverloop behandeld worden bij *Ardjoeno*, vervolgens het onregelmatige bij *G.D.N.G.* Daarna wordt de reductiedeeling van *Fidji*, *Batjan* en *Bandjermasin hitam* beschreven. Ten slotte zal een geval van deeling van pollen-moedercellen gegeven worden, waarbij men eigenlijk in het geheel niet meer van reductiedeeling kan spreken.

### **De regelmatige reductiedeeling der pollen-moedercellen bij het Ardjoeno-riet.**

Indien de deeling der pollen-moedercellen bij dit riet normaal verloopt, komen tijdens de diakinese 40 chromatine-elementen voor. De figuren 26 en 27 geven kernen weer, waarbij dit het geval is. Men ziet, dat

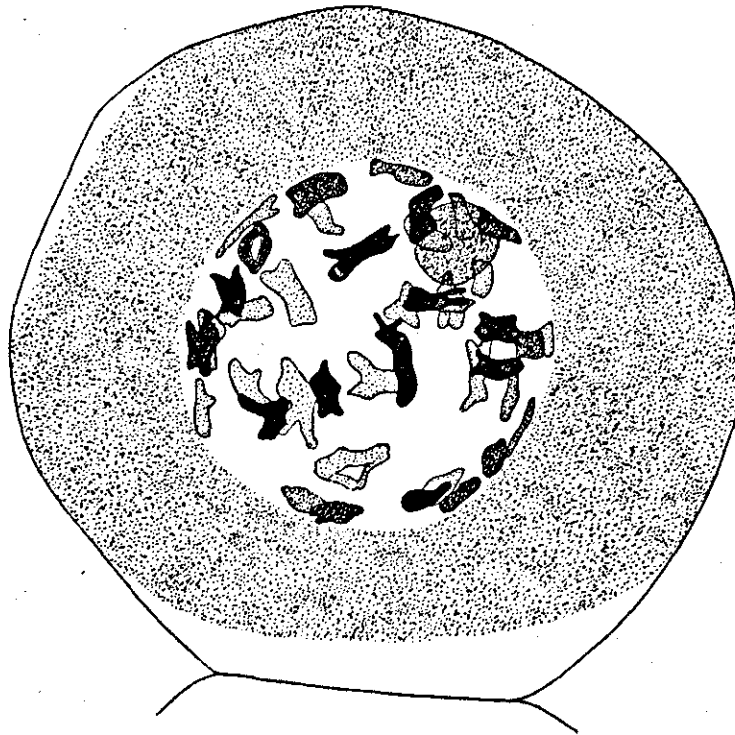


Fig. 26.

Fig. 26. Diakinese bij Ardjoeno. Vergr. 2300  $\times$ .

beide kernen duidelijk kleiner zijn dan die, welke voor glagah werden afgebeeld (fig. 12 en 13). In fig. 26 kan men duidelijk de bivalentie van vele chromosomen herkennen; dit is echter niet bij alle mogelijk, vooral niet bij eenige, welke in de afbeelding aan den rand van de kern geteekend zijn. Evenals bij glagah kan bij suikerriet de nucleolus een of meer chromosomen bedekken. Ook in deze kern levert de nucleolus moeilijkheden op; in de teekening zijn even beneden dit

lichaampje drie chromosomen over elkander geteekend, terwijl de nucleolus over drie chromosomen heen ligt; toch waren deze alle zichtbaar. In fig. 27 is de bivalentie bij vrijwel alle chromosomen te zien; onder de nucleolus ligt een chromosoom, waarvan slechts een deel te zien is. Geheel links, iets naar onder de figuur bedekt een hoog gelegen bivalent chromosoom een laag gelegen zoodanig, dat de bivalentie hiervan in de tekening niet te zien is; in het microscopisch beeld was echter de dubbele structuur duidelijk waar te nemen.

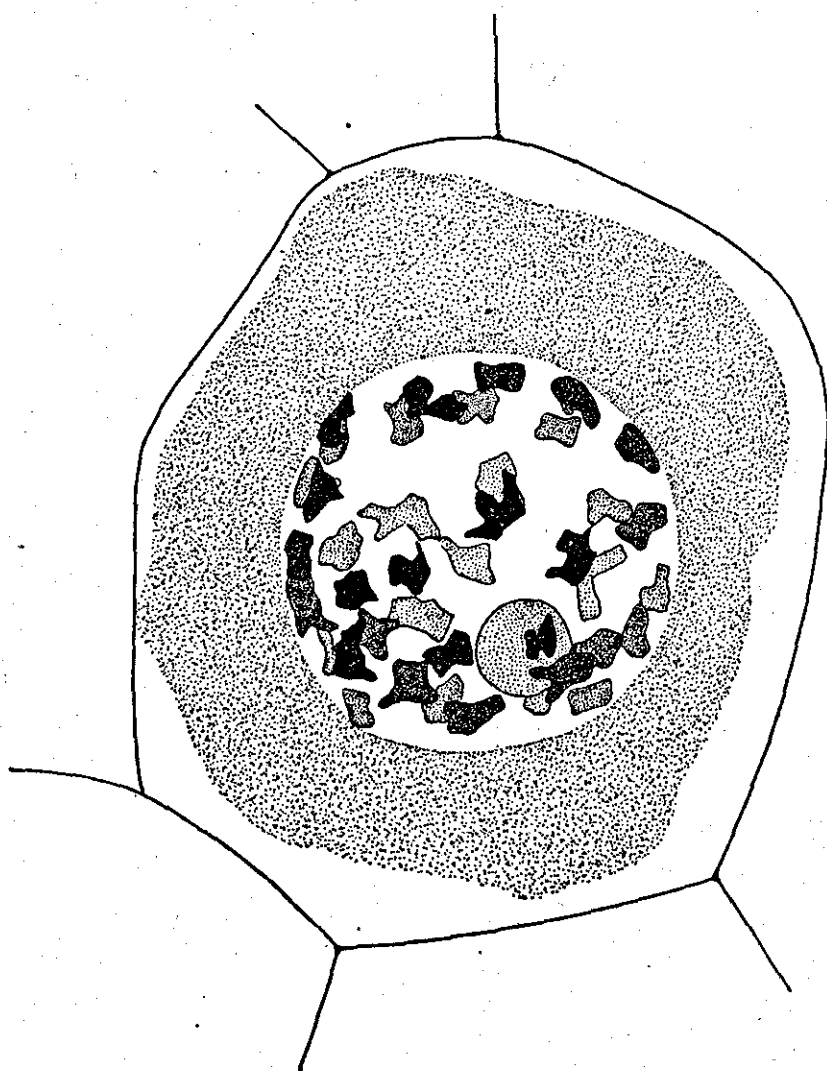


Fig. 27.

Fig. 27. Diakinese bij *Ardjoeno*. Vergr. 2300  $\times$ .

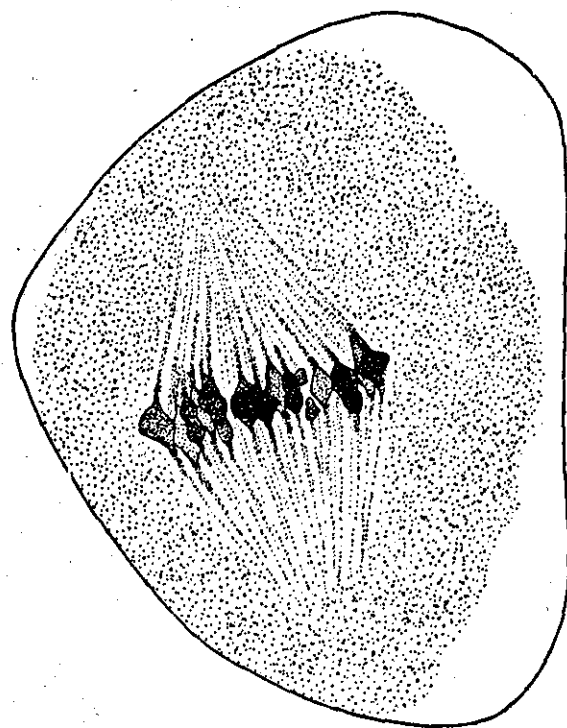


Fig. 28.

Fig. 28. Metaphase der heterotypische deeling bij *Ardjoeno* van terzijde gezien. Vergr. 2300  $\times$ .

Bekijkt men kernplaten van *Ardjoeno* van terzijde, dan valt het op, dat de chromosomen minder regelmatig in één vlak gelegen zijn dan die van *glagah*. De gemini zijn tendeele zeer kort en ruitvormig; andere zijn iets langer en vertoonen een duidelijke insnoering. Bij de laatste staan de twee chromosomen op het punt van elkander los te laten. Vrijwel steeds is dit zelfs bij eenige reeds gebeurd. Fig. 28

geeft een afbeelding van een dergelijke kernplaat. Ook hier was het natuurlijk onmogelijk alle chromosomen aan te geven.

Doordat de chromosomen der gemini in de kernplaat dus niet geheel gelijktijdig van elkander loslaten is het onmogelijk kernplaten in poolaanzicht te vinden, waarin de chromosomen zoo gelijkmatig gelegen waren als dit bij *glagah* het geval was. Tellingen zijn daardoor moeilijker. Men moet steeds gemini onderscheiden van chromosomen, welke al in begin van anaphase zijn. Van de laatste ziet men er natuurlijk telkens twee bij verschil van instelling, die van de pool uitgezien boven elkander gelegen zijn. Doordat van zulk een tweetal het eene

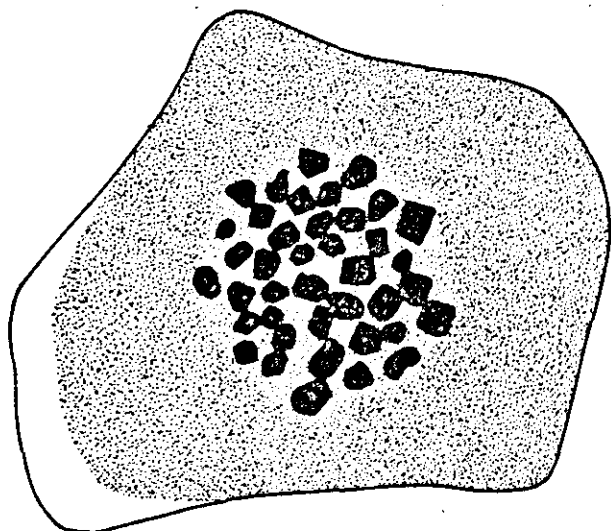


Fig. 29.

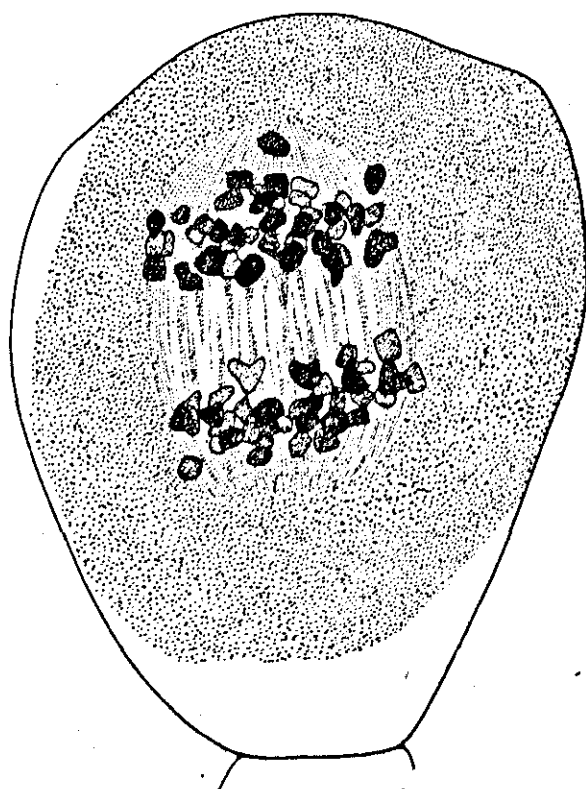


Fig. 30.

Fig. 29. Metaphase der heterotypische deeling bij Ardjoeno (regelmatige deeling) vanuit een der polen gezien. Vergr. 2300  $\times$ .

Fig. 30. Anaphase der heterotypische deeling bij Ardjoeno (regelmatige deeling) van terzijde gezien. Vergr. 2300  $\times$ .

chromosoom weleens iets ten opzichte van het andere verschoven is, kan dit aanleiding zijn tot het maken van fouten in de telling, doordat men ze aanziet voor twee gemini. In fig. 29 is een kernplaat afgebeeld, waarin zonder eenigen twijfel 40 chromosomen aanwezig zijn. Ze zijn alle bij één instelling van den microscoop zichtbaar, hoewel sommige iets wazig. Ook hier waren eenige en wel juist de kleinste in een eerste begin van anaphase; doordat telkenmale het eene chromosoom tijdens de anaphase het andere bedekte, kon slechts het bovenste afgebeeld worden.

Bij 21 metaphasetellingen werd het getal 40 gevonden; eenmaal bestond twijfel tusschen 39 en 40, tweemaal tusschen 40 en 41.

Fig. 30 geeft een afbeelding van een anaphase van terzijde gezien; doordat sommige chromosomen andere geheel bedekken was het onmogelijk alle in tekening te brengen. Men ziet, dat hier de chro-



Fig. 31.

Fig. 31. Anaphase der heterotypische deeling bij Ardjoeno vanuit een der polen gezien. Vergr. 2300  $\times$ .



Fig. 32.

Fig. 32. Anaphase der heterotypische deeling bij Ardjoeno vanuit een der polen gezien. Vergr. 2300  $\times$ .

mosomen geheel regelmatig naar de polen uiteenwijken, zonder dat chromosomen achter blijven. De figuren 31 en 32 vertoonen anaphasen van *Ardjoeno* vanuit een pool gezien. Bij beide lagen de twee chromosoom-groepen in één doorsnede. In iedere groep waren 40 chromosomen aanwezig; op den aequator achterblijvende chromosomen ont-

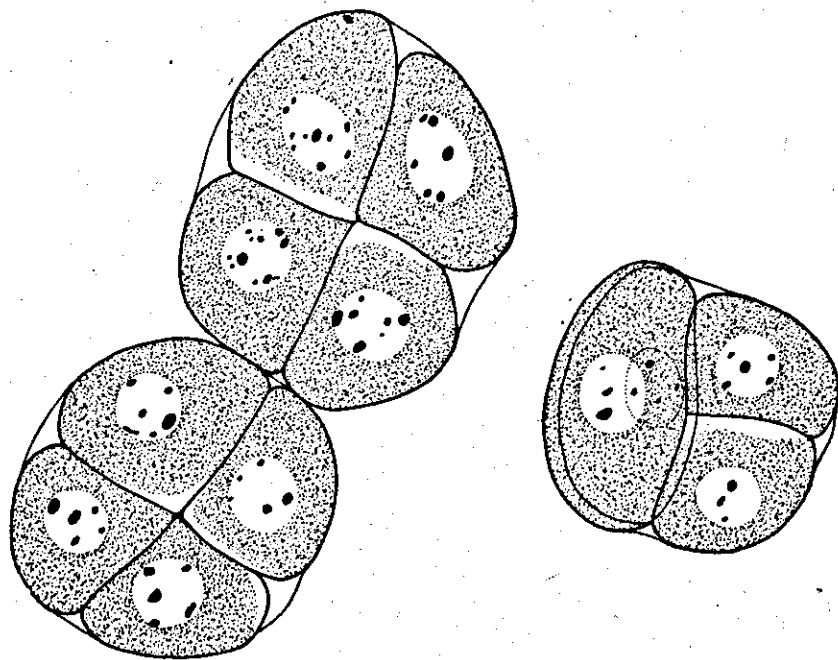


Fig. 33.

Fig. 33. Drie pollen-tetraden bij Ardjoeno. Vergr. 1750  $\times$ .

braken. Het feit, dat in de anaphase dezer cellen tweemaal 40 chromosomen voorkomen, bewijst volkomen, dat bij deze cellen in de diakinese en metaphase 40 chromosomenparen aanwezig waren, waardoor dus het diploide chromosomengetal op 80 gesteld moet worden.

Op de anaphase volgt bij *Ardjoeno* een telophase, die geheel overeenkomt met die, welke voor *G. D. N. G.* in fig. 45 is afgebeeld. De chromosomen liggen in een massa aan de polen, waarin zij niet meer afzonderlijk te onderscheiden zijn.

De diade is kleiner dan die van *S. spontaneum*.

In de homotypische deeling zijn de chromosomen niet nauwkeurig te tellen, doordat ze zeer dicht tegen elkander liggen.

In fig. 33 ziet men 3 pollen-tetraden van *Ardjoeno*. Bij de twee linksche, die nog verband met elkander houden, hetgeen veel voorkomt bij *Saccharum*, waren gedurende de vorming, de lengteassen der kernspoelen evenwijdig van elkander gelegen; bij de rechtsche kruisten deze assen elkander. Het eerste type is veel meer algemeen dan het tweede. Het komt slechts zelden voor, dat de assen elkander onder een scheeven hoek kruisen. Tetraden als de hier afgebeelde komen eveneens bij de andere suikerrietsoorten voor, welke hier behandeld zullen worden. Ze zijn duidelijk kleiner dan die van *glagah*.

#### De onregelmatige reductiedeeling bij het Groen Duitsch Nieuw Guinea-riet.

De onregelmatigheid van de reductiedeeling bestaat daarin, dat in de prophase der deeling van een willekeurig aantal chromosomen de paring achterwege blijft. In de metaphase komen dan naast gemini ongepaarde chromosomen voor. In de anaphase wijken de chromosomen, van de gemini afkomstig, regelmatig naar de polen uiteen; de ongepaarde chromosomen splitsen in het algemeen overlangs. Het eindresultaat is, dat de kernen der pollencellen waarschijnlijk meer dan 40 chromosomen krijgen. Dit zal weder aan de hand van figuren uitgelegd worden. In fig. 34 is een schijnbaar geheel normale diakinese-kern van *G. D. N. G.* afgebeeld, waarin 40 chromatine-elementen voorkomen. De gemini zijn hier sterk ingekort, toch is bij vele de bivalentie nog te zien. Aan de rechterzijde van de figuur liggen twee vrij kleine, bij hooge instelling zichtbare, chromosomenparen, die duidelijk uit twee deelen opgebouwd zijn. In de figuur lijken deze deelen een geheel te vormen; in het microscopisch beeld zijn ze bij een gering verschil van instelling scherp te zien en schijnt het, dat er een kleine afstand tusschen de deelen bestaat. Hetzelfde is het geval bij het lichtgrijs getinte paar, hetwelk onder het zwart getinte geminus ligt, dat zich boven de nucleolus bevindt. Bij *S. spontaneum* kan het eveneens voorkomen, dat de chromosomen van een geminus niet geheel tegen elkander aan liggen; bij suikerriet echter kan dit verschijnsel in veel

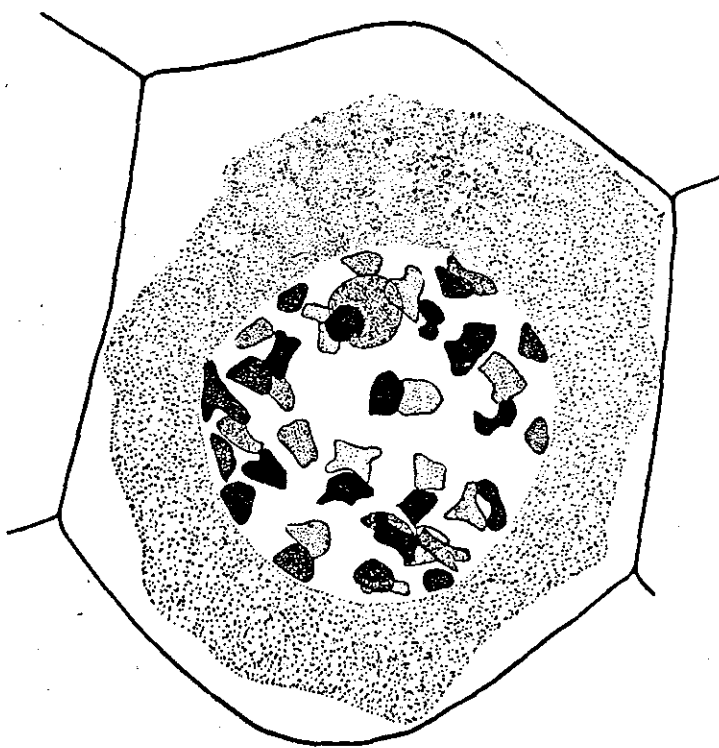


Fig. 34.

Fig. 34. Diakinese bij Groen Duitsch Nieuw Guinea. Vergr. 2300  $\times$ .

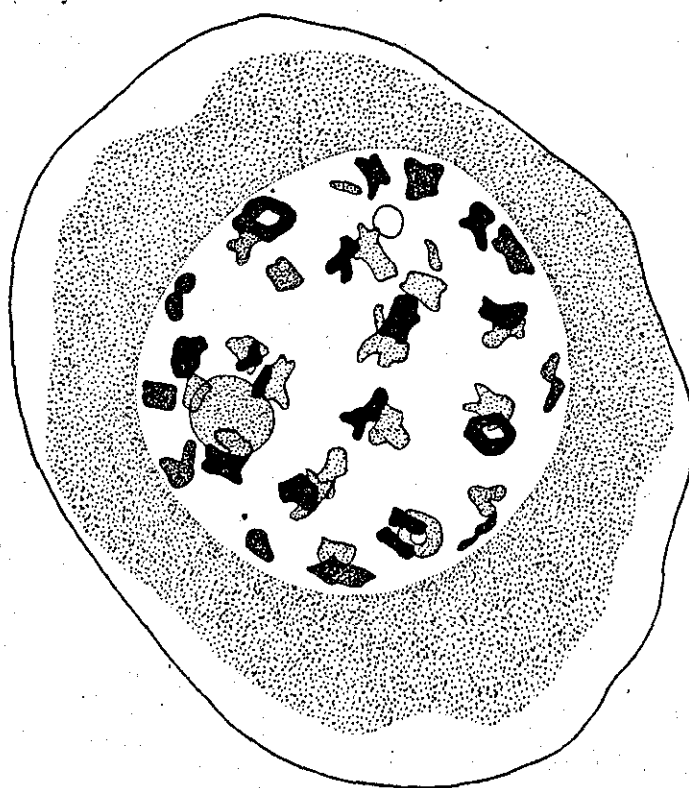


Fig. 35.

Fig. 35. Diakinese bij Groen Duitsch Nieuw Guinea (onregelmatige deeling). Vergr. 2300  $\times$ .



duidelijker mate optreden. Het kan voorkomen, dat bij suikerriet een deel der chromosomen wel twee aan twee gerangschikt ligt, zonder dat deze tot gemini verbonden zijn. Dikwijls liggen de twee chromosomen van een stel parallel. Fig. 35 geeft een afbeelding van een kern van *G. D. N. G.* waarbij dit het geval is. Van 35 chromosomen is de bivalentie vrijwel zeker. Behalve deze, zijn 10, duidelijk kleinere, univalente chromosomen aanwezig. Rechts van den nucleolus liggen er twee vrijwel parallel, die bij hooge instelling voor den dag treden. Hetzelfde vindt men in de figuur links, iets naar onder. Bij twee paren, die onderaan in de figuur voorkomen en welke tegen den kernwand aan geteekend zijn, is het eveneens zeker, dat de chromosomen gescheiden liggen. Ten slotte ziet men bij lage instelling, twee zeer smalle, zonder eenigen twijfel univalente chromosomen op vrij grooten afstand van elkander gelegen. Een kleine geheel doorschijnende nucleolus ligt midden tusschen hen in. Ook van deze chromosomen is het vrijwel zeker, dat zij bij elkander behooren. Indien deze 10 chromosomen wel tot paren verbonden waren geweest, dan zouden dus in deze kern 40 gemini gelegen hebben. Dikwijls is het aantal chromosomen, dat ongepaard blijft, nog grooter, zoodat de microscopische beelden nog meer overtuigend zijn, maar tevens worden deze beelden dan zóó ingewikkeld, dat meestal het totaal aantal univalente en bivalente chromosomen niet meer met volkomen nauwkeurigheid te bepalen is. In fig. 36 ziet men een dergelijk geval. Bovenaan in de kern is een kluitje van uni- en bivalente chromosomen geteekend, waarvan het microscopisch beeld in duidelijkheid te wenschen over laat. In het midden van de kern vindt men bij hooge instelling 4 stellen chromosomen, waar de paring achterwege gebleven is, bij lage instelling vindt men er drie, waarvan één stel onder den nucleolus ligt. Het is niet onwaarschijnlijk, dat in totaal 27 gemini en 13 stellen ongepaarde chromosomen aanwezig zijn.

Men zou nu kunnen veronderstellen, dat de univalente chromosomen nog tot paring over moeten gaan. Dit is zeker niet het geval, want ook in de metaphase en anaphase vindt men de ongepaarde chromosomen terug. Het schijnt, dat bij deze de affiniteit ten opzichte van elkander verzwakt is. Ook is het niet onmogelijk, dat aanvankelijk in de prophase de chromosomen wel verbonden geweest zijn.

Men vindt bij *G. D. N. G.* in vrijwel alle gevallen ongepaarde chromosomen in de diakinesekernen; de kern in fig. 34 afgebeeld is als een uitzonderingsgeval te beschouwen en zelfs daar lagen waarschijnlijk niet alle chromosomen geheel tot paren gebonden. Het kan bij *G. D. N. G.* voorkomen, dat vrijwel alle chromosomen in de diakinese ongepaard blijven. Dit verschijnsel is echter uitzondering en leidt tot een geheel

abnormaal deelingsverloop van de pollen-moedercellen, waarbij geen normale tetraden en stuifmeelkorrels ontstaan. Praeparaten waarin dit gevonden wordt toonen echter zeer veel abnormale deelingsfiguren. Pas aan het einde van deze paragraaf zal op deze deeling teruggekomen worden. De deeling, waarbij in de prophase naast bivalente univalente chromosomen kunnen voorkomen, zal hier nu verder behandeld worden. Deze leidt niet tot de vorming van abnormale tetraden.

Bekijkt men kernplaten van *G. D. N. G.* van terzijde dan valt het op, dat de chromosomen niet zuiver in het aequatoriale vlak liggen. Ten deele kan dit als oorzaak hebben, dat sommige chromosomen niet

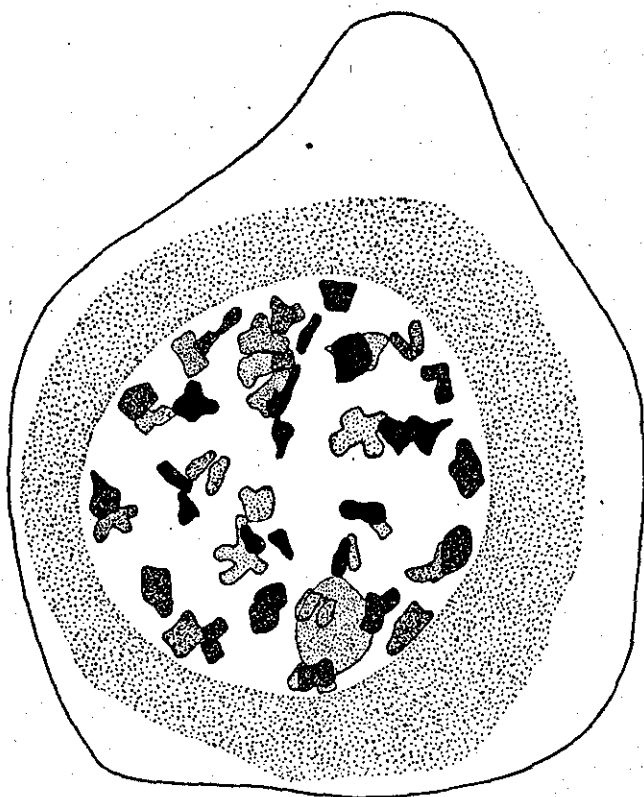


Fig. 36.

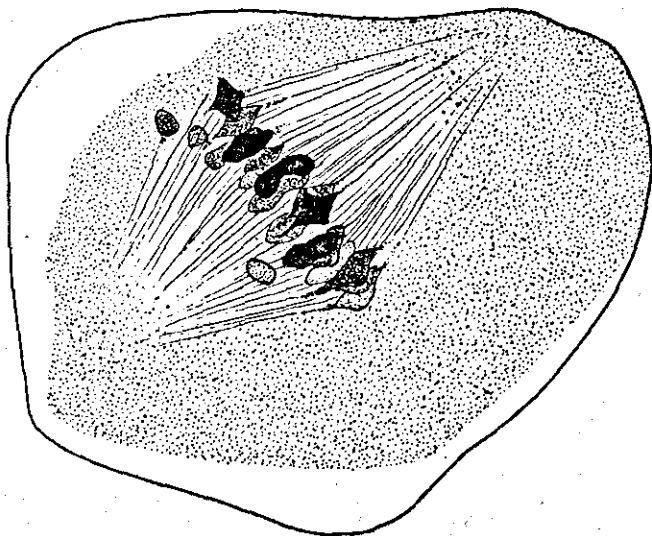


Fig. 37.

Fig. 36. Diakinese bij Groen Duitsch Nieuw Guinea (onregelmatige deeling). Vergr. 2300  $\times$ .

Fig. 37. Metaphase der heterotypische deeling bij Groen Duitsch Nieuw Guinea (onregelmatige deeling), Vergr. 2300  $\times$ .

meer in gemini gepaard liggen, maar reeds in een begin van anaphase zijn; men ziet echter ook chromosomen in of iets buiten den aequator liggen, die kleiner zijn dan gemini, een ongeveer ronden vorm hebben en alleen gebleven zijn. Dit zullen univalente chromosomen zijn, die in de diakinese ongepaard bleven. In fig. 37 ziet men drie van deze iets beneden de kernplaat liggen. De chromosomen in de kernplaat vertoonen duidelijk den geminusvorm, ze zijn dus alle bivalent.

Bij het bekijken van anaphasen van *G. D. N. G.* valt het op, dat steeds tusschen de twee naar de polen uiteenwijkende chromosoomgroepen

chromosomen voorkomen, die achterblijven en in vele gevallen nog bij den aequator liggen. Dikwijls is hierbij te zien, dat de achterblijvende chromosomen in twee ongeveer even groote deelen splitsen. Vergelijkt men de grootte van de achterblijvende chromosomen met die der chromosomen, welke de polen naderen, dan valt het op, dat in het algemeen de achterblijvende chromosomen ongesplitst even groot zijn als de chromosomen bij de polen: na de splitsing zijn de helften iets kleiner. Dit maakt het hoogst waarschijnlijk, dat de achterblijvende chromosomen die chromosomen zijn, welke in de kernplaat univalent waren en dat de chromosomen bij de polen van gemini afkomstig zijn. Zooals uit het laatste hoofdstuk zal blijken hebben ook andere onderzoekers geheel analoge anaphasefiguren gevonden bij planten, waarbij in de prophase der deeling van de pollen-moedercellen gemini naast

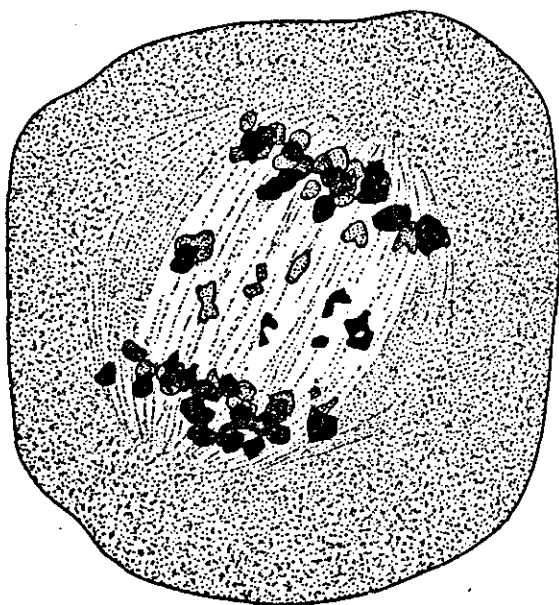


Fig. 38.

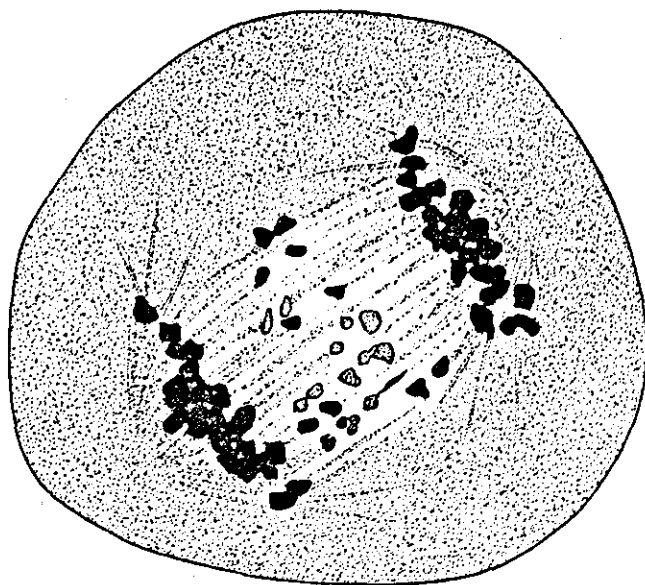


Fig. 39.

Fig. 38. Anaphase der heterotypische deeling bij Groen Duitsch Nieuw Guinea (onregelmatige deeling). Vergr. 2300  $\times$ .

Fig. 39. Anaphase der heterotypische deeling bij Groen Duitsch Nieuw Guinea (onregelmatige deeling). Vergr. 2300  $\times$ .

ongepaarde chromosomen voorkomen. Ook zij kwamen tot de conclusie, dat de achterblijvende chromosomen de univalente waren. Van deze chromosomen konden wij waarnemen, dat zij overlangs splitsen. Dat bij suikerriet werkelijk *overlangsche* splitsing plaats heeft, is niet met zekerheid vast te stellen vanwege de kleinheid der chromosomen, het is echter wel waarschijnlijk.

Fig. 38 geeft een beeld van een anaphase van *G. D. N. G.*, waarin de achterblijvende chromosomen alle nog in de nabijheid van den aequator gelegen zijn. Sommige vertoonen reeds splitsing. In fig. 39

ziet men de chromosoomgroepen iets dichtër de polen genaderd, terwijl de achterblijvende vrijwel alle gesplitst zijn, maar de chromosoomhelften, die in het algemeen duidelijk kleiner zijn dan de chromosomen bij de polen, liggen nog dicht bij den aequator. In fig. 40 ziet men, dat de van gemini afstammende chromosomen de polen vrijwel bereikt hebben, terwijl de ongepaarde door de geheele spoel verspreid liggen. Voor een deel zijn deze laatste in twee helften gesplitst; andere vertoonen nog geen splitsing; van sommige schijnt het, dat ze in segmenten uit elkaar vallen.

Hoe de ongepaarde chromosomen zich in de anaphase gedragen, is

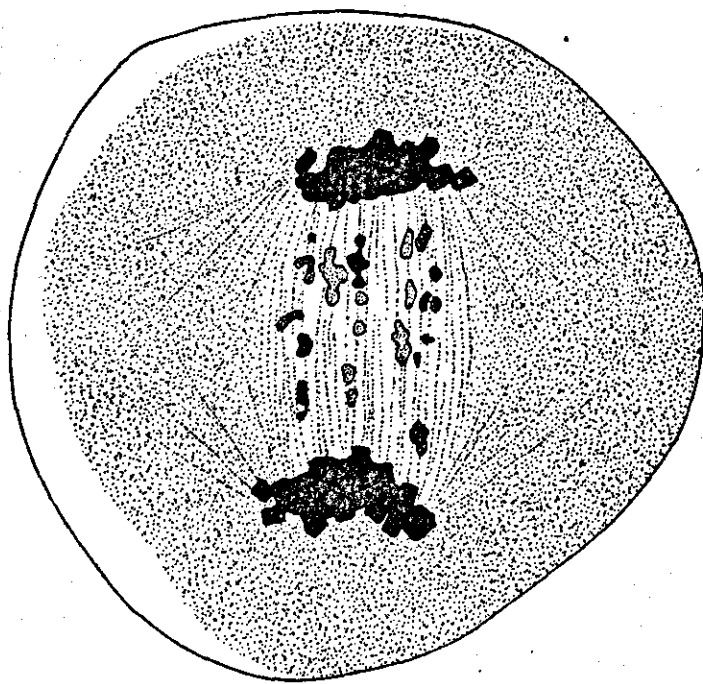


Fig. 40.

Fig. 40. Anaphase van de heterotypische deeling bij Groen Duitsch Nieuw Guinea (onregelmatige deeling). Vergr. 2300  $\times$ .

niet altijd geheel duidelijk, waarschijnlijk is het, dat het meerendeel overlangs splitst, waarbij van ieder chromosoom de twee helften elk naar een pool uiteenwijken. Het schijnt echter ook enkele malen te gebeuren, dat ze in meerdere segmenten uiteenvallen, terwijl men het niet voor uitgesloten moet houden, dat ongepaarde chromosomen wel eens ongedeeld een der polen bereiken. Waar het echter vooral op aankomt is de ongepaarde chromosomen met zekerheid aan te toonen en het blijkt, dat ze zoowel in de diakinese, als in de metaphase en anaphase voorkomen.

Bestudeert men de kernplaten van *G. D. N. G.*, vanuit de polen gezien, dan zijn de ongepaarde chromosomen niet altijd van de gemini te onderscheiden. De chromosomen zijn hier dikwijls onregelmatig ge-

legen, vaak hebben bij een deel der gemini de chromosomen al van elkaar losgelaten en vertoonen zij een eerste begin van anaphase, terwijl ook ongepaarde chromosomen iets onder of boven het aequatoriale vlak kunnen liggen. Dit maakt telling moeilijk; toch zijn wel degelijk platen te vinden, waarin men het chromosomengetal kan bepalen. Door dit te doen komt men weder tot verschillende uitkom-

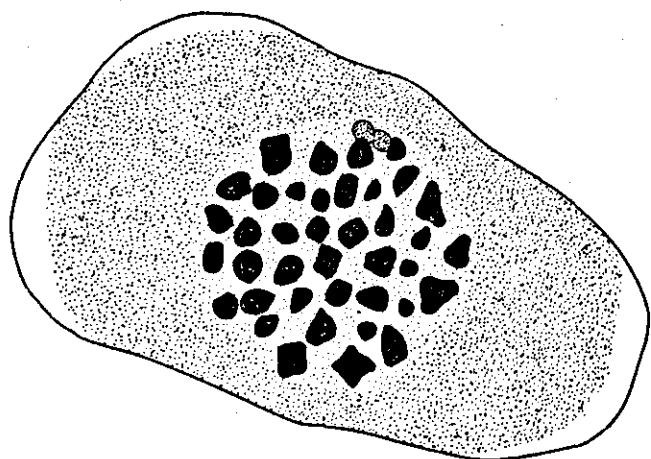


Fig. 41.

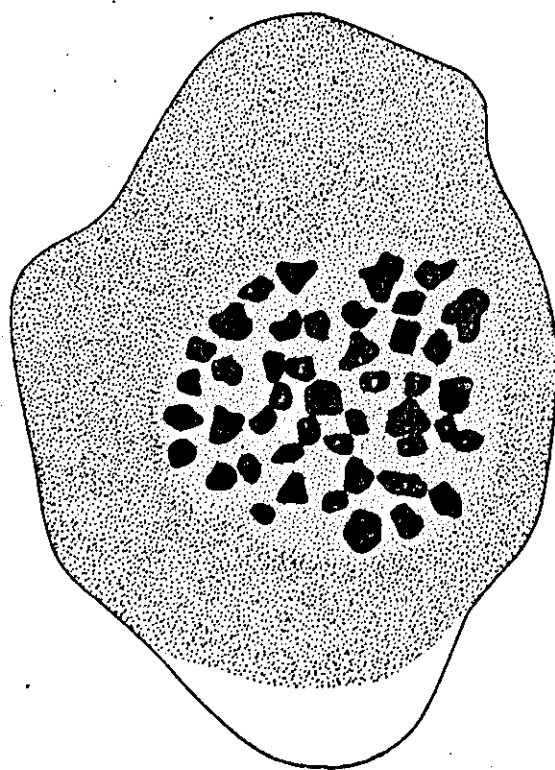


Fig. 42.



Fig. 43.

- Fig. 41. Kernplaat van de heterotypische deeling bij Groen Duitsch Nieuw Guinea vanuit een der polen gezien. Vergr. 2300  $\times$ .  
 Fig. 42. Metaphase der heterotypische deeling bij Groen Duitsch Nieuw Guinea vanuit een der polen gezien (onregelmatige deeling). Vergr. 2300  $\times$ .  
 Fig. 43. Metaphase der heterotypische deeling bij Groen Duitsch Nieuw Guinea vanuit een der polen gezien (onregelmatige deeling). Vergr. 2300  $\times$ .

sten, welke getallen van 40 of hoger opleveren; getallen beneden 40 heb ik echter nooit gevonden. Ook het getal 40 zelf kon niet met zekerheid aangetoond worden. Fig. 41 geeft een beeld van een kernplaat, waarin in het aequatoriale vlak 39 chromosomen liggen, die ten deele al een eerste begin van anaphase vertoonen, doch waarvan dit,

door het over elkaar heen vallen der uiteenwijkende chromosomen, niet in tekening te brengen was; 3 micron beneden de aequatoriale plaat ligt een chromatine-element, dat een duidelijk dubbele structuur vertoont en misschien een geminus is, doch waarschijnlijker uit twee vlak naast elkander gelegen ongepaarde chromosomen bestaat. Zeer waarschijnlijk komen in deze kernplaat dus 39 gemini en twee ongepaarde chromosomen voor. In fig. 42 ziet men een kernplaat, waarin 45 chromosomen zijn afgebeeld. Een deel dezer chromosomen moet univalent zijn, hoewel deze niet duidelijk van de bivalente te onder-



Fig. 44.

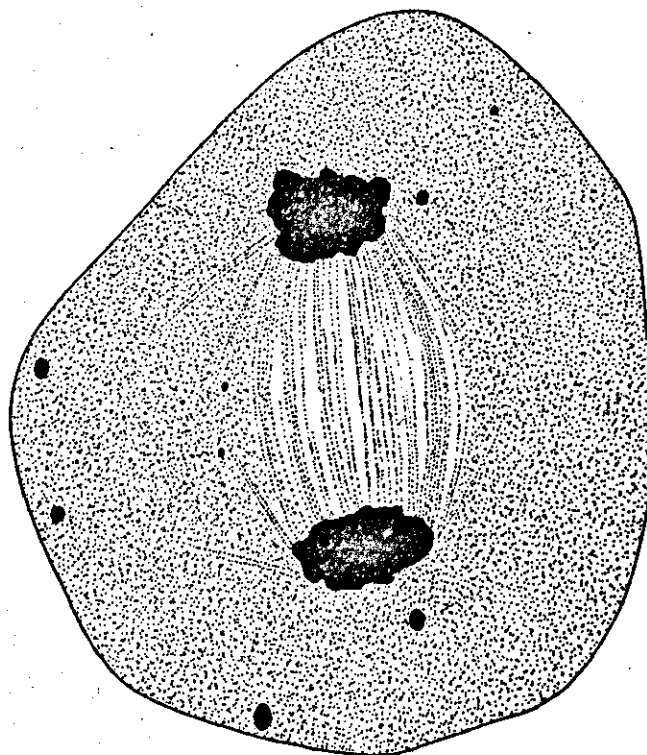


Fig. 45.

Fig. 44. Anaphase der heterotypische deeling bij Groen Duitsch Nieuw Guinea vanuit een der polen gezien (onregelmatige deeling). Vergr. 2300  $\times$ .

Fig. 45. Pollen-moedercel in de telophase van deeling bij Groen Duitsch Nieuw Guinea. Vergr. 2300  $\times$ .

scheiden waren. Fig. 43 vertoont een kernplaat met een eerste begin van anaphase. De chromosomen, die nog niet in anaphase zijn, zijn donkergrijs aangegeven, de hoog gelegen „anaphasechromosomen” zijn zwart getint, de laag gelegen lichtgrijs. Men ziet dat de laag gelegene in de figuur alle iets rechts van de hoog gelegene geteekend zijn, de lengteas van de kernspoel lag dus niet geheel loodrecht op het optisch veld. Telt men telkens twee anaphasechromosomen voor een, dan komt men tot een totaal van 46, dit zou dus wijzen op 12 ongepaarde chromosomen, een getal, dat goed overeenstemt met de aantallen, welke in anaphasen kunnen optreden.

Uit 21 tellingen van kernplaten bij *G. D. N. G.* kwam als uitkomst, dat viermaal twijfel bestond tusschen de getallen 40 en 42; driemaal werd 41, zevenmaal 42, tweemaal 43, driemaal 44, eens 45 en eens 46 gevonden. Anaphasetellingen zijn slechts dan te verrichten, wanneer er voldoende afstand bestaat tusschen de naar de polen uiteenwijkende chromosomen en die, welke in den aequator achterblijven, zoodat de laatste duidelijk van de eerste te onderscheiden zijn. Tevens mogen de chromosomen uit de uiteenwijkende groepen de polen niet te dicht genaderd zijn, daar zij dan te dicht tegen elkander aan liggen. Fig. 44 geeft een beeld van een anaphase, waar in ieder der uiteenwijkende groepen zonder eenigen twijfel 38 chromosomen aanwezig zijn, terwijl op den aequator 4 ongepaarde chromosomen achterblijven. De laatste zijn in de figuur grijs getint en geteekend naast de chromosomen uit de groep, welke bij hooge instelling zichtbaar was. Het valt op, dat de ongepaarde chromosomen alle aan den rand van den aequator liggen. Dit is geen toeval; men kan het steeds waarnemen, zoowel bij anaphasen vanuit de polen als van terzijde gezien. Nooit liggen ongepaarde chromosomen in het centrum van het aequatorale vlak.

Tijdens de telophase (fig. 45) vindt men echter nooit meer ongepaarde chromosomen in de spoel liggen. Deze worden alle in de dochterkernen opgenomen, tenzij, zooals in zeldzame gevallen voorkwam, chromosomen segmenteeren en misschien ten slotte geheel oplossen. Dwergekernen uit ongepaarde chromosomen gevormd, werden door mij nooit waargenomen. In de figuur ziet men eenige extranucleaire nucleolen in het plasma om de chromosomenkluitjes liggen; deze kunnen bij *Saccharum* nog veel talrijker aanwezig zijn. Ze zijn bij andere planten door meerdere onderzoekers gevonden en hebben niets met dwergekernen uit te staan.

Zonder eenigen twijfel kunnen ook in de kernplaten der homotypische deelingen meer dan 40 chromosomen terecht komen. In fig. 46 ziet men in beide kernplaten ruim 50 chromosomen afgebeeld. Zeer nauwkeurige tellingen zijn van homotypische kernplaten niet te doen, de chromosomen zijn zeer klein en liggen dicht tegen elkander aan. Fig. 47 toont een anaphase van een homotypische deeling; in beide uiteenwijkende chromosoomgroepen waren ongeveer 45 chromosomen aanwezig. Het komt bij deze deeling zelden voor dat er chromosomen op den aequator achterblijven. Ongetwijfeld kunnen in de kernen der stuifmeelkorrels meer dan 40 chromosomen belanden. Dwergekernen heb ik in tetraden en stuifmeelkorrels niet gevonden. Men ziet dus duidelijk, dat het uitblijven van paring van een deel der chromosomen

in de prophase der deeling van de pollen-moedercellen van G.D.N.G., een onvolledige chromosomenreductie ten gevolge heeft, waardoor in alle deulingsstadia chromosomengetallen gevonden worden, die hooger zijn dan het zuiver haploide.

### De onregelmatige reductiedeeling bij het Ardjoeno-riet.

Ook bij *Ardjoeno* kan in de prophase van de deeling der pollen-moedercellen paring van een onbepaald aantal chromosomen achterwege blijven. Dit verschijnsel is bij dit riet echter veel minder opvallend

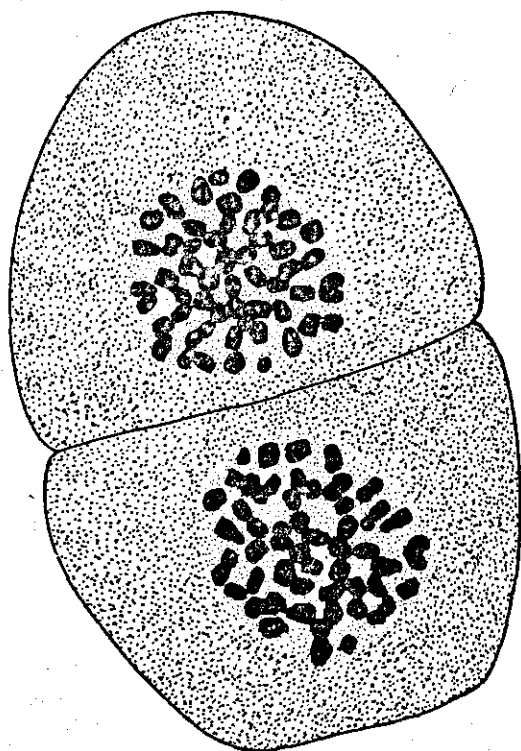


Fig. 46.



Fig. 47.

Fig. 46. Homotypische deeling bij Groen Duitsch Nieuw Guinea. Vergr. 2300  $\times$ .

Fig. 47. Anaphase der homotypische deeling bij Groen Duitsch Nieuw Guinea. Vergr. 2300  $\times$ .

dan bij *G. D. N. G.*, doordat het zich slechts over een deel der pollen-moedercellen uitstrekt, terwijl ook het aantal chromosomen, dat ongepaard blijft, in den regel veel geringer is dan bij *G. D. N. G.* Fig. 48 toont een beeld van een kernplaat, waarin ongetwijfeld 42 chromatine-elementen aanwezig zijn, dit duidt dus op 4 ongepaarde chromosomen. In fig. 49 ziet men een anaphase van terzijde, waarin ongeveer 10, op één na alle gesplitste, ongepaarde chromosomen in de kernspoel liggen. Dit is voor deze soort een uitzonderingsgeval; meestal vindt men veel minder ongepaarde chromosomen.



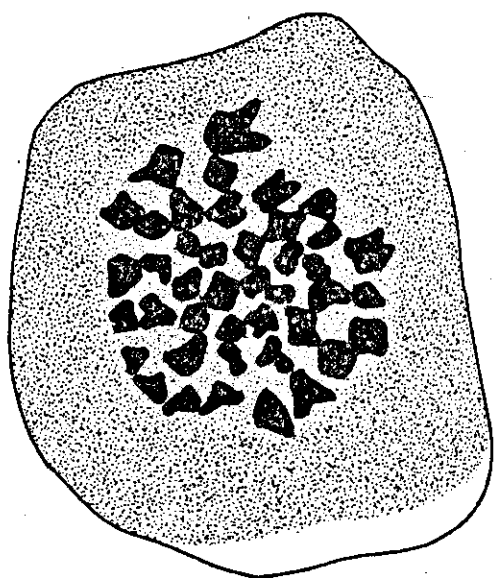


Fig. 48.

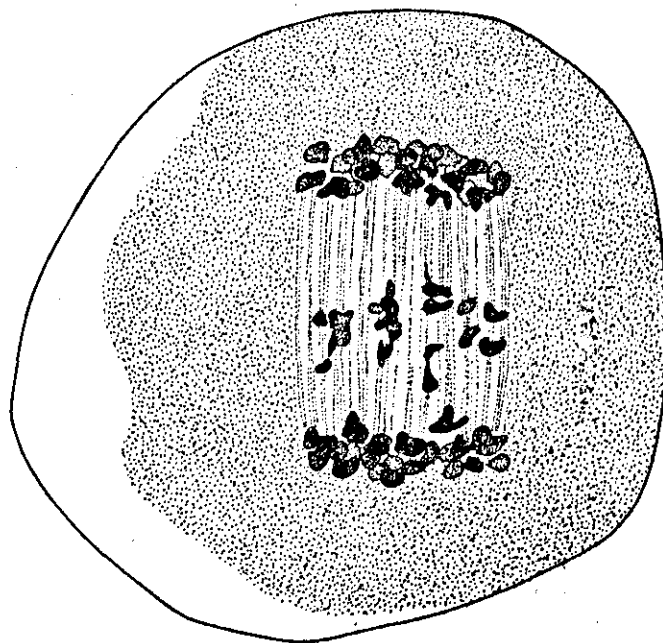


Fig. 49.

Fig. 48. Metaphase der heterotypische deeling bij Ardjoeno (onregelmatige deeling).  
Vergr. 2300  $\times$ .

Fig. 49. Anaphase der heterotypische deeling bij Ardjoeno (onregelmatige deeling).  
Vergr. 2300  $\times$ .

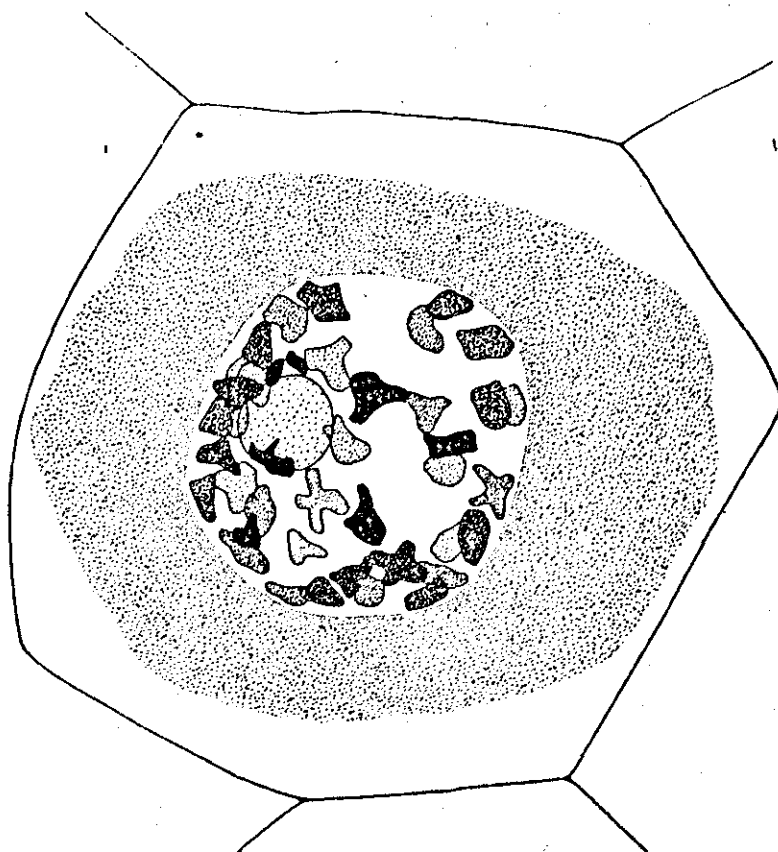


Fig. 50.

Fig. 50. Pollen-moedercel in diakinese bij Fidji. Vergr. 2300  $\times$ .

### De reductiedeeling bij het Fidji-riet.

Bij *Fidji* komt volledige chromosomenreductie naast onvolledige voor. Het haploide chromosomengetal is wederom 40.

Fig. 50 geeft een beeld van een diakinesekern, waarin 40 chromatine-elementen voorkomen, die waarschijnlijk bivalent zijn. De nucleolus is in deze kern doorschijnend en kan dus geen chromosomen onzichtbaar maken. Links van dit lichaampje bedekken eenige chromosomen andere bijna geheel; toch viel volkomen goed op alle chromosomen afzonderlijk in te stellen. Boven den nucleolus ligt een geminus, waarvan de twee chromosomen nog maar heel even met elkander verband houden, mogelijk dat zij gedurende de metaphase als twee aparte elementen in de kernplaat terecht gekomen zouden zijn.

In fig. 51 is eveneens een diakinese van dit riet afgebeeld. Ook hier zijn waarschijnlijk 40 gemini aanwezig. Behalve een groote doorschijnende nucleolus komen vele kleine nucleolusachtige lichaampjes in deze kern voor, welke ongeveer de grootte van chromosomen hebben en evenals deze door de haematoxyline blauwzwart gekleurd zijn. Deze nucleoli vormen een groote moeilijkheid bij de telling, slechts door zeer nauwkeurige waarneming zijn ze door hun ronden vorm van de chromosomen te onderscheiden. In deze kern zijn er vijf aanwezig; twee daarvan liggen in het midden van de figuur en zijn bij hooge instelling zichtbaar, geheel links vindt men er één vlak boven het V-vormige, zwart getinte, chromosomenpaar, bovenaan in de tekening bevindt er zich één rechts van de zwart getinte lusvormige geminus, ten slotte ligt er geheel rechts een schuin boven het donkergrijze kruisvormige chromosomenpaar tusschen twee andere gemini in. Vooral deze laatste nucleolus is nauwelijks van de chromosomen te onderscheiden. Deze kleine nucleoli komen bij *Fidji* soms wel, soms niet in de diakinesekernen voor; ook bij andere rietsoorten kan dit het geval zijn.

Bij 9 tellingen aan diakinesekernen van *Fidji* werd driemaal het getal 39 gevonden, tweemaal bestond twijfel tusschen 39 en 40, viermaal werd 40 geconstateerd. De kernen vertoonden bij deze soort dikwijls onduidelijkheden; bij de kern uit fig. 50 was het getal 40 volkomen zeker. Bij het bekijken van kernplaten van het *Fidji*-riet valt het op, dat de chromosomen dicht tegen elkander aanliggen. Hoewel dit de telling moeilijk maakt, zijn er toch wel kernplaten te vinden, waaraan het chromosomengetal met zekerheid te bepalen is. In de kernplaat uit fig. 52 zijn ongetwijfeld 49 chromosomen te vinden.

In het geheel werden 16 tellingen aan kernplaten verricht; 11 maal werd het getal. 40 gevonden, 2 maal bestond twijfel tusschen 39 en 40, 2 maal werd 41 geteld, terwijl eenmaal onzekerheid bestond tusschen de getallen 41 en 42. Stellig is ook bij *Fidji* 40 het haploide

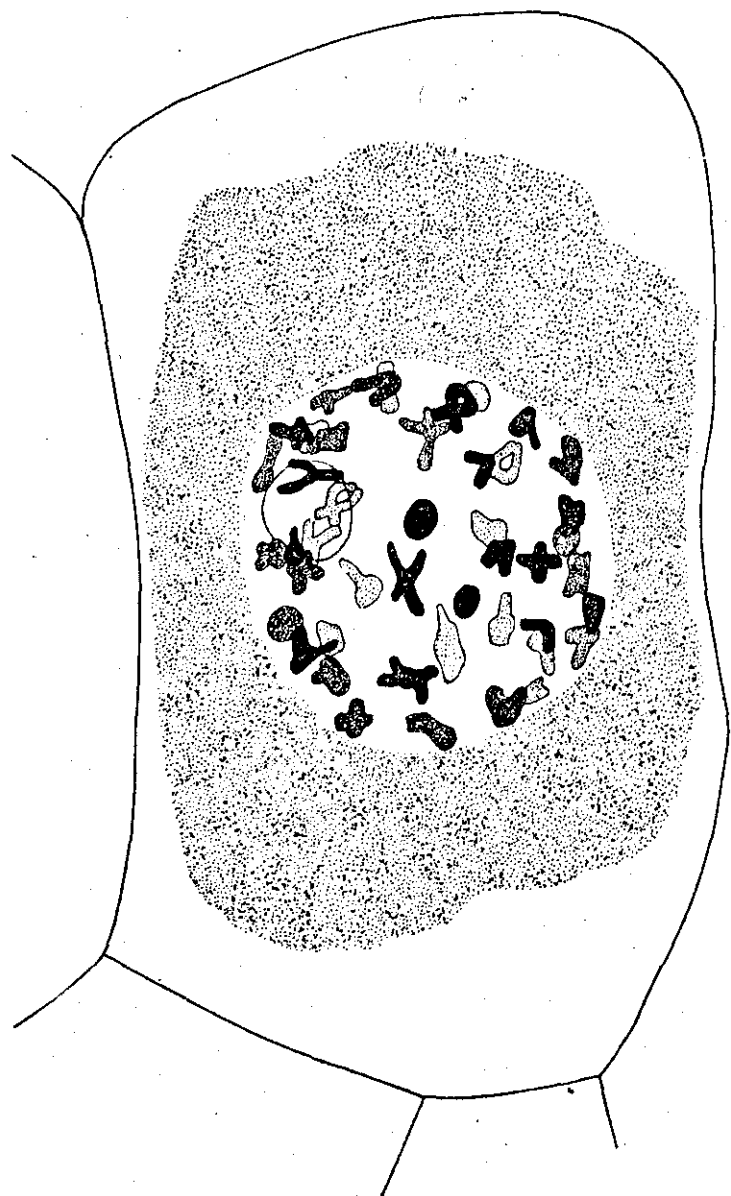


Fig. 51.

Fig. 51. Pollen-moedercel in diakinese bij *Fidji*. Vergr. 2300  $\times$ .



Fig. 52.

Fig. 52. Kernplaat der heterotypische deeling bij *Fidji*. Vergr. 2300  $\times$ .

getal. Het vinden van getallen als 41 en 42 kan op waarnemingsfouten berusten, waarschijnlijk echter, dat ook hier weer univalente chromosomen in het spel zijn, want tijdens de anaphase blijven deze soms weder in den aequator achter. Evenals bij *Ardjoeno* blijven hier dus soms chromosomen ongepaard.

### De reductiedeeling bij het Batjan-riet.

De diakinesekernen bij het *Batjan*-riet leveren dikwijls minder duidelijke beelden op. Oorzaak hiervan is, dat de nucleolus steeds de zwartblauwe kleur der haematoxyline behouden heeft en daardoor dikwijls chromosomen onzichtbaar maakt, terwijl vaak de bij het *Fidji*-riet beschreven kleine nucleoli voorkomen. In fig. 53 is een diakinese-kern afgebeeld, waarin 40 chromatine-elementen te zien waren.

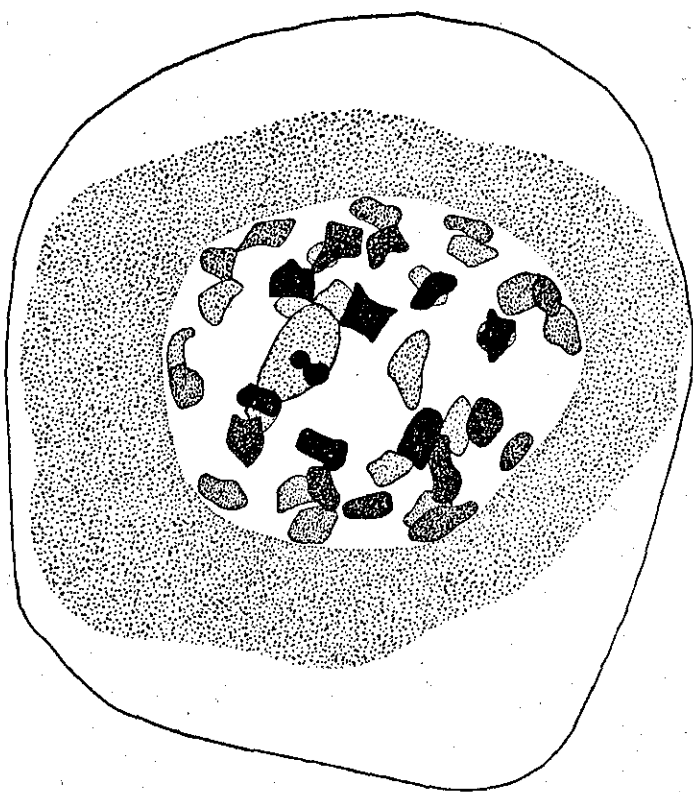


Fig. 53.

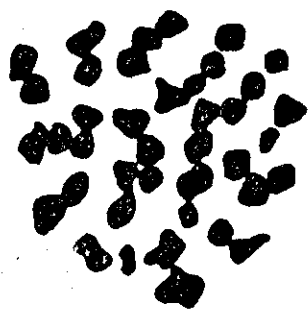


Fig. 54.

Fig. 53. Pollen-moedercel in diakinese bij Batjan. Vergr. 2300  $\times$ .

Fig. 54. Kernplaat der heterotypische deeling bij Batjan. Vergr. 2300  $\times$ .

Van 13 tellingen aan diakinesen schommelden de uitkomsten van 37 tot 41. Ook de beelden der kernplaten waren dikwijls onduidelijk. In fig. 54 is een kernplaat afgebeeld, waarin 40 elementen waargenomen werden, doch één dezer elementen, iets boven het midden der kernplaat gelegen, vertoonde een vrij zwakke kleuring, zoodat het wel waarschijnlijk, doch niet geheel zeker was, dat dit element een chromosoom was. De uitkomst van 16 tellingen aan metaphasen was eenmaal 37, viermaal 40, viermaal bestond twijfel tusschen 40 en 41, zevenmaal werd 41 gevonden. Het getal 37 berust stellig op een fout in de waarneming tengevolge van een onduidelijk beeld. Opvallend is het veel voorkomen van het getal 41; mogelijk is het aanwezig zijn van

univalente chromosomen hier de oorzaak van; soms zijn weder in de anaphase achterblijvende chromosomen te vinden.

Naar alle waarschijnlijkheid is ook bij het *Batjan*-riet het haploide chromosomengetal 40.

### De reductiedeeling bij het Bandjermasin Hitam-riet.

Vrijwel steeds blijft bij dit riet in de prophase de paring van een deel der chromosomen uit. De niet tot gemini verbonden chromosomen liggen in de diakinese weder twee aan twee bij elkander. In fig. 55

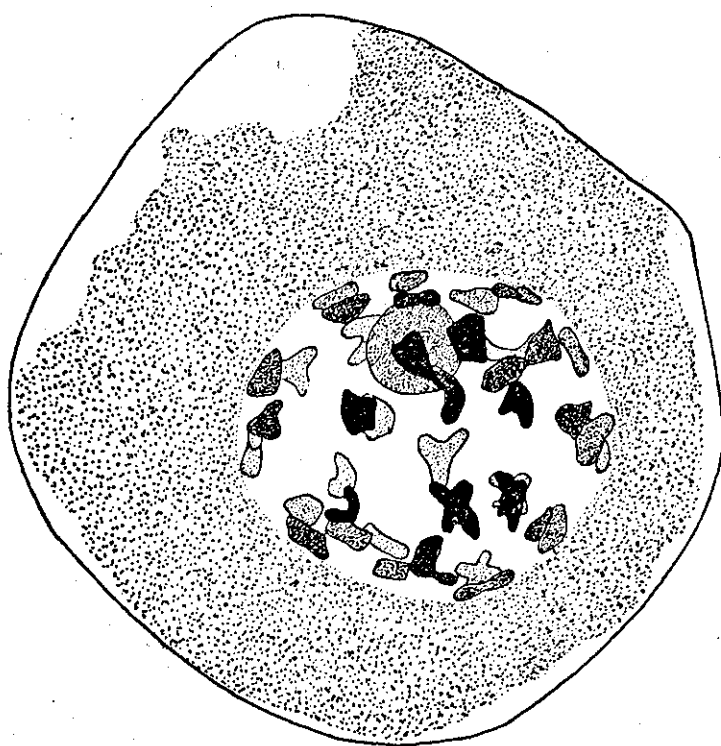


Fig. 55.

Fig. 55. Pollen-moedercel in diakinese bij Bandjermasin hitam. Vergr. 2300  $\times$ .

is een kern afgebeeld waarin 2 ongepaarde chromosomen en 39 gemini aanwezig zijn. De ongepaarde chromosomen liggen in de tekening naast elkander boven aan den rand van de kern. Bijna altijd zijn meer ongepaarde chromosomen te vinden, zooals in fig. 56, waar links 1 stel en rechts aan den rand 4 stellen ongepaarde chromosomen liggen, zoodat dus in het geheel 35 gemini en 10 ongepaarde chromosomen aanwezig zijn. Door telkenmale 2 ongepaarde chromosomen voor 1 geminus te rekenen, wisselden de uitkomsten van 16 tellingen van 38 tot 42; daarbij moet in aanmerking genomen worden, dat dikwijls de beelden zeer onduidelijk waren, vooral door het veelvuldig optreden der kleine nucleoli.

Bij het *Bandjermasin hitam-riet* was het onmogelijk tellingen aan kernplaten te verrichten, doordat de chromosomen zeer dicht tegen elkander aan liggen. In de anaphasen zijn geregeld ongepaarde chromosomen in verschillend aantal aanwezig. In fig. 57 ziet men een kernspoel, waarin er vier voorkomen, die alle reeds overlangs gesplitst zijn. In de veelvuldigheid van het voorkomen van ongepaarde chromosomen stemt *Bandjermasin hitam* geheel overeen met *G.D.N.G.*

Uit een voorloopig onderzoek aan eenige andere suikerrietsoorten, bleek bij deze het haploide chromosomengetal waarschijnlijk

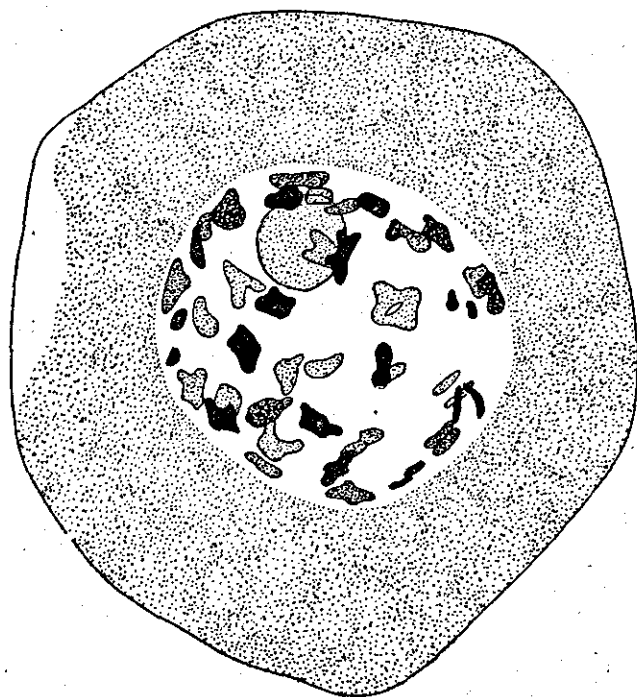


Fig. 56.

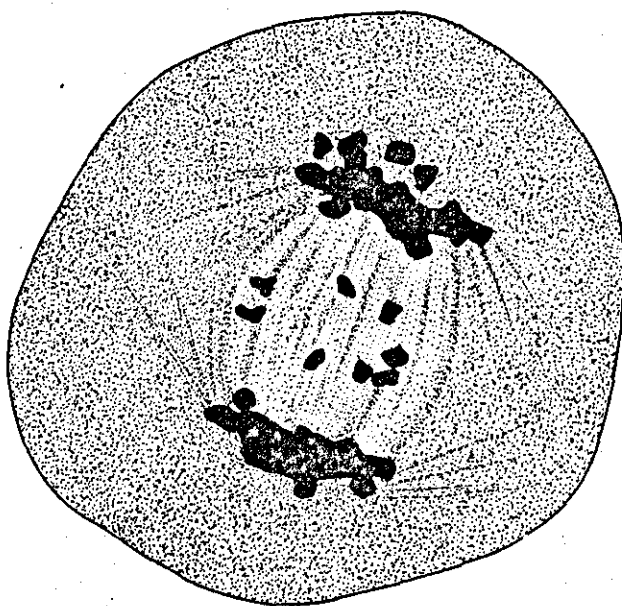


Fig. 57.

Fig. 56. Pollen-moedercel in diakinese bij *Bandjermasin hitam*. Vergr. 2300  $\times$ .

Fig. 57. Anaphase der heterotypische deeling bij *Bandjermasin hitam*. Vergr. 2300  $\times$ .

eveneens 40 te bedragen. In fig. 58 is een kernplaat van *Teboe Sampang A* afgebeeld, waarin op alle 40 chromosomen tegelijk ingesteld kon worden.

In de embryozak-moedercellen van suikerriet heeft zonder eenigen twijfel eveneens reductiedeeling plaats. Normale synapsiskluwens, spiremen, diakinesestadiën, metaphasen en interkinesestadiën werden erbij waargenomen. Doordat in ieder bloempje slechts één embryozak-moedercel aanwezig is en deze bovendien meestal door het mes aangesneden wordt, zijn slechts zelden de chromosomen te tellen. Enkel diakinesestadiën komen voor telling in aanmerking. De kernplaat is steeds scheef in den zaadknop gelegen, waardoor de kans uitgesloten is, haar van uit een der polen te zien te krijgen. Fig. 59 toont een diakinesestadium van een embryozak-moedercel van de *zaailing 247* van BOURICIUS; hierin waren ongeveer 40

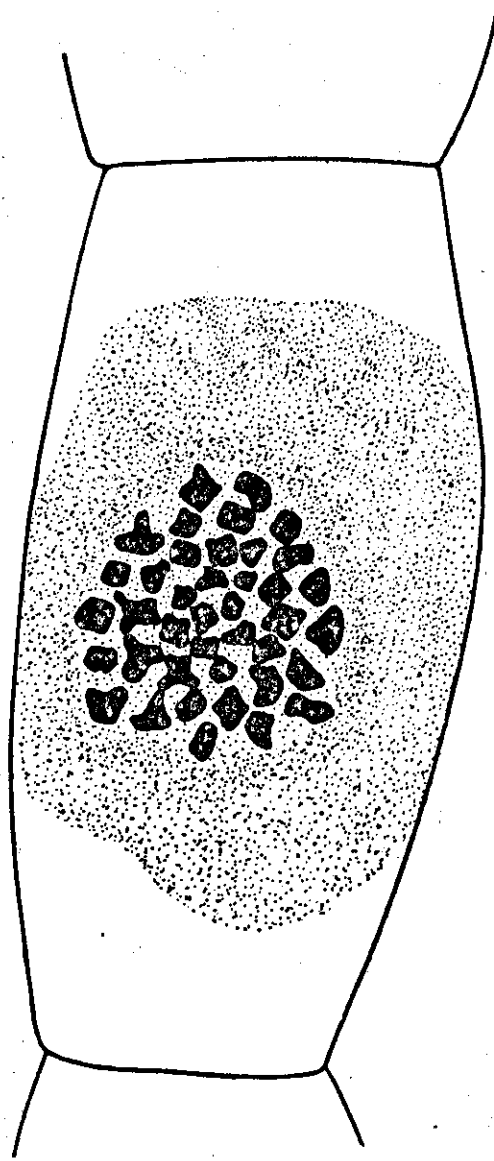


Fig. 58.

Fig. 58. Kernplaat der heterotypische deeling bij Teboe Sampang A. Vergr. 2300  $\times$ .

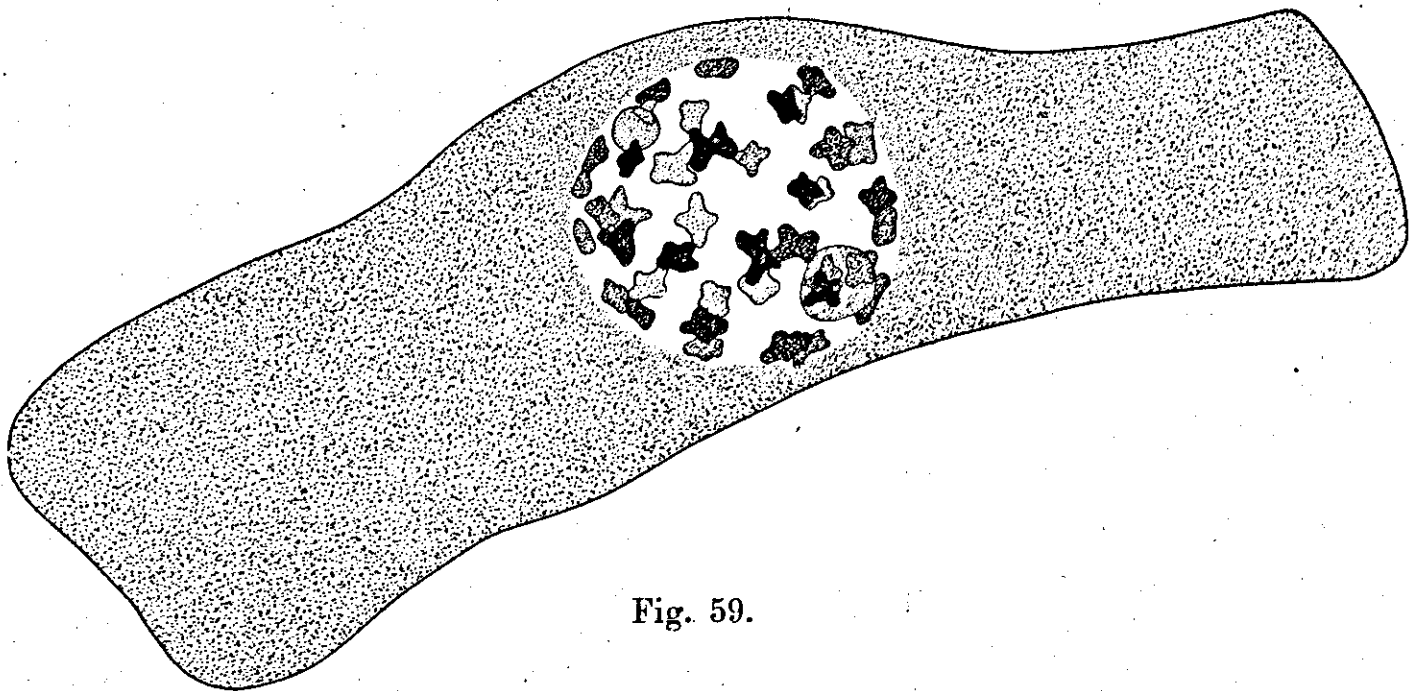


Fig. 59.

Fig. 59. Embryozak-moedercel in diakinese bij de variëteitsbastaard 247 B. Vergr. 2300  $\times$ .

gemini aanwezig. Dat ook bij deze zaailing het haploide chromosomengetal 40 bedraagt, bleek uit een tweetal anaphasen bij pollen-moedercellen, welke in de figuren 60 en 61 zijn afgebeeld. In fig. 60 komen in de beide naar de polen uiteenwijkende groepen 40 chromosomen voor. In fig. 61 ziet men in deze groepen 38 chromosomen, terwijl 4 ongepaarde chromosomen op den aequator achterblijven, waarvan drie reeds overlangs gesplitst zijn.

Bij *Batjan* gelukte het eenmaal in een interkinese-kern uit een megaspore-diade ongeveer 40 chromosomen te tellen.



Fig. 60.

Fig. 60. Anaphase der heterotypische deeling bij 247 B. Vergr. 2300  $\times$ .



Fig. 61.

Fig. 61. Anaphase der heterotypische deeling bij 247 B. Vergr. 2300  $\times$ .

### Abnormale deeling der pollen-moedercellen bij het Groen Duitsch Nieuw Guinea-riet.

Er werd reeds op gewezen, dat het bij *G.D.N.G.* kan voorkomen, dat vrijwel alle paring van chromosomen in de prophase van deeling der pollen-moedercellen kan uitblijven. Het gevolg hiervan is een zeer abnormaal deelingsverloop, waarbij geen normale chromosomenreductie plaats heeft. Er ontstaan tetraden, die allerlei afwijkingen vertoonen en vaak meer dan viercellig zijn. Dit werd gevonden in praeparaten van 12 bloempjes, allen van één bloeias afkomstig, uit een pluim die overigens normale deeling vertoonde. In deze bloempjes kwamen deze abnormale deelingen zeer veel voor; tegelijkertijd werden overgangen



tot de normale deeling en de normale deeling zelf aangetroffen. Fig. 62 toont een diakinesekern, waarin vrijwel alle chromosomen in stellen van twee gelegen zijn, zonder zich tot paren te verbinden. Dikwijls liggen de chromosomen van één stel evenwijdig aan elkander, hetgeen vooral opvalt bij de chromosomen, die bij hooge en lage instelling te zien zijn. Bij hooge instelling is een vrij dik, eenigszins haltervormig chromosomen te zien, dat ongepaard ligt, waarschijnlijk is dit een geminus. De chromosomen die ter halver hoogte voorkomen en in de

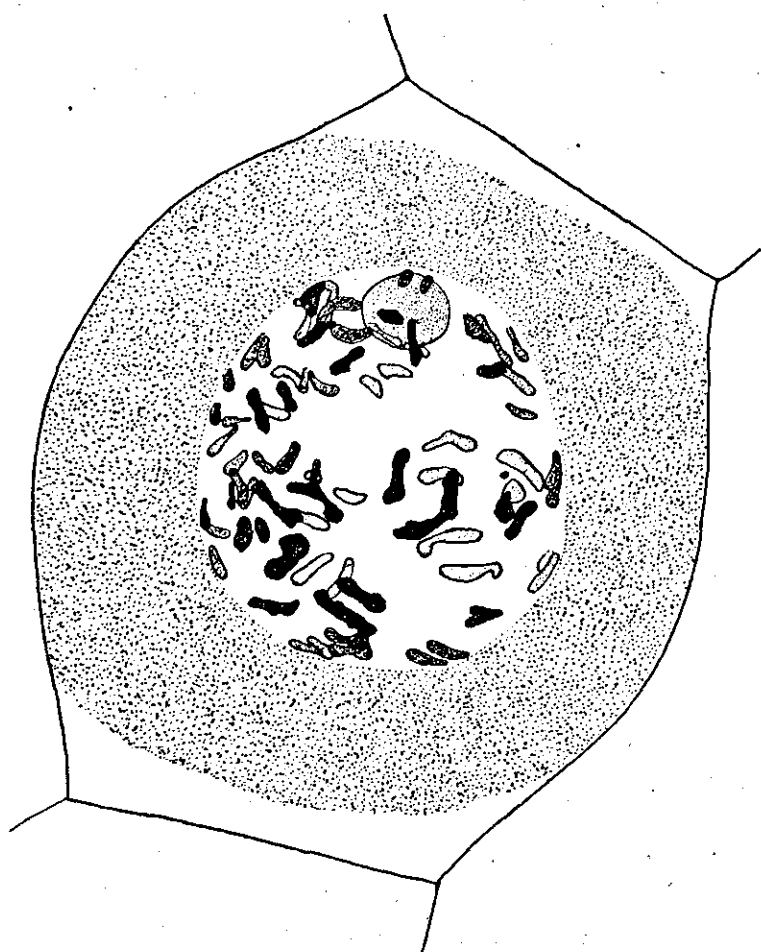


Fig. 62.

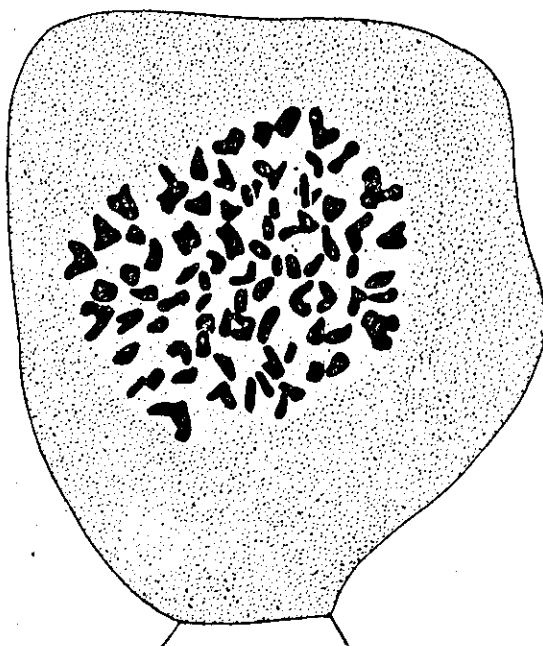


Fig. 63.

Fig. 62. Pollen-moedercel in diakinese bij Groen Duitsch Nieuw Guinea (abnormale deeling). Vergr. 2300  $\times$ .

Fig. 63. Metaphase eener abnormale deeling van een pollen-moedercel bij Groen Duitsch Nieuw Guinea. Vergr. 2300  $\times$ .

figuur aan den rand der kern geteekend zijn, liggen soms zóó over elkaar heen, dat het beeld onduidelijk kan worden. Hierdoor is het totaal aantal chromosomen niet met absolute zekerheid te bepalen, doch het komt het getal 80 zeer nabij.

In het eindstadium van de diakinese zijn de chromosomen sterk ingekort en vrijwel even lang als breed, zoodat het niet meer te zien is, dat ze twee aan twee bij elkander behooren.

In de kernplaat komen de chromosomen in ongeveer diploid aantal te liggen. Dit is in fig. 63 te zien. De chromosomen, die hier univalent zijn, zijn duidelijk kleiner dan gemini en bezitten een anderen vorm; sommige vertoonen een aanwijzing tot lengtesplitsing. De meeste chromosomen liggen zuiver in het aequatoriale vlak, er zijn er echter ook, die bij hogere en lagere instelling zichtbaar worden. Het aantal chromosomen bedraagt ongeveer 80. Van terzijde gezien, ziet men nooit de chromosomen alle in één vlak liggen. Nergens zijn kernspoelen zichtbaar. Mogelijk is het bijzonder doorschijnend zijn van het plasma hier de oorzaak van; het kan ook zijn, dat de spoelen hier minder of niet ontwikkeld zijn.

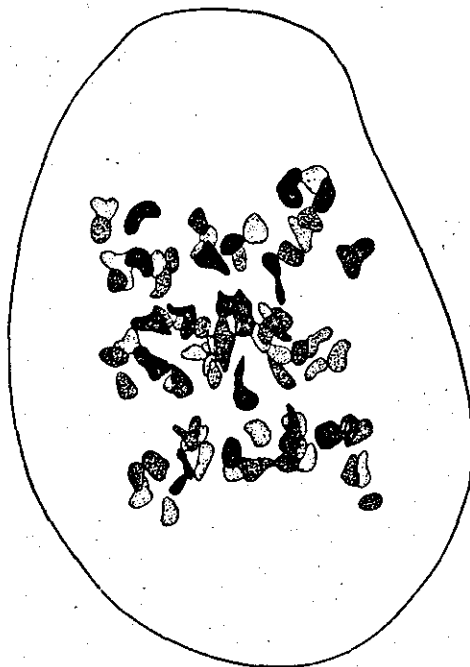


Fig. 64.

Fig. 64. Anaphase eener abnormale deeling van een pollen-moedercel bij Groen Duitsch Nieuw Guinea. Vergr. 2300  $\times$ .

In de anaphasen ziet men nergens, dat de chromosomen de polen bereiken; normale telophasen ontbreken geheel. In fig. 64 ziet men een anaphase afgebeeld. Tusschen twee groepen van chromosomen, die in de richting der polen uiteenwijken, ligt een groep van chromosomen, die zich nog in den aequator bevinden. Men ziet dat de chromosomen der aequatoriale groep even groot zijn als die der uiteenwijkende groepen. Er is dus geen sprake van, dat de chromosomen een lengtesplitsing uitvoeren. Slechts kan men in alle drie groepen bij sommige chromosomen een aanwijzing hiertoe waarnemen. In het midden van den aequator liggen twee chromosomen, die geminusvorm vertoonen. Bij telling van het aantal chromosomen komt men het getal 80 zeer nabij.

Dergelijke anaphasen ziet men vrij veel. Slechts bij de overgangsgeschiedenissen tot deze geheel abnormale deeling, ziet men nog een regelmatig uitenwijken van de chromosomen naar de polen.

Het is waarschijnlijk, dat de chromosomen geheel volgens het toeval over de dochtercellen verdeeld worden. Meestal zullen deze daarbij wel ongeveer gelijke hoeveelheden chromosomen krijgen; uit deelingsfiguren van verdere stadiën volgt echter, dat dit niet altijd zoo is. In fig. 65 ziet men hoe de celwand tusschen de twee dochtercellen gevormd wordt. De wand is hier nog ringvormig en schijnt de cel te halveeren. De chromosomen, die zich nog aan den aequator bevinden, moeten

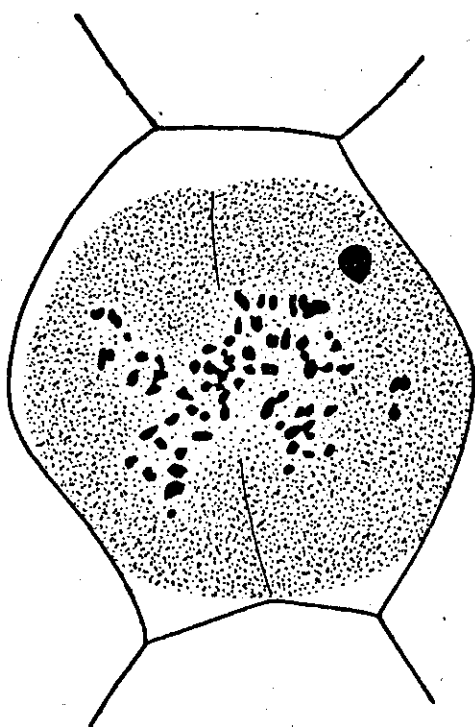


Fig. 65.

Fig. 65. Vorming van een diade bij een zich abnormaal deelende pollen-moedercel bij Groen Duitsch Nieuw Guinea. Vergr. 1750  $\times$ .

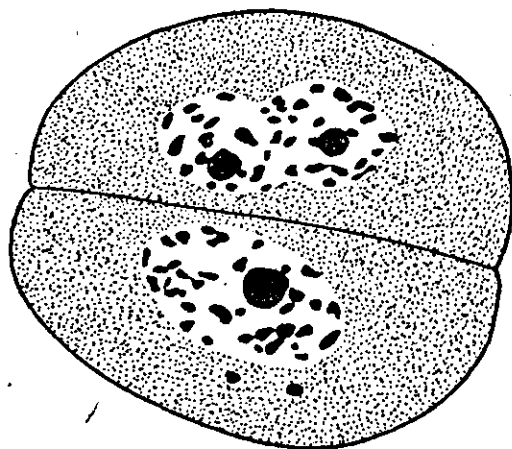


Fig. 66.

Fig. 66. Abnormale pollen-diade bij Groen Duitsch Nieuw Guinea. Vergr. 1750  $\times$ .

daarbij geheel naar het toeval in de eene of in de andere cel belanden. Het aantal chromosomen in de dochtercellen wordt zoo wel kleiner dan dat van de moedercel, doch de reductie is op geheel abnormale wijze geschied. Om de chromosomen in de dochtercellen vormt zich nu een kernwand. De diaden kunnen een verschillend aanzien bezitten. In fig. 66 ziet men er één, waarvan de eene kern een insnoering vertoont.

Op de meest vreemde wijze schijnen nu „tetraden” gevormd te worden, die dikwijls meer dan 4-cellig zijn. De figuren 67 tot 70 vertoonen hier voorbeelden van; hieraan zouden nog vele andere toegevoegd kunnen worden, maar het heeft geen zin diep op deze abnormaliteiten in te

gaan, aangezien er weinig kans bestaat, dat zij aanleiding zijn tot de vorming van fertiel pollen.

In fig. 67 ziet men een „diade”, waarvan een cel een groote kern bevat, waarin zich ruim 40 chromosomen bevinden, terwijl de andere cel zich is gaan deelen; deze deeling is zoo onregelmatig geschied, dat aan de eene zijde 6 chromosomen terecht gekomen zijn, terwijl aan de andere zijde er meer dan 40 op een kluitje liggen; slechts een stuk van een celwand is hier tusschen ontstaan.

In fig. 68 ziet men een „homotypische” deeling met drie kernplaten met duidelijk ongelijke aantallen chromosomen. Uit deze deeling zal waarschijnlijk een hexade ontstaan; het is de vraag of daarmee de celdeeling is afgelopen.

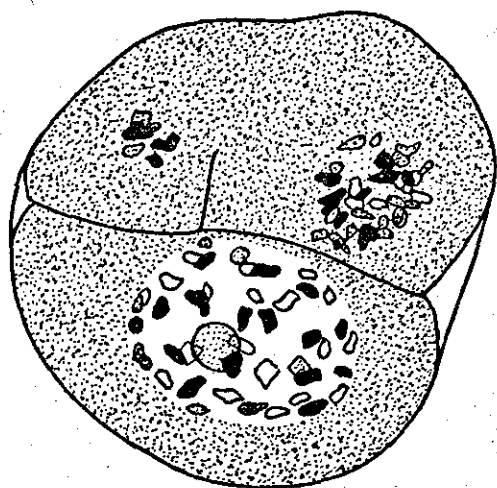


Fig. 67.

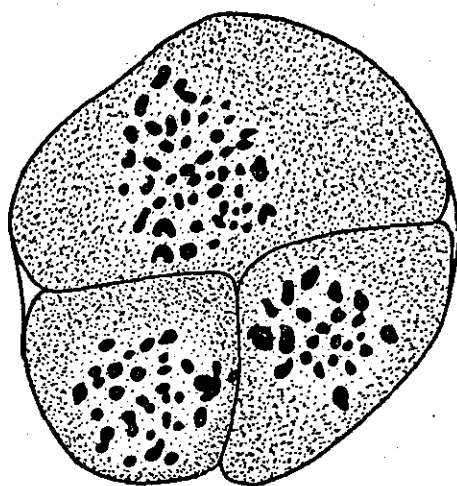


Fig. 68.

Fig. 67. Abnormale „pollen-diade” bij Groen Duitsch Nieuw Guinea. Vergr. 1750  $\times$ .

Fig. 68. Abnormale „homotypische deeling” bij Groen Duitsch Nieuw Guinea. Vergr. 1750  $\times$ .

Een hexade is in fig. 69 afgebeeld. In 5 cellen van zeer ongelijke grootte is haast geen kernsubstantie aanwezig; er schijnen slechts zeer enkele chromosomen in voor te komen. In de zesde cel daarentegen ziet men meer dan 70 chromosomen, die in één vlak liggen, zoodat deze cel zich waarschijnlijk éénmaal deelt. Hier moet stellig bij de eerste celdeeling de chromosomenverdeling over de twee dochtercellen zeer ongelijk geschied zijn, zoodat in één hiervan bijna alle chromosomen zijn terechtgekomen.

In fig. 70 is een hexade afgebeeld, waarvan de cellen zeer in grootte verschillen.

Deze geheel onregelmatige deeling der pollen-moedercellen leidt dus tot de meest wonderlijke abnormaliteiten. Eenige regel is in deze

deeling in het geheel niet meer te bespeuren. Zooals in fig. 69 duidelijk uitkomt bestaat er in het geheel geen vaste verhouding meer tusschen de hoeveelheid kernsubstantie en het plasma der cellen. Zonder eenigen twijfel moeten vele van deze cellen degenereeren. Het is de vraag of er nog zullen zijn, die het tot kiembare stuifmeelkorrels brengen. Waarschijnlijk zullen de helmknoppen, die dergelijke pollencellen bevatten, wel niet tot volledige ontwikkeling komen, doch verschrompelen, zooals steeds het geval is bij helmknoppen van suikerriet, die weinig of geen fertiel pollen inhouden. De kans, dat pollenkorrels, uit deze celdeeling ontstaan, nog bevruchting kunnen teweeg brengen, is uiterst gering. Toch is het belangrijk te weten, dat naast de normale, deze geheel afwijkende pollenvorming kan voorkomen. Men moet daarom

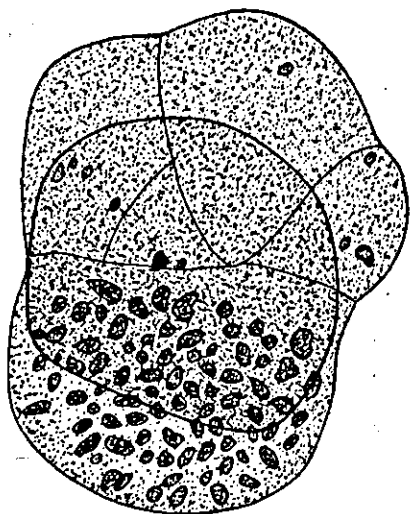


Fig. 69.

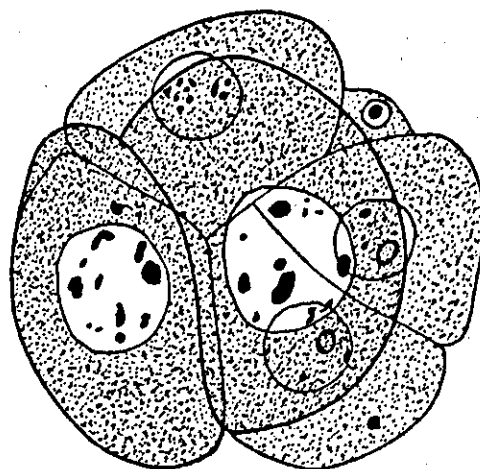


Fig. 70.

Fig. 69. Vorming van een abnormale „tetradе” bij Groen Duitsch Nieuw Guinea. Vergr. 1750  $\times$ .

Fig. 70. Hexade bij Groen Duitsch Nieuw Guinea. Vergr. 1750  $\times$ .

van een bepaalden vorm eener soort veel materiaal onderzocht hebben, voordat men kan beslissen, dat bij dien vorm geen normale pollenvorming plaats heeft.

Het somatische chromosomen-getal van suikerriet is niet nauwkeurig te bepalen, doordat in de kernplaten van cellen uit worteltoppen de chromosomen dicht tegen elkaar aan gelegen zijn en een langgerekten, gekromden vorm bezitten. In de figuren 71 en 72 zijn respectievelijk kernplaten van *Zwart Cheribon* en *Fidji* afgebeeld, waarin ongeveer 80 chromosomen geteekend zijn. In de microscopische beelden dezer kernplaten waren de chromosomen iets minder duidelijk van elkander gescheiden zichtbaar dan in de afbeeldingen. De beelden

zijn echter zoo onduidelijk, dat bij een tweede keer uitbeelden van deze kernplaten de figuren zonder eenigen twijfel eenigszins anders zouden uitvallen. Ook dan zou het aantal chromosomen het getal 80 nabij komen.

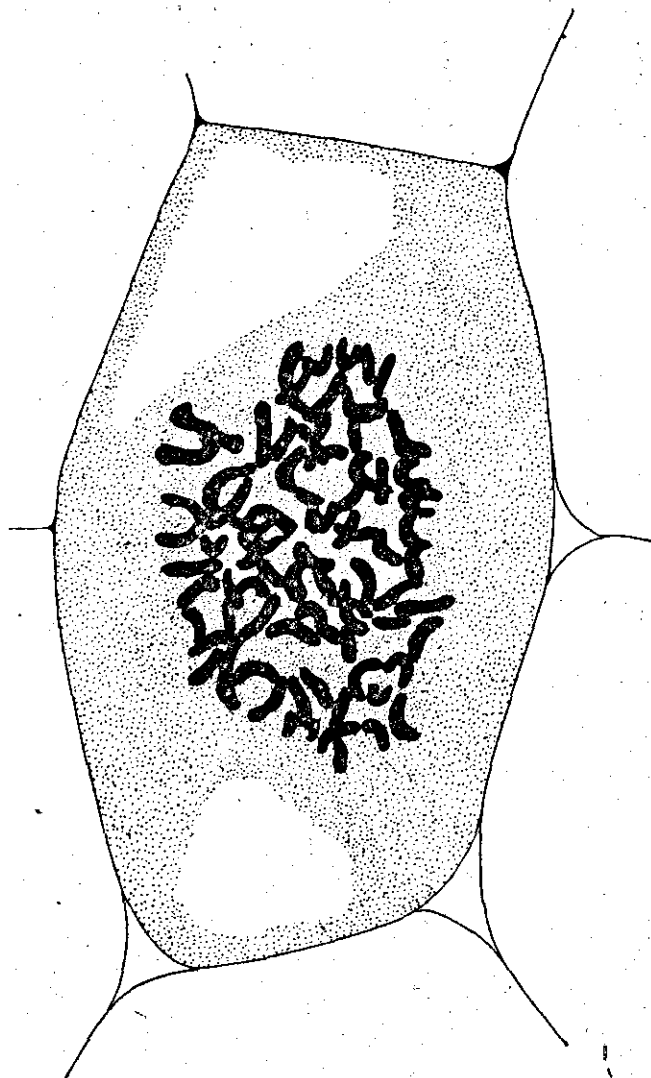


Fig. 71.

Fig. 71. Kernplaat van een zich deelende cel uit een worteltop van Zwart Cheribon. Vergr. 2300  $\times$ .

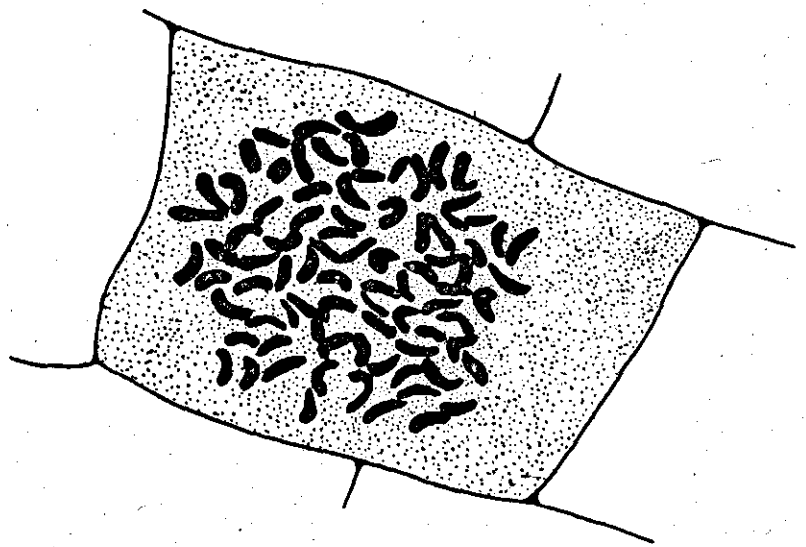


Fig. 72.

Fig. 72. Kernplaat van een zich deelende cel uit een worteltop van Fidji. Vergr. 2300  $\times$ .

De kernplaten uit praeparaten van *Rood Egyptisch riet* gaven soortgelijke deelingsfiguren als die van *Zwart Cheribon*. Ook hierin zijn ongeveer 80 chromosomen aanwezig (wat geen wonder is, want deze twee „soorten” zijn identiek).

§ 4. DE CHROMOSOMENGETALLEN VAN DE BRITSCH-INDISCHE SACCHARUM-VARIËTEITEN CHUNNEE EN RUCKREE II.

Bij de Britsch-Indische variëteiten *Chunnee* en *Ruckree II* is het niet gemakkelijk tot een bepaald chromosomengetal te besluiten. Bij tellingen aan diakinese-kernen wisselden de getallen van 46 tot 51, ook in de metaphase werden dergelijke uitkomsten verkregen. Men zou nu licht geneigd zijn te veronderstellen, dat het juiste haploïde

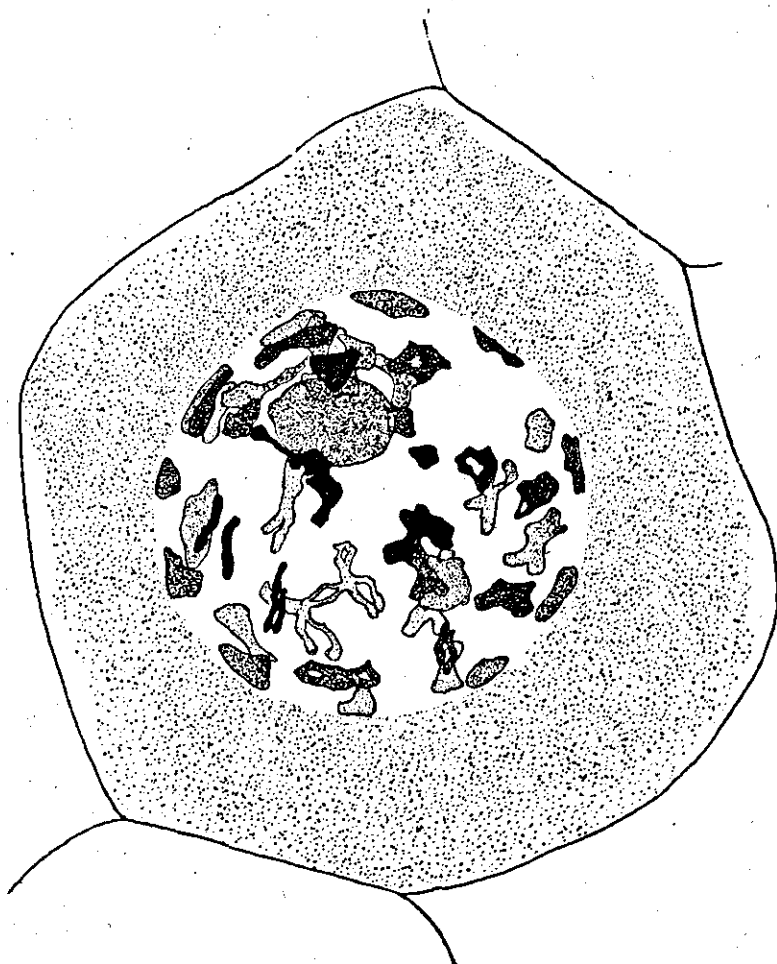


Fig. 73.

Fig. 73. Pollen-moedercel in diakinese bij Chunnee. Vergr. 2300  $\times$ .

getal 48 is; dit zou dan een reeks vormen met de getallen 40 en 56. Er is echter geen sprake van 48 gemini in de pollen-moedercellen. De variërende getallen berusten weder op het voorkomen van chromosomen, waarvan de paring uitblijft.

In de diakinese-kernen van *Chunnee* zijn de chromosomen moeilijk te tellen. De nucleolus is hiervan niet de schuld, aangezien dit lichaampje in het algemeen geheel ontkleurd en doorschijnend is. De oorzaak ervan is, dat dikwijls massa's van chromosomen voorkomen, die niet tegen den kernwand, maar in de kernholte gelegen zijn. Bij

*Saccharum officinarum* zijn de univalente chromosomen in de diakinese gemakkelijk te herkennen, doordat ze in stellen van twee gelegen zijn; bij *Chunnee* is dit niet, of althans minder duidelijk, het geval.

In fig. 73 is een kern in het diakinese-stadium afgebeeld, waarin een groot deel der chromatine-elementen duidelijk den vorm van gemini bezitten. Van een element, dat bij lage instelling zichtbaar was, geleek het, alsof de twee chromosomen, die dit element opbouwden ieder een overlangsche splitsing vertoonden, hetgeen niet onmogelijk is, aangezien men bij andere planten soms ook reeds in de diakinese

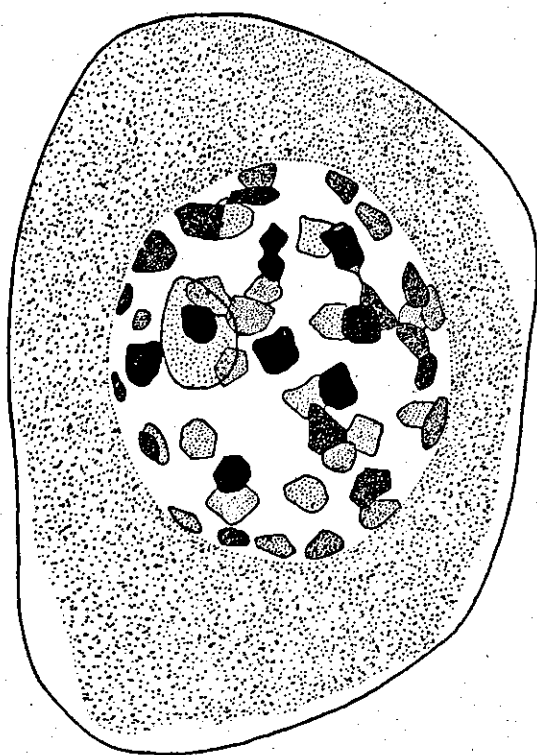


Fig. 74.

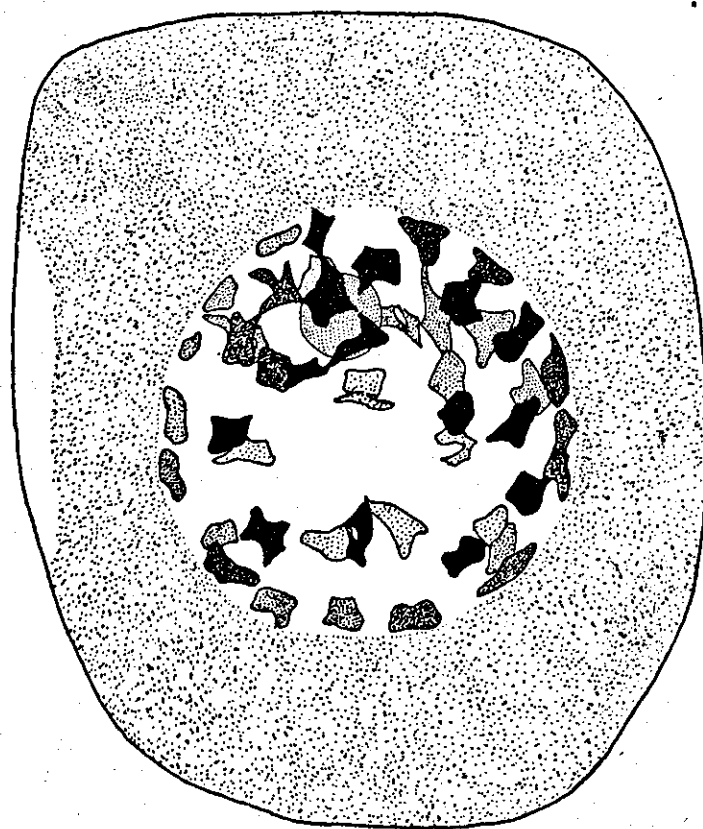


Fig. 75.

Fig. 74 en 75. Pollen-moedercellen in diakinese bij *Chunnee*. Vergr. 2300  $\times$ .

overlangsche splitsing van chromosomen waargenomen heeft, die pas in de homotypische deeling voltooid zou worden. Het is echter ook mogelijk, dat men hier te doen heeft met twee gemini, die zóó tegen elkaar aan liggen, dat zij één geheel lijken. Het totaal aantal chromosomen was in deze kern niet met zekerheid te bepalen, doordat om de nucleolus heen de chromosomen te sterk opeengehoopt lagen.

Fig. 74 geeft het beeld van een bijzonder kleine diakinese-kern van *Chunnee*, waarin vrijwel zeker 48 chromatine-elementen aanwezig zijn. Geheel links ziet men 4 kleine chromosomen, die waarschijnlijk univalent zijn. Rechts, iets naar boven in de figuur, ligt een keten van 4 grijsgetinte chromosomen, die ten deele bedekt worden door twee donker



getinte chromosomen. Hier is dus een opeenhooping van chromosomen aanwezig. Dikwijls is dit in sterker mate het geval en dan worden geheele kluitjes van chromosomen gevormd.

In de kern uit fig. 75 valt de dubbele structuur der gemini duidelijker op, doch over het totaal aantal chromosomen bestaat hier geen zekerheid. Er zijn er ongeveer 47 aanwezig.

In zijaanzichten van metaphasen zijn de univalente chromosomen duidelijk van de gemini te onderscheiden. De gemini zijn ruitvormig en liggen zuiver in den aequator; de univalente chromosomen zijn half

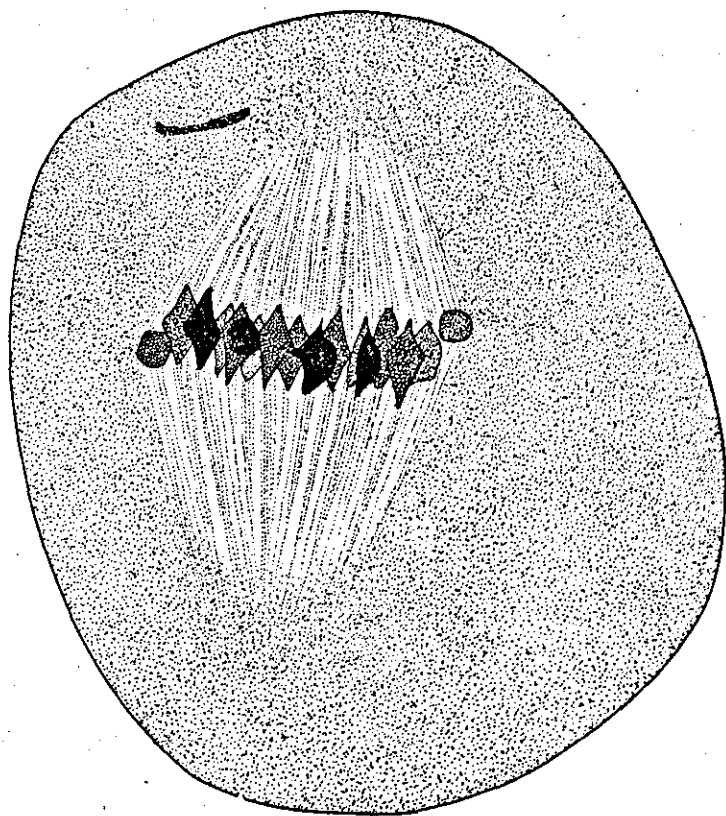


Fig. 76.

Fig. 76. Metaphase van de heterotypische deeling bij *Chunnee*. Vergr. 2300  $\times$ .

zoo groot, ze bezitten een meer ronden vorm en liggen dikwijls iets boven of onder den aequator, zooals in fig. 76 duidelijk uitkomt. Tijdens de metaphase en ook nog in de telophase vindt men steeds in het plasma, gewoonlijk bij een der polen, een langgerekt vliezig lichaampje. Het lijkt mij niet geheel onmogelijk, dat dit als een overblijfsel van den nucleolus te beschouwen is. Bij *Ruckree II* komt het eveneens geregeld voor, terwijl het bij de andere *Saccharum*soorten nooit gevonden werd, zoodat het een kenmerk schijnt te zijn, voor die groep van rietvariëteiten, waar *Chunnee* en *Ruckree* toe behooren.

Het tellen van de chromosomen in poolaanzichten van kernplaten is bij *Chunnee* moeilijk. Van 28 tellingen schommelden de uitkomsten

van 46 tot 50. Fig. 77 geeft een beeld van een plaat, waarin stellig 47 chromatine-elementen liggen.

In de anaphase zijn duidelijk achterblijvende ongepaarde chromosomen te onderscheiden van die, welke afkomstig zijn van de gemini. Fig. 78 geeft het beeld van een anaphase, waarvan de twee chromo-

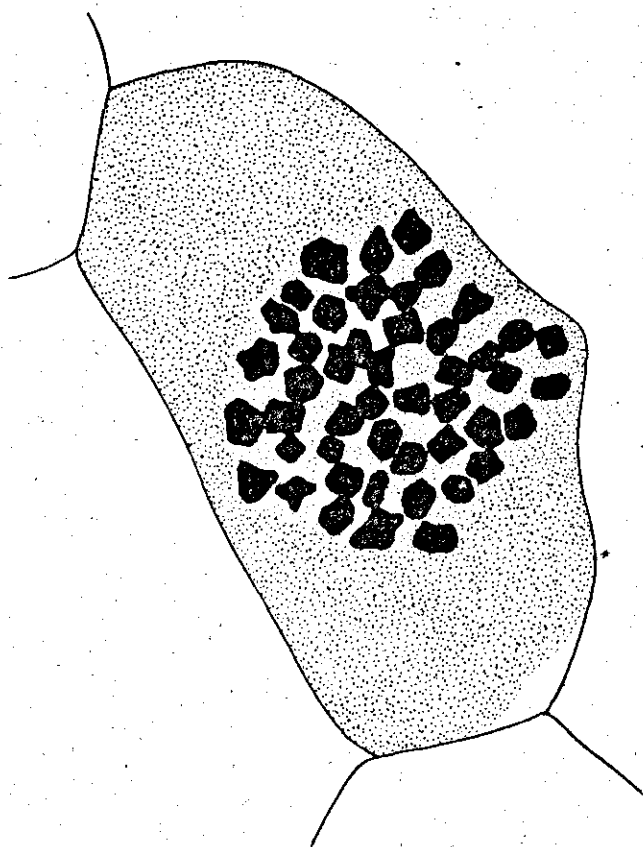


Fig. 77.

Fig. 77. Kernplaat der heterotypische deeling bij Chunnee vanuit een der polen gezien. Vergr. 2300  $\times$ .



Fig. 78.

Fig. 78. Anaphase der heterotypische deeling bij Chunnee. Vergr. 2300  $\times$ .

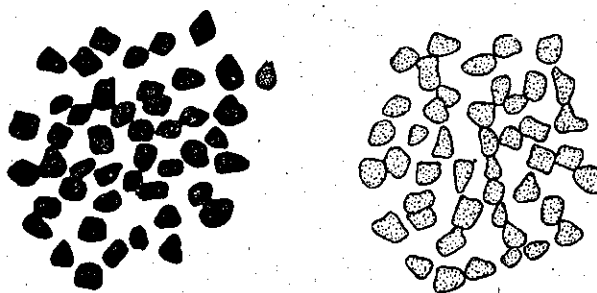


Fig. 79.

Fig. 79. Anaphase der heterotypische deeling bij Chunnee vanuit een der polen gezien. Vergr. 2300  $\times$ .

soomgroepen scheef gelegen zijn en ieder ongeveer 43 chromosomen bevatten; tussen de twee groepen in liggen 4 ongepaarde reeds gesplitste chromosomen.

In fig. 79 ziet men een anaphase van uit een der polen. De twee chromosoomgroepen liggen in dezelfde doorsnede en zijn ieder afzon-

derlijk bij verschillende instelling zichtbaar. Het valt op dat, de chromosomen in beide groepen een bijna gelijke rangschikking vertoonen; dit maakt het waarschijnlijk dat ze alle van gemini afkomstig zijn. Eén chromosoom schijnt nog in den aequator achter te blijven; het is bij lagere instelling zichtbaar dan de chromosomen uit de hoogste groep en is ongepaard. In beide groepen zijn 45 chromosomen aanwezig, terwijl 1 chromosoom achterblijft; dit wijst dus op een diploid chromosomen getal van 91. Al waren niet alle chromosomen in beide groepen van gemini afkomstig, dan zou men toch tot dit getal moeten besluiten, aangezien er geen reden is aan te nemen, dat in deze groepen

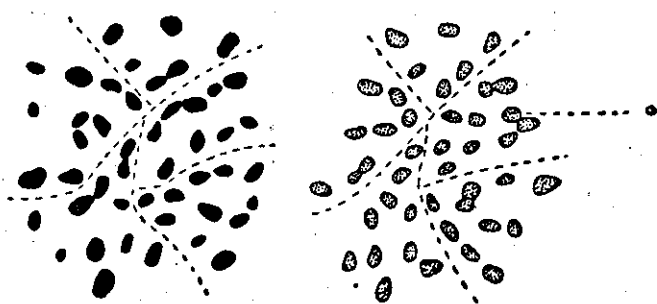


Fig. 80.

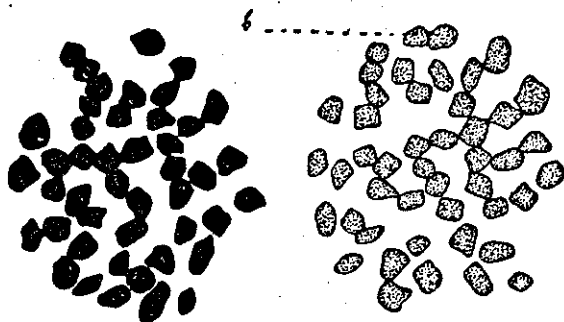


Fig. 81.

Fig. 80 en 81. Anaphasen der heterotypische deeling bij Chunnee. Vergr. 2300  $\times$ .

reeds gesplitste ongepaarde chromosomen voorkomen, die oorzaak zouden zijn van het vinden van een te hoog diploid getal.

Ook in fig. 80, waarin eveneens een anaphase der heterotypische deeling is afgebeeld, is de overeenkomstige ligging der chromosomen in beide groepen treffend. In de tekening der hoogste groep zijn 4 in den aequator gelegen chromosomen aangegeven; van het rechts gelegene was het echter onzeker of het werkelijk een chromosoom was. Om de overeenkomstige groepeerings der chromosomen sterk te doen uitkomen zijn stippellijntjes getrokken. Men ziet, dat het chromosoom geen partner heeft in de hoogste groep, dit is dus een univalent ongedeeld chromosoom, dat in zijn geheel naar de laagste pool getrokken wordt. De hoogste groep bevat 43, de laagste 44 chromosomen, daar-

tusschen in liggen 3 of 4 ongepaarde; dit duidt dus op een diploid getal van 90 of 91, terwijl waarschijnlijk in deze kern 43 gemini en 4 of 5 univalente chromosomen gelegen hebben.

In fig. 81 is de overeenkomstige ligging der chromosomen in beide anaphasegroepen eveneens opvallend. Het chromosoom b heeft geen partner in de hoogste groep. Het is bij iets hogere instelling dan de andere chromosomen zichtbaar, mogelijk ligt het nog op den aequator. De hoogste groep bevat 45 chromosomen, de laagste 46. Van een zeer klein aantal chromosomen is het niet uitgesloten, dat ze als ongepaarde chromosomen op den aequator gelegen hebben; ook dan zou het diploide getal op 91 gesteld moeten worden.

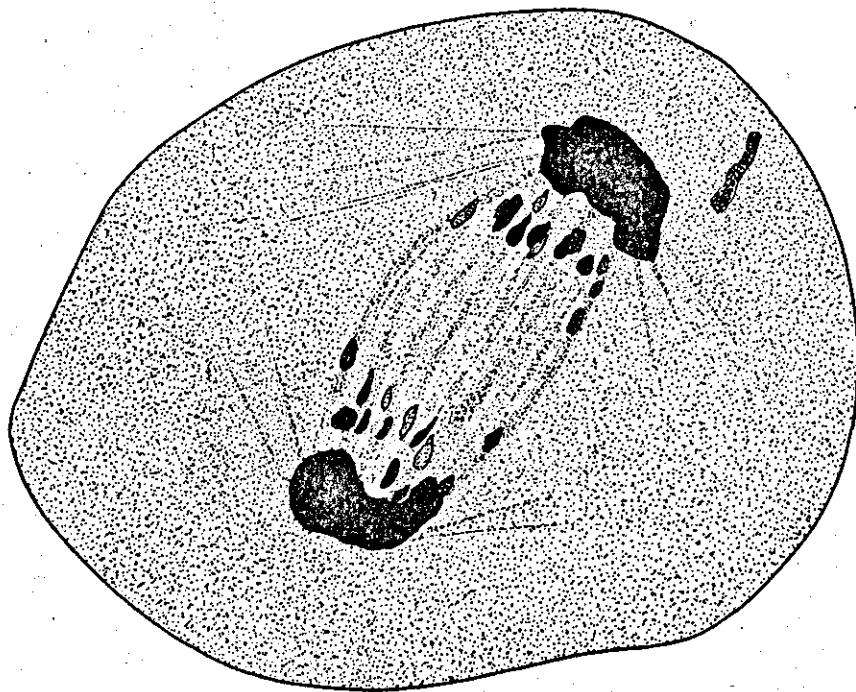


Fig. 82.

Fig. 82. Anaphase der heterotypische deeling bij *Chunnee*. De gesplitste ongepaarde chromosomen naderen de polen.

De overeenkomstige ligging van de chromosomen in beide anaphasegroepen sluit het maken van een fout in de telling bijna uit. In de veronderstelling, dat toch een zeer kleine fout gemaakt is, kan het diploide chromosomengetal op 90 à 91 gesteld worden; daarbij moet echter uitdrukkelijk vermeld worden, dat 91 het meest waarschijnlijk is. Als dus de chromosomenparing in de pollen-moedercel volledig geschiedt, zouden waarschijnlijk 45 gemini en 1 univalent chromosoom aanwezig zijn. Het lijkt onmogelijk, dat men 91 als het diploide chromosomengetal van *Chunnee* zou kunnen aannemen, aangezien diploide chromosomengetallen in het algemeen even getallen zijn. De

mogelijkheid is echter mijns inziens niet uitgesloten, dat *Chunnee* en *Ruckree* afstammelingen zijn van een *Saccharum*soort, die haploid 48, diploid 96 chromosomen bezeten zou hebben. Door onregelmatige reductiedeeling bij deze soort zouden geslachtscellen ontstaan kunnen zijn, die iets minder dan 48 chromosomen bezaten; deze zouden bij bevruchting een vorm hebben kunnen opleveren met een diploid chromosomengetal van 91. In het derde hoofdstuk zal hierop nog worden teruggekomen.

Tellingen van chromosomen in de homotypische deeling zijn bij *Chunnee* niet te verrichten.

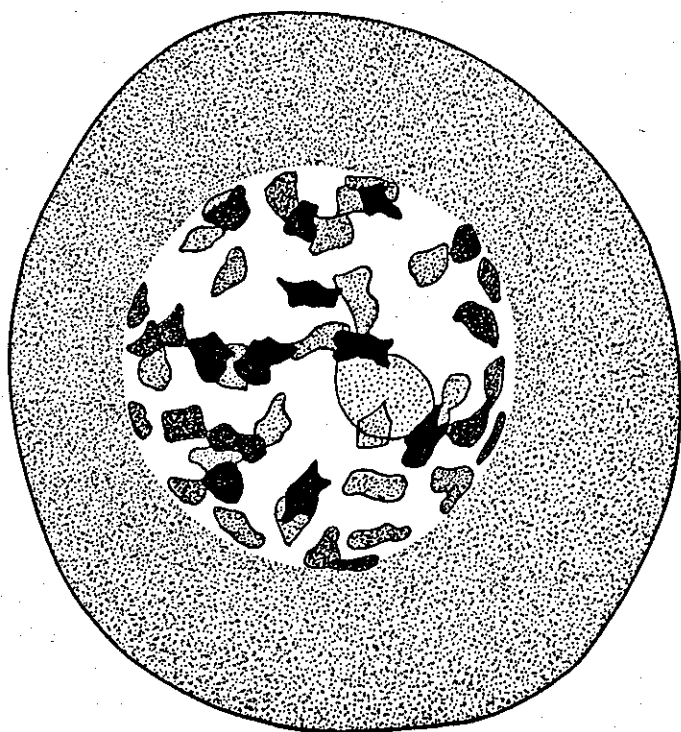


Fig. 83.

Fig. 83. Pollen-moedercel in diakinese bij *Ruckree II*. Vergr. 2300  $\times$ .



Fig. 84.

Fig. 84. Kernplaat der heterotypische deeling bij *Ruckree II*. Vergr. 2300  $\times$ .

De praeparaten van *Ruckree II* zijn niet van die van *Chunnee* te onderscheiden, de deelende pollen-moedercellen vertoonen bij beide variëteiten een absolute gelijkenis.

Van 10 tellingen aan diakinese-kernen van *Ruckree II* wisselden de uitkomsten tusschen de getallen 46 en 48.

Fig. 83 vertoont een beeld van een diakinese-kern, waarin waarschijnlijk 45 of 46 chromatine-elementen aanwezig zijn.

Bij 11 metaphasetellingen werden getallen gevonden, die variëerden tusschen 46 en 49. Fig. 84 geeft een beeld van een kernplaat, waarin ongeveer 48 chromosomen waar te nemen zijn.

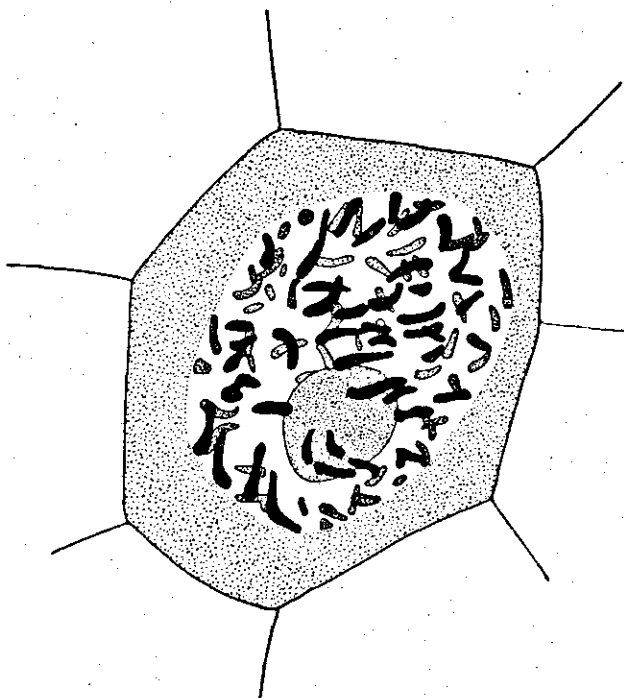


Fig. 85.

Fig. 85. Cel uit een worteltop van Chunnee in de prophase van deeling. Vergr. 2300  $\times$ .

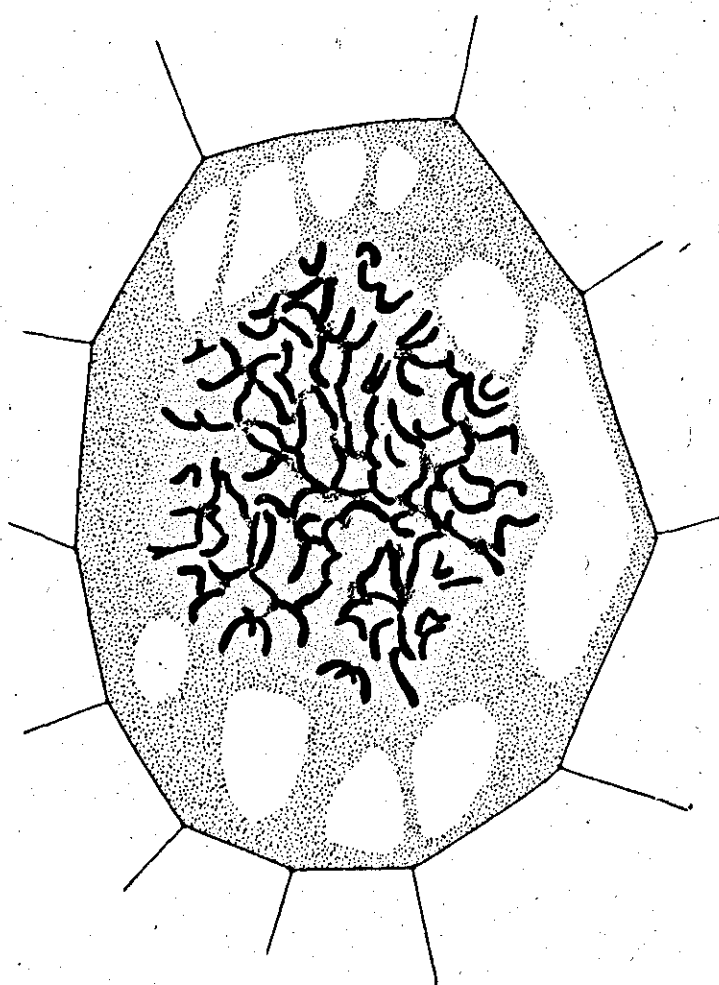


Fig. 86.

Fig. 86. Metaphase van een zich deelende cel van een worteltop van Chunnee. Vergr. 2300  $\times$ .

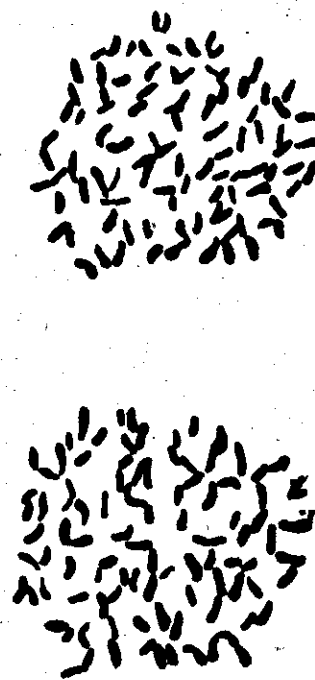


Fig. 87.

Fig. 87. Anaphase van een zich deelende cel van een worteltop van Chunnee. Vergr. 2300  $\times$ .

Anaphasetellingen konden bij *Ruckree II* niet verricht worden.

Zonder eenigen twijfel is het chromosomengetal van *Ruckree* ongeveer gelijk aan dat van *Chunnee*; de mogelijkheid van een klein verschil in chromosomengetal is echter niet uitgesloten, maar het zou een zeer tijdroovend onderzoek kosten om te bepalen of werkelijk een dergelijk verschil bestaat, aangezien men daarbij aangewezen is op het verrichten van anaphasetellingen en in een groot aantal praeparaten van *Chunnee* slechts drie anaphasen gevonden werden, waarin de chromosomen geteld konden worden.

De figuren 85, 86 en 87 geven respectievelijk de beelden van een prophase, een metaphase en een anaphase van zich deelende somatische cellen van *Chunnee* weer. Doordat de chromosomen zeer klein, langwerpig en gekromd zijn, was een volkomen zekere telling bij *Chunnee* en ook bij *Ruckree* niet mogelijk. In de afbeeldingen zijn de chromosomen iets duidelijker van elkaar gescheiden geteekend, dan men ze in de microscopische beelden van elkander gescheiden ziet. In werkelijkheid liggen de chromosomen soms zóó in elkaars verlengde, dat het aantal niet altijd met volkomen zekerheid te bepalen is. De aanwezigheid van zwak kleurende protoplasmatische verbindingen tusschen de chromosomen maakt de juiste bepaling van hun aantal nog moeilijker. Zonder eenigen twijfel echter wijkt het aantal chromosomen der somatische kernen van *Chunnee* en *Ruckree* niet veel van het getal 90 af.

---

### HOOFDSTUK III.

## BESPREKING VAN DE RESULTATEN VAN HET VORIGE HOOFDSTUK IN VERBAND MET DE LITTERATUUR.

Uit dit onderzoek is gebleken, dat het haploide chromosomengetal van *Saccharum officinarum* 40 bedraagt, terwijl bij *Saccharum spontaneum* 56 chromosomen voorkomen. Bij de Britsch-Indische rietvariëteiten *Chunnee* en *Ruckree II* bleek het aantal chromatine-elementen in de diakinese en metaphase van de heterotypische deeling 46 à 50 te bedragen; de wisseling in het getal bleek te berusten op het voorkomen van een grooter of kleiner aantal univalente chromosomen. Uit diasterstadiën van pollen-moedercellen was af te leiden, dat het diploide chromosomengetal van *Chunnee* op 90 à 91 gesteld moet worden. De chromosomengetallen, welke vroegere onderzoekers, FRANCK <sup>1)</sup> en KUWADA <sup>2)</sup>, voor *Saccharum officinarum* vaststelden, stemmen niet overeen met het hier gevonden haploide getal 40.

FRANCK vond diploid 28, haploid 14 chromosomen. Het somatische chromosomengetal onderzocht hij aan *Rood Egyptisch* riet, dat zoowel volgens het oordeel van MOQUETTE als volgens dat van JESWIET hetzelfde is als *Zwart Cheribon*-riet. Zoowel bij *Rood Egyptisch* riet als bij *Zwart Cheribon* vond ik in de somatische cellen ongeveer 80 chromosomen. Het haploide chromosomengetal onderzocht FRANCK aan de zaailing 234 van het Proefstation Oost-Java te Pasoeroean. Deze zaailing is een soortsbastaard tusschen *Zwart Cheribon* en *Chunnee*. KOBUS, die de Britsch-Indische variëteit *Chunnee* op Java invoerde, was reeds van meening, dat *Chunnee* niet tot *Saccharum officinarum* gerekend kon worden.

KUWADA vermeldt, dat bij *Saccharum officinarum* en *Saccharum spontaneum* beide diploid circa 68 chromosomen voorkomen. Hij geeft een afbeelding van een kernplaat uit een somatische cel van *Saccharum officinarum*. Deze afbeelding geeft een vrij goed beeld van een der-

<sup>1)</sup> W. J. Franck. Somatische kern- en celdeeling en microsporogenese bij het suikerriet. Dissertatie 1911.

<sup>2)</sup> Yoshinari Kuwada. Über die Chromosomenzahl von Zea Mays L. Botanical Magazine. Vol. XXIX 1915 pag. 87.



gelijke kernplaat. Dat KUWADA bij *Saccharum officinarum* tot iets lager chromosomengetal dan 80 komt, kan m.i. berusten op het feit, dat tellingen uiterst moeilijk zijn. Minder begrijpelijk vind ik het echter, dat hij ook bij *Saccharum spontaneum* circa 68 chromosomen vaststelde.

Als resultaat van mijn onderzoek is op den voorgrond te stellen:

1e. dat verschillende vormen van de soort *Saccharum spontaneum* een gelijk aantal chromosomen bezitten.

2e. dat vijf zeer uiteenlopende vormen van de soort *Saccharum officinarum* een gelijk aantal chromosomen bezitten, dat afwijkt van dat van *Saccharum spontaneum*.

3e. dat twee *Britsch-Indische Saccharumvariëteiten*, welke naar de meening van JESWIET waarschijnlijk behooren tot een in Britsch-Indië inheemsche *Saccharumsoort*, een overeenstemmend chromosomengetal vertoonen, dat afwijkt van de getallen van *S. spontaneum* en *S. officinarum*. Tot nog toe bezitten dus die vormen een overeenstemmend chromosomengetal, die ook, wat bepaalde morphologische kenmerken betreft, overeenstemmen en gaat de indeeling volgens de chromosomengetallen parallel aan de indeeling volgens morphologische kenmerken.

Van die *Saccharumvormen*, waarvan het vanwege het bezit van min of meer afwijkende habituskenmerken twijfelachtig is of zij al of niet tot een bepaalde soort van het geslacht *Saccharum* behooren, zal dit wellicht langs cytologischen weg zijn uit te maken. Hetzelfde zal misschien het geval zijn met die vormen, die bij zelfbestuiving afwijkende typen opleveren <sup>1)</sup>.

In de inleiding werd er reeds op gewezen, dat de chromosomengetallen in een geslacht dikwijls een reeks vormen. De chromosomengetallen 40 bij *S. officinarum* en 56 bij *S. spontaneum* zouden kunnen worden opgevat als termen van een reeks met het grondtal 8. Het zou echter zeer gewaagd zijn nu reeds te zeggen, dat bij het geslacht *Saccharum* een dergelijke reeks van chromosomengetallen voorkomt.

Het diploide chromosomengetal van *Chunnee* bedraagt 90 à 91 en mag zeker niet op 96 gesteld worden. Het zuiver haploide chromosomengetal is daarom niet 48, doch ongeveer 46. Het chromosomengetal van *Chunnee* maakt dus geen deel uit van een reeks van 8. Dit is echter nog niet het bewijs van het niet bestaan van een dergelijke reeks. Men zou zich namelijk kunnen voorstellen, dat voorouders van *Chunnee* en *Ruckree II* wel 48 als haploid en 96 als diploid

<sup>1)</sup> Uit een voorloopig onderzoek bleek, dat Teboe Hitam Rokan, dat in habituskenmerken eenigszins afwijkt van *Saccharum officinarum*, haploid ongeveer 30 chromosomen bezit; terwijl het Loethersriet, dat bij zelfbestuiving van *Saccharum officinarum* afwijkende typen oplevert, haploid ongeveer 50 chromosomen bezit.

chromosomengetal gehad zouden hebben, doch dat onregelmatigheden in het verloop van de reductiedeeling bij deze voorouders geleid hebben tot vorming van geslachtscellen, waarvan het aantal chromosomen iets minder was dat 48. Ongepaard gebleven chromosomen, welke bij de reductie ongelijkmatig over de dochterkernen verdeeld zouden zijn of niet alle in de kernen der pollenkorrels opgenomen zijn, zouden hierbij een rol gespeeld kunnen hebben.

Bij vergelijking van de grootte der kernen van pollen-moedercellen bij de onderzochte *Saccharumvormen* gedurende het diakinese-stadium blijkt het, dat de kernen van *S. spontaneum* groter zijn dan die van *Chunnee* en de kernen van *S. officinarum* kleiner.

Door TISCHLER<sup>1)</sup> was gevonden, dat de kernvolumina der pollen-moedercellen tijdens het synapsis-stadium bij de *bananenrassen* *Dole*, *Radjah Siam* en *Kladi* zich verhielden als 1:2:3. De aantallen chromosomen dezer rassen bedragen in de gametophyt respectievelijk 8, 16 en 24, waaruit dus blijkt dat het kernvolume evenredig is aan het aantal chromosomen.

BALLY vond, dat de kernvolumina bij *Triticum vulgare* en *Aegilops ovata* gelijk waren, niettegenstaande dat bij *Triticum* 8 en bij *Aegilops* 16 chromosomen in de geslachtscellen voor zouden komen. De chromosomen van *Triticum* zouden echter de dubbele grootte bezitten van die van *Aegilops*. Voor zijn metingen koos BALLY pollen-moedercellen in het synapsis-stadium uit, welke nog geheel tegen elkander aan gelegen waren en nog geen centrale holte vertoonden. Metingen door mij tijdens dit stadium aan *S. officinarum* en *S. spontaneum* verricht gaven als uitkomst dat de pollen-moedercelkernen dezer soorten tijdens dit stadium ongeveer even groot waren. Metingen verricht aan diakinese-kernen gaven de volgende uitkomsten:

S. officinarum		Chunnee	S. spontaneum
G. D. N. G.	Ardjoeno	aantal	aantal
aantal waarn..	aantal waarn.	waarnemingen	waarnemingen
25	25	25	30
$d = 14,84$ micron			
$d = 14,80$ micron			
$d_1 = 14,82$ micron		$d_2 = 16,14$	$d_3 = 16,28$
$r_1 = 7,41$ micron		$r_2 = 8,07$	$r_3 = 8,14$
$r_1^3 = 406,9$		$r_2^3 = 524,6$	$r_3^3 = 539,3$

<sup>1)</sup> G. Tischler. Untersuchungen über die Entwicklung des Bananenpollens. I. Archiv f. Zellforschung fünfter Band pag. 649.

<sup>2)</sup> W. Bally. Die Godronschen Bastarde zwischen *Aegilops* — und *Triticum*arten. Zeitschrift. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre Bd. XX 1919.

De kernvolumina van *S. officinarum*, *Chunnee* en *S. spontaneum* verhouden zich dus als 41 : 52 : 54.

De kernvolumina van *Saccharum officinarum* en *Saccharum spontaneum* zijn dus in de diakinese vrijwel evenredig aan de aantallen chromosomen, welke voor deze soorten respectievelijk 40 en 56 bedragen.

Het *Chunnee*-riet, dat haploid ongeveer 46 chromosomen bezit, wijkt echter in dit opzicht vrij sterk af.

C. A. BARBER <sup>1)</sup> is van meening, dat de *Britsch Indische suiker leverende Saccharumvariëteiten*, waar ook *Chunnee* en *Ruckree* toe behoren, tijdens een langdurige periode van mutatie ontstaan zouden zijn uit *Saccharum spontaneum*. Hij rekent deze variëteiten tot de soort *Saccharum officinarum*. Hij schrijft: „*Saccharum spontaneum* is the only wild species in the genus, which has close botanical relations with the sugarcane, which is named botanically *Saccharum officinarum*”.

Hij acht het waarschijnlijk, dat de dikke tropische suikerriet-variëteiten van een andere verwante soort afstammen, die niet meer in het wild voorkomt. Toch houdt hij rekening met de mogelijkheid, dat ook deze uit *Saccharum spontaneum* ontstaan zouden zijn. Hij schrijft hierover: „Quite recently a magnificent series of new canes, fully equal to any that have brought wealth in the past to the cane-growing countries of the tropics, have been discovered in the unexplored recesses of New Guinea, a place sufficiently remote to make it practically impossible that these could have been derived from India. We are driven then to conclude that the thick cane group, essentially different in so many respects from the indigenous Indian ones, has arisen from a separate centre, namely, the mountainous islands of the Malay Archipelago and Polynesia. It is interesting to note that *Saccharum spontaneum* is recorded as indigenous in many of these islands as well as in India, so that we have still the possibility of the species being the ancestor of the thick canes. But it seems to the writer probable that, in the absence of connecting links, it is more reasonable to assume that the thick canes as a group arose rather from an allied species now lost in the wild state”.

Afgezien van andere bezwaren, welke men misschien te berde zou kunnen brengen tegen het denkbeeld, dat de *Britsch-Indische variëteiten Chunnee* en *Ruckree II* van *S. spontaneum* zouden afstammen, is ook van een cytologisch standpunt beschouwd, een dergelijke afstamming zeer onwaarschijnlijk. De mogelijkheid, dat de dikke

<sup>1)</sup> C. A. Barber. The Origin of the Sugarcane. International Sugar Journal. Vol. XXII 1920 pag. 249.

tropische suikerrietvariëteiten, door mutatie van *S. spontaneum* zouden afstammen, kan men zelfs wel geheel uitsluiten. Als *Chunnee* en *Ruckree* door mutatie uit *S. spontaneum* ontstaan zouden zijn, dan zou deze mutatie gepaard gegaan moeten zijn met een verlies van ongeveer 20 chromosomen in de vegetatieve cellen. Voor een ontstaan van de dikke tropische suikerrietvariëteiten uit *S. spontaneum* zou men zich een verlies van 32 chromosomen moeten voorstellen. Dergelijke verminderingen in het aantal chromosomen zijn niet aanneembaar vooral niet voor *S. officinarum* waarbij in de talrijke, in habitus sterk van elkaar afwijkende vormen steeds precies 32 chromosomen minder aanwezig zijn dan bij *S. spontaneum*. Men kan zich wel denken, dat dochterindividuen eenige chromosomen minder bezitten dan hunne ouders, als gevolg van kleine onregelmatigheden in de reductiedeeling bij die ouders. Hierboven werd met de mogelijkheid rekening gehouden, dat *Chunnee* en *Ruckree* zoo zouden zijn ontstaan uit een soort die 96 chromosomen in de vegetatieve cellen bevat. ROSENBERG <sup>1)</sup> meent, dat de drie-chromosomige *Crepis*-soorten uit de vier-chromosomige zouden zijn ontstaan, doordat bij de laatste in de pollen- en embryozak-moedercellen de paring van twee chromosomen soms uitgebleven zou zijn, waardoor in die moedercellen 3 chromosomenparen en 2 ongepaarde chromosomen aanwezig zouden zijn geweest. Doordat soms de twee ongepaarde chromosomen in hun geheel naar één pool getrokken konden zijn, zouden in één dochterkern 5, in de andere dochterkern 3 chromosomen terecht gekomen zijn. Het resultaat zou zijn, dat 3- en 5- chromosomige pollenkorrels en embryozakken zouden ontstaan, naast 4-chromosomige. Indien een 3-chromosomige spermakern een 3-chromosomige eicel zou bevruchten, zou een dochterindividu ontstaan, dat haploid 3 chromosomen bezit. Bij de 3-chromosomige *Crepis Reuteriana* komen dergelijke onregelmatigheden vaak voor. Hij schrijft hierover: „Solche Unregelmässigkeiten sind nun keineswegs eine Seltenheit bei C. Reuteriana. Von 60 in bezug auf Chromosomenzahl untersuchten Kernen waren 15 4- resp. 2-chromosomig, also etwa 30% (bedoeld is waarschijnlijk 25%). Auch unter den 4-chromosomigen Arten habe ich solche Unregelmässigkeiten, wenn auch selten, gefunden”.

Bij de onderzochte vormen van *S. spontaneum* werden kleine onregelmatigheden in de deeling slechts bij uitzondering gevonden. Voor het ontstaan van *S. officinarum* of *Chunnee* uit *S. spontaneum* zou men zich in de reductiedeeling der laatste soort onregelmatig-

<sup>1)</sup> O. Rosenberg. Chromosomenzahlen und Chromosomendimensionen in der Gattung *Crepis*. Arkiv för Botanik K. Svenska Vetenskapsakademien. Band 15 No. 11 1918.

heden van grooten omvang moeten denken, waarbij in de verschillende geslachtscellen zeer uiteenlopende aantallen chromosomen zouden moeten terecht komen. Dergelijke onregelmatigheden zouden waarschijnlijk het effect hebben, dat een niet onbelangrijk deel der pollenkorrels steriel zouden worden. *S. spontaneum* is echter in talrijke vormen, ook volgens BARBER, een zeer fertiele soort, hieruit volgt, dat het voorkomen van deze onregelmatigheden van grooten omvang niet waarschijnlijk is. Op zich zelf beschouwd, zou het niet onmogelijk zijn, dat kiemcellen met een verminderd aantal chromosomen in bepaalde gevallen nog wel fertiel zouden kunnen zijn, zoodat deze, al is het dan ook zelden, bij bevruchting aanleiding zouden kunnen geven tot het ontstaan van individuen met een veel kleiner chromosomengetal. Dat deze individuen tevens door dat verlies of een andere onbekende oorzaak nieuwe eigenschappen zouden krijgen, waarvan in ons geval vorming van suiker een der voornaamste zou zijn, is wel zeer onwaarschijnlijk. Ook zouden de verschillende vormen, die ontstaan, zeker uiteenlopende chromosomengetallen vertoonen, terwijl *Chunnee* en *Ruckree II* een ongeveer gelijk of een volkomen gelijk chromosomengetal bezitten en *S. officinarum* in 5 zeer uiteenlopende vormen in de haploide phase een chromosomengetal heeft, dat 16 minder bedraagt dan dat van *S. spontaneum*.

Wij weten niet uit welke vormen of soorten *S. spontaneum*, *S. officinarum* en de Britsch-Indische rietvariëteiten ontstaan zijn. Het lijkt me echter waarschijnlijk dat zij hun ontstaan niet te danken hebben aan soorten met een nog hoger chromosomengetal.

Wel meende STRASBURGER<sup>1)</sup>, dat in het phylogenetisch systeem van de *Pteridophyten* tot de laatste vertakkingen der *Phanerogamen* een vermindering van het chromosomengetal had plaatsgegrepen, doch tevens stelde hij zich voor, dat in bepaalde geslachten der *Phanerogamen* weder vermeerdering van het chromosomengetal had plaats gevonden. STRASBURGER's meening, dat van de *Pteridophyten* af het chromosomengetal hoogeropwaarts in het phylogenetisch systeem zou verminderen is niet nader bevestigd geworden. TISCHLER<sup>2)</sup> schrijft naar aanleiding van een door hem opgemaakte lijst van chromosomengetallen: „Wenn wir jetzt die von uns zusammengestellte Liste der Chromosomenzahlen übersehen, so konstatieren wir auf den ersten Blick, dass sich allgemeine Gesetzmässigkeiten bisher nicht ableiten lassen. Freilich fällt es auf, das Gewisse Gruppen, wie die Asco- und

<sup>1)</sup> E. Strasburger. Chromosomenzahl. Flora 100. 1910 pag. 425 en 438.

<sup>2)</sup> G. Tischler. Chromosomenzahl. — Form und Individualität im Pflanzenreiche. Progressus Rei Botanicae. Fünfter Band pag. 203 en 204, 1916.

Basidiomyceten durchweg Vertreter mit sehr geringen Chromosomenzahlen besitzen und dass auch den Moosen und den Gymnospermen im allgemeinen niedere Zahlen zukommen. Aber bei den Algen, Pteridophyten und Angiospermen haben wir naast wenig-chromosomigen auch oft „onmittelbar” hoch chromosomige Species, and wo, wie bei Ophioglossaceen, Equisetaceen and Lycopodiales vorläufig nur Arten mit besonders viel Chromosomen bekannt geworden sind, da werden wir durch die äusserst geringe Anzahl der cytologisch studierten Species gewarnt, bis auf weiteres unsere Erfahrungen zu sehr zu verallgemeinern”.

Verder zegt hij: „Also mit dem Anschneiden der grossen phylogenetischen Probleme auf der Basis der Chromosomenuntersuchungen ist es wohl noch zu früh. Wohl aber meine ich, dass wir auch jetzt schon die Chromosomenzahlen verwerthen können, wenn wir die Gattungen oder gar die Species mit verschiedenen Zahlen ins Auge fassen”.

De meening van STRASBURGER, dat in bepaalde geslachten vermeerdering van het aantal chromosomen plaats kon hebben heeft echter steeds meer ingang verkregen. Men heeft zelfs uit vormen met lagere chromosomengetallen vormen met hogere chromosomengetallen verkregen. Over de wijze waarop hogere chromosomengetallen uit lagere ontstaan zijn, loopen de meeningen echter nog zeer uiteen.

De chromosomengetallen 40 voor *S. officinarum*,  $\pm 46$  voor *Chunnee* en *Ruckree* II en 56 voor *S. spontaneum* zijn bijzonder hoog. In de literatuur is naar mijn weten bij *Angiospermen* slechts één chromosomengetal bekend, dat het getal 56 van *S. spontaneum* overtreft en dat is het getal 72 bij *Solanum nigrum gigas*, een plant welke op experimenteele wijze door WINKLER<sup>1)</sup> verkregen werd.

*Saccharumsoorten* met een lager chromosomengetal dan 40 zijn nog niet bekend<sup>2)</sup>. Het is echter zeer wel mogelijk, dat deze bestaan of althans vroeger bestaan hebben en het schijnt mij toe, dat men wel degelijk rekening heeft te houden met de mogelijkheid, dat onze hoog-chromosomige *Saccharumsoorten* ontstaan zouden kunnen zijn uit andere met een lager chromosomengetal. Hierop zal later teruggekomen worden.

Bij het onderzoek over reductiedeeling van *Saccharum officinarum* werd gevonden, dat dikwijls geen volledige chromosomenreductie plaats

<sup>1)</sup> Hans Winkler. Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahl. Zeitschrift für Botanik. Achter Jahrgang 1916 pag. 441.

<sup>2)</sup> Teboe hitam Rokan, dat haploid ongeveer 30 chromosomen bezit, is waarschijnlijk een soortsbastaard.

heeft. In de prophase van de deeling der pollen-moedercellen kan bij een onbepaald aantal chromosomen paring achterwege blijven. Het gevolg hiervan is, dat in de kernplaat naast gemini ongepaarde chromosomen voorkomen. De laatste schijnen in het algemeen overlangs te splitsen, terwijl het niet uitgesloten is, dat soms ongepaarde chromosomen ongesplitst de polen bereiken. De dochterkernen en ook de kernen der stuifmeelkorrels zullen daardoor dikwijls een aantal chromosomen krijgen, dat het haploide aantal 40 van *S. officinarum* overtreft.

ROSENBERG<sup>1)</sup> kon hetzelfde aantoonen bij soorten uit het geslacht *Hieracium*. Over *Hieracium aurantiacum* schrijft hij: „Da, wie oben gezeigt, etwa 36 Chromosomen in den somatischen Teilungen auftreten, und in der Meiosis ungepaarte Chromosomen in nicht geringer Zahl vorhanden sind, so ist es klar, dass nicht immer 18 Gemini gebildet werden, d. h. die Affinität zwischen gewissen Chromosomen fällt weg. Oder vielleicht ist es richtiger, dass zuerst eine Paarung während der Prophase stattgefunden hat, die aber später zurückgeht, so dass die Chromosomen schon während der Diakinese sich trennen und als ungepaarte Chromosomen in die Spindelfigur eingereiht werden.“ Een gelijk gedrag der chromosomen vond ROSENBERG in de zich deelende embryozak-moedercellen van *H. pilosella*, die eveneens 36 chromosomen in de somatische cellen bezit.

Bastaardindividueen uit kruisingen tusschen *H. excellens*, die zelf kiemcellen met verschillend chromosomengetal vormt, met *H. aurantiacum* of *H. pilosella* vertoonden zeer uiteenlopende aantallen chromosomen, waaruit volgt, dat bij de ouders kiemcellen met verschillende chromosomengetallen fertiel zijn. Het is onbekend of bij *Saccharum officinarum* kiemcellen met van het getal 40 afwijkende aantallen chromosomen fertiel kunnen zijn; aangezien echter kiemcellen met verschillende chromosomengetallen bij *Hieracium*-soorten wel fertiel kunnen zijn, moet men met de mogelijkheid rekening houden, dat dit ook het geval kan wezen bij *Saccharum officinarum*.

Bij zijn onderzoek over de deugdelijkheid van het pollen vond JESWIET, dat de pluimen van *Bandjermasin hitam* slechts zeer weinig pollen opleverden; een deel der helmknoppen bleef gesloten. Van de pollenkorrels was 50 % zetmeelhoudend en van normaal uiterlijk; de andere pollenkorrels waren zeer klein gebleven en hadden dikwijls den vorm van de cellen uit de tetraden behouden, terwijl ze geheel inhoudloos waren.

<sup>1)</sup> C. Rosenberg. Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium* pag. 163.

Bij *Ardjoeno* vond hij daarentegen, dat alle helmknoppen openden en zeer veel pollen vrijkwam, waarvan 80 à 90 % zetmeel bevatte.

Bij zelfbestuiving geeft *Ardjoeno* steeds veel nakomelingen, *Bandjermasin hitam* zeer weinig. Onderzoekt men de microsporogenese bij *Ardjoeno*, dan vindt men weinig onvolledige reductiedeeling, bij *Bandjermasin hitam* vindt men uitsluitend onvolledige reductiedeeling. Het is mogelijk, dat deze onvolledige reductiedeeling bij *Bandjermasin hitam* ten gevolge heeft, dat zeer veel pollenkorrels ontstaan, waarin chromosomencombinaties voorkomen, die de levensvatbaarheid van den gametophyt of de fertiliteit van de mannelijke generatieve kernen geheel uitsluiten, terwijl dit in veel mindere mate het geval is bij *Ardjoeno* waarbij de reductiedeeling gewoonlijk een veel regelmatigere verloop heeft. Aangezien het zeer goed mogelijk is, dat ook andere factoren bestaan, die de pollensteriliteit veroorzaken, zal men pas na een onderzoek van vele jaren aan zeer veel variëteiten tot het al of niet bestaan van een verband tusschen de wijze van verloop van de reductiedeeling en de fertiliteit kunnen besluiten. Daarbij komt nog, dat de pollen-fertiliteit bij sommige suikerrietsoorten in verschillende jaren uiteen kan lopen.

*Groen Duitsch Nieuw Guinea* levert bij zelfbestuiving naast normale typen vele sterk afwijkende typen op, die zeer korte leden bezitten. Men kan zich afvragen of deze afwijkende planten het product waren van versmelting van gameten met afwijkend chromosomengetal. Het onderzoek hierover zou lopen over een groot aantal planten met normalen en abnormalen habitus. Vele van deze planten zouden ongetwijfeld niet bloeien en daarom voor onderzoek uitgeschakeld moeten worden, daar dit niet aan somatische kernen verricht kan worden. Een dergelijk onderzoek zal daardoor zeer tijdrovend zijn, terwijl het de groote vraag is of men het tot een bevredigende oplossing zal kunnen brengen.

Bij wijze van uitzondering kan het bij *Saccharum officinarum* var. *Groen Duitsch Nieuw Guinea* voorkomen, dat vrijwel alle chromosomenparing in de prophase van de reductiedeeling achterwege blijft. De chromosomen liggen dan tijdens de diakinese in het algemeen nog wel twee aan twee, dikwijls parallel, naast elkaar, maar ze zijn niet met elkaar verbonden. In de metaphase komen ze daarbij in ongeveer diploid getal in de kernplaat te liggen, terwijl ze zonder overlans te splitsen volgens het toeval over de polen verdeeld worden; een zeer onregelmatige tetradendeeling is hiervan het gevolg.

Een dergelijk deelingsverloop werd door ROSENBERG bij de pollenmoedercellen van *Hieracium laevigatum* en *H. lacerum* gevonden. Deze soorten bezitten 27 chromosomen in de somatische cellen. Het



kon nu voorkomen, dat alle chromosomen in de prophase van de deeling der pollen-moedercellen ongepaard bleven. Ook in de metaphase werden dan 27 chromosomen gevonden, die zonder te splitsen volgens het toeval over de polen verdeeld werden. De aantallen chromosomen aan de polen konden soms ongeveer gelijk zijn, soms zeer verschillen. Niet altijd kwam een tweede deeling voor; dikwijls werden de diadencellen omgevormd tot pollencellen. Deze deeling werd door ROSENBERG „halbheterotypische Teilung” genoemd; de door mij gevonden abnormale deeling bij *Saccharum officinarum* var. *Groen Duitsch Nieuw Guinea* is geheel analoog aan deze deeling, met dit verschil, dat in de prophase der deeling van *Groen Duitsch Nieuw Guinea* de chromosomen in stellen van twee bij elkander liggen.

---

## HOOFDSTUK IV.

### RESULTATEN VAN EEN VOORLOOPIG ONDERZOEK OVER DE CYTOLOGIE VAN EENIGE BASTAARDEN TUSSEN SACCHARUM OFFICINARUM EN SACCHARUM SPONTANEUM.

#### § 1. EENIGE OPMERKINGEN OVER SOORTSBASTAARDEN IN HET GESLACHT SACCHARUM, VOORNAMELIJK BETREFFENDE DE FERTILITEIT.

In de inleiding werd reeds medegedeeld, dat bij de rietkruising aan het proefstation te Pasoeroean sedert vele jaren van soortsbastardeering gebruik gemaakt wordt. Variëteiten van *Saccharum officinarum* heeft men gekruist met het *Chunnee*- en *Kassoerriet*; doordat de bastaarden uit deze kruisingen verkregen voor een groot gedeelte fertiel waren, was het mogelijk deze weder onderling te kruisen en ook weder terug te kruisen met *Saccharum officinarum*. Het resultaat hiervan is geweest, dat zeer vele individuen van zeer ingewikkelde bastaardnatuur verkregen zijn, die in vele gevallen nog een hooge mate van fertiliteit vertoonen.

In 1916 heeft JESWIET de meening geuit, dat het *Kassoer*-riet een kruising zou zijn tussen de *Saccharum officinarum*-variëteit *Zwart Cheribon* en wild riet, waarmede hij *Saccharum spontaneum* bedoeld heeft. In de jaren 1918, 1919 en 1920 zijn door hem vele kruisingen verricht tussen *Saccharum officinarum* en *Saccharum spontaneum*. De zeer talrijke individuen, welke uit deze kruisingen verkregen zijn, vertoonen zeer groote gelijkenis met *Kassoer*, zoodat het vrijwel zeker is dat *Kassoer* een riet van deze afstamming is. Men kan van deze bastaardindividuen zeggen, dat planten uit kruising van dezelfde ouders verkregen, zeer groote overeenkomst in habitus vertoonen, doch niet aan elkander gelijk zijn, waaruit volgt dat de ouders van heterozygotische natuur zijn. Vergeleken met de ouders zijn zij van intermediairen vorm, doch ze overtreffen de ouders aanzienlijk in lengte, waaruit blijkt, dat ze luxureeren.

Uit een onderzoek van JESWIET bleek, dat op een totaal aantal van 102 dezer bastaardindividuen 99 geheel fertiele en 3 mannelijk steriele

voorkwamen. De eerste gaven alle veel pollen, dat gemiddeld voor 75 % goed ontwikkeld was, hetgeen duidt op een hoge pollenfertiliteit. Individueel kon het percentage goed ontwikkeld pollen wisselen tusschen 40 en 100 %. Doch zelfs van de individuen, die slechts voor 40 % goed ontwikkeld pollen geven, kan men de fertiliteit nog bevredigend noemen, daar de absolute hoeveelheid stuifmeel steeds groot was. Om eenig idee te geven hoe groot wel de fertiliteit van deze bastaarden kan zijn, zij hier vermeld, dat uit het zaad, verkregen door zelfbestuiving van één pluim van een dergelijk bastaardindividu ongeveer 11000 gezonde kiemplanten verkregen werden.

Ook bastaardindividuen tusschen *Saccharum officinarum* en *Chunnee* blijken voor een belangrijk deel een hoge mannelijke en vrouwelijke fertiliteit te bezitten, doch individuen, die enkel vrouwelijk fertiel zijn, zijn hieronder eveneens vrij talrijk, terwijl geheel steriele zeldzaam zijn. Bastaardindividuen uit een kruising van een bepaalden vorm van *S. officinarum* met *Chunnee* vertoonen onderling grootere verschillen in habitus dan die tusschen een bepaalden vorm van *S. officinarum* en *S. spontaneum*. Misschien is de oorzaak hiervan, dat *Chunnee* van meer geprononceerd heterozygotische natuur is dan *Saccharum spontaneum*.

In de litteratuur zijn bastaarden, uit soorten met verschillend chromosomengetal ontstaan, nog slechts weinig bekend. Meestal kostte het groote moeite deze bastaarden te verkrijgen; het aantal individuen, dat men uit een bastaardeering verkreeg, was steeds gering, terwijl in zeer veel gevallen de bastaardeering geheel mislukte. Deze soortsbastaarden zijn in den regel steriel; bij uitzondering fertiel.

ERNST<sup>1)</sup> schreef in 1916 in zijn dertiende these van het negende hoofdstuk van zijn boek „Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich”: „Kreuzungen zwischen Arten mit ungleicher Chromosomenzahl haben bis jetzt immer nur zur Bildung steriler Bastarde geführt”. Hier overdrijft ERNST echter, want zonder twijfel was het hem bekend, dat bij het geslacht *Oenothera* fertiele bastaarden tusschen soorten met ongelijk chromosomengetal voorkomen. Uit het feit, dat hij dit schreef, blijkt echter wel, dat dergelijke fertiele soortsbastaarden uiterst zeldzaam zijn. Tusschen bastaarden uit soorten met verschillend chromosomengetal van het geslacht *Saccharum* en dergelijke bastaarden uit andere geslachten bestaat dus in twee opzichten een belangrijk verschil:

<sup>1)</sup> A. Ernst. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Eine Hypothese zur experimentellen Vererbungs- und Abstammungslehre. Gustav Fischer. Jena 1918. pag. 365.

1e. bij het geslacht *Saccharum* zijn deze soortsbastaarden gemakkelijk in zeer groote hoeveelheid te verkrijgen; bij andere geslachten gelukt de soortsbastaardeering moeilijk en krijgt men slechts weinige bastaard-individuen;

2e. bij het geslacht *Saccharum* zijn deze soortsbastaarden voor een groot deel mannelijk en vrouwelijk goed fertiel, terwijl een deel slechts vrouwelijk fertiel is en geheel steriele zeer weinig voorkomen; bij andere geslachten zijn deze soortsbastaarden in het algemeen steriel en komen fertiele, welke dan meestal nog slechts een gedeeltelijke fertiliteit vertoonen, slechts weinig voor.

## § 2. DE CYTOLOGIE VAN EENIGE BASTAARDINDIVIDUEN *SACCHARUM OFFICINARUM* × *SACCHARUM SPONTANEUM*.

Een vijftal bastaardindividuen uit kruisingen tusschen *S. officinarum* en *S. spontaneum* en tevens het *Kassoerriet* zijn door mij voorloopig op hun chromosomengetal onderzocht. Ik vond, dat het haploide getal ongeveer 68 à 70 bedroeg. Eerst trachtte ik dit getal te verklaren door aan te nemen, dat in de prophase der heterotypische deeling ongeveer 28 suikerrietchromosomen conjugeeren met 28 glagahchromosomen en dat 12 suikerrietchromosomen en 28 glagahchromosomen ongepaard blijven. Hierdoor zouden dan 68 chromatine-elementen in de kernplaten te zien zijn. Doch spoedig bleek, dat in de diakinese-kernen het aantal gemini zonder eenigen twijfel belangrijk grooter is dan 28, niettegenstaande dat ook in de diakinese ongeveer 68 à 70 chromatine-elementen aanwezig zijn. Het leek zelfs waarschijnlijk, dat vrijwel alle chromatine-elementen bivalent zijn. In fig. 88 is een diakinese-kern van een bastaardindividu uit een kruising van de suikerriet-soort *Gestreept Preanger* met *Glagah alas Troeno* afgebeeld. Hoewel de geheele kern in één doorsnede ligt, heb ik de bovenste en de onderste helft ieder afzonderlijk geteekend. Het voordeel hiervan was, dat de laag gelegen gemini hierdoor in hun geheel geteekend konden worden en niet in de teekening bedekt worden door de hooggelegene. Eenige chromatine-elementen uit de onderste kernhelft zijn tevens afgebeeld in de bovenste kernhelft, doch hierin wit gelaten. Men kan hierdoor zien, hoe de bovenste kernhelft over de onderste heen ligt. In het geheel zijn 67 chromatine-elementen afgebeeld. De nucleolus leverde bij het teekenen moeilijkheden op, doordat eenige chromosomen tegen dat lichaampje aangeleggen zijn; het totaal aantal chromatine-elementen staat daardoor niet volkomen vast. Van ongeveer 50 is

duidelijk de bivalentie waarneembaar, terwijl van de overige de bivalentie in het geheel niet uitgesloten, van een deel zelfs nog zeer waarschijnlijk is. Zonder eenigen twijfel is dus het totaal aantal chromosomen in deze kern groter dan de som van de haploide getallen der ouders. Kernen, als de hier afgebeelde, kwamen in de praeparaten dezer bastaarden zeer algemeen voor. Ze geven den indruk van kernen, waarin zich uitsluitend bivalente chromosomen bevinden. Alleen kan



Fig. 88.

Fig. 88. Pollen-moedercelkern in diakinese bij een bastaard individu uit een kruising tusschen *Saccharum officinarum* en *Saccharum spontaneum* (individu G 106 = Gestreept Preanger  $\times$  Glagah alas Troeno). Vergr. 2300  $\times$ .

het voorkomen, dat van eenige paren de chromosomen niet geheel tegen elkander aanliggen, waardoor ook in de kernplaat en in de anaphase ongepaarde chromosomen voorkomen, geheel op dezelfde wijze als wij dit bij *S. officinarum* gezien hebben. Het aantal ongepaarde chromosomen is echter hier niet groter dan bij *S. officinarum* en het is waarschijnlijk dat zij slechts optreden als gevolg van onvolledige paring in de prophase. Bij telling van chromosomen in pool-

aanzichten van kernplaten werden getallen gevonden, die zeer dicht bij 70 liggen. In de afgebeelde kernplaat van een individu afkomstig uit een kruising van het suikerriet *Bandjermasin hitam* met *glagah Kepandjen*, (fig. 89) werden 71 chromosomen geteld. Doordat het totaal aantal praeparaten nog niet zeer groot was, konden nog slechts zeer weinig tellingen aan anaphasen gedaan worden. Fig. 90 geeft het beeld van een anaphase in poolaanzicht van bastaardindividu G 106, uit een kruising van *Gestreept Preanger* met *Glagah alas Troeno* ontstaan. In de bovenste groep waren 61 chromosomen te zien, bij

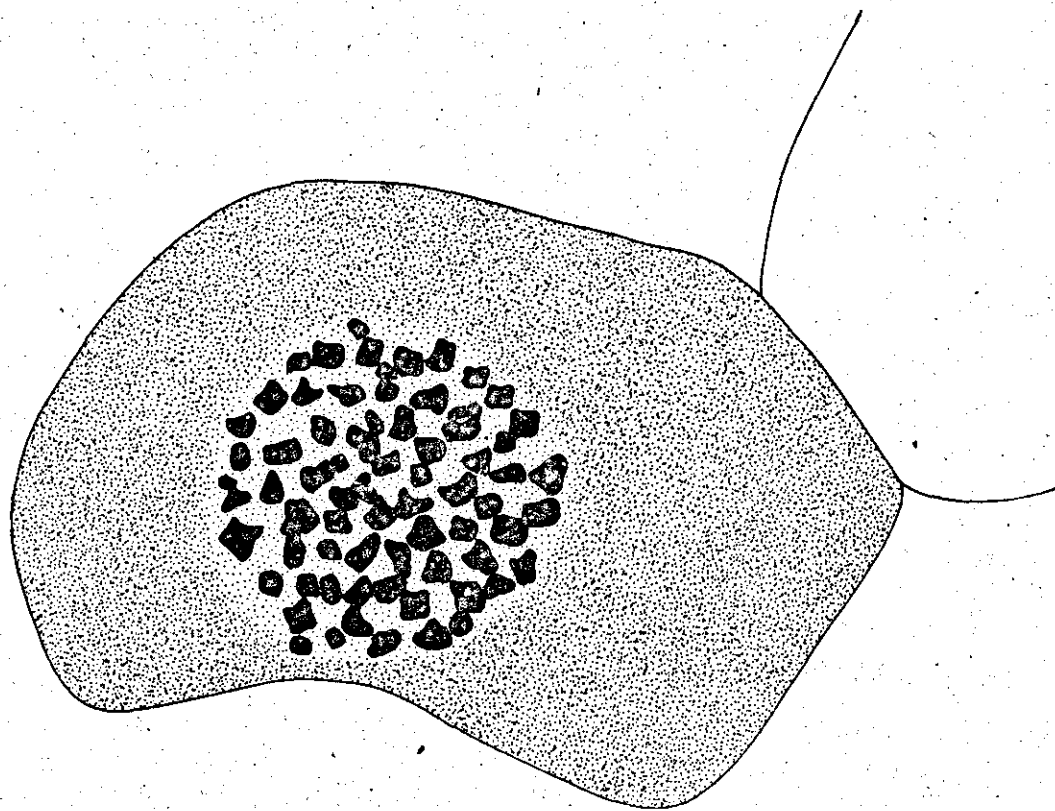


Fig. 89.

Fig. 89. Metaphase der heterotypische deeling bij een individu uit een kruising tusschen *Saccharum officinarum* en *Saccharum spontaneum* (individu uit het zaaisel 485 H = *Bandjermasin hitam* × *Glagah Kepandjen*). Vergr. 2300 ×.

lagere instelling kwamen vervolgens een tiental, nog op den aequator gelegen univalente chromosomen te voorschijn, terwijl bij nog lagere instelling de onderste groep met 64 chromosomen zichtbaar werd. Waarschijnlijk werden hier eenige ongepaarde chromosomen in hun geheel naar de onderste pool getrokken; ook is het mogelijk dat bij de onderste groep eenige chromosomen gerekend zijn, die eigenlijk nog bij de aequatoriale groep behooren. In het geheel werd in deze anaphase 135 chromosomen geteld, dit zou wijzen dus op een haploid chromosomengetal van 67 of 68 als de paring volledig geweest was. Fig. 91 toont een anaphase van het individu G. 107 uit dezelfde

kruising. In beide anaphasegroepen werden 64 chromosomen geteld, terwijl ongepaarde 7 chromosomen in den aequator gevonden werden. Dit wijst dus op een diploid chromosomengetal van ongeveer 135 en op een haploid getal van ongeveer 68.

Fig. 92 geeft een anaphase van *Kassoer*. In de bovenste groep werden hier 61 chromosomen geteld, in den aequator lagen er 12 en in de onderste groep 59, doch de laatste groep was even door het

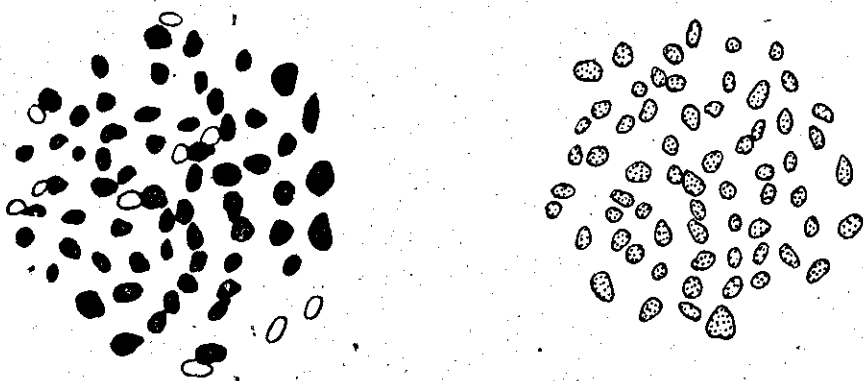


Fig. 90.

Fig. 90. Anaphase der heterotypische deeling bij een individu uit een kruising tussen *Saccharum officinarum* en *Saccharum spontaneum* ♂ (individu G 106). Vergr. 1750  $\times$ .

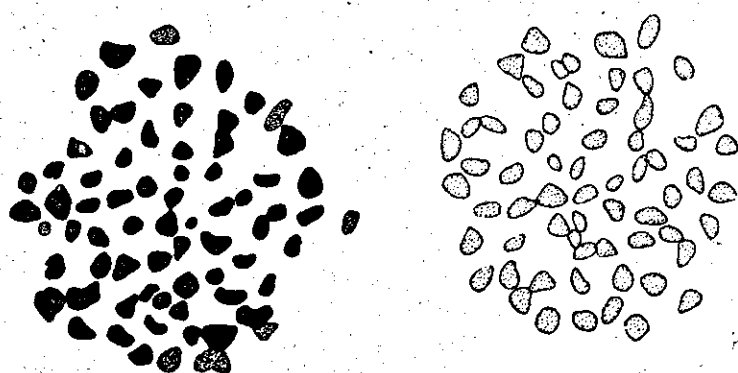


Fig. 91.

Fig. 91. Anaphase der heterotypische deeling bij een individu uit een kruising tussen *Saccharum officinarum* en *Saccharum spontaneum* (individu G 107 = Gestreept Preanger  $\times$  Glagah alas Troeno). Vergr. 2300  $\times$ .

mes geraakt. Uit de overeenstemmende ligging der chromosomen in de twee groepen was op te maken, dat waarschijnlijk twee chromosomen niet meer aanwezig zijn; één dezer was nog in de volgende doorsnede terug te vinden. In deze anaphase zouden dus ongeveer 134 chromosomen gelegen hebben, dit wijst dus op een haploid chromosomengetal van ongeveer 67. Eenige individuen door zelfbestuiving van *Kassoer* verkregen vertoonden een geheel overeenkomstig chromosomengetal.

Resumeerend kan men dus zeggen, dat de bastaardindividuen, uit kruising tusschen *S. officinarum* en *S. spontaneum* verkregen, in hun gonotokonten een aantal bivalente chromosomen bezitten, dat waarschijnlijk iets minder dan 70 bedraagt.

Uit twee botanische soorten met chromosomengetallen, die ongelijk zijn, ziet men hier dus vormen ontstaan, die onderling een gelijk chromosomengetal vertoonen, dat hooger is dan dat van een der ouders. Het heeft den schijn, dat dit nieuwe chromosomengetal niets heeft uit te staan met de chromosomengetallen der ouders. Men zou kunnen veronderstellen, dat zich in de zygotekern der bastaarden een proces afspeelt, dat veroorzaakt, dat bij deeling dezer kern een stel nieuwe chromosomen optreedt, dat in aantal de som van de haploide getallen, die bij bevruchting samen gekomen zijn, overtreft, nadat de beide haploide stellen hun individualiteit verloren hadden.

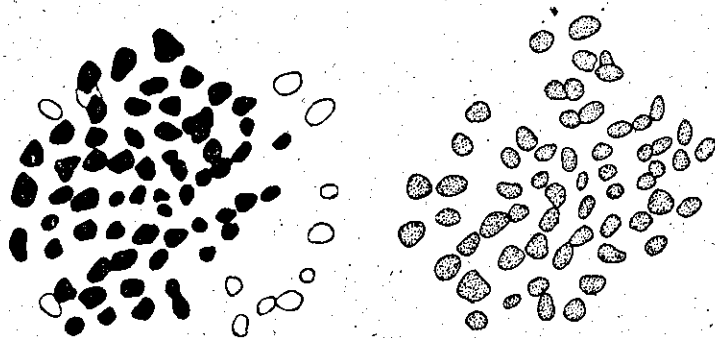


Fig. 92.

Fig. 92. Anaphase der heterotypische deeling bij Kassoer. Vergr. 2300  $\times$ .

Het lijkt mij echter zeer onwaarschijnlijk, dat dit het geval zou zijn. Voorbeelden daarvan zijn mij uit de litteratuur niet bekend, terwijl evenmin aanwijzingen aanwezig zijn, die zoo iets waarschijnlijk maken.

Er is echter een tweede veronderstelling mogelijk, die mij wel waarschijnlijk lijkt. Stelt men het zuiver haploide chromosomengetal der bastaarden op 68, — hetgeen waarschijnlijk juist is — dan zou het diploide getal 136 bedragen. De som van de haploide chromosomengetallen der ouders is 96, hetgeen 40 verschilt van dit diploide getal, terwijl juist 40 het haploide chromosomengetal is van suikerriet. Is onze veronderstelling, dat 68 het haploide chromosomengetal is, juist, dan zou een diploid aantal suikerriet-chromosomen samen gekomen moeten zijn met het haploide aantal chromosomen van glagah. Daarbij in het oog houdende, dat het suikerriet in de kruising steeds de vrouwelijke en de glagah de mannelijke plant was, kan men zich dit op twee wijzen denken.

1e. In de embryozak-moedercel van *S. officinarum* is de chromo-



somenreductie achterwege gebleven, waardoor een diploide eicel ontstond, die bevrucht is geworden door een haploide spermakern van *S. spontaneum*.

2e. In de embryozak-moedercel van *S. officinarum* heeft wel reductie-deeling plaats gehad, waardoor een haploide eicel is ontstaan. Deze eicel is bevrucht door een haploide spermakern van *S. spontaneum*, bij de bevruchting hebben de *S. officinarum*-chromosomen zich alle overlangs gesplitst, terwijl dit niet geval geweest is met de *S. spontaneum*-chromosomen. Hierdoor is een zygote met 136 chromosomen ontstaan, die door normale deeling aanleiding heeft gegeven tot de vorming van een individu, dat in de somatische cellen 136 chromosomen bezit en in de gonotokonten 68 chromosomenparen vormt,

De eerste veronderstelling kan men dadelijk uitsluiten. Individuen van één zaaisel verschillen onderling duidelijk in kleur van stengel. Men kan individuen vinden met licht gelen of licht groenen stengel, bij andere is de stengel rose, terwijl weer andere helder wijnroode of donkerpaarsroode stengels hebben. De kleuren lopen vrijwel evenveel uiteen als in een zaaisel van een kruising van twee suikerriet-variëteiten. Aangezien *S. spontaneum* steeds een lichtgroenen, ongekleurden stengel heeft, ook na kruising van spontaneum-typen onderling, moet men deze talrijke kleurschakeeringen wel toeschrijven aan segregatie van factoren bij het suikerriet, waaruit volgt, dat reductiedeeling in de embryozak-moedercellen plaats gehad moet hebben.

Er is echter een tweede reden waarom men de eerste veronderstelling uit moet sluiten en dit is de gewichtigste. In de praeparaten van *S. officinarum* is nooit een aanwijzing te vinden, dat chromosomenreductie achterwege blijft. De gevonden deelingsstadia van de megaspore-moedercel wijzen steeds op reductiedeeling. Aangezien echter in een pluim vele duizenden bloempjes voorkomen, blijft de kans bestaan, dat hier en daar reductiedeeling in de megaspore-moedercel achterwege blijft. De vijf voor onderzoek uitgekozen individuen, welke onderling overeenstemden in chromosomengetal, waren normale individuen uit verschillende zaaisels. Er bestaat dan ook geen kans, dat zij zich alle cytologisch anders zouden gedragen dan de andere individuen uit dezelfde zaaisels. Men moet daarom wel veronderstellen dat alle of bijna alle individuen van één kruising afkomstig, zich cytologisch overeenkomstig gedragen. Aangezien echter het zaad van één suikerrietpluim meerdere duizenden bastaardindividuen op kan leveren en het absoluut uitgesloten is, dat bij duizenden embryozak-moedercellen uit één pluim de reductiedeeling achterwege gebleven is, kan men niet anders dan veronderstellen, dat reductiedeeling wel plaats gehad

heeft. Bovendien heeft het voorloopig onderzoek van een drietal variëteitsbastaarden van *Saccharum officinarum* steeds het haploide getal 40 opgeleverd; hetgeen alleen mogelijk is als normale reductie-deeling heeft plaats gevonden.

Bij meting van kernen van pollen-moedercellen in het diakinese-stadium bij de soortsbastaardindividue *G 101* en *G 107* werden de volgende getallen gevonden:

<i>G 101</i>	<i>G 107</i>
gemiddelde straal	gemiddelde straal
van 20 kernen	van 25 kernen
$r = 8,77$ micron	$r = 8,7$ micron
$r^3 = 674$	$r^3 = 658$

Voor *Saccharum officinarum* werd gevonden  $r^3 = 407$ , voor *Saccharum spontaneum* werd gevonden  $r^3 = 539$ . De grootte der kernen van *S. officinarum*, *S. spontaneum* en *S. officinarum*  $\times$  *S. spontaneum* verhoudt zich dus als 41 : 54 : 67, terwijl de chromosomenaantallen respectievelijk 40, 56 en  $\pm 68$  bedragen. Men ziet dus, dat bij de bastaarden met de verhooging van het chromosomengetal een vrijwel evenredige vergrooting van het kernvolume gepaard gaat.

Behalve bastaardindividue tusschen *S. officinarum* en *S. spontaneum* werden ook reeds in het voorloopig onderzoek bastaarden tusschen *S. officinarum* en *Chunnee* betrokken. Deze individuen waren 181 *POJ*, 213 *POJ* en 920 *POJ*. Het scheen mij toe, dat hun haploide chromosomengetal ongeveer 62 à 64 bedroeg. Dit zou dus wijzen op een diploid chromosomengetal van ongeveer 124 à 128. Telt met het diploid chromosomengetal 80 van *S. officinarum* op bij het haploide chromosomengetal van *Chunnee*, dat ongeveer 46 à 48 bedraagt dan komt men weer juist op een diploid chromosomengetal van 126 à 128; bij reductiedeeling zouden dan geslachtscellen met ongeveer 63 à 64 chromosomen ontstaan. Het laatste komt dus geheel overeen met het gedrag der bastaarden tusschen *S. officinarum* en *S. spontaneum*. Men ziet dus, dat ik voor deze bastaarden tot een geheel ander chromosomengetal kom, dan FRANCK voor zijn bastaardindividu 234 *POJ* vond, dat ik helaas niet kon onderzoeken, doordat het niet meer in de collectie van het proefstation aanwezig is.

## HOOFDSTUK V.

### DE CYTOLOGIE DER SOORTSBASTAARDEN VAN ANDERE GESLACHTEN IN VERBAND MET DE CYTOLOGIE DER IN HET VORIGE HOOFDSTUK BEHANDELDE SOORTSBASTAARDEN VAN HET GESLACHT *SACCHARUM*. — OVER VERMEERDERING VAN HET AANTAL CHROMOSOMEN.

In de litteratuur zijn geen gevallen bekend, waarbij bastaarden met een hoger chromosomengetal door kruising ontstonden op die wijze, welke door mij verondersteld wordt voor de in het vorige hoofdstuk behandelde soortsbastaarden van het geslacht *Saccharum*. Door ERNST wordt in zijn boek: „Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich” de volgende indeeling gegeven van de bastaarden:

Groep 1. Bastaarden, waarvan in de diploide phase het chromosomengetal gelijk is aan de som der chromosomengetallen der beide vereenigde gameten. Deze groep verdeelt hij verder in:

a. bastaarden ontstaan uit gameten met gelijk chromosomengetal of iso-diploide bastaarden.

b. bastaarden ontstaan uit gameten met verschillend chromosomengetal of hetero-diploide bastaarden.

Groep 2. Bastaarden, waarvan het chromosomengetal gelijk is aan de som der diploide chromosomengetallen der ouders of tetraploide bastaarden.

Bastaarden met een iso-diploid chromosomengetal bezitten in hunne haploide phase over het algemeen een chromosomengetal, dat gelijk is aan het haploide chromosomengetal der beide ouders. Gewoonlijk ontbreken ongepaarde chromosomen in de prophase van de deeling der gonotokonten. Zoowel fertiele als steriele vormen komen onder deze bastaarden voor.

Bij de hetero-diploide bastaarden kunnen zich meerdere gevallen voordoen:

1e. Chromosomenparing in de gonotokonten blijft geheel uit. Dit is door FRAU HAASE—BESSELL <sup>1)</sup> gevonden bij de bastaarden tusschen

<sup>1)</sup> Gertraud Haase-Bessell. Digitalisstudien I. Zeitschrift f. ind. Abst. u. Vererbungslehre Bd. XVI 1916.

*Digitalis purpurea* en *Digitalis lutea*, welke respectievelijk haploid 24 en 48 chromosomen bezitten. Bij de bastaarden kwamen in de pollen-moedercellen tijdens de diakinese 72 univalente chromosomen voor. De meiotische deelingen verliepen steeds geheel abnormaal. Fertil pollen werd nooit gevormd. Ook vrouwelijk bleken deze bastaarden geheel steriel te zijn.

2e. een variërend aantal chromosomen gaat tot paring over. Een geval waarbij dit voorkomt is door FARMER en DIGBY<sup>1)</sup> beschreven bij de varenbastaard *Polypodium Schneideri*, een kruising tusschen *P. aureum* met haploid ongeveer 34 chromosomen en *P. vulgare* var. *elegantissimum* met haploid ongeveer 90 chromosomen. De bastaard bezit een diploid chromosomengetal, dat ongeveer 124 bedraagt. In de prophase van de reductiedeeling waren meestal 95 tot 105 chromatine-elementen te zien. Het aantal chromosomen, dat tot paring overging bleek niet constant te zijn; nooit paarden alle 34 chromosomen van de eene oudersoort met 34 chromosomen van de andere oudersoort; zelden scheen alle chromosomenparing uit te blijven. Bij de deeling der spore-moedercellen werden allerlei onregelmatigheden gevonden; zelden worden nog tetraden gevormd. De bastaard is steriel.

3e. alle chromosomen van de eene oudersoort der bastaard gaat paring aan met een deel der chromosomen van de andere oudersoort, terwijl de overige chromosomen ongepaard blijven. Het meest bekende en het eerst beschreven voorbeeld hiervan is de door ROSENBERG<sup>2)</sup> onderzochte bastaard tusschen *Drosera longifolia*, die haploid 20 chromosomen bezit en *Drosera rotundifolia*, die er haploid 10 heeft. De bastaard *D. obovata*, bezit 30 chromosomen in de somatische cellen, terwijl in de prophase van de deeling der pollen-moedercellen 10 gemini en 10 ongepaarde chromosomen voorkomen. ROSENBERG vond het waarschijnlijk, dat 10 chromosomen van *D. longifolia* paring aangegaan hadden met alle 10 chromosomen van *D. rotundifolia* en dat de 10 ongepaarde chromosomen de resteerende 10 van *D. longifolia* waren. In de metaphase vond hij 10 gemini en 10 ongepaarde chromosomen, die duidelijk half zoo groot waren en meestal aan de randen der spoelen boven of onder den aequator lagen. De chromosomen der gemini weken regelmatig naar de polen uiteen, terwijl de ongepaarde chromosomen volgens het toeval over de polen verdeeld werden,

<sup>1)</sup> J. B. Farmer and L. Digby. On the Cytological Features exhibited by Certain Varietal and Hybrid Ferns. Annals of Botany. Vol. XXIV 1910 pag. 191.

<sup>2)</sup> O. Rosenberg. Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia*. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Band 43 No. 11 1909.

waardoor deze verschillende chromosomengetallen kregen. Soms ontstonden, doordat niet alle chromosomen in de dochterkernen opgenomen werden, dwergkernen. Het aantal chromosomen in de twee kernplaten der homotypische deeling kon verschillen; het totaal aantal bedroeg echter 30, waaruit volgde, dat geen chromosomen opgelost werden. In de homotypische deeling werden de chromosomen overlangs gesplitst. Eenige konden weder buiten de tetradekernen blijven en dwergkernen vormen. Fertil pollen kwam nooit voor. Ook vrouwelijk bleek deze bastaard steriel te zijn; bij kruising met *D. longifolia* werden wel embryonen gevormd, doch nooit werd kiembaar zaad verkregen.

Door ROSENBERG <sup>1)</sup> zijn verder vele apogame en facultatief apogame *Hieracium*soorten cytologisch onderzocht, eveneens *Hieracium*bastaarden, welke OSTENFELD <sup>2)</sup> door kruising verkregen heeft. Het bleek dat in het ondergeslacht *Pilosella*, waarin aposporie voorkomt, diploide en tetraploide soorten voorkomen, terwijl in het ondergeslacht *Archieracium*, waarin oöapogamie voorkomt, triploide en tetraploide soorten voorkomen. ROSENBERG vond, dat 9 het chromosomengrondgetal bij *Hieracium* is. Bastaarden tusschen di- en tetraploide soorten volgden bij de deeling van de pollen-moedercellen het Drosera-schema.

Van de soort *Hieracium excellens* vond ROSENBERG het waarschijnlijk, dat deze soort zelf als een bastaard tusschen soorten met verschillend chromosomengetal te beschouwen is. Het gedrag der univalente chromosomen bij *H. excellens* stemt geheel overeen met dat van *Saccharum officinarum*. ROSENBERG schrijft hierover: In der Metaphase treten 18 Gemini und 6 ungepaarte Chromosomen auf. Hier liegt also, meiner Ansicht nach, ein neues Beispiel von einer nach der Drosera-obovata-Schema verlaufenden heterotypischen Teilung mit Gemini und ungepaarten Chromosomen vor, das wohl auf eine vorausgegangene Bastardierung hindeutet. Besonders deutlich zeigt sich dies in der Anaphase. Was am meisten auffällt, sind die paarig angeordneten, längs gespaltenen kleineren Chromosomen im Äquator. Diese entsprechen ganz sicher den in der Metaphase auftretenden ungepaarten Chromosomen, die im Äquator eine Längsspaltung ausführen, welche normalerweise in dem nächsten Teilungsschritt folgen sollte und in den an den Polen angelangten Chromosomen gewöhnlich nur angedeutet ist.

Solche Gebilde sind sehr charakteristisch für meiotische Teilungen wo Gemini und ungepaarte Chromosomen gleichzeitig auftreten und

<sup>1)</sup> C. H. Ostenfeld. Further Studies on the Apogamy and Hybridization of the Hieracia. Zeitschrift für ind. Abst. und Vererbungslehre. Bd. III 1910. pag. 239.

<sup>2)</sup> O. Rosenberg. Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in Hieracium. Svensk Bot. Tidskrift. Bd. 11. 1917 pag. 145.

die letzteren im Äquator zu liegen kommen. In *Drosera obovata* waren sie nicht so deutlich zu sehen, weil hier die ongepaarten Chromosomen meistens ausserhalb dem Äquator, oft in der Nähe der Pole gelagert waren."

Ook in het geslacht *Oenothera* zijn cytologische onderzoeken verricht over bastaarden tusschen soorten met verschillende chromosomengetallen. Men heeft in dit geslacht kruisingen verricht tusschen soorten, die diploid 14 chromosomen bezitten, eenerzijds en de mutant *Oenothera gigas* met 28 diploide chromosomen, anderzijds; verder tusschen *O. lata*, die diploid 15 chromosomen bezit en *O. gigas*.

Zeer veel bastaarden, uit deze kruisingen ontstaan bleken steriel te zijn. Betrekkelijk weinig fertiele bastaarden werden verkregen. Over de bastaardeering tusschen *O. gigas* en de andere *Oenothera*-soorten schrijft DE VRIES<sup>1)</sup>: „Die Bastardierungen gelingen in der Regel schwierig, und die Hybriden sind fast ausnahmslos entweder durchaus, oder doch nahezu steriel."

Cytologisch onderzocht zijn bastaarden tusschen *O. Lamarckiana* en *O. gigas*, verder die tusschen *O. lata* en *O. gigas*. Deze onderzoeken hebben zeer verschillende uitkomsten opgeleverd.

GEERTS<sup>2)</sup> bericht, dat in de prophase der reductiedeeling bij deze bastaarden 7 Gemini en 7 ongepaarde chromosomen voorkomen. Tot de vorming der tetradekernen zouden meestal slechts van Gemini afkomstige chromosomen bijdragen, terwijl de chromosomen, die in de heterotypische deeling univalent gebleven waren, dwergkernen zouden vormen. Bij een individu uit de tweede generatie van de kruising *O. gigas* × *O. Lamarckiana* vond hij 14 chromosomen; de chromosomen, die in de diakinese ongepaard waren, zouden dus te gronde gaan.

Miss Lutz<sup>3)</sup> is echter tot andere resultaten gekomen. Zij vond bij 53 individuen van de tweede generatie (49 *O. lata* × *O. gigas* en 4 *O. Lamarckiana* × *O. gigas*-) zeer verschillende chromosomengetallen, waaruit dus zou blijken, dat de univalente chromosomen soms wel, soms niet in de tetradekernen zouden worden opgenomen.

Bij 52 individuen van de eerste generatie van de kruising *O. lata* × *O. gigas* vond zij echter reeds de volgende chromosomengetallen:

aantal chromosomen	15	21	22	23	29	30
aantal individuen	2	16	25	3	2	4

<sup>1)</sup> Hugo de Vries. Gruppenweise Artbildung. Berlin Borntraeger. 1913. pag. 176.

<sup>2)</sup> J. M. Geerts. Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde von *Oenothera gigas*. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. Bd. 29. 1911. pag. 160.

<sup>3)</sup> Anne M. Lutz. Triploid Mutants in *Oenothera*. Biol. Centralblatt XXXII 1912.

Het chromosomengetal 15 zou volgens haar verklaard kunnen worden door apogame ontwikkeling van een niet gereduceerde kiemcel; de getallen 29 en 30(?) door bevruchting van een ongereduceerde vrouwelijke kiemcel door een gereduceerde mannelijke.

Miss Lutz vond dus, dat bij kruising van *O. lata* met *O. gigas* bastaardindividuen kunnen ontstaan, die een chromosomengetal vertoonen, dat hooger is dan de som der haploïde chromosomengetallen der ouders. De oorzaak hiervan zou zijn, dat bij de vorming van deze individuen een diploïde gamete van de eene oudersoort zich vereenigt met een haploïde gamete van de andere oudersoort.

Stomps<sup>1)</sup> kon hetzelfde aantoonen voor individuen van de zoogenaamde *Oenothera hybrida* Hero. Deze individuen bezaten 21 chromosomen in hunne vegetatieve kernen en waren ontstaan door kruising van soorten, welke haploïd 7 chromosomen bezaten. Deze individuen zouden volgens Stomps<sup>2)</sup> ontstaan zijn uit versmelting van een normale gameet met een, die als gevolg van gigas-mutatie een verdubbeld chromosomengetal bezat.

Vormen, waarbij tijdens de deeling der gonotokonten univalente chromosomen naast bivalente voorkomen, zijn verder nog door Täckholm<sup>3)</sup> gevonden bij het geslacht *Rosa*. Naast soorten, die tijdens de diakinese 7, 14 en 21 chromosomenparen bezitten, komen er andere voor, die naast 7 bivalenten 7, 14, 21 en 28 univalente chromosomen bezitten. De laatste zouden alle opgevat kunnen worden als bastaarden tusschen soorten met verschillend chromosomengetal. Täckholm vond verder, dat bij rozen, die zich steeds apogaam voortplanten, de univalente chromosomen in veelvouden van 7 bewaard bleven, dit was niet het geval met rozen, die zich langs sexueelen weg voortplanten.

Het gedrag der univalente chromosomen bij *Rosa* komt in zooverre overeen met dat van *Saccharum*, dat ook hier in de metaphase der heterotypische deeling de univalente chromosomen aan den omtrek der kernfiguur lagen. De chromosomen der gemini weken normaal naar de polen uiteen, terwijl de univalente chromosomen in veel gevallen achterbleven, om zich na overlangsche splitsing naar de polen te begeven.

<sup>1)</sup> Th. J. Stomps. Die Entstehung von *Oenothera gigas*. Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft. Bd. 30. 1912.

<sup>2)</sup> Th. J. Stomps. Über den Zusammenhang zwischen Statur und Chromosomenzahl bei den *Oenotheren*. Biol. Centralblatt 1916 pag. 157.

<sup>3)</sup> G. Täckholm. On the Cytology of the Genus *Rosa*. A preliminary note. Svensk Botanisk Tidskrift 1920. pag. 300.

Tenslotte zijn in het geslacht *Triticum* nog hetero-diploide bastaarden onderzocht door BALLY <sup>1)</sup> en KIHARA <sup>2)</sup>. De resultaten dezer onderzoeken zal ik niet bespreken, daar men het over de chromosomengetallen in het geslacht *Triticum* in het geheel niet eens is. Door E. OVERTON (1893), GOLINSKI (1893), M. KOERNICKE (1896) en BALLY (1912) wordt voor *Triticum vulgare* als haploid chromosomengetal 8 opgegeven; BALLY vond bij *Triticum ovatum* (= *Aegilops ovata*) haploid 16 chromosomen. Daarentegen geeft SAKAMURA (1918) voor *Triticum vulgare* als haploid chromosomengetal 21 en als diploid getal 42 op; andere *Triticum*-soorten zouden volgens hem 14, 28 en 42 als diploid chromosomengetal bezitten. Kihara is het geheel eens met SAKAMURA wat betreft de chromosomengetallen.

Wij zullen nu overgaan tot die soortsbastaarden, welke in de sporophyt tetraploid zijn en ontstaan zijn uit ouders, die in de sporophyt gelijke diploide chromosomengetallen vertoonen.

Door Miss DIGBY <sup>3)</sup> is een cytologisch onderzoek verricht over een soortsbastaard uit het geslacht *Primula*, de zoogenaamde *Primula Kewensis*. Deze soortsbastaard bleek tweemaal zooveel chromosomen te bezitten als de ouders. Volgens Miss DIGBY was deze *Primula Kewensis* op de volgende wijze ontstaan. In 1899 trad in een zaaisel van *P. floribunda* een afwijkende vorm op, die ontstaan moest zijn uit een kruising van *P. floribunda* met *P. verticillata*. Deze soortsbastaard was intermediair tusschen beide ouders en kreeg den naam van *Primula Kewensis*. In 1900 werd dezelfde bastaardvorm in een grooter aantal exemplaren verkregen door kruising van *P. floribunda* met *P. verticillata*. Alle bloemen van dezen bastaard waren kortstijlig en steriel, zoodat deze planten enkel vegetatief te vermeerderen waren. In 1905 trad éénmaal aan een dergelijke plant één langstijlige bloem op, die bevrucht werd door het pollen van een kortstijlige. Het resultaat hiervan was, dat uit het zaad zoowel kortstijlige als langstijlige planten ontstonden, die bij legitieme kruising kiembaar zaad gaven.

De in 1899 en 1900 ontstane steriele *Primula Kewensis* bleek diploid

<sup>1)</sup> W. Bally. Die Godronschen Bastarde zwischen Aegilops- und Triticumarten. Zeitschrift f. ind. Abst. u. Vererbungslehre. Bd. XX 1919 pag. 177.

<sup>2)</sup> H. Kihara. Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten.

Mitteilung I. The Botanical Magazine XXXIII 1919 pag. 17.

Mitteilung III. Über die Schwankungen der Chromosomenzahlen bei den Speziesbastarden der Triticum-Arten. The Botanical Magazine XXXV 1921. pag. 19.

<sup>3)</sup> L. Digby. The Cytology of *Primula Kewensis* and of other related *Primula* Hybrids. Annals of Botany. Vol. XXVI pag. 357.



te zijn en evenals de ouders vegetatief 18 chromosomen te bezitten en generatief 9. De in 1905 ontstane fertiele *P. Kewensis* bezit generatief 18 en vegetatief 36 chromosomen, is dus tetraploid. Uit de *P. Kewensis* is door selectie een andere vorm ontstaan de *P. Kewensis farinosa*. Door kruising van *P. verticillata* met de bleekbloemige *P. floribunda*, welke beide diploide vormen zijn, zijn later tetraploide planten ontstaan van den habitus van *P. Kewensis farinosa*. Door kruising van *P. verticillata* en *P. floribunda* hebben Miss PELLEW en Miss DURHAM <sup>1)</sup> later nog 2 maal een tetraploid exemplaar van *Primula Kewensis* verkregen. Deze exemplaren waren fertiel en bleven constant; zij vermoeden echter dat bij *P. Kewensis* „parthenogenesis” voorkomt. ERNST noemt deze „parthenogenesis” geïnduceerde apogamie.

Uit een onderzoek van GREGORY <sup>1)</sup> is gebleken, dat in *Primula sinensis* een diploid reuzenras voorkomt, maar dat tevens van deze soort twee tetraploide rassen bestaan. Een dezer rassen is in zijn eigen culturen ontstaan. Hierover deelt hij mede: „Two non-giant diploid plants were crossed together reciprocally. The  $F_1$  from one of these crosses gave a perfectly normal  $F_2$ , consisting of non giant plants among which all the expected classes of offspring were represented in numbers closely approximating to expectation. The  $F_1$  from the reciprocal cross gave no seeds in a cross with one of its parent races and gave only four plants as a result of self-fertilization. These four plants were giants, and from one of them the race has been bred”.

*Primula sinensis* heeft in de somatische cellen 24 chromosomen, in de geslachtscellen 12; *Primula sinensis gigas* heeft in de somatische cellen 48 en in de geslachtscellen 24 chromosomen. De tetraploide *Primula sinensis gigas* bleek in mindere mate fertiel te zijn dan de diploide *Primula sinensis*. Toch ontstonden steeds voldoende zaden om dezen gigas-vorm in het leven te houden.

De tetraploide *Primula-bastaarden*, welke uit diploide *Primula* soorten ontstaan zijn, bezitten alle een normale reductiedeeling waarbij in de prophase slechts gemini en geen ongepaarde chromosomen voorkomen. Deze bastaarden zijn ontstaan uit ouders met gelijke diploide chromosomen getallen.

De hetero-diploide bastaarden vertoonen in vergelijking tot de tetraploide bastaarden en tot de bastaarden tusschen *Saccharum*

---

<sup>1)</sup> Caroline Pellew and Florence M. Durham. The genetic Behaviour of the Hybrid *Primula Kewensis* and its Allies. Journal of Genetics Vol. V 1915-1916 pag. 159.

*officinarum* en *Saccharum spontaneum* in het algemeen een geringe fertiliteit. Bij de laatste gaan in de prophase der deeling van de gonotokonten alle of bijna alle chromosomen tot volledige paring over. Bij de hetero-diploide bastaarden is van paring van alle chromosomen nooit sprake. Soms worden hierbij in het geheel geen gemini gevormd, zooals bij de *Digitalisbastaarden*, of heeft bij een klein deel der chromosomen geminusvorming plaats, zooals bij *Polypodium Schneideri*. Bij deze bastaarden geschiedt de deeling der gonotokonten geheel abnormaal, de chromosomen worden hierbij zonder regelmaat en volgens het toeval over de polen verdeeld. Het behoeft daarom geen verwondering te wekken, dat deze bastaarden steriel zijn.

Bij bastaarden, waarbij de deeling der gonotokonten volgens het Drosera-schema geschiedt, kunnen de ongepaarde chromosomen zich zeer verschillend gedragen. Bij *Drosera* en *Oenothera* worden ze in de heterotypische deeling zonder te splitsen over de polen verdeeld en kunnen daarbij dwergkernen vormen; in de homotypische deeling splitsen zij zich overlans en dragen soms tot de vorming der tetradenkernen bij, terwijl ze in andere gevallen dwergkernen vormen en daardoor geëlimineerd worden; bij *Oenothera* kunnen ze bovendien zoowel in de anaphase der heterotypische als in die der homotypische deeling in segmenten uiteenvallen. Bij *Hieracium* kunnen de ongepaarde chromosomen reeds in de heterotypische deeling overlans splitsen; deze splitsing kan zich al of niet in de homotypische deeling herhalen. Bij deze bastaarden kunnen daardoor de tetradenkernen zeer uiteenlopende aantallen chromosomen bezitten. Het lijkt mij niet onmogelijk, dat hierbij chromosomencombinaties kunnen ontstaan, die de levensvatbaarheid van den gametophyt uitsluiten, evenals dit mogelijk het geval zou kunnen zijn voor de *Saccharum officinarum*-variëteiten, waarbij in de prophase der deeling van de pollen-moeder-cellen bij een deel der chromosomen normale geminusvorming achterwege kan blijven.

De grootere fertiliteit der tetraploide bastaarden en die der bovengenoemde *Saccharumbastaarden* zou misschien daarin zijn oorzaak kunnen vinden, dat bij deze bastaarden wel volledige of bijna volledige chromosomenparing plaats heeft, waardoor de chromosomenverdeling over de dochtercellen regelmatig geschiedt.

Toch moet men wel rekening houden met het feit, dat er iso-diploide bastaarden bestaan, waarbij wel volledige chromosomenparing in de gonotokonten plaats heeft, maar welke toch steriel zijn. Hieruit volgt dus, dat er ongetwijfeld vele andere oorzaken voor bastaardsteriliteit bestaan.

Van de bastaarden tusschen *Saccharum officinarum* en *Saccharum spontaneum* werd door mij verondersteld, dat bij hun ontstaan in de zygote de chromosomen van *Saccharum officinarum* afkomstig door splitsing in aantal verdubbeld zouden zijn, waardoor het somatische chromosomengetal dezer bastaarden niet 96 doch 136 bedraagt. In de litteratuur zijn geen gevallen bekend waarbij het chromosomengetal van een bastaard op deze wijze verhoogd wordt. Wel zijn er in de litteratuur aanwijzingen te vinden, die met een dergelijke verhooging van chromosomengetal rekening houden.

Er werd reeds eerder op gewezen, dat men tegenwoordig algemeen aanneemt, dat vormen met hooger chromosomengetal uit vormen met lager chromosomengetal ontstaan kunnen.

Men heeft uit vormen met lager chromosomengetal vormen met hooger chromosomengetal zien ontstaan. Door kruising zijn uit diploide *Primula's* tetraploide *Primula's* ontstaan, door mutatie uit diploide *Oenothera's* tetraploide en triploide *Oenothera*-vormen. Verder hebben EL. en EM. MARCHAL uit diploide mossen op experimenteele wijze tetraploide mossen verkregen en heeft WINKLER<sup>1)</sup>, eveneens experimenteel, uit diploide *Solanum*-soorten tetraploide verkregen.

Men heeft verder gevonden, dat het chromosomengetal van bepaalde soorten uit een geslacht dikwijls een veelvoud bedraagt van het chromosomengetal van andere soorten van hetzelfde geslacht. Tevens heeft men opgemerkt, dat apogame soorten ten opzichte van normaal sexueele soorten van hetzelfde geslacht, dikwijls, doch niet altijd, een verhoogd chromosomengetal vertoonen.

Over de wijze waarop hogere chromosomengetallen uit lagere ontstaan lopen de meeningen sterk uiteen.

STRASBURGER<sup>2)</sup> was van meening, dat verdubbeling van het aantal chromosomen kon geschieden door lengtesplitsing van alle chromosomen in een mitotische kerndeeling, waarbij deze deeling zich niet voortzet, zoodat geen twee diploide dochterkernen ontstaan, doch één tetraploide kern gevormd wordt. Ook meende hij, dat het mogelijk was, dat wel diploide dochterkernen zouden ontstaan, doch dat deze zich weder zouden vereenigen. Hij vond het waarschijnlijk, dat de cel waarin deze chromosomenvermeerdering plaats zou hebben de bevruchte eicel was.

Als tweede oorzaak van het ontstaan van chromosomengetallen, die een veelvoud waren van andere chromosomengetallen, meende

<sup>1)</sup> Hans Winkler. Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschrift für Botanik VIII 1916.

<sup>2)</sup> E. Strasburger. Chromosomenzahl. Flora 100. 1910.

STRASBURGER dwarsdeeling van chromosomen te moeten aannemen. Hierdoor zouden tevens kleinere chromosomen ontstaan. Chromosomenvermeerdering door lengtesplitsing zou leiden tot de vorming van grootere kernen, door dwarsdeeling zouden de kernen even groot blijven.

ROSENBERG <sup>1)</sup> zegt over het ontstaan van *Hieracium*soorten met een hoger chromosomengetal uit die met een lager chromosomengetal mijns inziens terecht: „Wo die Chromosomenzahl einer Art ein Vielfaches einer anderen derselben Gattung ist, wie in den oben angeführten Fällen, ist wohl eine Entstehungsweise durch Quersegmentierung von Chromosomen unwahrscheinlich”.

Omtrent het ontstaan van het tetraploide chromosomengetal bij *Oenothera gigas* meent GATES <sup>2)</sup>, dat het chromosomengetal na de bevruchting verdubbeld moet zijn. Deze verdubbeling zou in de zygote geschied zijn door lengtesplitsing van de chromosomen, die niet onmiddellijk gevolgd is door celdeeling. STOMPS <sup>3)</sup> daarentegen is van meening, dat *Oenothera gigas* ontstaan is door het samentreffen van twee kiemcellen, „die beide ten gevolge van een mutatieverschijnsel reeds een dubbel zoo groot aantal chromosomen in haar kernen voeren”.

Door NEMEC <sup>4)</sup> is gevonden, dat bij *Gagea lutea* bevruchting van de eicel door twee spermakernen kan geschieden. Volgens hem zou dispermatistische of polyspermatistische bevruchting de oorzaak kunnen zijn van verhooging van het chromosomengetal.

Bij de bastaarden tusschen *S. officinarum* en *S. spontaneum* waar een verhoogd chromosomengetal voorkomt, kan van dispermatistische bevruchting geen sprake zijn. Dispermatistische bevruchting zou bij deze bastaarden leiden tot een diploid chromosomengetal van 152 ( $n.l. 40 + 2 \times 56$ ) en een haploid chromosomengetal van 76. Zonder eenigen twijfel is bij deze *Saccharumbastaarden* het haploide chromosomengetal lager. Haploide chromosomengetallen in de kernplaat der heterotypische deeling, die iets hoger zijn dan 70, kunnen slechts voorkomen tengevolge van het achterwege blijven van paring van eenige chromosomen. Het haploide chromosomengetal bij deze bastaard-individuen is zeker iets lager dan 70.

<sup>1)</sup> O. Rosenberg. Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Svensk Botanisk Tidskrift Bd. 11. 1917. pag. 196.

<sup>2)</sup> R. R. Gates. The Behavior of the Chromosomes in *Oenothera lutea*  $\times$  *O. gigas*. Botanical Gazette 48. 1919. noot pag. 196.

<sup>3)</sup> Th. J. Stomps. Kerndeeling en synapsis bij *Spinacia oleracea* L. Dissertatie 1910, pag. 58.

<sup>4)</sup> B. Nemec. Über die Befruchtung bei *Gagea*. III. Dispermatistische Befruchtung und die Chromosomenzahl bei verwandten Arten und Varietäten. Bull. int. de l'Acad. d. Sc. de Bohême. Bd. 17. 1912.

We hebben gezien, dat in het geslacht *Primula* bastaardeering verhooging van het chromosomengetal tengevolge kan hebben. ERNST<sup>1)</sup> heeft als hypothese opgeworpen, dat bastaardeering de oorzaak zou zijn van apogamie in het plantenrijk. Hij komt daarbij tot het volgende betoog:

„Die in den beiden vorstehenden Abschnitten besprochenen Tatsachen ergeben, dass ungefähr die Hälfte der bis jetzt als apogam befunden Angiospermen im Vergleich zu den befruchtungsbedürftigen Verwandten eine Verdoppelung der Chromosomenzahl erfahren hat. Ähnliche Verdoppelungen oder noch weitergehende Erhöhungen der Chromosomenzahlen werden auch innerhalb der fertilen Arten von Gattungen, bei Varietäten derselben Art, bei Mutationen, und was für unsere Beweisführung besonders wichtig ist, bei experimentell erzeugten, fertilen Artbastarden gefunden.

Die Entstehung tetraploider, neuer Pflanzenformen aus Stammformen mit diploiden Sporophyten durch einmalige Verdoppelung der Chromosomenzahl ist also möglich. Sie kann bei der Entstehung apogamer Sippen aus befruchtungsbedürftigen Stammformen ebenso plötzlich wie bei den besprochenen *Primula*-Bastarden und den *Oenothera*-Mutationen eingetreten sein. Aus der Tatsache, dass einige Spezies mit erhöhter Chromosomenzahl apogam oder apospor sind, hat man bisher den Schluss gezogen, dass die Vereinigung der Apogamie mit tetraploider Chromosomenzahl auf dem Vorhandensein kausaler Beziehungen zwischen beiden Erscheinungen beruhe. Es müssten demnach ganz ähnliche Beziehungen auch zwischen Chromosomenverdoppelung und Bastardierung sowie zwischen Chromosomenverdoppelung und Mutation existieren. Einer solchen Annahme gegenüber erscheint es wohl zweckmässiger, die Erhöhung der Chromosomenzahl nicht als Ursache, sondern als Begleiterscheinung von Apogamie, Mutation und Bastardierung zu betrachten und die Frage zu prüfen, ob nicht in allen Fällen dieselbe oder ähnliche Ursachen dieselbe Folgeerscheinung auslösen“.

ERNST wil dus behalve de tetraploide bastaarden, ook een deel der apogame planten rangschikken tot de bastaarden met verhoogd chromosomengetal. Hij vraagt zich verder af of niet door dezelfde of overeenkomstige oorzaken verhooging van chromosomengetal bij apogame planten, tetraploide bastaarden en mutanten plaats heeft gehad.

Van de bovengenoemde *Saccharum*-bastaarden leek het mij toe, dat ze ontstaan moesten zijn uit een bevruchting, waarbij een diploid aantal chromosomen van *S. officinarum* samengekomen is met het

<sup>1)</sup> A. Ernst. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. pag. 341.

haploide aantal chromosomen van *S. spontaneum*. Deze bastaarden zouden dus triploid zijn en omdat ze uit gameten met verschillend chromosomengetal zijn ontstaan, zou ik ze overeenkomstig de nomenclatuur van ERNST hetero-triploid willen noemen. Triploide bastaarden door kruising uit diploide soorten met verschillend chromosomengetal verkregen, waren totnogtoe onbekend. Wel kent men triploide *Oenothera*-mutanten en bastaarden uit ouders met gelijke diploide chromosomengetallen ontstaan. Van deze *Oenothera*-bastaarden en mutanten heeft men totnogtoe steeds gemeend, dat zij ontstaan moesten zijn door versmelting van een diploide gameet met een haploide gameet. Bij onze *Saccharum*-bastaarden is dit zeker niet het geval. In de veronderstelling, dat werkelijk gelijke of overeenkomstige oorzaken de chromosomen vermeerdering bij deze *Oenothera*-mutanten en bij de *Saccharum*-hybriden bewerkstelligd hebben, hetgeen niet zeker is, zou men nu ook van de triploide *Oenothera*-mutanten kunnen denken, dat zij uit versmelting van haploide gemuteerde gameten ontstaan zijn.

ERNST acht verdubbeling van het chromosomengetal zoowel mogelijk als gevolg van versmelting van diploide gameten als door verdubbeling van het chromosomengetal in de bevruchte eicel. Over deze verdubbeling schrijft hij: <sup>1)</sup>

„Nichts scheint mir nun näher zu liegen, als den Anstoss für die Abnormalität der Keimkernbildung und -teilung gegeben zu sehen im heterogenen Charakter der zur Vereinigung kommenden Gametenkerne. Vorgänge der Bastardierung sind in der Aszendenz der fertilen tetraploiden *P. Kewensis* erwiesen, für *Primula sinensis gigas* und *Oenothera Lam. gigas* nicht ausgeschlossen und für die apogamen Pflanzen durch unsere Arbeitshypothese angenommen. Wir wissen, dass bei vielen sterilen oder fast sterilen Bastarden die Embryobildung in zahlreichen Embryosäcken beginnt, auf den verschiedensten Stadien des Verlaufes unregelmässig wird und eingestellt werden kann. Solche Unregelmässigkeiten des Entwicklungsverlaufes, die man sich, wie schon ausgeführt worden ist, als Folge einer gewissen Disharmonie in den vereinigten verschiedenartigen Chromosomensätzen und ihrer Entwicklungstendenzen vorstellen kann, können nun schon bei den Vorbereitungen zur ersten Teilung der Keimzelle eintreten. Ein erster Entwicklungsanstoss führt zur Teilung des Zygotenkerns, vielleicht mit verlangsamten Verlauf. Der Kernteilung folgt wegen gestörter Kernplasmarelation keine Zellteilung, sondern wieder eine Kernvereinigung nach. Hierauf wird die Keimbildung mit verdoppelter Chromosomen-

<sup>1)</sup> A. Ernst. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. pag. 356.

zahl der Kerne durchgeführt. Es ist denkbar, dass durch die Herstellung des doppelten Chromosomensatzes einer jeden der an der Heterozygotenbildung beteiligten Arten die vegetative Entwicklung des Bastards erleichtert wird. Für diese Annahme, dass Verdoppelung der Chromosomenzahl sich für die Entwicklung eines Bastardes als vorteilhaft erweist, scheint wenigstens das Verhalten von *P. Kewensis* zu sprechen, welche mit diploider Chromosomenzahl steril bleibt, nach Verdoppelung derselben dagegen fertil geworden ist. So schafft also offenbar die Chromosomenvermehrung erleichterte Bedingungen, in den einen Fällen für Fertilität, in den anderen für Apogamie von Bastarden."

Voor de triploide *Saccharumbastaarden* moet men de wijze van de chromosomenvermeerdering in de zygote zich wel wat anders denken dan ERNST zich dit doet voor de tetraploide bastaarden. Men zou zich bij de bevruchting van *S. officinarum* door *S. spontaneum* kunnen voorstellen, dat de bevruchtende spermakern een prikkel uitoefent op de vrouwelijke kernsubstantie, waardoor hierin de chromosomen overlangs splitsen.

Het is zeker merkwaardig, dat ook hier de vermeerdering van het chromosomengetal voordeelig voor de ontwikkeling van de bastaard-individuen schijnt te zijn. Bij kruising tusschen *S. officinarum* en *S. spontaneum* ontstaan bastaardindividuen, die op zeer weinig uitzonderingen na, wat mannelijke fertiliteit betreft, het *S. officinarum*-individu, dat voor de kruising gebruikt werd, in belangrijke mate overtreffen.

De voor kruisingen gebruikte *S. officinarum*-individuen waren of geheel mannelijk steriel of leverden slechts een zeer kleine hoeveelheid pollen op, dat bovendien nog voor een laag percentage normaal ontwikkeld was. De geringe fertiliteit dezer suikerrietsoort en blijkt ook uit het feit, dat waar zij als moederplant in kruisingen gebruikt worden, vrijwel nooit zelfbestuiving optreedt, zoodat castratie overbodig is.

Door WINGE<sup>1)</sup> is erop gewezen, dat waar bij *Musa sapientum*-rassen voorkomen, die haploid 8, 16 en 24 chromosomen bezitten, het chromosomengetal 24 niet ontstaan kan zijn door verdubbeling uit rassen met lager chromosomengetal. Het getal 16 kan ontstaan zijn door verdubbeling uit het getal 8; verdubbeling van het aantal 16 zou echter 32 chromosomen moeten geven en niet 24.

TISCHLER<sup>2)</sup> acht het mogelijk, dat een ras met het haploid chromosomengetal 24 door dispermatistische bevruchting zou zijn ontstaan uit

<sup>1)</sup> O. Winge. The Chromosomes. Their numbers and general Importance.

Comptes rendus des travaux du Laboratoire de Carlsberg. 13me Vol. 1917.

<sup>2)</sup> G. Tischler. Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreiche. Progressus Rei Botanicae 1916 pag. 227.

een ras met 16 chromosomen in de haploïde phase. Dispermatische bevruchting zou een ras met 48 als diploïd aantal chromosomen geven en na reductiedeeling zouden geslachtscellen ontstaan met 24 chromosomen. WINGE daarentegen meent dat in een ras door dispermatische bevruchting ontstaan, dikwijls normale reductiedeeling verhinderd zal worden.

Inderdaad kan men zich moeilijk anders voorstellen dan dat bij de deeling der gonotokonten van door dispermatische bevruchting ontstane individuen een stel chromosomen ongepaard blijft, zooals dit bij de hetero-diploïde bastaarden het geval is.

WINGE meent, dat door verdubbeling van het chromosomengetal wel planten met grootere afmetingen zouden kunnen ontstaan; deze zouden overigens slechts weinig verschillen van de planten waaruit zij ontstaan zijn. Aangezien echter plantenvormen met hogere chromosomengetallen in vele eigenschappen verschillen van verwante vormen met lagere aantallen chromosomen, acht hij het onmogelijk dat de eerste door chromosomenverdubbeling uit de laatste ontstaan zijn.

Hij tracht nu zich het ontstaan van reeksen van chromosomengetallen zooals 8, 16 en 24 voor *Musa* en 9, 18, 27, 36 en 45 voor *Chrysanthemum* op andere wijze en wel door kruising te verklaren.

Chromosomen bezitten zeer veelvuldig de neiging om reeds in de somatische cellen in paren op te treden, doch deze paring komt vooral tot uiting in de gonotokonten, waar de twee chromosomen van één paar in het algemeen nauw verbonden liggen. Bezitten twee gameten, die bij bevruchting tezamen komen groote overeenkomst, zooals bij gameten van nauw verwante ouders het geval is, dan zullen de overeenkomstige mannelijke en vrouwelijke chromosomen zich in de gonotokonten tot gemini vereenigen. In dit geval spreekt WINGE van philozygotie. Zijn de ouders minder nauw verwant, dan kan het gebeuren, in het geval dat „pathozygotie” zich voordoet, dat directe paring van chromosomen onmogelijk is, doch dat paring nog wel langs indirecten weg kan geschieden. In het geval van „misozygotie” is vorming van eene zygote, waarin mannelijke en vrouwelijke chromosomen harmonisch naast elkaar voorkomen, niet meer mogelijk.

Als zich pathozygotie voordoet, denkt WINGE zich chromosomenparing toch nog mogelijk, doordat eerst alle chromosomen in de zygote overlangs splitsen. Twee chromosomen door splitsing van een chromosoom ontstaan zouden dan een paar kunnen vormen. Vinden chromosomen dadelijk in de zygote een partner dan noemt hij dit „direct chromosome union”, vinden zij pas na overlangsche splitsing een partner dan spreekt WINGE van „indirect chromosome union”. Met „direct



chromosome union" gaat dus geen verdubbeling van het chromosomengetal samen, dit is wel het geval als „indirect chromosome union" plaats heeft.

WINGE stelt zich voor, dat als in een zygote „indirect chromosome union" heeft plaats gehad, hieruit zoowel normaal sexueele als apogame planten ontstaan kunnen. Bij normaal sexueele planten zouden na reductiedeeling gameten ontstaan, die de haploide chromosomenaantallen der beide ouders zouden bevatten.

Door kruising van twee soorten A en B, beiden met 9 chromosomen in hunne gameten, zou een primaire zygote ontstaan met  $9a + 9b$  chromosomen; na splitsing dezer chromosomen zouden in de zygote en in de somatische cellen van het dochterindividu  $2 \times 9a + 2 \times 9b$  chromosomen voorkomen. Na reductiedeeling zouden vervolgens gameten ontstaan met  $9a + 9b$  chromosomen, zoodat dus het haploide chromosomengetal van dit dochterindividu 18 zou zijn. Door kruising hiervan met een soort C, die 9 chromosomen in de gametophyt bezit, zou een primaire zygote ontstaan met  $9a + 9b + 9c$  chromosomen; na splitsing dezer chromosomen zouden  $2 \times 9a + 2 \times 9b + 2 \times 9c$  chromosomen in de somatische cellen van dit nieuwe individu voorkomen. Bij reductiedeeling hiervan zouden gameten met 27 chromosomen ontstaan.

Mocht het op den duur uit kruisingsproeven blijken, dat werkelijk nieuwe vormen op deze wijze kunnen ontstaan, dan zou men zich *S. officinarum* kunnen denken als te zijn ontstaan door kruising uit vormen, die haploid 8 en 32 chromosomen bezitten, of uit vormen met 16 en 24 haploide chromosomen, daarbij uitgaande van de veronderstelling, dat 8 het chromosomengrondgetal voor *Saccharum* is. Voor *S. spontaneum* zouden de ouders dan 8 en 48, 16 en 40 of 24 en 32 chromosomen gehad kunnen hebben.

Aangezien de bastaarden tusschen *S. officinarum* en *S. spontaneum* zeer waarschijnlijk triploid zijn, doch ontstaan zijn uit haploide gameten, moet men zich bij deze bastaarden eveneens een „indirect chromosome union" denken. Daar hier waarschijnlijk slechts splitsing van *S. officinarum*-chromosomen plaats gevonden heeft en de ongesplitste *S. spontaneum*-chromosomen in de paring betrokken worden, moet de paring hier op andere wijze geschieden, dan WINGE dit zich denkt voor de tetraploide bastaarden. Voor deze *Saccharum*-bastaarden kan men zich drie wijzen van paring voorstellen.

1e. een willekeurig even aantal *S. officinarum*-chromosomen gaat paring aan met een gelijk aantal *S. spontaneum*-chromosomen, de overblijvende *S. officinarum*-chromosomen paren onderling, hetzelfde is het geval met de overblijvende *S. spontaneum*-chromosomen.

2e. alle *S. officinarum*-chromosomen gaan onderling paring aan, hetzelfde is het geval met de *S. spontaneum*-chromosomen.

3e. 28 chromosomen van een stel van 40 chromosomen van *S. officinarum* paren met 28 *S. spontaneum*-chromosomen, 28 chromosomen van het tweede stel van 40 chromosomen gaan paring aan met de 28 andere chromosomen van *S. spontaneum* afkomstig. De 12 overblijvende *S. officinarum*-chromosomen uit het eerste stel gaan paring aan met de 12 overeenkomstige chromosomen overblijvende van het tweede stel. Doordat de chromosomen van *S. officinarum* en *S. spontaneum*, ongeveer even groot zijn, zal het niet uit te maken zijn welke van de drie veronderstellingen de juiste is. Toch lijkt mij de laatste de meest waarschijnlijke toe, aangezien ik mij moeilijk kan voorstellen, dat ongesplitste *S. spontaneum*-chromosomen paring zouden aangaan met ongesplitste chromosomen uit hetzelfde stel.

Blijkt nu werkelijk bij voortgezet onderzoek aan meer van deze bastaard-individuen, dat het haploide chromosomengetal 68 bedraagt en blijkt bovendien, dat *Saccharum*-bastarden uit ouders met andere chromosomengetallen zich overeenkomstig gedragen — en tot nog toe is de waarschijnlijkheid zeer groot, — dan zal hiermede de splitsing van chromosomen in de zygoten bewezen zijn. Dit zal dan tevens een groote steun zijn voor de theorie van WINGE. Nu kan wel reeds gezegd worden, dat het haploide chromosomengetal het theoretische getal 68 zoo zeer nadert, dat de triploidie dezer bastarden zeer waarschijnlijk is.

Steeds is bij de kruising tusschen *S. officinarum* en *S. spontaneum* de eerste soort als moeder gebruikt. Het is onbekend of de reciproke kruising mogelijk is. Zeer zeker zal een dergelijke kruising met moeilijkheden gepaard gaan, doordat het pollen van *S. spontaneum* veel meer fertil is dan dat van *S. officinarum*. Castratie is dus zonder twijfel noodzakelijk. In geval deze kruising gelukt zal het interessant zijn het chromosomengetal dezer bastaard-individuen na te gaan. Uit het chromosomengetal zou men na kunnen gaan of hierbij ook de *S. officinarum* chromosomen overlangs splitsen of alle chromosomen overlangs splitsen, terwijl men als derde mogelijkheid nog zou kunnen veronderstellen, dat dan de *S. spontaneum*-chromosomen een splitsing uitvoeren. Zou men een ander aantal chromosomen vinden dan zou men tevens kunnen nagaan of hiermede ook een andere habitus der bastaard-individuen samengaat.

Het interessante gedrag der bastarden tusschen *S. officinarum* en *S. spontaneum* maakt een uitgebreid onderzoek dezer bastarden zeer gewenscht. De mogelijkheid bestaat natuurlijk, dat sommige dezer

bastaardindividueen zich cytologisch anders gedragen. Van vele vormen van het geslacht *Saccharum* is nog niets bekend over het chromosomengetal en het is natuurlijk niet uitgesloten, dat bastaarden van deze vormen diploid of tetraploid zullen blijken te zijn.

Aan bastaarden uit het geslacht *Saccharum* is waarschijnlijk te bepalen of de meening van ERNST en WINGE, dat vormen met hooger chromosomengetal door kruising kunnen ontstaan uit vormen met een lager aantal, gegrond is.

---

## SAMENVATTING DER RESULTATEN.

---

1. Bij *Saccharum spontaneum* komen in de kernen der pollen-moedercellen gedurende de prophase en metaphase der reductie-deeling 56 gemini voor. De deeling dezer cellen is een regelmatige reductiedeeling, wat ook uit de anaphase blijkt. Het haploide chromosomengetal bedraagt 56.
2. Bij *Saccharum officinarum* komen tijdens de prophase en metaphase der reductiedeeling in de kernen der pollen-moedercellen, indien deze deeling geheel regelmatig verloopt, 40 gemini voor. Het haploide chromosomengetal bedraagt bij *Saccharum officinarum* 40; het diploide moet op 80 gesteld worden.

Bij *Saccharum officinarum* blijft dikwijls in de prophase der reductiedeeling paring van een deel der chromosomen achterwege. Hierdoor ontstaat een onvolledige chromosomenreductie en ontstaan waarschijnlijk pollenkorrels, die in hunne kernen een aantal chromosomen bezitten, dat afwijkt van het haploide chromosomengetal 40.

3. Bij wijze van uitzondering kan bij een variëteit van *Saccharum officinarum*, waarbij in den regel reductiedeeling voorkomt, alle chromosomenparing in de prophase der deeling van de pollen-moedercellen achterwege blijven. Deze deeling verloopt dan abnormaal en komt overeen met die deeling, welke ROSENBERG „halb-heterotypische Teilung” noemt.
4. Bij de Britsch-Indische soorten *Chunnee* en *Ruckree II* bedraagt het haploide chromosomengetal ongeveer 46, terwijl het diploide chromosomengetal op 90 à 91 gesteld moet worden. Ook hier kunnen eenige chromosomen in de prophase der reductiedeeling ongepaard blijven, hetgeen wederom een onvolledige chromosomenreductie ten gevolge heeft.
5. Door kruising van *Saccharum officinarum* met *Saccharum spontaneum* zijn zeer vele goed fertiele bastaardindividueen verkregen. Slechts een zeer klein aantal is mannelijk steriel. De fertiliteit dezer bastaarden overtreft verre die der *Saccharum officinarum*-variëteiten, welke voor de kruising gebruikt worden.

In andere geslachten zijn bastaardvormen tusschen twee soorten met verschillend chromosomengetal, die een dergelijke mate van fertiliteit vertoonen ten eenen male onbekend.

6. Deze bastaardindividen bezitten een verhoogd chromosomengetal, d.w.z. hun chromosomengetal is hooger dan de som van de haploide chromosomengetallen der ouders.

Waarschijnlijk komen in de kernen der pollen-moëdercellen dezer bastaardindividen gedurende de prophase en metaphase der reductie-deeling ongeveer 68 gemini voor, dit zou wijzen op een diploid chromosomengetal van 136. Daar de gameten van *S. officinarum* en *S. spontaneum* respectievelijk 40 en 56 chromosomen bezitten, zijn waarschijnlijk in de zygote door overlansche splitsing de *S. officinarum*-chromosomen in aantal verdubbeld, waardoor een bastaardindividu met 136 chromosomen ontstaan is. De bastaarden tusschen *Saccharum officinarum* en *Saccharum spontaneum* zouden daarom, in overeenstemming met de nomenclatuur van ERNST „hetero-triploid” genoemd moeten worden.

---