



# **Bouw en secundaire diktegroei van kruidachtige planten met interfasciculair cambium**

<https://hdl.handle.net/1874/321137>

Ag. 1923. 1935

BOUW EN SECUNDAIRE  
DIKTEGROEI VAN KRUID-  
ACHTIGE PLANTEN MET  
INTERFASCICULAIR CAMBIUM

B. J. J. DUNCKER

BIBLIOTHEEK DER  
RIJKSUNIVERSITEIT  
UTRECHT.











BOUW EN SECUNDAIRE DIKTEGROEI VAN KRUIDACHTIGE  
PLANTEN MET INTERFASCICULAIR CAMBIUM





*Diss Utrecht 1935*

BOUW EN SECUNDAIRE  
DIKTEGROEI VAN KRUID-  
ACHTIGE PLANTEN MET  
INTERFASCICULAIR CAMBIUM

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR  
IN DE WIS- EN NATUURKUNDE AAN DE RIJKS-  
UNIVERSITEIT TE UTRECHT, OP GEZAG VAN DEN  
RECTOR-MAGNIFICUS DR. C. W. VOLLGRAFF,  
HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER LETTEREN  
EN WIJSBEGEERTE, VOLGENS BESLUIT VAN DEN  
SENAAT DER UNIVERSITEIT TE VERDEDIGEN  
TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT  
DER WIS- EN NATUURKUNDE OP MAANDAG  
23 SEPTEMBER 1935 DES NAMIDDAGS TE 3 UUR

DOOR

BERNARDUS JOHANNES  
JOSEPHUS DUNCKER

GEBOREN TE AMSTERDAM.

---

KEMINK EN ZOON N.V. - OVER DEN DOM - UTRECHT

BIBLIOTHEEK DER  
RIJKSUNIVERSITEIT  
UTRECHT.



AAN MIJN VROUW.  
AAN MIJN KINDEREN.



Gaarne maak ik van deze gelegenheid gebruik, U, hooggeleerde JORDAN, NIERSTRASZ, PULLE, RUTTEN en WESTERDIJK, hartelijk dank te zeggen voor de leiding, die ik bij mijn studie van U mocht ontvangen.

Dat ik in staat was, de academische graden te behalen, heb ik op de eerste plaats te danken aan Uw welwillendheid en medewerking bij het regelen van het practisch werk.

Met grote erkentelijkheid denk ik hier in het bijzonder aan mijn helaas gestorven leermeester Professor Dr. F. A. F. C. WENT, die mij de opdracht voor dit onderzoek gaf.

Hooggeleerde KONINGSBERGER, hooggeachte Promotor, U dank ik voor Uw bereidwilligheid, om als mijn Promotor te willen optreden, voor Uw belangstelling in mijn werk en de wijze waarop Gij, toen moeilijkheden dreigden, alles geregeld hebt.

Hooggeleerde v. ITERSON, gedurende anderhalf jaar hebt Gij mij gastvrijheid verleend in Uw laboratorium; ik dank U hiervoor hartelijk.

Zeergeleerde Mej. SLOEP, U dan ik voor Uw onmisbare hulp bij het vervaardigen van de microfoto's, U, zeergeachte Mej. KERN voor de hulp bij het verzamelen en insmelten van het materiaal en U, zeergeachte A. DE BOUTER voor het maken van de tekeningen voor dit proefschrift.

Ten slotte dank ik allen, die mij op de een of andere wijze bij mijn studie geholpen hebben.

---



## INHOUD.

	blz.
HOOFDSTUK I. Inleiding en Literatuuroverzicht . . . . .	1
HOOFDSTUK II. Methodiek . . . . .	18
HOOFDSTUK III. Bouw en secundaire diktegroei van <i>Helianthus annuus</i> . L. . . . .	
I. Bouw van de kiemplant . . . . .	20
II. Het optreden van het interfasciculaire cambium in het hypocotyl . . . . .	24
III. Secundaire diktegroei . . . . .	27
A. Hypocotyl van <i>Helianthus annuus</i> . . . . .	36
B. Internodiën van <i>Helianthus annuus</i> . . . . .	39
C. Samenvatting . . . . .	43
HOOFDSTUK IV. Bouw en secundaire diktegroei van <i>Ricinus communis</i> . L. . . . .	
I. Bouw van de kiemplant . . . . .	45
II. Secundaire diktegroei . . . . .	47
A. Hypocotyl van <i>Ricinus communis</i> . . . . .	50
B. Internodiën van <i>Ricinus communis</i> . . . . .	52
C. Samenvatting . . . . .	55
HOOFDSTUK V. Bouw en secundaire diktegroei van <i>Bidens chrysanthemoides</i> . Michx. . . . .	
I. Bouw van de kiemplant . . . . .	56
II. Secundaire diktegroei . . . . .	59
A. Hypocotyl van <i>Bidens chrysanthemoides</i> . . . . .	59
B. Internodiën van <i>Bidens chrysanthemoides</i> . . . . .	60
C. Samenvatting . . . . .	62
HOOFDSTUK VI. Bouw en secundaire diktegroei van <i>Carthamus tinctorius</i> . L. . . . .	
I. Bouw van de kiemplant . . . . .	63
II. Secundaire diktegroei . . . . .	65
A. Hypocotyl van <i>Carthamus tinctorius</i> . . . . .	65
B. Internodiën van <i>Carthamus tinctorius</i> . . . . .	66
C. Samenvatting . . . . .	66
Algemene Samenvatting . . . . .	67
Literatuurlijst . . . . .	69





## HOOFDSTUK I.

### Inleiding en Literatuuroverzicht.

In 1922 verscheen in de „Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft" een korte publicatie van S. KOSTYTSCHEW, gevolgd in 1924 door een meer uitvoerige uiteenzetting in „Beihefte zum Botanischen Centralblatt" getiteld: „Der Bau und das Dickenwachstum der Dikotylenstämme".

KOSTYTSCHEW komt hierin op tegen de in de meeste leerboeken der planten-anatomie gegeven voorstelling van de primaire en secundaire bouw van de Dicotylenstengel; een voorstelling, die het eerst scherp en duidelijk gegeven werd in de leerboeken van SACHS en DE BARY.

Sinds is, volgens KOSTYTSCHEW, in de beschrijving van de dikte-groei, zoals gegeven in deze leerboeken, niet meer de geringste correctie verschenen.

De voorstelling van SACHS en DE BARY is in grote lijnen als volgt: De primaire bouw van alle Dicotylenstengels is overal dezelfde. Onder de epidermis bevindt zich de zogenaamde primaire schors, die grotendeels uit parenchymcellen bestaat, soms ook collenchym en sclerenchymatische bundels bevat. De primaire schors staat met het mergparenchym in verbinding door de primaire mergstralen.

Primaire schors-, mergstraal- en mergcellen vormen samen een eenvormig grondweefsel, waarin de vaatbundels liggen. De vaatbundels zijn meest open en liggen in een kring.

In de primaire mergstralen ontstaat later door herhaalde celdelingen door tangentiale wanden het interfasciculaire cambium. Dit vormt met het fasciculaire cambium een doorlopende ring. Deze cambiumring vormt vervolgens naar binnen concentrische lagen hout en naar buiten concentrische lagen bast.

Op deze wijze komt de zogenaamde secundaire bouw van de stengel tot stand.

Na een uitgebreid onderzoek komt KOSTYTSCHEW tot de conclusie, dat „..... die ältere Auffassung der beim Dickenwachstum statt-

findenden Vorgänge gründlich modifiziert werden musz. Nur die Erforschung der embryonalen Leitungsgewebe kann in diesem Falle grundlegend sein." We moeten dus beginnen, met de bouw van het vegetatiepunt te onderzoeken.

Reeds in het midden van de vorige eeuw werd het ontstaan van vaatbundels in het vegetatiepunt onderzocht. KARSTEN (1847), SCHACHT (1856) en v. MOHL (1858) beweerden, dat er in het vegetatiepunt een gesloten „cambiumring" aanwezig is.

SCHACHT (1856) zegt op pag. 205 van zijn leerboek: „Wenn man die End- oder Seitenknospe irgend einer monocotyledonen oder dicotyledonen Pflanze (*Orchis*, *Phoenix*, *Chamaedorea*, *Broussonetia*, *Nerium*, *Cocculus*, *Tilia*, *Pinus*, *Taxus* u.s.w.) genau untersucht, so findet man auf zarten Querschnitten dicht unter dem Vegetationskegel (d.h. der Knospenspitze) einen concentrischen Ring kleiner zarter, mit trübem Saft erfüllter Zellen, welcher das Parenchym des Markes und der Rinde, deren Intercellulargänge mit Luft erfüllt sind, trennt. Betrachtet man einen Längsschnitt durch dieselbe Knospe, so gewahrt man zwischen Mark und Rinde dieselbe Zellenpartie, selbige verliert sich nach oben ins Urparenchym des Vegetationskegels. Dieses der Fortbildung dienende Zellengewebe nenne ich den Verdickungs- oder Cambiumring (*annulus cambialis*); er verbindet schon im Keim der dicotyledonen Pflanzen das Urparenchym des freien Vegetationskegels der Stammknospe (*plumula*) mit dem Urparenchym des von einer Wurzelhaube bedeckten Vegetationskegels der Wurzelknospe (*radicula*) und verläuft zugleich in die Samenlappen."

Over het ontstaan der vaatbundels bij de brandnetel schrijft hij op pag. 299: „Wenn man im Juli oder August den Stengel einer üppig vegetirenden Nessel (*Urtica dioica*), zarte Querschnitte von der Spitze nach abwärts darstellend, untersucht, so findet man dicht unter der Terminalknospe den Cambiumring, er trennt die Rinde vom Marke; der Stengel ist schon in diesem Zustande vier-eckig. Der Cambiumring besteht hier aus kleinen zarten, mit körnigen Stoffen erfüllten Zellen, während in dem grösseren Parenchym der Rinde Chlorophyll enthalten ist, die Intercellulargänge

des Mark-Parenchyms führen Luft, welche, gleich dem Chlorophyll, im Verdickungsring fehlt. Etwa einen Zoll tiefer erscheint, den breiten vorspringenden leisten des Stengels entsprechend, eine Zunahme des Cambiumringes; noch einen Zoll tiefer findet man nach der Seite des Markes an diesen Stellen die Anlage zu meistens drei Gefässbündeln, die sich zuerst durch das Auftreten einiger Spiralgefässe kundgeben, zugleich aber in der Anordnung ihrer Zellen als ein vom Cambiumring unabhängiges Gebilde auftreten."

NÄGELI (1858) is echter een geheel andere mening toegedaan: „Stammspitze, Wurzelspitze und junges Blatt bestehen aus einem parenchymatischen Bildungsgewebe (Urmeristem), dessen Zellen alle ziemlich isodiametrisch und in Theilung begriffen sind. In diesem trüben, mit Protoplasma erfüllten Gewebe treten hellere Partien auf, bestehend aus verlängerten mehr hyalinen Zellen. Einzelne dieser letztern theilen sich nicht mehr und werden zu Gefässen oder auch zu Bastfasern, indess die andern sich vorzugsweise durch Längswände vermehren, und das Cambium darstellen. Das ganze übrige Gewebe bleibt aber noch einige und oft noch längere Zeit in lebhafter Vermehrung begriffen. Ich vermuthete, dass die ersten Gefässe und in vielen Fällen auch die ersten Bastzellen unmittelbar aus Urmeristemzellen hervorgehen, welche sich nicht weiter theilen und in die Länge wachsen....."

Volgens SANIO (1863) kan men vlak onder het vegetatiepunt twee duidelijk verschillende weefsels onderscheiden: een centraal, grootcellig weefsel, dat hij „oermerg" noemt en een buitenste weefsel: de „buitenlaag".

Uit de binnenste zône van deze buitenlaag ontstaat de „verdikkingsring", die uit een kleincellig weefsel bestaat, terwijl uit het buitenste deel de schors gevormd wordt.

De verdikkingsring ontstaat niet gelijkmatig, maar het eerst op die plaatsen, waarboven zich de bladeren ontwikkelen. Van hier uit gaat de ringvorming verder, totdat de verdikkingsring geheel gesloten is. Daarna ontstaan in de verdikkingsring de vaatbundels. In sommige gevallen begint de vorming der vaatbundels in de ring reeds, voordat deze zich gesloten heeft.

In een publicatie, die enkele jaren later verscheen, zegt NÄGELI

(1868): „In der Stammspitze aller Dicotyledonen werden in dem parenchymatischen Bildungsgewebe (Urmeristem) Cambiumstränge sichtbar, aus denen die in die Blätter ausbiegenden gemeinsamen Gefätsstränge sich entwickeln. Diese Cambiumstränge sind zuerst isolirt, nachher werden sie durch den Cambiumring verbunden. Die Gestalt des letztern hängt von der Stellung der erstern ab. .... Das Meristem zwischen den Strängen verwandelt sich, wie es bei den Dicotyledonen gewöhnlich der Fall ist, in Cambium, welches auch hier in Form eines Ringes auftritt.“

Toch blijft NÄGELI op een geheel ander standpunt staan dan SCHACHT, want in de eerste plaats is voor SCHACHT de ring primair en ontstaan de vaatbundels eerst secundair, maar bovendien bestaat de cambiumring van SCHACHT uit meristematisch weefsel, terwijl het cambium van NÄGELI uit cellen bestaat, die in de lengterichting gerekt zijn, dus uit een weefsel, waarvoor SACHS later de naam *procambium* invoerde.

Later is het vegetatiepunt van verschillende Dicotylen en Gymnospermen door verscheidene plantenanatomen onderzocht, o.a. door RUSSOW (1873), VÖCHTING (1873), ROTHERT (1885), KOCH (1891) en GAUCHER (1902). Deze onderzoekers vinden allen vlak onder de top een duidelijke ringzône en staan dus in dit opzicht aan de zijde van KARSTEN, SCHACHT en v. MOHL.

KOSTYTSCHEW wijst er terecht op, dat aan bovengenoemde onderzoekingen in vele leerboeken weinig aandacht is geschonken.

Daar het zijn hoofddoel was, de algemene principes omtrent stengelbouw en diktegroei der Dicotylen te leren kennen, heeft KOSTYTSCHEW een zeer groot aantal soorten, behorende tot verschillende plantenfamilies, onderzocht. Uit dit materiaal werden 133 planten, die hem bijzonder typisch voorkwamen, uitgezocht en aan een nauwkeurig onderzoek onderworpen. Op deze wijze hoopte KOSTYTSCHEW de hoofdfout van vroegere onderzoekers vermeden te hebben. Deze fout bestond in het bestuderen van slechts weinig objecten en de resultaten van deze onderzoekingen als algemeen geldige regels te beschouwen.

Wat betreft de bouw van het vegetatiepunt ontstaan volgens KOSTYTSCHEW slechts in uiterst zeldzame gevallen in het oerme-

risteem aparte procambiumbundels (bij *Ranunculus*, *Anemone*, e.a.).

Bij bijna alle planten ontstaat dadelijk uit het oermeristeem een gesloten procambiumring.

Beide soorten van embryonale structuur zijn voor de bouw van de stengel beslissend: zijn in het vegetatiepunt gescheiden procambiumbundels aanwezig, zo ontstaat later nooit een doorlopende ring van hout en bast. Deze laatste kan alleen uit een gesloten procambiumring ontstaan.

Op grond van zijn onderzoekingen onderscheidt KOSTYTSCHEW:

A. *Planten met gesloten procambiumring.*

(Dit is het gewone Dicotylentype.)

1. De procambiumring ontwikkelt zich tot een doorlopende ring van hout en bast met daartussen het cambium (72 van de 133 door KOSTYTSCHEW onderzochte planten).

2. Transportweefsel en parenchym wisselen met elkaar af; later ontstaat in het parenchym secundair het interfasciculaire cambium (10 van de 133 planten).

Tot deze groep behoren o.a. *Aristolochia siphon*, *Ricinus communis*, *Helianthus annuus* en *Bidens tripartita*.

3. Bij de ontwikkeling van de procambiumring ontstaan afzonderlijke groepen van transportweefsel en mechanisch weefsel (44 van de 133 planten).

Dit ontwikkelingstype vertoont geen of geringe secundaire diktegroei en is bijzonder duidelijk bij Umbelliferen en Cruciferen; ook bij andere plantenfamilies komt het veelvuldig voor en wel bij kruidachtige planten.

B. *Planten zonder gesloten procambiumring.*

(7 van de 133 planten).

Tot deze groep behoren veel planten, die geringe eisen stellen wat betreft het watertransport; in de eerste plaats dus water- en moerasplanten (o.a. *Ranunculus*).

Volgens KOSTYTSCHEW mogen we alleen van planten met afzonderlijke vaatbundels spreken in die gevallen, waar geen gesloten procambiumring in het vegetatiepunt gevormd wordt. Hiertoe behoren dus alleen de planten van groep B.

Bijzondere aandacht wijdt KOSTYTSCHEW aan groep A. 2. Hiertoe behoren betrekkelijk weinig planten. Vorming van interfasciculair cambium uit parenchymatische weefsels vindt volgens hem slechts zelden plaats.

De door SACHS in zijn leerboek uitvoerig beschreven *Ricinus communis* en ook *Helianthus annuus* zouden juist tot zulke uitzonderingsgevallen behoren.

Bij deze planten vormt volgens KOSTYTSCHEW het interfasciculaire cambium, dat dus uit parenchym ontstaan is, niets als wederom parenchym, dat op de xyleemzijde dikwijls verhout. Er ontstaat dus bij deze planten geen doorlopende ring van transportweefsel. Deze ontstaat slechts in die gevallen, waar het „Reihencambium” zeer vroegtijdig in de procambiumring optreedt, dus alleen bij planten, die tot groep A. 1. behoren.

Bij groep A. 2. zouden dus de vaten altijd in de bladsporen verenigd blijven.

KOSTYTSCHEW zegt dan (1924, p. 327):

„..... Wenn also auf Grund der Auseinandersetzungen von NÄGELI angenommen wurde, dasz die Anlage des interfascicularen Cambiums eine Vorstufe der Bildung von geschlossenen Bast- und Holzringe bei den Dikotylen vorstellt, so ist das ein so schwerer Fehler, wie er in der Pflanzenanatomie kaum noch sonst begangen worden ist.”

Zijn beschouwingen samenvattend besluit KOSTYTSCHEW:

1. Het algemeen voorkomen en de betekenis van het secundaire interfasciculaire cambium is tot nu toe sterk overschat.
2. Niet genoeg aandacht is er gewijd aan de onderzoekingen van SANIO, waaruit bleek, dat in het vegetatiepunt van enige Dicotylen geen afzonderlijke procambiumbundels optreden, maar dat een doorlopende procambiumring ontstaat.
3. De bladsporen, die zich in de procambiumring differentiëren, zijn niet identiek met echte fibrovasaalbundels, zoals die bijvoorbeeld optreden in de stengels van Monocotylen. De eerste

zijn geen constante weefselvormen, maar vormvariaties, te voorschijn geroepen door correlatie tussen blad en stengel.

Daar de onderzoeken van KOSTYTSCHEW nauwelijks in de literatuur besproken werden, leek het CARSTENS (1931) een lonende opgave, deze te herhalen en de resultaten van KOSTYTSCHEW aan ander materiaal te toetsen.

Daar KOSTYTSCHEW hoofdzakelijk kruidachtige planten onderzocht, heeft CARSTENS zich beperkt tot de houtachtige planten. Bovendien was het de bedoeling, na te gaan, of de verschillende typen van diktegroei, door KOSTYTSCHEW gevonden, ook zouden kunnen gebruikt worden voor de phylogenie. CARSTENS wilde namelijk nagaan, of de vertegenwoordigers van families, die naar onze tegenwoordige inzichten primaire houtachtige planten zijn, een andere diktegroei hebben als de enkele houtachtige planten, behorende bij families, die overigens uit kruidachtige planten bestaan en waarvan kan worden aangenomen, dat hun verhouting een later verworven eigenschap is. CARSTENS vroeg zich dus af: kan men uit de wijze van diktegroei besluiten, of de verhouting primair of secundair is.

Om deze reden werden ook de Gymnospermen in het onderzoek betrokken.

CARSTENS onderzocht 80 soorten. Bij alle planten ontstond vlak onder het vegetatiepunt een kleincellige procambiumring. Bij verreweg de meesten wordt in de procambiumring het „Reihencambium” als een gesloten ring aangelegd. Dit cambium vormt dan naar binnen hout, maar buiten bast.

Evenals KOSTYTSCHEW vindt CARSTENS, dat de cambiumring dikwijls in het begin niet gelijkmatig werkt, maar dat onder invloed van de zich ontwikkelende bladeren bepaalde delen zich sterker ontwikkelen. Deze delen dringen dieper in het merg, dan het tussenliggende hout en zo ontstaat de zogenaamde „mergkroon”, waardoor men later de indruk zou kunnen krijgen, dat er oorspronkelijk aparte vaatbundels geweest zijn.

Bij 8.5 % der planten werd het *Aristolochia*-type geconstateerd (dus groep A. 2. van KOSTYTSCHEW); dit type komt blijkbaar veel



bij lianen voor. Hier vormde het interfasciculaire cambium niets dan parenchym.

De resultaten van CARSTENS bevestigen dus de beweringen van KOSTYTSCHEW.

Zoals te verwachten was, werden de typen A. 3. en B. van KOSTYTSCHEW bij de onderzochte houtachtige planten niet gevonden.

Daar blijkbaar het type A. 1. het gewone geval van diktegroei is, dat bij verreweg de meeste Dicotylen en Gymnospermen voorkomt, konden de resultaten van CARSTENS niet voor de phylogenie gebruikt worden. Wellicht stellen de overige typen afgeleide gevallen voor.

De publicaties van KOSTYTSCHEW waren ook aanleiding, dat HELM in 1931 een diepgaand onderzoek instelde naar de differentiatie van het meristeem van het stengelvegetatiepunt der Dicotylen.

HELM wijst er op, dat het weefsel, wat KOSTYTSCHEW „procambiumring” noemt, niet in alle gevallen hetzelfde is.

Blijkbaar voelde KOSTYTSCHEW deze onnauwkeurigheid ook, want hij schrijft: „Der Ausdruck „Verdickungsring” is überhaupt als eine Bezeichnung des Reihencambiums üblich geworden (Vgl. z.B. HABERLANDT, Physiologische Pflanzenanatomie), daher ist es vielleicht ratsamer, für den Verdickungsring im Sinne SANIO's den Ausdruck Procambiumring beizubehalten, obschon das kleinzellige Gewebe im Vegetationspunkte bereits vor der Differenzierung des eigentlichen Procambiums deutlich sichtbar ist.”

HELM maakt nu onderscheid tussen „primaire meristeemring” en „procambiumring”. Hij geeft een scherpe omschrijving van de termen, die hij gebruikt, iets wat door vele plantenanatomen niet altijd gedaan werd en waardoor het beoordelen van de resultaten van hun onderzoekingen soms zeer moeielijk wordt.

De definities van HELM zijn:

*Procambium*: Een weefsel, bestaande uit smalle, relatief gerekte, later zelfs prosenchymatische cellen. Ze zijn zeer plasmarijk, nog in staat zich te delen en te groeien en zich in hun verdere ontwikkeling tot elementen van het transportweefsel te differentiëren.

*Procambiumring*: Hiervan spreekt HELM, in tegenstelling met KOSTYTSCHÉW, alleen in die gevallen, waar werkelijk een ringvormige aaneensluiting van echte procambiumcellen aanwezig is.

*Primaire meristeeerring*: Een in de nabijheid van het vegetatiepunt gelegen ringvormige weefselzône, gelegen tussen de merg- en schorscellen, die zich reeds beginnen te differentiëren. Deze ringzône bestaat nog uit louter meristematische en ongeveer isodiametrische cellen. De primaire meristeeerring bewaart dus iets langer zijn meristematische toestand als het omringende weefsel.

De methode van HELM wijkt in een punt sterk af van die van KOSTYTSCHÉW. Hieraan zijn dan ook gedeeltelijk hun verschillende resultaten toe te schrijven.

KOSTYTSCHÉW beweerde: het is noodzakelijk, in doorsneden van zeer jonge stengeldelen de plasmatische inhoud der jonge cellen te verwijderen, bijvoorbeeld met Eau de Javelle; men kan anders de celwanden in embryonale weefsels niet duidelijk onderscheiden. KOSTYTSCHÉW kon dus alleen aan de celgrootte en -vorm het begin van de differentiatie van het oermeristeeem vaststellen.

HELM daarentegen zegt, dat het mogelijk is, met behulp van speciale plasma- en kernkleuring naast celwandkleuring, de differentiatie veel eerder aan te tonen.

Als alle cellen op de doorsnede nog gelijke vorm en grootte hebben, is de primaire meristeeerring reeds te zien, doordat het plasma van de ringcellen zich intensiever kleurt dan dat van de cellen van het omringende weefsel.

De primaire meristeeerring is in dit stadium ook aan te tonen door middel van de katalasereactie: Bij toevoeging van 1 % waterstofsperoxyde vindt geen zuurstofontwikkeling plaats in de meristeeerring, wél echter in het weefsel, dat later merg en schors zal vormen.

Volgens HELM vindt de physiologische differentiatie van schors, meristeeerring en merg dus eerder plaats dan de morphologische.

HELM onderzocht 7 planten: *Aristolochia siphon*, *Ricinus communis*, *Helianthus annuus*, *Ranunculus acer*, *Arabis albida*, *Veronica*

*speciosa* en *Lysimachia punctata*; dus van elke groep van KOSTYTSCHEW minstens een vertegenwoordiger.

Het vegetatiepunt van deze planten werd met behulp van het microtoom in een serie coupes verdeeld van 5 micron dikte.

Het bleek HELM, dat de eerste differentiatie van het meristeem van het vegetatiepunt bij alle onderzochte planten op dezelfde wijze plaats vindt: merg- en schorscellen ontwikkelen zich het eerst, zodat tussen hen een ringvormige zône van meristematisch weefsel overblijft. Dit is dus de primaire meristeemring.

Bij sommige planten blijft de primaire meristeemring in de opeenvolgende coupes lange tijd zichtbaar, bij andere differentiëert hij zich spoedig verder.

Van belang is het feit, dat waar KOSTYTSCHEW beweerde, dat bij *Ranunculus* aparte procambiumbundels in het vegetatiepunt ontstaan, HELM door plasma- en celwandkleuring en ook door de katalasemethode de primaire meristeemring ook bij deze plant kon aantonen. Hierdoor toch staat *Ranunculus* in dit opzicht niet meer geïsoleerd en vervalt dus groep B. van KOSTYTSCHEW.

Bij de verder voortschrijdende ontwikkeling ontstaan uit de cellen van de primaire meristeemring of een doorlopende procambiumring (*Veronica speciosa* en *Lysimachia punctata*), of geïsoleerde procambiumbundels (*Aristolochia siphon*, *Ricinus communis*, *Helianthus annuus*, *Ranunculus acer* en *Arabis albidus*).

Bij de vijf laatstgenoemde planten staat de eerste differentiatie van de primaire meristeemring onder invloed van de bladeren. Op de plaats, waar de bladsporen in de ring treden, delen de ringcellen zich herhaaldelijk, zonder dat de dochtercellen de grootte van de moedercellen bereiken. Op deze wijze differentiëren de bladsporen zich met behulp van de meristematische ringcellen verder naar beneden.

Komen, zoals bij *Aristolochia*, ook grote stameigen bundels voor, zo differentiëren zich verdere celgroepen van de meristeemring eveneens tot procambiumbundels.

De overblijvende delen van de primaire meristeemring veranderen in parenchym (*Aristolochia*, *Ricinus*, *Helianthus* en *Ranunculus*), of ze vormen mechanisch weefsel (*Arabis*).

HELM verklaart de onderzoekingen van KOSTYTSCHEW voor onjuist, want bij *Aristolochia*, *Ricinus*, *Helianthus*, *Ranunculus* en *Arabis* is geen procambiumring aanwezig; de procambiumbundels zijn bij deze planten door stroken van parenchymatisch of mechanisch weefsel gescheiden.

Het schema van KOSTYTSCHEW moet dus volgens HELM geheel gewijzigd worden. Hij geeft nu de volgende indeling:

*Ondertype I.*

In de primaire meristeamring ontwikkelen zich op sommige plaatsen geïsoleerde procambiumbundels.

- a. Het tussenliggende weefsel wordt parenchymatisch (*Aristolochia*, *Helianthus*, *Ricinus*, *Ranunculus*).
- b. De tussenliggende cellen vormen mechanisch weefsel (*Arabis*).

*Ondertype II.*

De primaire meristeamring ontwikkelt zich in zijn geheel tot een gesloten procambiumring (*Veronica*, *Lysimachia*).

Wij mogen opmerken, dat de resultaten van HELM, wat betreft het ontstaan van de primaire meristeamring, een bevestiging zijn van de mening van SCHACHT omtrent de bouw van het vegetatiepunt van de Dicotylenstengel.

De onderzoekingen van HELM vormen een krachtige steun voor de veelomstreden histiogeentheorie van HANSTEIN (zie SCHOUTE: Die Stelär-Theorie. 1902). Want was juist het vermeende ontstaan van het transportweefsel nu eens uit het pleroom, dan weer uit het peribleem of zelfs uit beide, een bijna onoverkomelijke moeilijkheid voor het consequent doorvoeren van deze theorie, thans blijkt, dat dit transportweefsel steeds uit de primaire meristeamring ontstaat. Hierdoor verschijnt de theorie van HANSTEIN in een nieuw licht.

Alleen is het dan gewenst, de histiogenen met enigszins andere namen aan te duiden.

HELM stelt de volgende nomenclatuur voor:

*Dermatogeen*: het weefsel, dat de epidermis levert.

*Phloeoegen*: het weefsel, dat de schors vormt.

*Meristeedring*: levert hoofdzakelijk het transportweefsel en het interfasciculaire cambium.

*Metrogeen*: levert het merg.

Waar HELM zich tot taak had gesteld, het vegetatiepunt nauwkeurig te onderzoeken, gaat hij op de kwestie van de secundaire diktegroei, waarop KOSTYTSCHEW vooral de nadruk legde, niet verder in.

In 1935 verschijnt een artikel van BARTHELMESZ, die de samenhang tussen bladstand en stelebouw bij de Coniferen bestudeerde.

Hij vindt, evenals HELM bij de Dicotylen, dat in het vegetatiepunt van de Coniferen een primaire meristeedring aanwezig is. „Durch die Entwicklung von Mark und Rinde wird zwischen beiden ein Hohlzylinder aus meristematisch bleibenden Zellen herausmodelliert, der primäre Meristemring. Während er sich bei den Dicotylen nur physiologisch von dem übrigen Gewebe unterscheidet (Färbung und Katalasereaktion) zeichnet er sich bei den Koniferen auch morphologisch aus, und zwar dadurch, dass seine Zellen in mehr oder weniger deutlichen, kurzen radialen Reihen angeordnet und durchschnittlich etwas kleiner sind als die übrigen. Ausserdem heben sie sich auch hier durch ihre dunklere Färbung etwas ab.“

De onderzoekingen van CARSTENS over de ontwikkeling van het stengelvegetatiepunt der Gymnospermen worden door BARTHELMESZ niet genoemd.

Ook de opvatting van KOSTYTSCHEW omtrent de verdere differentiatie van de meristeedring wordt — jammer genoeg — niet besproken.

Zo worden dan in schematische figuren (b.v. fig. 17, 18, 19, 20 b, 21 b, 22) aparte bundels getekend. Zeer interessant zijn in dit opzicht de figuren 26, 27 en 28, waar een kring van aparte bundels is gefotografeerd, gescheiden door meer of minder parenchymatische mergstralen!

Wat betreft de verdere ontwikkeling van het weefsel tussen de bladsporen zegt BARTHELMESZ: „Das Zwischenstück zwischen den beiden Bündeln liefert in der weiteren Entwicklung Stelengewebe

das die beiden Blattspuren verbindet und damit das hervorrufft, was uns im fertigen Sprosz als *Anlagerung* erscheint". Wat nu onder „Anlagerung" verstaan moet worden, is mij niet duidelijk.

Het is niet geheel juist, wat KOSTYTSCHEW schrijft: „Die DE BARYsche Interpretation der beim Dickenwachstum der Dikotylenstämme stattfindenden Vorgänge erfuhr seitdem nicht die geringste Korrektion". HABERLANDT zegt toch in zijn „Physiologische Pflanzenanatomie (5e druk 1918): „Die Entstehung des Verdickungsringes<sup>1)</sup> der Stammorgane ist eine verschiedene. Sie knüpft in zahlreichen Fällen bereits an die primären Differenzierungsvorgänge in der Stammspitze an, während in anderen Fällen ein solcher Zusammenhang unterbleibt. Bei verschiedenen Pflanzen ist der Verdickungsring das Differenzierungsprodukt eines primär entstandenen Procambiumringes."

En FITTING schrijft in het „Lehrbuch der Botanik für Hochschulen" (15e druk 1921), dat men naar de primaire bouw van de stengel, het ontstaan van het cambium en de wijze van zijn werkzaamheid drie typen kan onderscheiden. Deze typen komen althans in grote lijnen overeen met de typen van KOSTYTSCHEW.

Zo schrijft FITTING bijvoorbeeld van zijn type 3: „Im Stengel entsteht bei der Umwandlung des primären Meristemgewebes zu Dauergewebe von vornherein nicht ein Kranz kollateraler Bündel, sondern ein ringförmiges Bündelrohr, das man fast als konzentrisches Bündel mit Innenxylem und mit zentralem Marke bezeichnen könnte. Dieses Rohr hat eine Schicht von embryonalem Gewebe zwischen Phloëm und Xylem, das spätere Kambium, und ist von sehr schmalen, spindelförmigen primären Markstrahlen durchsetzt oder kann auch alle primären Markstrahlen entbehren (so bei vielen Bäumen)."

Maar ook door Amerikaanse onderzoekers (o.a. EAMES, JEFFREY, SINNOT en BAILY) zijn ernstige bezwaren ingebracht tegen de voorstelling van de diktegroei, zoals die gegeven is in het leerboek van SACHS en wel op phylogenetische gronden.

<sup>1)</sup> HABERLANDT noemt het cambium „Verdickungsring".

EAMES (1911) wijst er op, dat SACHS in zijn bekende schema de houtige stengel zich laat ontwikkelen uit de kruidachtige. SACHS beschouwt de massieve houtcilinder als het resultaat van de fusie van een ring van aparte fibrovasaalbundels, doordat namelijk het cambium zich dwars door het tussenliggende weefsel uitbreidt en dit interfasciculaire cambium naar binnen toe xyleem gaat vormen.

Blijkbaar ontstaat dus het houttype-stengel direct door toegenomen diktegroei en lignificatie van een stengel, die in zijn oorspronkelijke structuur typisch kruidachtig was.

Hoewel het nooit scherp is geformuleerd, suggereert dus het schema van SACHS, dat het kruidtype primair en het houttype secundair is; dat dus de houtachtige planten uit de kruidachtige zouden zijn ontstaan. „This widely accepted view is evidently not the correct one, however. On the contrary, the herbaceous stem seems to be the higher type, and its separate bundles appear to have been derived from the woody cylinder by reduction, and by the dissection of the latter into a group of individual strands.”

Reeds HALLIER (1904) nam aan, dat het houttype phylogenetisch ouder is dan het kruidtype. Hij gaf hiervoor echter geen bewijzen.

EAMES zegt: er zijn geen fossielen bekend van twijfelloos kruidachtige planten uit de oudere aardperioden, wat er dus op wijst, dat dit type meer modern is. Bovendien zijn de overlevende vertegenwoordigers van Cryptogamengroepen, wier boomachtige vertegenwoordigers hun bloeitijdperk hadden in het Palaeozoicum, kruidachtig of semi-kruidachtig in habitus en structuur. Zo vergelijkt EAMES *Isoëtes* en *Lycopodium* met de oude boomachtige *Lepidodendron*- en *Equisetum* met de *Calamites*-soorten.

SINNOT en BAILY (1914) ondersteunen de mening van HALLIER en EAMES en leveren hiervoor verdere bewijzen, die ontleend zijn aan palaeobotanie, phylogenie, anatomie en de geographische verspreiding van de verschillende groeivormen der Dicotylen.

Ze verklaren het ontstaan van het kruidtype uit de verandering der klimatologische omstandigheden, waardoor het cambium gedurende korter tijd werkzaam is en soms zelfs in het geheel niet meer optreedt.

Ze wijzen er op, dat de kruidachtige stengel daarom in grote

trekken gelijk gebouwd is als de eerste jaarring van de verwante houtachtige planten.

JEFFREY (1917) is ook van mening, dat een ononderbroken houtlichaam primair is. Bij de primitieve planten (als voorbeeld geeft hij *Lepidodendron*) staan de mergstralen niet met het merg in verbinding, maar eindigen in het protoxyleem. Hij acht dan ook de naam mergstralen misleidend en spreekt van houtstralen.

JEFFREY en zijn school verklaren het ontstaan van het kruidtype uit het houttype als volgt: In de nabijheid van de binnentredende bladspoorbundels wordt in plaats van hout parenchym gevormd, dat voor de opzameling van voedsel dient. Door dit „storage parenchyma” wordt dus de massieve houtcilinder verdeeld in aparte sectoren.

SINNOT en BAILY bestrijden deze opvatting van JEFFREY, zij vinden zijn verklaring te gezocht en menen, dat hun hypothese, namelijk de vermindering van de cambiale werkzaamheid, veel eenvoudiger en meer ongedwongen is.

Uit het voorgaande blijkt, dat we ons thans — dank zij vooral de onderzoekingen van KOSTYTSCHEW, CARSTENS, en speciaal HELM — een duidelijke voorstelling kunnen vormen van het ontstaan van het transportweefsel in het stengelvegetatiepunt van de Dicotylen.

Het meest afwijkend van hetgeen tot nu toe algemeen als vaststaand werd aangenomen is wel de uitspraak van KOSTYTSCHEW: het interfasciculaire cambium kan alleen maar parenchym vormen en geen transportweefsel.

Ook over deze kwestie hebben vroeger reeds meningsverschillen bestaan.

SCHACHT beweerde in zijn leerboek (1856), hoofdzakelijk op grond van zijn onderzoekingen van de stengelontwikkeling bij *Urtica dioica*: „Wir haben somit durch die Nessel vier Hauptgesetze für das Wachsthum des dicotylendonen Stammes gewonnen: 1. der Stamm verdickt sich durch Zellenbildung im Cambiumring. 2. Die Gefässbündel verdicken sich vermittelst ihres eigenen Cambiums, wenn selbiges im Verdickungsringe liegt. 3. Der Cam-



biumring bildet aus sich keine neue Gefässbündel. 4. Der Verdickungsring erzeugt nur Parenchym, das Cambium des Gefässbündels entwickelt dagegen auch Holz-, Bast-, und Gefässzellen."

V. MOHL (1858) kwam hier tegen op. Hij wees op de secundair optredende vertakkingen van de vaatbundels, die door de mergstralen lopen en die alleen kunnen ontstaan zijn door omvorming van mergstraalcellen in vaten. Verder wees hij op de stengelontwikkeling van *Banistra nigrescens*, onderzocht door KARSTENS, van *Impatiens*, op de onderzoeken van HARTIG, die de ontwikkeling van nieuwe vaatbundels in het cambium van *Cucurbita* beschreven heeft.

In deze kwestie heeft KOSTYTSCHEW zich dus geplaatst aan de zijde van SCHACHT.

Bij het bestuderen van de literatuur valt het op, dat er niet alleen vele onderzoekers zijn, die de namen: verdikkingsring, cambiumring en procambiumring dooreenwarren, maar dat ook onder hout en bast niet altijd hetzelfde wordt verstaan, wat misschien wel mede oorzaak is van scherpe meningsverschillen.

In tegenstelling blijkbaar met KOSTYTSCHEW vatten velen deze namen op als topographische begrippen en noemen al het secundaire weefsel, dat door de cambiumwerkzaamheid naar binnen gevormd wordt: hout en wat naar buiten afgescheiden wordt: bast.

FITTING wijst hier nog eens nadrukkelijk op in het „Lehrbuch der Botanik für Hochschulen" (15e druk 1921).

Ook NÄGELI voelde reeds deze moeielijkheid en voerde daarom de namen xyleem en phloëem in als topographische begrippen.

Het doel van mijn onderzoek was, naar aanleiding van de publicaties van KOSTYTSCHEW en HELM, nog eens nauwkeurig de bouw van enkele Dicotylenstengels te bestuderen en speciaal de secundaire diktegroei van enige door HELM onderzochte planten na te gaan, daar deze zich alleen bepaald had tot het onderzoek van het vegetatiepunt.

Als eerste object werd gekozen: *Veronica speciosa*. Hier werd,

evenals door KOSTYTSCHEW en HELM beschreven is, een doorlopende procambiumring gevonden, die over zijn gehele oppervlakte naar binnen hout en naar buiten bast vormt. Aparte vaatbundels worden hier dus niet gevormd. Wel ontwikkelen zich sommige delen van de procambiumring onder correlatieve invloed van de bladeren aanvankelijk sterker dan de rest.

Ook het tweede object: *Arabis albida* leverde geen nieuwe feiten op, zodat een beschrijving van deze plant hier achterwege kan blijven.

De volle aandacht werd nu gewijd aan de planten behorende tot groep A. 2. van KOSTYTSCHEW, dus aan planten, die in de primaire meristeemring aparte vaatbundels vormen, terwijl de rest van de ring overgaat in parenchym, waarin zich dan later het interfasciculaire cambium ontwikkelt.

Omtrent de secundaire diktegroei van deze planten bestaat er toch een diepgaand verschil tussen de mening van KOSTYTSCHEW en de tot nu toe algemeen aangenomen theorie van DE BARY en SACHS.

Ik heb nu door dit onderzoek een afdoend antwoord trachten te geven op de vraag: levert het interfasciculaire cambium uitsluitend parenchym, of kan het ook transportweefsel vormen?

## HOOFDSTUK II.

### Methodiek.

Van iedere te onderzoeken soort werden de planten tegelijk uitgezaaid in de botanische tuin van het Laboratorium voor Technische Botanie te Delft. Ze groeiden onder zoveel mogelijk gelijke uitwendige omstandigheden.

De objecten werden gefixeerd volgens JUEL en bewaard in alcohol 80 %. Voor het snijden werden ze op de gewone wijze via alcohol en xylol ingesmolten in paraffine (smeltpunt 52°-54°).

Objecten, die door harde sclerenchymbundels of door vorming van veel hout, zoals de basale delen van oude stengels, moeilijkheden opleverden bij het snijden, werden gedurende enkele weken in fluorwaterstof gelegd, daarna grondig uitgewassen en dan pas in paraffine ingebed.

Gesneden werd met het kleine ZIMMERMAN-MINOTmicrotoom, waaraan een lint voor seriecouples was bevestigd.

De dikte der coupes wisselde naar gelang van het materiaal van 5 tot 20 micron.

Praeparaten van jonge stengeldelen, die veel meristematisch weefsel bevatten, en waar het doel was, de verdere differentiatie van dit weefsel te bestuderen, werden, evenals HELM dit deed, gekleurd met haematoxyline volgens EHRLICH en nagekleurd met eosine (celwand-, plasma-, kernkleuring).

Zeer goede resultaten werden ook verkregen, door de jonge celwanden te kleuren met tannine-ijzerchloride en het praeparaat na te kleuren met eosine. Door de tannine-ijzerchloridekleuring komen de celwanden bijzonder duidelijk uit en het is dan ook geheel onnodig, de protoplasmatische inhoud der cellen te verwijderen, zoals KOSTYTSCHEW het noodzakelijk oordeelde, om het verloop van de celwanden in het vegetatiepunt goed te kunnen zien.

Waar verhouting moest worden nagegaan, werd gekleurd met saffranine.

De microfoto's zijn gemaakt met de apparaten van het Laboratorium voor Technische Botanie te Delft.

De nummering van de internodiën is steeds geschied van onder naar boven. Het epicotiele internodium is dus genoemd: eerste internodium, het daarop volgende: tweede internodium, enz.

### HOOFDSTUK III.

#### Bouw en secundaire diktegroei van *Helianthus annuus*. L.

##### I. Bouw van de kiemplant.

Het voornaamste doel van dit onderzoek is, na te gaan, hoe door secundaire veranderingen van hypocotyl en lagere internodiën van *Helianthus* uit het kruidachtige kiemplantje de houtachtige consistentie van de volwassen stengel ontstaat.

Het is dus in de eerste plaats noodzakelijk, een juiste voorstelling te hebben van de primaire bouw van het onderste stengeldeel van deze plant.

CHAUVEAUD (1911) en LENOIR (1920) hebben ook het hypocotyl van *Helianthus*kiemplanten onderzocht, maar zij letten daarbij meer op het verloop der vaten in de bundels en de veranderingen, die plaats hebben bij de overgang van wortel naar hypocotyl.

Ik heb nu een doorlopende serie dwarscoupes gemaakt van een kiemplantje, waarvan alleen het hypocotyl goed ontwikkeld was. De lengte van het hypocotyl bedroeg 3 centimeter, terwijl de dikte ongeveer 2 millimeter was. De cotylen lagen met hun bovenzijde nog tegen elkaar.

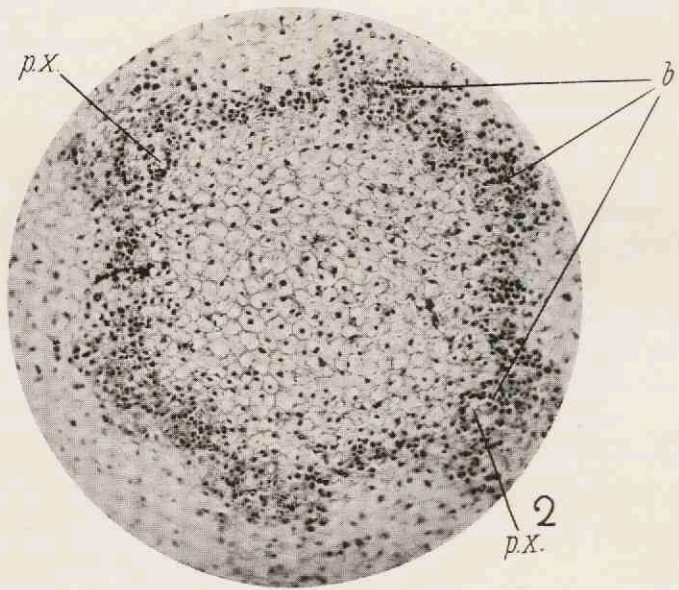
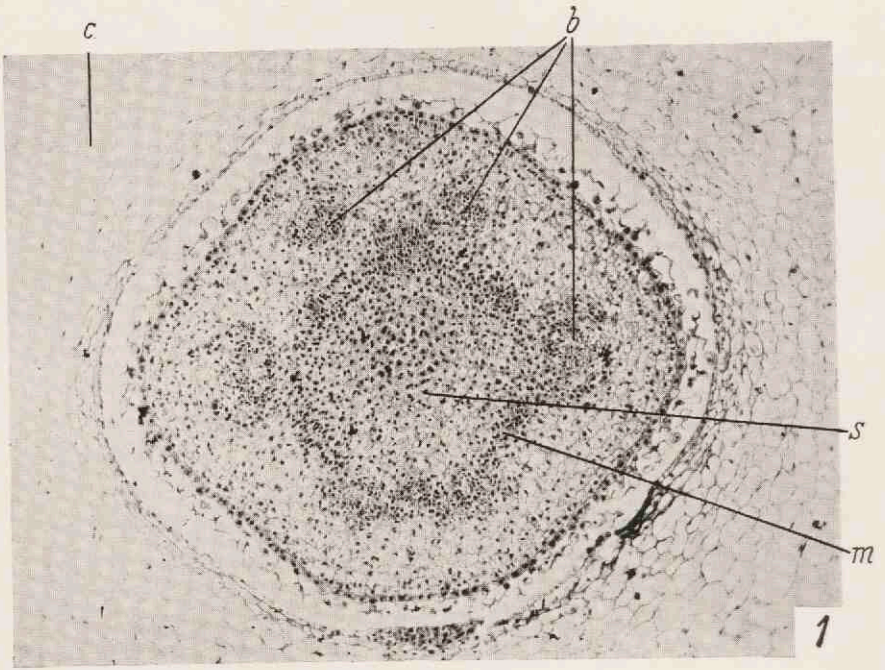
Uit de doorsneden blijkt, dat — behalve de goed ontwikkelde cotylen — er reeds twee bladparen in embryonale toestand aanwezig zijn.

Het vegetatiepunt en het tweede (bovenste) bladpaar zijn omgeven door de aaneengegroeide bases van de eerste bladeren; terwijl dit geheel weer beschermd wordt door een kokertje, gevormd door de basale delen der cotylen.

Het tweede bladpaar bestaat voor een groot deel nog uit meristematisch weefsel, dat zich sterk gekleurd heeft. Daar het parenchym zich reeds begint te differentiëren, zijn de drie celgroepen, die de bladbundels zullen vormen, reeds te onderscheiden.

Van het eerste bladpaar is het parenchym reeds goed ontwikkeld en bevat het xyleem van de mediane bladbundels reeds enkele vaten.

De bouw van het vegetatiepunt komt ongeveer overeen met de



beschrijving, van HELM, die *Helianthus*planten onderzocht, waarvan behalve het hypocotyl, reeds minstens vier internodiën goed ontwikkeld waren.

Onder het vlakke vegetatiepunt is een ring te zien, die zich door een iets donkerder kleur onderscheidt van merg en schors: de primaire meristeemring. Toch is deze zône in mijn praeparaten niet zo scherp van het omliggende weefsel te onderscheiden, als de tekening van HELM zou doen vermoeden.

Rondom de primaire meristeemring liggen de zes eveneens donkergekleurde bladspoorbundels van het tweede bladpaar.

In de volgende coupes worden de omtrekken van deze bladsporen minder duidelijk en treden ze in de ring.

Ongeveer 60 micron beneden het vegetatiepunt worden ook de zes bundels van het eerste paar bladeren in de ring opgenomen (foto 1).

Foto 2 geeft een coupe door het eerste internodium, 80 micron beneden de doorsnede, die op foto 1 is afgebeeld. De bundels van het eerste bladpaar zijn nu geheel in de ring getreden en zijn hierin duidelijk te onderscheiden als procambiumbundels, waarin het primaire xyleem zich reeds begint te ontwikkelen (foto 2 bij p.x.).

Meer naar beneden gaat de differentiatie van de ring steeds verder. Sommige delen worden parenchymatisch, zodat in de onderhelft van het eerste internodium de ring verdeeld wordt in aparte bundels, die gescheiden zijn door parenchymatische mergstralen.

Ondertussen is het einde van het 0.3 millimeter lange eerste internodium bereikt. In de onderste knoop naderen nu de zes bundels, die van de cotylen komen, de ring van procambiumbundels en we komen bij het hypocotyl.

ALEXANDROV en ALEXANDROVA (1929 b) beschrijven het bundel-

FOTO 1. *Helianthus annuus*. Vergr. 83 X. c. = aaneengegroeide cotylenbases; s. = stengeldoorsnede; m. = meristeemring, waarin zich reeds verschillende procambiumbundels gedifferentieerd hebben; b. = bundels van het eerste bladpaar.

FOTO 2. *Helianthus annuus*. Doorsnede door het eerste internodium van een kiemplant. Vergr. 117 X. b. = bundels van het eerste bladpaar; p.x. = primair xyleem van deze bundels.

verloop in het hypocotyl van een *Helianthus*kiemplant als volgt (p. 96): „Sechs zu drei symmetrisch gelegene Bündel sind in das Achsenorgan sich bettende Stränge zweier Keimblättchen. Die Hauptstrangspuren mit abgerundeten Massiven des Bündelholzteils sind einander zugekehrt. Die Seitenstrangspuren wenden sich mit ausgedehnten Xylemteilen den Seitenstrangspuren eines anderen Keimblättchens zu.“ In hun figuren 5, 6 en 7, die schematische dwarsdoorsneden door het hypocotyl voorstellen, zijn de bundels met cijfers aangegeven, die de gegeven beschrijving verduidelijken.

Deze voorstelling is echter niet juist. Dit blijkt al uit het feit, dat even boven de eerste knoop de bundels, die door ALEXANDROV en ALEXANDROVA aangeduid worden als „Hauptstrangspuren“, vlak voor de hoofdbundels van het eerste bladpaar binnenkomen, wat niet in overeenstemming zou zijn te brengen met de kruisgewijze stand van cotylen en eerste bladpaar.

Gaan we echter het verloop der bundels in de cotylen na, dan zien we, dat in de middennerf twee grote, evenwijdige bundels lopen, terwijl meer naar de rand zich kleinere vaatbundels bevinden. Meer naar beneden versmelten deze kleinere bundels met elkaar tot enkele grote laterale bundels. Even beneden de plaats, waar de bases van de cotylen met elkaar vergroeid zijn, verenigen zich de laterale bundels van beide cotylen aan weerszijden tot één grote vaatbundel (zie fig. 1).

Het blijkt dus, dat de zes bundels, die we op de dwarsdoorsnede van het hypocotyl zien, bestaan uit de vier gepaarde mediane bundels uit de middennerven van de cotylen, (die dus door ALEXANDROV en ALEXANDROVA ten onrechte „Seitenstrangspuren“ worden genoemd) en twee grote bundels, die ieder ontstaan zijn door versmelting van de zijbundels van de aan elkaar grenzende helften van de twee cotylen (de „Hauptstrangspuren“ van ALEXANDROV en ALEXANDROVA). Op fig. 1, VI is de onderlinge stand van deze zes bundels duidelijk te zien.

De twee grote laterale bundels staan nu onder de mediane bundels van het eerste bladpaar. Deze laatsten splitsen zich dan ook in de onderste knoop in tweeën, om plaats te maken voor de laterale cotylenbundels.



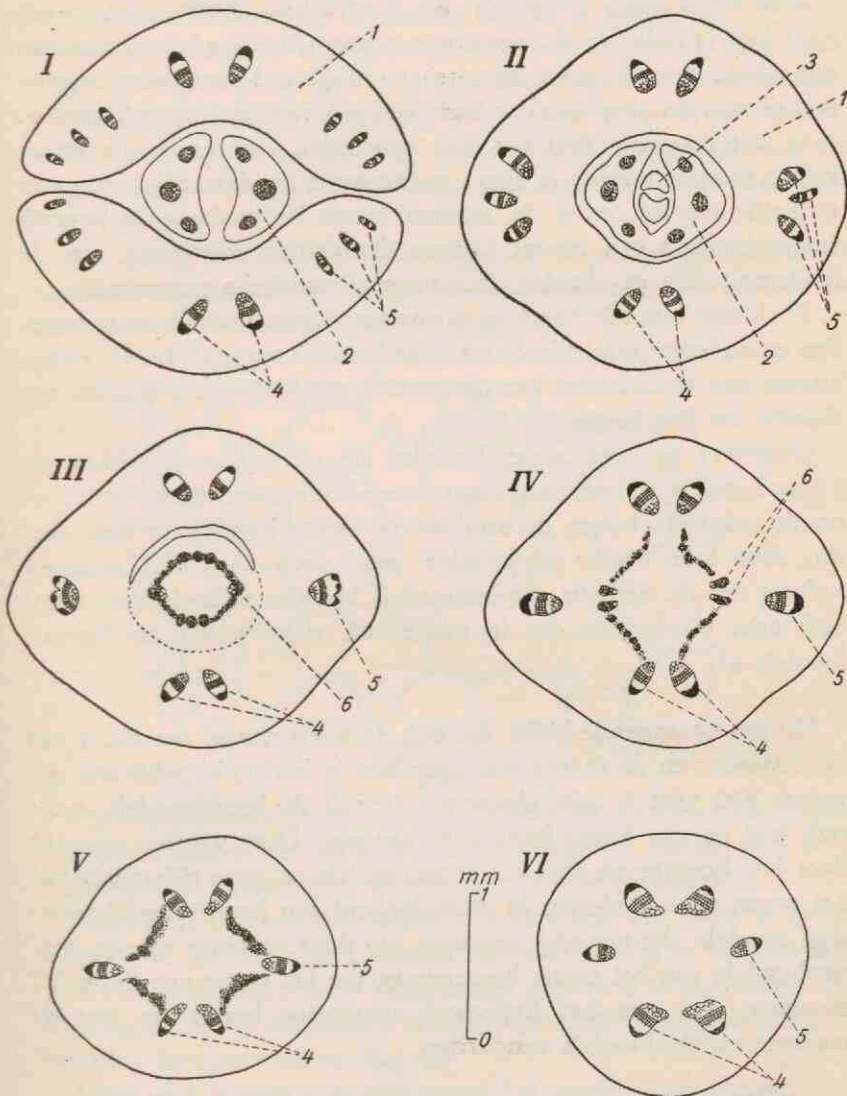


FIG. 1. Dwarsdoorsneden, gemaakt op verschillende hoogten door een *Helianthus*-kiemplant. 1. cotylen; 2. eerste bladpaar; 3. tweede bladpaar; 4. mediane cotylenbundels; 5. laterale cotylenbundels; 6. middenbundels van het eerste bladpaar (bij IV gesplitst).

Van deze grote zijbundels der zaadlobben hebben zich, reeds voor hun intreden in de ring, twee procambiumbundels afgesplitst, die schuin naar beneden lopen en na enige tijd versmelten met de takken van de gesplitste mediane bundels van het eerste bladpaar.

In het bovenste deel van het hypocotyl, vlak onder de eerste knoop, is nu een kring te zien van zes grote bundels, afkomstig van de beide cotylen, en in de ruimten tussen de mediane en laterale cotylenbundels een aantal kleinere bundeltjes, afkomstig van de bladeren, allen gescheiden door parenchymatische mergstralen.

De kleine bundels lopen in zijwaartse richting schuin naar beneden en naderen zodoende de mediane bundels der cotylen. De mergstralen aan weerszijden van de laterale cotylenbundels worden zodoende dus hoe langer hoe breder.

Ongeveer een centimeter beneden de eerste knoop hebben de kleine bundels zich verenigd met de mediane cotylenbundels, zodat op de volgende lagere doorsneden zes grote bundels te zien zijn, die door zeer brede mergstralen gescheiden zijn. Het primaire xyleem van de mediane cotylenbundels ligt niet radiaal, maar buigt zich naar elkaar toe, dus in tangentiale richting van de laterale bundels af.

Uit het voorgaande blijkt, dat ook de interpretatie van fig. 4 van ALEXANDROV en ALEXANDROVA, door hen in bedoelde publicatie gegeven, niet juist is, niet alleen wat betreft de hoofdbundels, maar ook, wat de vier kleine bundeltjes aangaat. Deze worden namelijk door hen beschreven als twee hoofdbundels en twee zijbundels van het eerste paar bladeren. In werkelijkheid zijn het vier gelijkwaardige bundels, die namelijk ontstaan zijn door splitsing van de middenbundels van het eerste bladpaar en die het laatst van de in het bovenste deel van het hypocotyl aanwezige bundeltjes met de mediane cotylenbundels versmelten.

## II. Het optreden van het interfasciculaire cambium in het hypocotyl.

Nadat gebleken was uit het onderzoek van oudere planten, dat in de parenchymatische mergstralen tussen de bundels van het hypocotyl het interfasciculaire cambium zich ontwikkelt, rees de vraag:

beginnen de celdelingen, die leiden tot het ontstaan van het interfasciculaire cambium, tegelijk over de gehele lengte van het hypocotyl, of treden ze op de ene plaats eerder op dan op de andere?

Om dit te onderzoeken, werd een plantje gekozen, dat betrekkelijk klein was, maar een naar verhouding dikke stengel had. De lengte van het hypocotyl bedroeg  $5\frac{1}{2}$  centimeter, de dikte ruim 3 millimeter.

Het eerste internodium was ongeveer 12 mm lang; het eerste bladpaar reeds goed ontwikkeld en  $5\frac{1}{2}$  cm lang, terwijl het tweede paar bladeren een lengte had van  $1\frac{1}{4}$  cm.

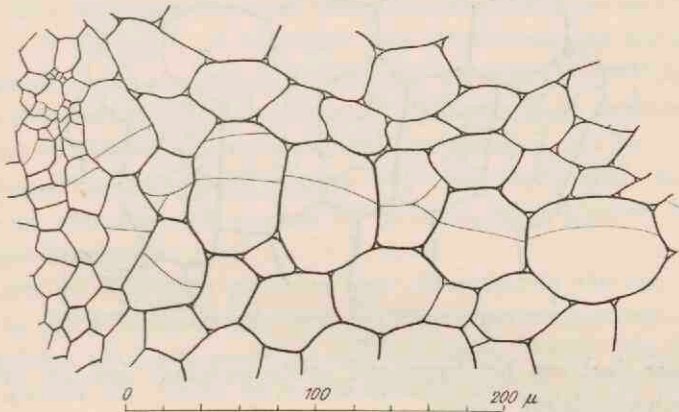


Fig. 2

Op bepaalde afstanden werden nu door de stengel dwarscoupes gemaakt en deze werden naast elkaar opgeplakt. De op deze wijze verkregen 66 doorsneden werden met elkaar vergeleken.

Het bleek, dat het interfasciculaire cambium niet over de gehele lengte van het hypocotyl tegelijk ontstaat: terwijl in het bovenste deel van celdelingen in de mergstralen nog niets te bespeuren valt, zien we de eerste tangentiale wanden optreden op ongeveer  $2\frac{1}{4}$  cm beneden de eerste knoop (fig. 2).

Meer naar beneden gaande neemt het aantal delingen toe, zodat ongeveer 2 cm lager reeds een groot aantal nieuwe cellen ontstaan is.

De nieuwe celwanden zijn in het begin nog zeer dun en daardoor scherp te onderscheiden van de wanden der oorspronkelijke parenchymcellen.

Merkwaardig is het feit, dat de nieuwe cellen niet dadelijk in regelmatige radiale rijen gevormd worden, maar betrekkelijk orde-loos dooreen liggen. De grote parenchymcellen, waarin het interfasciculaire cambium ontstaat, delen zich in een groot aantal kleinere celletjes (fig. 3).

Uit het voorgaande blijkt dus, dat de vorming van het interfasciculaire cambium in het hypocotyl van beneden naar boven voortschrijdt.

Zeër zeker houdt dit verband met het feit, dat de lengtegroei van

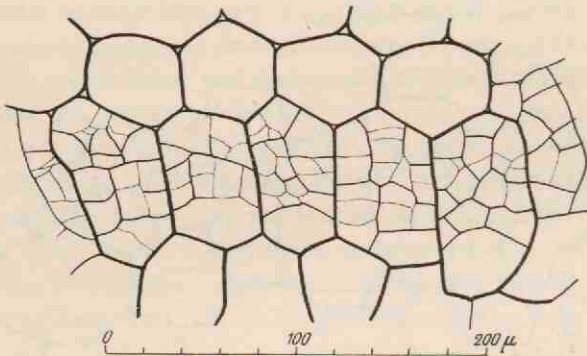


Fig. 3

het basale deel van het hypocotyl eerder ophoudt dan die van de hoger gelegen delen.

Om dit na te gaan, werden in de zomer nog een aantal planten uitgezaaid. Door het warme weer groeiden de kiemplantjes bijzonder snel. Nu werden op het hypocotyl van een paar zeer jonge plantjes op 3 mm afstand van elkaar fijne verfstreepjes aangebracht. Om de twee dagen werd de afstand van elk streepje tot de grond bepaald.

Het resultaat was:

Plant 1 (verdeeld in 7 delen).

Afstand van de streepjes tot de grond na

	3 mm	6 mm	9 mm	12 mm	15 mm	18 mm	21 mm
0 dagen:	3 mm	6 mm	9 mm	12 mm	15 mm	18 mm	21 mm
2 dagen:	6 ..	11 ..	17 ..	25 ..	32 ..	40 ..	47 ..
4 dagen:	7 ..	13 ..	19 ..	30 ..	42 ..	59 ..	72 ..
6 dagen:	7 ..	13 ..	20 ..	31 ..	45 ..	69 ..	84 ..

Plant 2 (verdeeld in 6 delen).

Afstand van de streepjes tot de grond na

0 dagen:	3 mm	6 mm	9 mm	12 mm	15 mm	18 mm
2 dagen:	6 „	12 „	18 „	26 „	37 „	46 „
4 dagen:	7 „	15 „	26 „	42 „	63 „	82 „
6 dagen:	8 „	16 „	28 „	46 „	73 „	104 „

### III. Secundaire diktegroei.

Over de anatomie van de *Helianthus*stengel is reeds veel gepubliceerd. Betrekkelijk weinigen echter gaan in op de kwestie van de secundaire diktegroei van deze plant. Dit zal wel zijn oorzaak vinden in het feit, dat er in het algemeen aan het schema van SACHS niet getwijfeld werd, wat betreft de weefsels, die door de werkzaamheid van het interfasciculaire cambium bij dit plantentype ontstaan.

WIELER (1887), die de verschillende oorzaken van de vorming van voor- en najaarshout naging, zegt van *Helianthus*; de vaatbundels verenigen zich, evenals bij de houtachtige planten, tot een gesloten houtring.

FRANK en TSCHIRCH geven in hun „Wandtafeln für den Unterricht in der Pflanzenphysiologie“ (1890) afbeeldingen van dwarsdoorsneden door een jonge en een volwassen stengel van *Helianthus annuus*. Zij wijzen er in hun beschrijving op, dat in de jonge stengel, die nog geheel uit primaire weefsels bestaat, nog geen gesloten vaatbundelcylinder aanwezig is, maar een „lockeren Kreis von primären Bündeln“. Tussen de grote, die het eerst gevormd zijn, liggen kleine bundels, die later ontstaan zijn.

In de volwassen stengel is volgens hen op de primaire vaten, welke reeds in het jonge stadium aanwezig waren, het secundaire hout gevolgd, dat een gesloten ring vormt. Deze houtring zou uit aparte fibrovasaalbundels ontstaan zijn, die naast elkaar liggen en ongelijk van grootte zijn. Uit het cambium van de aparte fibrovasaalbundels heeft zich een continue cambiumring gevormd, die de diktegroei van de stengel mogelijk maakt. Het sluiten van de cambiumring zou tot stand komen, doordat het tussen de fibrovasaalbundels liggende parenchym eveneens in cambium overgaat en het zogenaamde interfasciculaire cambium vormt.

Geheel onaangeroerd blijft de vraag, of dit interfasciculaire cambium ook vaten vormt, of alleen maar parenchym. Ook uit de enigszins schematische tekeningen valt het niet met zekerheid op te maken.

KRAUS (1881) vergeleek de stengelbouw van een normale zonnebloemplant met die van een plant, waar het bloemhoofdje was weggenomen. Het gevolg van de decapitatie was, dat vooral in het bovengedeelte van de stengel vaatbundels en grondweefsel zeer verdikt zijn. Het normale secundaire hout ontbreekt hier echter; hiervoor in de plaats is parenchym gevormd, dat zeer veel vocht bevat.

Ook VÖCHTING (1908) vergeleek de anatomische bouw van een normale met die van een hypertrophische *Helianthus*stengel. Evenzo deed SCHÖDER (1912) bij kiemplanten van de zonnebloem, nadat de plumula was weggenomen.

PETERS (1897), die de heling van wonden bestudeerde, schrijft over de bouw van de normale stengel: „Zwischen den Bündeln liegt das Interfascicularholz. Die Anordnung der Gewebe ist bei *Helianthus* also die des normalen Dikotylenstammes..... Das Interfascicularholz ist neben diesem Bündel an der einen Seite 400  $\mu$  dick. Es ist, wie die gleich dicke jüngste Schicht des Bündelquerschnittes gebaut. Weite Gefäße sind nicht selten, sie finden sich in der Nähe des Markes, oft auch direkt am Mark als erste Produkte des Interfascicularcambiums.”

BERTHOLD (1898) geeft ook een beschrijving van de stengel-anatomie van *Helianthus*, maar roert de secundaire diktegroei niet aan. Wel merkt hij over het bundelverloop op: „Zwischen den Spurbündeln treten dann noch stammeigene Bündel auf von einfacherem Bau, ohne Primärholz.”

BOODLE (1902 en 1906) gaat de phloëemverhouding na in oude *Helianthus*stengels in het najaar. Ook ALEXANDROV (1929) vindt, dat bij het rijpen van het zaad phloëem en xyleem in de apart verloopende vaatbundels een rij van veranderingen ondergaan. Het phloëem verhout, terwijl juist het xyleem „entholt”.

JEFFREY (1917) beschrijft in zijn boek: „The Anatomy of Woody Plants” *Helianthus* als een plant, die ons in zijn anatomi-

sche bouw doet zien, hoe we ons de structuur van de kruidachtige stengel uit de houtachtige ontstaan kunnen denken.

RÜBEL (1920) onderzocht bij *Helianthus* het verband tussen de anatomische bouw van het hout en de watergeleiding en transpiratie.

In 1922 verscheen een zeer interessant onderzoek van THODAY. Deze had opgemerkt, dat de zône van secundair hout in de oude stengels van *Helianthus annuus* onregelmatig is en in dit opzicht

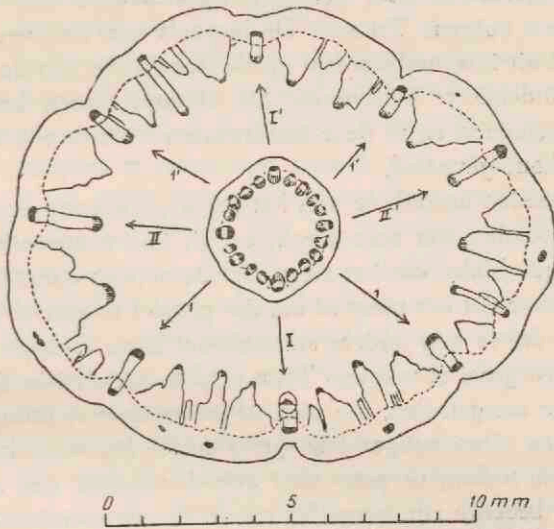


FIG. 4. Twee dwarsdoorsneden door het derde internodium van verschillend oude *Helianthus*planten op elkaar gelegd (naar Thoday).

in scherp contrast staat met de stengels van de meeste houtachtige planten.

De stengel van een jonge zonnebloemplant heeft de gewone ring van vaatbundels. De mergstralen zijn niet erg breed, zodat de rangschikking der verschillende weefsels niet veel afwijkt van die in jonge takken van een plant van het multifasciculair structuurtype.

Het contrast met deze laatste treedt op gedurende de diktegroei.

Om nu de veranderingen, die bij de diktegroei van *Helianthus* optreden, na te gaan, vergelijkt hij overeenkomstige internodiën van verschillend oude planten met elkaar (fig. 4).

Bij de diktegroei van de meeste houtachtige planten wordt het

secundaire weefsel meer of minder regelmatig en uniform toegevoegd, doordat het cambium zijn producten in radiale richting afzet. Het primaire xyleem en het merg blijken geen veranderingen te ondergaan door de mechanische storingen, die in de buitenste weefsels sterke spanningen veroorzaken.

In de zonnebloemstengel daarentegen neemt het merg geweldig in diameter toe en de bundels worden wijd gesepareerd. Fig. 4 geeft de doorsneden door het derde internodium van verschillend oude planten volgens THODAY. De bundels van de twee bladparen vlak boven dit internodium zijn op de doorsnede van de oude stengel nog duidelijk te herkennen. De afstand tussen hen is echter enorm toegenomen en in deze tussenruimten zijn brede wiggen van secundair hout gevormd.

De mergcellen en ook de aan het merg grenzende delen der primaire mergstralen zijn zeer gerekt en uit hun rangschikking, vorm en afmetingen blijkt, dat het merg niet de actieve oorzaak is van de expansie, maar dat het meer of minder passief is gerekt. Het gevolg is dan ook, dat in nog oudere stengels het merg dikwijls hol wordt.

De actieve groei is volgens THODAY gelocaliseerd in de cambiale zône van de mergstralen, die zich in tangentiale richting heeft uitgebreid. Aan deze tangentiale groei heeft het cambium van de hoofdbundels weinig of geen deel gehad, vandaar dat ze dan ook niet veel in breedte zijn toegenomen. In de mergstralen echter zijn machtige houtsectoren gevormd.

De bundels uit het bovenste deel van de stengel kunnen ongeveer door vijf internodiën vervolgd worden, soms zelfs nog verder. Soms splitsen ze zich, om een intredende bundel te ontwijken, terwijl ze in omvang afnemen en zich verenigen met de naburige bundels.

De bladbundels van de hoger geplaatste bladeren worden dus, volgens THODAY, in smalle ruimten samen gedrongen en versmelten met elkaar. Deze samengestelde bundels groeien in tangentiale richting en vormen de massieve houtsectoren, die zo duidelijk te zien zijn in het onderste deel van de stengel. Zij staan altijd in directe verbinding met het bovenste, nog groeiende deel van de stengel. Bovendien is er een correlatief verband tussen hun groei en die van



de spruit; dit in scherpe tegenstelling met de afzonderlijke bladbundels uit de onderste bladeren.

In het oudere stadium, op fig. 4 afgebeeld, liggen aan weerszijden van de hoofdbundels nog brede stroken parenchym, overbrugd door cambium, dat echter geen secundair hout gevormd heeft.

Waaruit de massieve houtsectoren in het onderste gedeelte van de stengel ontstaan, beschrijft THODAY niet erg duidelijk. De moeilijkheid zit in het feit, dat hij meerdere begrippen onder de naam „cambium” samenvat.

Hij zegt hieromtrent: „The radial lines in the wood mark the direction of rows of elements formed by individual cambium cells: their divergence in parts of the sectors between the principal bundles is clear evidence of tangential growth at these points. It is also evident, however, that the sectors have been augmented by the extension of cambial activity into the adjoining medullary rays, which have widened considerably to accommodate it.”

Als laatste stadium van de diktegroei van de laagste internodiën komt nu het gehele cambium in volle secundaire activiteit en het vormt nu over zijn gehele oppervlakte typisch secundair hout met vaten, vezels en mergstralen.

Nu heeft de tangentiale groei opgehouden en een uniforme ring van hout wordt door de radiale werkzaamheid van een doorlopend cambium gevormd, op dezelfde wijze als in een typische houtachtige plant.

In 1922 en 1924 verschijnen dan de bekende publicaties van KOSTYTSCHEW. Bij de groep: Planten met gescheiden bladsporen en interfasciculair cambium noemt hij ook *Helianthus annuus*. Het is naar aanleiding van zijn onderzoekingen van deze plantengroep, dat KOSTYTSCHEW schrijft: „Wenn also auf Grund der Auseinandersetzungen von NÄGELI angenommen wurde, dass die Anlage des interfascicularen Cambiums eine Vorstufe der Bildung von geschlossenem Bast- und Holzringe bei den Dikotylen vorstellt, so ist es ein so schwerer Fehler, wie er in der Pflanzenanatomie kaum noch sonst jemals begangen worden ist.”

Waarschijnlijk heeft hij het artikel van THODAY over *Helianthus* niet gelezen, want het wordt niet vermeld.

Van *Helianthus annuus* schrijft KOSTYTSCHEW: van de primaire procambiumring is na korte tijd niets meer te zien. De bladsporen zijn door parenchymatisch weefsel gescheiden en gelijken dus op echte vaatbundels. Daar de cambiumring lang doorwerkt, bereiken de bladsporen een enorme grootte. Door later optredende secundaire mergstralen worden de bladsporen in meerdere aparte strengen verdeeld. Het door het interfasciculaire cambium gevormde weefsel bestaat alleen uit parenchym, dat aan de binnenkant van de cambiumzône verhout is. Aan een lengtedoorsnede ziet men duidelijk, dat van een houtweefsel, dat één geheel vormt, geen sprake kan zijn.

ALEXANDROV en ALEXANDROVA publiceren in 1929 een artikel (a), waarin zij meedelen, dat zij aan de hand van dwarscoupes het verloop en de vorm van de bladsporen van *Helianthus annuus* millimeter voor millimeter hebben nagegaan.

Ook zij vermelden de onderzoekingen van THODAY niet en komen, wat het bundelverloop betreft, tot resultaten, die in sommige punten overeenstemmen met die van THODAY.

Zij onderzochten volwassen planten, waarvan het zaad reeds rijp was.

Bij planten van de volle grond lopen volgens hen de bundels in de bovenste helft van de stengel als zuivere bladspoorbundels gescheiden. Elke bladspoor legt, alvorens zich te splitsen en met andere bundels te versmelten, een weg af door ongeveer vier à vijf internodiën.

Meer naar beneden in de stengel zouden tussen de bundels anastomosen ontstaan. Eerst vinden zij deze plaatselijk, maar dieper in de stengel worden hoe langer hoe meer bundels er door verbonden. In het onderste gedeelte zijn ze sterk ontwikkeld en zeer solide. Toch vinden zij tot in het eerste internodium nog bladspoorbundels, die niet door anastomosen met de anderen verbonden zijn, dus geheel geïsoleerd liggen.

Bij volwassen planten zouden deze anastomosen bestaan uit op meristeem gelijkende cellen, rijk aan inhoud en aan de binnenkant uit verhout, radiaal gerangschikt parenchym.

In den regel zijn zulke anastomosen, als ze aanwezig zijn, in de

knopen het zwakst ontwikkeld; dikwijls komen ze er zelfs niet voor.

Bij planten, die in ongunstige omstandigheden waren opgegroeid (dicht uitgezaaid in een vat), vonden zij, dat de endodermis van de stengel bijzonder scherp te zien is. Dit is oorzaak, dat de schrijvers meenden te kunnen nagaan, waaruit de meristeemachtige cellen van de anastomosen ontstonden. Deze cellen grenzen namelijk onmiddellijk aan de endodermis. Derhalve behoren ze tot den pericykel. Deze nu is zonder twijfel ontstaan uit het fasciculaire meristeem. Het is volgens hen derhalve juist, de meristeemachtige cellen der anastomosen voor resten van het fasciculaire meristeem te houden.

Verder onderzochten zij de bladspoorbundels van de stengel van een *Helianthus*plant die al vrucht gedragen had, en werden verrast door het volkomen ontbreken van cambium door de gehele stengel, van boven tot onder. Het cambium ontbreekt zowel in de afzonderlijke bundels, als in de massieve weefsels van het transportsysteem, die zich door vereniging van bundels gevormd hebben. Dikwijls grenzen de zeefvaten onmiddellijk aan de houtvaten. Het cambium wordt in de tijd van de zaadrijpheid geheel omgevormd tot elementen van phloëm en xyleem en nieuwe cambiumcellen ontstaan niet meer.

Zelfs gedurende zijn werkzaamheid vormt het cambium in de gescheiden lopende bladspoorbundels geen vaten, maar houtparenchym en eerst na vereniging der bladspoorbundels in complexen, die de omvangrijke weefselmassa's van het transportsysteem vormen, scheidt het cambium zowel parenchym als vaten af.

De schrijvers komen dus tot het besluit: In de stengel van *Helianthus* — tenminste tot aan het hypocotyl- is geen interfasciculair cambium. Zoals KOSTYTSCHEW juist heeft opgemerkt (waarbij hij voor de anastomosen in jeugdige toestand de naam interfasciculair cambium behield), ontstaan in de anastomosen nooit nieuwe bundels.

ALEXANDROV en ALEXANDROVA vervolgen dan: het verhoude parenchym, dat zich tussen de gescheiden lopende bundels in de stengel van de zonnebloem bevindt, is, niettegenstaande het in radiale rijen voorkomt, niet gelijk aan het houtparenchym, dat door het cambium in het bundelxyleem gevormd wordt. Voor de meristeem-

achtige cellen tussen de bundels is het beter, de naam interfasciculair cambium niet te gebruiken, maar met BAILEY te spreken van „stralen-initialen”. Dit te meer, daar ze zich ook door hun vorm van echte cambiale cellen onderscheiden en op zeer jonge parenchymcellen gelijken.

De bladspoorbundels versmelten, als nieuwe bundels intreden. De kleine bundels, die men op de doorsneden ziet, zijn niet in het interfasciculaire cambium ontstaan, maar zijn integendeel resten van bundels, die hun zelfstandige weg beëindigen, voor ze met de naburige bundels versmelten.

In hetzelfde jaar (1929 b) publiceren ALEXANDROV en ALEXANDROVA nog een artikel over *Helianthus*, namelijk in het „Botanisches Archiv”. Bij de behandeling van de anatomische bouw van het eerste internodium zeggen ze: „Da das Kambium in den Krautpflanzenbündeln vorzugsweise Gefäße, Tracheiden und Libriform abgelagert, das Zwischenbündelkambium aber nur Holzparenchym, sondern sich die Bündel auf dem Grunde des Zwischenbündelraumes, der aus ganz anderen, wenn auch ebenso verholzten Elementen besteht, recht deutlich ab.” Enkele bladzijden verder heet het: „In der unteren Stengelhälfte ist das Bündelkambium (vorzugsweise der Bündelbasalteil) wie auch das Zwischenbündelkambium lange tätig, in der unteren Stengelhälfte nicht selten bis zum Ende der Samenreife. Das Resultat der Tätigkeit beider Kambien erzeugt einen ununterbrochenen Ring eines sekundären Meristemgewebes, das sich besonders gut bestimmt in den Basalenden der unteren Zwischenknotenabschnitte ausprägt und als Kambiumring bezeichnet wird. Die Basalbündel (bei jedem Querschnitt anzutreffen), die dieser oder jener Stengelhöhe entsprechen, bestehen aus einer grossen Gefäßanzahl und aus Libriform, und die Zwischenräume der Bündel sind mit Holzparenchym (Markstrahlen) ausgefüllt.”

Hier nemen ALEXANDROV en ALEXANDROVA dus wel een interfasciculair cambium aan, dat met het fasciculaire cambium een gesloten ring vormt!

Voor ons is echter het belangrijkste, dat ALEXANDROV en ALEXAN-

DROVA zich in beide artikelen geheel scharen aan de zijde van KOSTYTSCHEW, wanneer ze beweren: het interfasciculaire cambium vormt geen transportweefsel, maar uitsluitend verhout parenchym.

Uit de onderzoekingen van THODAY blijkt, dat reeds bij de primaire groei van *Helianthus* nieuwe bundels gevormd worden tussen de al aanwezige grote bundels.

HELM (1932) zegt hieromtrent, dat hij er niet aan twijfelt, dat deze bundels reeds in het oorspronkelijke meristeemweefsel worden aangelegd.

Het bovenstaande samenvattend mogen wij dus besluiten, dat — gezien de beweringen van KOSTYTSCHEW en ALEXANDROV en ALEXANDROVA — de oude strijd over de vraag of het interfasciculaire cambium al of niet transportweefsel kan vormen, nog steeds niet is beslist.

Om uit te maken, wie in deze kwestie gelijk hebben, leek mij de methode van THODAY verreweg de beste, namelijk het vergelijken van doorsneden door hypocotylen en overeenkomstige internodiën van verschillend oude en dus ook verschillend dikke stengels.

Hiertoe werden enige honderden zonnebloemen tegelijk uitgezaaid en onder zoveel mogelijk gelijke omstandigheden opgekweekt. De planten werden nu in verschillende ouderdomsstadia gefixeerd. Ik kreeg zo 29 verschillend grote planten, zodat het mogelijk was, om, zo nodig, alle verschillende stadia van diktegroei van het hypocotyl of een bepaald internodium te onderzoeken.

Ook ALEXANDROV en ALEXANDROVA (1929 b) hebben doorsneden van verschillend oude planten met elkaar vergeleken. Hun plantjes waren respectievelijk 1, 2, 3, 4 en 5 weken oud. Daar echter de groei van de planten afhankelijk is van allerlei uitwendige omstandigheden, is het moeielijk na te gaan, hoe groot hun planten waren, hoeveel de lengte bedroeg van hypocotyl en internodiën en hoeveel internodiën en bladeren er reeds ontwikkeld waren.

Ik heb dan ook bij mijn planten niet de ouderdom opgetekend, daar deze om bovengenoemde redenen niet veel zegt, maar wel de grootte van de plant, lengte van hypocotyl en internodiën en aantal en grootte der bladeren.

Daar spoedig bleek, dat de primaire bouw van de verschillende internodiën ongeveer gelijk is, heb ik mij vooral bezig gehouden met hypocotyl en eerste internodium, omdat hier de secundaire diktegroei het sterkst is.

A. Hypocotyl van *Helianthus annuus*.

Een dwarscoupe door het hypocotyl van een kiemplant, waarvan het hypocotyl 6 cm lang is en ongeveer 2 mm dik en waarvan de

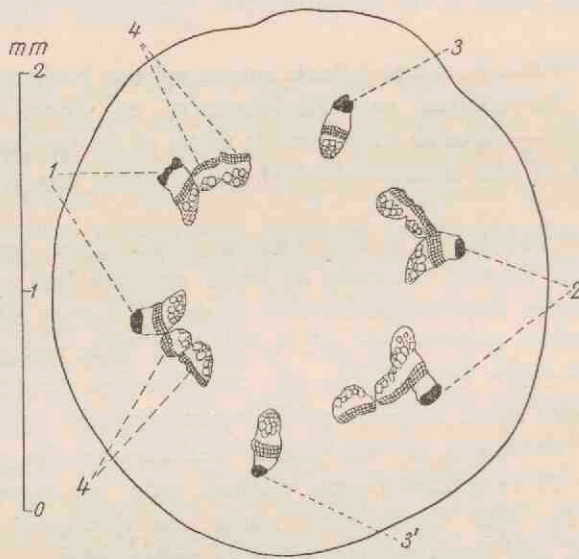
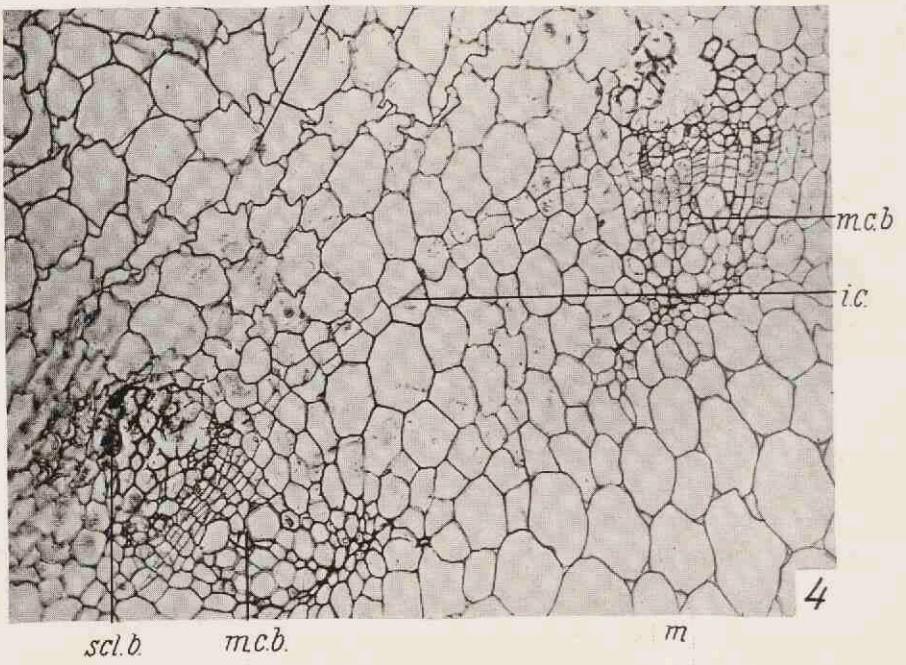
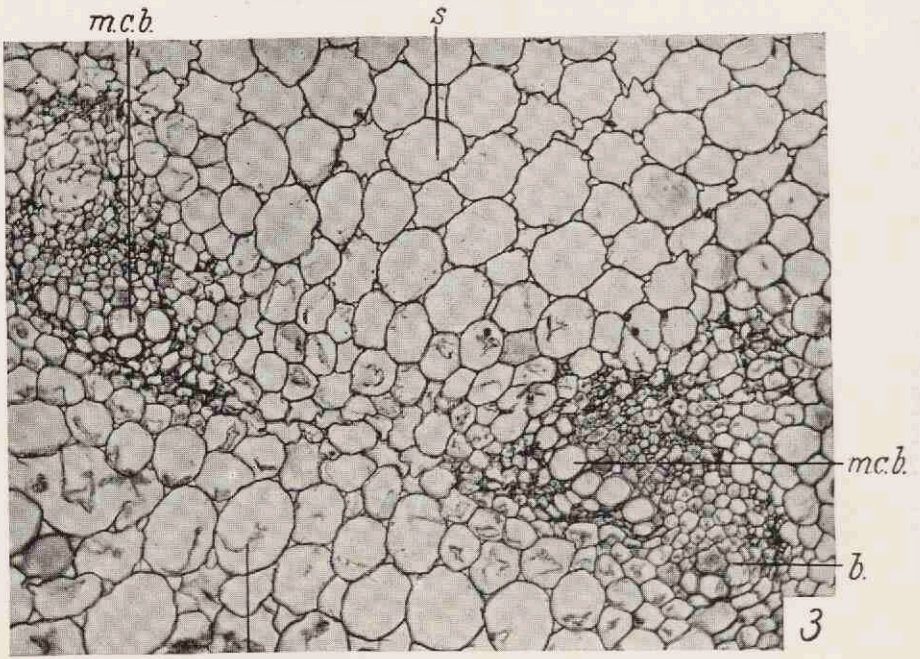


FIG. 5. Dwarsdoorsnede door het hypocotyl van een *Helianthus*kiemplant. 1. en 2. mediane cotylenbundels; 3 en 3', laterale cotylenbundels; 4. bundeltjes, afkomstig uit het eerste internodium, die zich met de mediane cotylenbundels verenigen.

internodiën nog niet ontwikkeld zijn, vertoont (genomen iets boven het midden) de primaire bouw, zoals die boven reeds is beschreven: de zes bundels van de cotylen, namelijk de vier gepaarde mediane bundels (fig. 5 bij 1 en 2) en de twee laterale (3 en 3').

Tegen de mediane bundels liggen de bladsporen van de zich ontwikkelende loofbladeren (fig. 5 bij 4). Aan de buitenzijde van elk der zes cotylenbundels ligt een groep sclerenchymvezels. De bun-



dels zijn gescheiden door brede, parenchymatische mergstralen.

Foto 3 geeft een gedeelte van dezelfde coupe als afgebeeld in fig. 5. Wij zien hier twee mediane cotylenbundels met de er tussen liggende mergstraal. Aan de benedenkant ligt het merg en boven de schors. Het weefsel tussen de bundels bestaat uit parenchymcellen, die iets kleiner zijn dan die van merg en schors en geen intercellulair hebben. In de grote bundels is het phloëem zeer goed ontwikkeld, terwijl reeds vele houtvaten gevormd zijn. Het primaire xyleem der bundels ligt niet radiaal, maar buigt zich naar elkaar toe. Dit wijst niet op een overgang van hypocotyl naar wortel, zoals gemakkelijk zou kunnen worden verondersteld, want door het gehele hypocotyl en zelfs in de cotylen hebben de bundels ongeveer dezelfde stand. Rechts onder is een bundeltje te zien, afkomstig van de bladeren, dat zich tegen de cotylenbundel heeft gelegd en waarvan eveneens het phloëem en twee houtvaten duidelijk te onderscheiden zijn.

Foto 4 stelt dezelfde plaats voor, maar nu van een iets ouder plantje. Het hypocotyl is hier 8 cm lang en  $2\frac{1}{2}$  mm dik. Het eerste internodium is ongeveer 1 cm lang en de lengte van de eerste bladeren bedraagt 3 cm. Het tweede internodium is nog niet ontwikkeld en het tweede bladpaar is nog uiterst klein.

Bij het vergelijken van foto's 3 en 4 valt op, dat het aantal vaten in de cotylenbundels sterk is toegenomen. Het fasciculaire cambium heeft reeds vele radiale celrijen gevormd en in de parenchymcellen van de mergstralen treden tangentiale celwanden op: de aanleg van het interfasciculaire cambium. Dit overbrugt alle mergstralen en vormt dus met het fasciculaire cambium een doorlopende ring. De breedte van de mergstralen is toegenomen, doordat de parenchymcellen zich vergroot hebben.

Op foto 5 is wederom het weefsel tussen de twee mediane

FOTO 3. *Helianthus annuus*. Hypocotyl. Vergr. 160 X. Er is nog geen interfasciculaire cambium. m.c.b. = mediane cotylenbundels; b. = bundeltje, afkomstig van de bladeren; m. = merg; s. = schors.

FOTO 4. *Helianthus annuus*. Hypocotyl. Vergr. 160 X. Aanleg van het interfasciculaire cambium. m.c.b. = mediane cotylenbundels; m. = merg; s. = schors; i.c. = interfasciculaire cambium.



cotylenbundels afgebeeld. Deze coupe is genomen door een plantje, waarvan het hypocotyl 8 cm lang is en 3 mm dik. Het eerste internodium is  $2\frac{1}{2}$  cm lang, het eerste bladpaar is goed ontwikkeld en ook het tweede paar bladeren is reeds 3 cm lang.

We zien op deze afbeelding, die even sterk vergroot is, als foto's 3 en 4, nog juist rechts en links een gedeelte van de mediane cotylenbundels. Hun onderlinge afstand is dus weer aanmerkelijk groter geworden. Vooral de mergcellen hebben een veel grotere diameter gekregen.

Het interfasciculaire cambium is zijn werkzaamheid begonnen en we zien, dat hierdoor reeds twee betrekkelijk grote bundels zijn gevormd. Het phloëem van beide bundels is al goed ontwikkeld en in de linkse bundel is juist het eerste houtvat gevormd (bij h.v.).

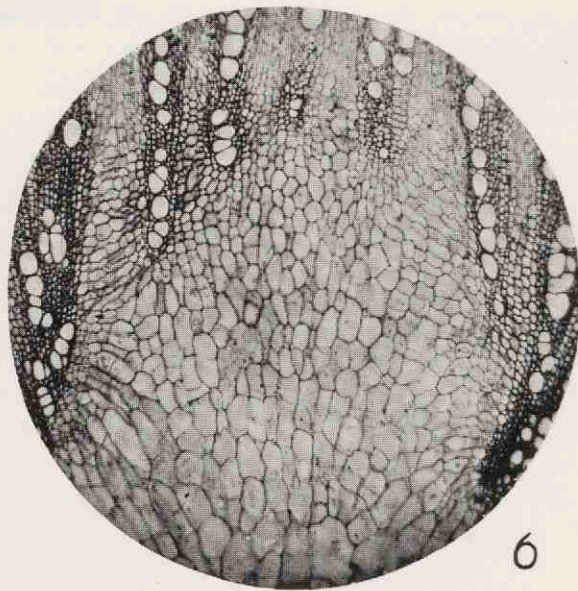
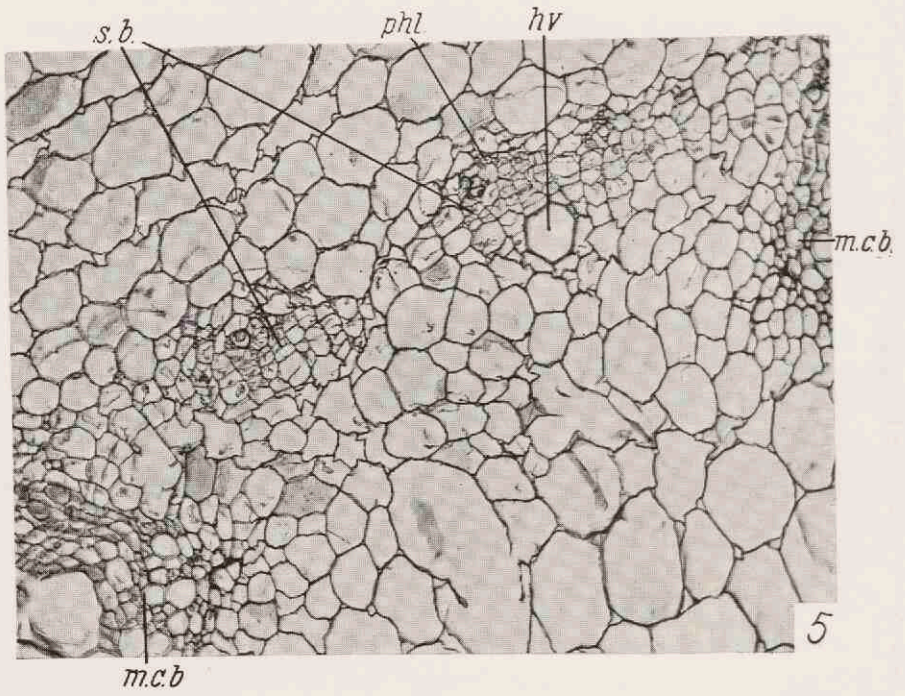
Door vergelijking van deze beide bundels zien we, dat het eerste secundaire phloëem eerder wordt aangelegd dan het xyleem.

Ook in de andere mergstralen zijn door het interfasciculaire cambium nieuwe bundels gevormd.

In dwarscoupes door het hypocotyl van oudere planten zien we het aantal secundaire bundels steeds toenemen. De nieuwgevormde bundels groeien snel en hun cambiale zône breidt zich in tangentiële richting sterk uit, waardoor de bundels wigvormig worden.

Foto 6 geeft een beeld van het middelste gedeelte van de mergstraal, die afgebeeld is op de foto's 3, 4 en 5 bij een plant, die reeds een stengelhoogte van 55 cm heeft bereikt. De afstand tussen de twee mediane cotylenbundels is hier 7 mm. Alle bundels, die op deze foto te zien zijn, zijn gevormd door het interfasciculaire cambium. De twee grootste, die het meest aan de kanten liggen, zijn reeds uitgegroeid tot geweldige bundels, waarvan de cambiale zône 2 mm meet. Tussen hen in liggen nog vijf andere bundels, die ook reeds een aanmerkelijke grootte hebben bereikt en, naar de volgorde van hun ontstaan, ongelijk ver in het merg steken.

De tussenliggende parenchymcellen hebben zich door een groot aantal delingen sterk vermeerderd, niet alleen door tangentiële, maar ook door radiale celwanden, zoals links op de foto duidelijk te zien is. Deze delingen zijn noodzakelijk geworden door de geweldige verbreding van de oorspronkelijke mergstralen.



Als eindstadium van de diktegroei van het hypocotyl van *Helianthus* is een dwarscoupe onderzocht van een volwassen plant, die reeds rijpe vruchten had. Het hypocotyl van deze bijna twee meter hoge plant heeft een dikte van 4 cm. Het houtlichaam is zo sterk ontwikkeld, dat er een schijf uitgezaagd moest worden.

Foto 7 geeft een deel van de doorsnede door het hypocotyl van deze plant. Hier is door de radiale activiteit van het cambium een doorlopende houtring gevormd van grote dikte.

Grote, wijde vaten zijn over het gehele houtlichaam betrekkelijk gelijkmatig verdeeld en komen ook daar voor, waar in het primaire stadium de brede parenchymatische mergstralen tussen de bundels waren.

Een lengtedoorsnede in tangentiële richting door het hypocotyl van deze volwassen plant doet zien, dat het secundaire hout werkelijk één geheel vormt. Wel zijn vele mergstralen zeer hoog, hoger dan die bij vele houtachtige planten, maar toch lopen ze niet van onder tot boven door en zijn ze op tangentiële doorsnede aan beide einden toespitst.

#### B. Internodiën van *Helianthus annuus*.

Zoals reeds bij de primaire bouw gezegd is, ontwikkelen de vaatbundels zich in de primaire meristeeomring van het vegetatiepunt. Foto's 1 en 2 geven een beeld van de eerste ontwikkeling der bundels bij een kiemplantje van 3 cm hoogte.

Als het eerste internodium zich begint te strekken en ongeveer een lengte heeft bereikt van 1 cm, bij een dikte van 1.75 mm, vertoont de dwarse doorsnede door dit internodium acht grote bundels, namelijk de zes bladsporen van het eerste paar bladeren en de mediane bundels van het tweede bladpaar.

Tussen deze acht grote bundels bevinden zich een aantal kleinere,

FOTO 5. *Helianthus annuus*. Hypocotyl. Vergr. 160  $\times$ . m.c.b. = mediane cotylenbundels; s.b. = secundaire bundels, gevormd door het interfasciculaire cambium; h.v. = houtvat en phl. = phloëm van de secundaire bundel.

FOTO 6. *Helianthus annuus*. Hypocotyl. Vergr. 28  $\times$ . Alle bundels op deze foto zijn secundaire bundels, die gevormd zijn door het interfasciculaire cambium in de mergstraal tussen de twee mediane cotylenbundels.

in allerlei stadia van ontwikkeling. Bij sommigen is het phloëem al goed ontwikkeld en hebben zich reeds enkele houtvaten gevormd, andere daarentegen bestaan nog geheel uit meristematisch procambium. Deze procambiale groepen vormen met het phloëem der reeds verder ontwikkelde bundels een ring, die door betrekkelijk smalle mergstralen, waarvan de cellen reeds parenchymatisch worden, onderbroken is. Vooral aan weerszijden van de grote bundels zijn de mergstralen duidelijk te zien.

In de grote bundels heeft het fasciculaire cambium zich reeds goed ontwikkeld en vormt het xyleem, welks vaten in radiale rijen gerangschikt zijn.

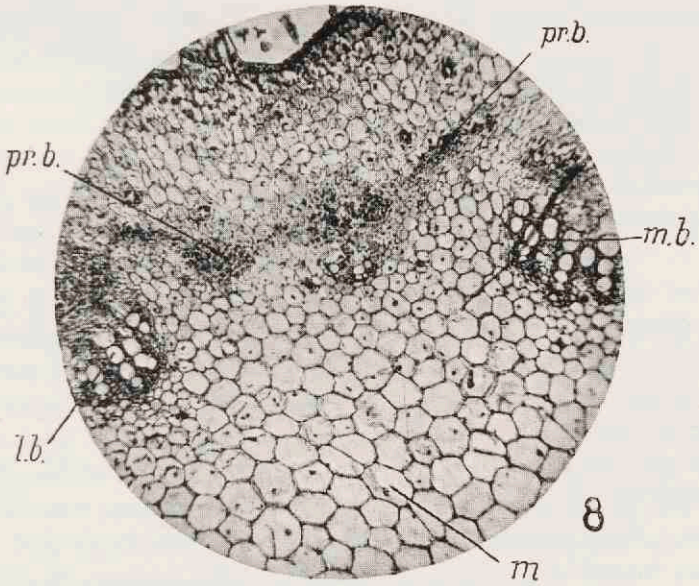
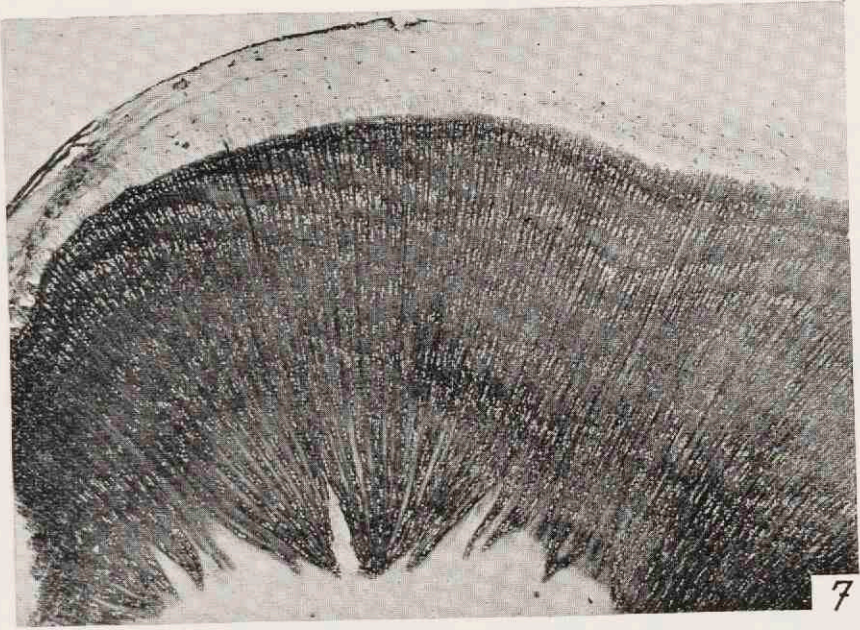
Foto 8 geeft een gedeelte van de dwarsdoorsnede van het eerste internodium van een iets ouder plantje. Het eerste internodium heeft hier een lengte van  $2\frac{1}{2}$  cm en een dikte van 3 mm. Het eerste bladpaar is goed ontwikkeld, terwijl het tweede bladpaar ruim 1 cm lang is. De grote bundel rechts op de foto is de mediane bundel en de linker is een van de laterale bundels van het eerste blad. Het middelste bundeltje heeft reeds een aantal houtvaten gevormd, terwijl de overige meer of minder procambiaal zijn. Vooral langs de mediane bladbundel is de parenchymatische mergstraal duidelijk te onderscheiden.

Vergelijken we met deze doorsnede een dwarscoupe door het eerste internodium van een weer iets oudere plant (waarvan reeds drie bladparen goed ontwikkeld zijn, het eerste internodium een lengte van 7 cm heeft bereikt en het tweede internodium 1 cm lang is) dan zien we, dat de bundels in grootte zijn toegenomen. Niet alleen is bij de grote bundels het aantal vaten in radiale richting toegenomen, maar de bundel heeft zich ook in tangentiale richting uitgebreid en het aantal rijen houtvaten is vermeerderd. De bun-

FOTO 7. *Helianthus annuus*. Hypocotyl van een volwassen plant. Vergr.  $4\frac{1}{3}$  X.

Door de radiale activiteit van het cambium is hier een massief houtweefsel gevormd.

FOTO 8. *Helianthus annuus*. Eerste internodium. Vergr. 80 X. m.b. = een der mediane bundels van het eerste bladpaar; l.b. = een der laterale bundels van het eerste paar bladeren; pr.b. = min of meer procambiale bundels; m. = merg.



dels, komende uit het hoger gelegen gedeelte van de spruit, overtreffen de zes bundels van het eerste bladpaar reeds aanmerkelijk in breedte.

Uit sommige groepen van procambiale cellen hebben zich kleine bundels ontwikkeld, terwijl andere zich alleen tot phloëmgroepen, die in de mergstralen tussen de grotere bundels liggen, hebben omgevormd.

Hoe meer de ontwikkeling der kleine bundels voortschrijdt, des te groter worden de afstanden tussen de oorspronkelijke bundels.

In de parenchymatische cellen, die grenzen aan de binnenzijde van de phloëmbundeltjes, treden tangentiale dwarswanden op. Deze delingen zetten zich voort door de mergstralen en sluiten aan bij die in het cambium van de grotere bundels, die uit het tweede internodium komen. Alleen in de brede mergstralen langs de bundels van het eerste bladpaar is nog geen cambium te ontdekken.

Bij een plant, waar het eerste internodium een lengte heeft van 12 cm en een dikte van ongeveer  $\frac{1}{2}$  cm, terwijl het tweede internodium  $3\frac{1}{2}$  cm lang is, overbrugt het cambium in het eerste internodium ook de brede parenchymstroken aan weerszijden van de vaatbundels van het eerste bladpaar. Hier is dus in het eerste internodium een ononderbroken cambiumring gevormd.

Aan de buitenzijde van de cambiumring liggen nog in de nabijheid van de bundels, die uit het tweede internodium komen, kleine phloëmbundels. Het is met de gevolgde methode zeer moeilijk uit te maken, of deze bundeltjes door het interfasciculaire cambium gevormd zijn, of dat ze rechtstreeks afkomstig zijn van de primaire meristeemring.

Bij een nog oudere plant, waarvan reeds vier internodiën zich goed ontwikkeld hebben, heeft het cambium tegenover de phloëmbundels ook xyleem gevormd. De doorsnede door het eerste internodium, dat een dikte heeft bereikt van 1 cm, vertoont ons nu een kring van goed ontwikkelde vaatbundels; de parenchymatische mergstralen zijn allen overbrugd door interfasciculair cambium. Dat de mergstralen aan weerszijden van de zes grote bundels van het eerste bladpaar zeer breed zijn, is duidelijk te zien op foto 9. Links zien we hier de bladbundel. Aan het phloëem grenst een bundel van

dikke sclerenchymvezels. Naar rechts omhoog loopt het interfasciculaire cambium door de brede parenchymatische mergstraal.

Merkwaardig is het feit, dat ook door JEFFREY en zijn leerlingen, THODAY en ALEXANDROV en ALEXANDROVA is opgemerkt, dat het fasciculaire cambium van de bladsporen van het eerste bladpaar geen secundair hout heeft gevormd, maar alleen parenchym, dat meest verhout, zodat het primaire xyleem van deze bundels door een brede strook parenchymcellen van de cambiale zône is gescheiden.

Het interfasciculaire cambium aan weerszijden van deze bundels blijft ook voorlopig parenchym vormen, terwijl de bundels, uit het bovengedeelte van de spruit afkomstig, zich ontwikkelen tot massieve houtwigen, waarvan de cambiale zône zich steeds in tangentiële richting uitbreidt.

Vergelijken we echter hiermede een doorsnede door het 2.75 cm dikke eerste internodium van een plant, die een hoogte heeft bereikt van 140 cm en waarvan de bloeiwijze reeds in knop aanwezig is, dan zien we, dat thans het interfasciculaire cambium in de wijde parenchymatische mergstralen bundeltjes is gaan vormen, die behalve houtparenchym en vezels ook wijde vaten bevatten.

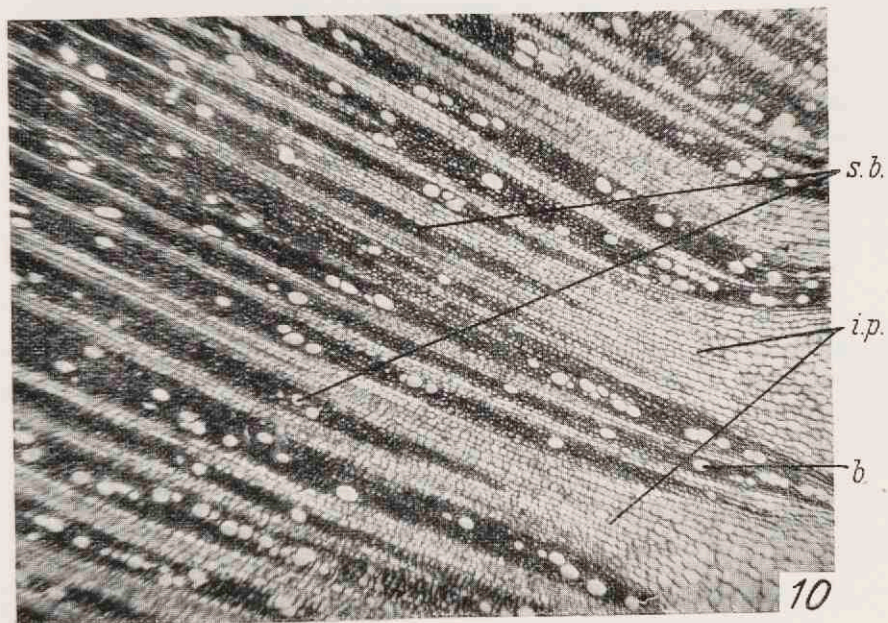
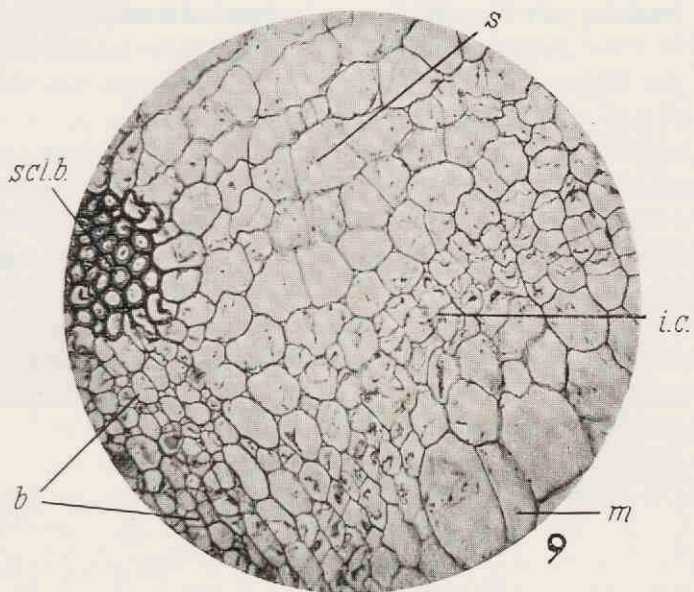
Ondertussen is het fasciculaire cambium van de bundels van het eerste bladpaar ook secundair hout gaan vormen. Nu vormt dus het cambium over zijn gehele oppervlakte naar binnen toe hout, waardoor betrekkelijk smalle mergstralen lopen, evenals dit bij de houtachtige planten het geval is.

Door de werkzaamheid van het cambium heeft de twee meter hoge volwassen plant een stengelbasis van 4 cm middellijn.

Foto 10 is een afbeelding van een dwarscoupe door het eerste internodium van deze volwassen plant. De foto geeft het gedeelte van de houtring, dat aan het merg grenst. In het midden zien we

FOTO 9. *Helianthus annuus*. Eerste internodium. Vergr. 167  $\times$ . b. = een der zes bladsporen van het eerste bladpaar; scl.b. = sclerenchymbundel; i.c. = interfasciculair cambium; m. = merg; s. = schors.

FOTO 10. *Helianthus annuus*. Eerste internodium van een volwassen plant. Vergr. 25  $\times$ . b. = een der zes bladsporen aan het eerste bladpaar; i.p. = parenchym gevormd door het interfasciculaire cambium; s.b. = secundaire bundels gevormd door het interfasciculaire cambium.





een der zes bundels van het eerste bladpaar. Het primaire xyleem en het daarop volgende parenchym is niet te zien, want de bundel steekt zeer ver in het merg. Wel zijn de mergstralen aan weerskanten van deze bundel duidelijk afgebeeld. Eerst is door het interfasciculaire cambium parenchym gevormd, dat in duidelijke radiale rijen ligt. Veel later is het interfasciculaire cambium begonnen met de vorming van vaatbundels in de oorspronkelijk zeer brede mergstralen. In deze bundels zijn de vaten goed te onderscheiden.

Het bestuderen van doorsneden door hoger gelegen internodiën van planten van verschillende ouderdom, doet ons ongeveer dezelfde ontwikkelingsgang zien, als voor het eerste internodium beschreven is. Alleen blijft, zoals ook te verwachten was, de houtring dunner, hoe hoger we in de stengel komen. In de bovenste helft van de stengel wordt zelfs geen aaneengesloten houtlichaam meer gevormd.

#### C. Samenvatting.

Uit het bovenstaande blijkt, dat mijn onderzoekingen over de diktegroei van *Helianthus annuus* aantonen, dat bij deze plant niet alleen in het hypocotyl, maar ook in de internodiën een interfasciculair cambium gevormd wordt, hoewel een geheel doorlopende cambiumring in de internodiën pas betrekkelijk laat optreedt. Wij mogen dus hieruit besluiten, dat de uitspraak van ALEXANDROV en ALEXANDROVA: „Im Stengel der Sonnenblume, wenigstens bis zum Hypokotyl gibt es kein Interfaszikularkambium“, niet juist is.

Wat betreft de „anastomosen“ tussen de bundels, die volgens ALEXANDROV en ALEXANDROVA in de stengel van *Helianthus* veelvuldig optreden en wier buitenkant bestaat uit meristeemachtige cellen en de binnenzijde uit radiaal gerangschikt parenchym, moeten we wel aannemen, dat met de meristeemachtige cellen de phloëembundels bedoeld zijn, terwijl het radiaal gerangschikte parenchym, welks cellen op die van het grondweefsel gelijken, parenchym is, dat door cambiale werkzaamheid ontstaan is. Zekerheid hieromtrent heb ik echter niet, daar ALEXANDROV en ALEXANDROVA alleen maar uiterst schematische tekeningen geven, waar verder niets uit valt te concluderen.

Maar ook de beweringen van KOSTYTSCHEW en ALEXANDROV en ALEXANDROVA, wat betreft de vorming van nieuw transportweefsel in de stengel van *Helianthus* zijn foutief. Het interfasciculaire cambium vormt hier toch niet alleen parenchym, dat aan de xyleemzijde dikwijls verhout, maar ook secundaire vaatbundels, zowel in het hypocotyl als in de onderste internodiën.

De vraag rijst nu: hoe is het mogelijk, dat KOSTYTSCHEW en ALEXANDROV en ALEXANDROVA zich zo vergist hebben; te meer daar laatstgenoemde onderzoekers — gezien hun vele publicaties — de zonnebloemstengel zo nauwkeurig onderzocht hebben? Waarschijnlijk moet de oorzaak hiervan gezocht worden in hun methode van onderzoek.

Genoemde auteurs hebben blijkbaar uit een te gering aantal coupes en uit doorsneden van min of meer volwassen planten gevolgtrekkingen gemaakt omtrent de veranderingen in de stengel, die gedurende de secundaire diktegroei hebben plaats gehad, wat speciaal bij de merkwaardige diktegroei van *Helianthus* tot foutieve conclusies aanleiding heeft gegeven.

Alleen het vergelijken van doorsneden door hypocotyl en internodiën van vele planten van verschillende ouderdom kan ons een juist beeld geven van de veranderingen, die tijdens de groei van de plant in de stengel plaats vinden.

## HOOFDSTUK IV.

### Bouw en secundaire diktegroei van *Ricinus communis*. L. <sup>1)</sup>

#### I. Bouw van de kiemplant.

Onderzocht werd een kiemplantje, waarvan alleen de cotylen goed ontwikkeld waren. De lengte van het hypocotyl bedroeg 4 cm, de dikte  $1\frac{1}{2}$  à 2 mm.

Aan het vegetatiepunt hadden zich reeds vier bladeren gevormd. Elk blad van *Ricinus* heeft een „Gegenstipel”, zoals HELM (1932) ook aangeeft onder verwijzing naar GOEBEL's „Organographie der Pflanzen” (1923).

De twee onderste bladeren staan op dezelfde hoogte aan de stengel, daarom staan hier de stipulae tussen de basis der bladeren in (fig. 6 resp. I en 1).

Het vegetatiepunt bestaat geheel uit meristematisch weefsel; 20 micron beneden de top begint het merg zich te differentiëren, zodat de primaire meristeeerring te voorschijn treedt. Weer 20 micron lager bevindt zich de bovenste knoop. Hier is de primaire meristeeerring duidelijk te zien. Deze is weer omgeven door een tweede ring, waarin zich de bladsporen van het bovenste blad zullen ontwikkelen, maar die op deze hoogte nog geheel meristematisch is. Fig. 6 geeft een doorsnede door het vegetatiepunt op deze hoogte.

Weer 40 à 50 micron naar beneden begint deze tweede ring zich te verdelen in ongeveer 12 aparte celgroepen; het begin van de procambiumbundels van het eerste blad; deze naderen de primaire meristeeerring en worden er weldra in opgenomen.

Spoedig is nu de volgende knoop bereikt. De toestand is hier gelijk aan die van de bovenste knoop; alleen is de differentiatie van de verschillende weefsels al verder voortgeschreden.

<sup>1)</sup> Dit onderzoek was juist afgesloten, toen een in het Hongaars gestelde publicatie verscheen van A. SÁRKÁNY (1935), waarin hij, wat *Ricinus communis* betreft, zoals uit de Duitse samenvatting blijkt, tot dezelfde resultaten en conclusies is gekomen als ik. Gegeven de tegenstrijdigheid, die op dit punt heerste, heb ik gemeend, dat het de voorkeur verdiende mijn beschrijving en afbeeldingen volledig te publiceren boven eenvoudig te verwijzen naar het werk van SÁRKÁNY.

In de oksels van de twee onderste bladeren vinden we reeds meristematische okselknoppen. Bij deze bladeren is het vaatbundelsysteem reeds veel beter ontwikkeld. De bases van deze bladeren en die van hun stipulae zijn aaneengegroeid tot een ring om de stengel. Door deze ring staan de vaatbundels van beide bladeren met elkaar in verbinding. In deze dwarse verbindingen zijn reeds duidelijk spiraalvaten te onderscheiden.

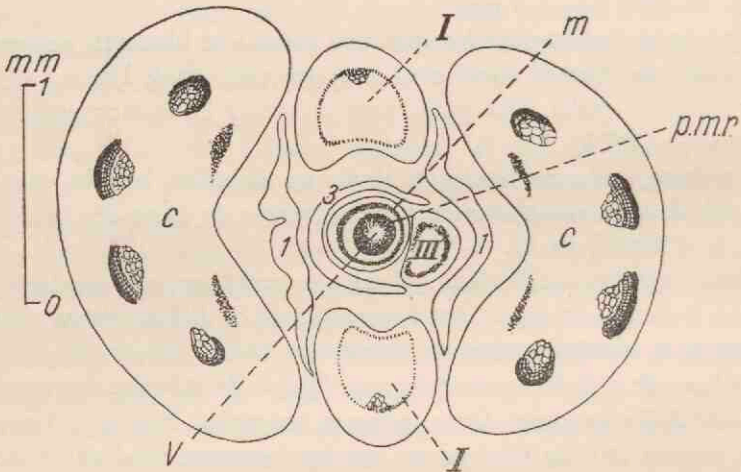


FIG. 6. Dwarsdoorsnede door de top van een Ricinuskiemplant. c. = cotylen; I. = eerste bladpaar met bijbehorende stipulae 1; III. = derde blad met „Gegenstipel” 3; v. = vegetatiepunt; p.m.r. = primaire meristeamring; m. = meristematische ring, waarin de bundels van het vierde blad zich zullen ontwikkelen.

In de onderste knoop treden de acht grote cotylenbundels (van elke cotyl vier) in de ring.

In het bovenste deel van het hypocotyl liggen tussen deze acht grote bundels nog de kleinere bundels, komende uit het eerste internodium en afkomstig van de bladeren. Deze kleine bundels lopen in schuine richting naar beneden en versmelten met de grote cotylenbundels. Ongeveer 1 cm beneden de onderste knoop zijn zodoende alleen nog acht grote bundels te onderscheiden, die door brede mergstralen gescheiden zijn. De cellen van het mergstraalweefsel

zijn niet zo groot als die van merg en schors, maar toch duidelijk parenchymatisch; zelfs komen er kleine intercellulairen voor.

De acht grote bundels bestaan uit xyleem, waarvan de vaten in drie of vier radiale rijen liggen. De vaten vertonen reeds een aanzienlijke wandverdikking. Naar buiten volgt hierop een kleincellig weefsel, waarin reeds enkele tangentialen celwanden wijzen op het begin van de cambiumontwikkeling. Hieraan grenst het phloëem en aan de buitenkant hiervan liggen enige groepen van cellen, die later de sclerenchymbundels zullen vormen.

## II. Secundaire diktegroei.

SACHS (1874) geeft in zijn leerboek een drietal schematische tekeningen ter verduidelijking van de secundaire veranderingen, die bij de diktegroei van de dicotylenstengel plaats vinden. Als voorbeeld koos hij het hypocotyl van *Ricinus communis* (fig. 7).

MOELLER (1876) geeft een korte beschrijving van de anatomische bouw van het hout van de *Ricinus*stengel. Hij wijst op de wijde vaten en de grote hoeveelheid parenchymcellen, die zonder een bepaalde regelmaat voorkomen. De mergstralen bestaan uit één tot drie celrijen.

Ook WIELER (1887) onderzocht *Ricinus communis*. Hij zeide, dat hier de vaatbundels zich, evenals bij de houtachtige planten, tot een gesloten houtring verenigen. Volgens hem kan ook het interfasciculaire cambium transportweefsel vormen, want hij wijst er op, dat bij een dwergexemplaar het interfasciculair gevormde hout uit sterk tangentiaal afgeplatte cellen bestaat en dat er weinig vaten in worden gevormd.

FLOT (1890) schrijft: „Il est aujourd'hui communément admis que dans le cylindre central apparaissent d'abord des faisceaux primaires, en nombre variable suivant les espèces considérées. Puis, à une époque plus ou moins précoce, une assise de méristème primitif, déjà différenciée comme parenchyme, devient génératrice et donne d'un côté du bois secondaire, de l'autre du liber secondaire. Le type le plus connu, le schema classique, est fourni par le Ricin.

..... On ne trouve pas de structure primaire. Aussitôt après

avoir franchi le méristème primitif, celui du point végétatif, on aperçoit sur la coupe transversale une zone continue, faisant le tour de la tige et dans laquelle les faisceaux apparaissent de plus en plus nombreux à mesure qu'on descend. ....

Si maintenant on fait une coupe du Ricin, non plus dans la tigelle, mais dans la tige, on voit nettement la zone que je viens d'indiquer, affaiblie constamment d'un côté par les départs foliaires, et nulle part, si jeune que soit la tige, on ne trouve la structure du schéma."

GAUCHER (1902) heeft een uitgebreid onderzoek ingesteld naar de anatomische bouw der Euphorbiaceeën. Ook *Ricinus* heeft hij in zijn onderzoek betrokken. Over het hout der Euphorbiaceeën zegt hij: „Le bois forme toujours un anneau complet”.

KOSTYTSCHEW (1922 en 1924) onderzocht evenals SACHS het hypocotyl van *Ricinus*. In jonge ontwikkelingsstadia ontstaat bij deze plant een gesloten procambiumring, die later echter in gescheiden bladsporen en daar tussenliggend parenchym uiteenvalt. De figuren A en B van het schema van SACHS geven een juiste voorstelling van de toestand, alleen moet het tussen de bladsporen liggende weefsel van het grondparenchym onderscheiden worden (zie fig. 7).

Ook de tekening van SACHS, die een bladspoor van *Ricinus communis* voorstelt met het aangrenzende interfasciculaire cambium, is juist.

Geheel fout daarentegen is, volgens KOSTYTSCHEW, fig. C van het bovengenoemd schema, die de stengelbouw voorstelt na de beëindiging van de werkzaamheid van het interfasciculaire cambium en de vorming van een gelijkmatig houtweefsel verklaren wil.

In werkelijkheid vertoont dus, volgens KOSTYTSCHEW, de dwarsdoorsnede, zelfs van zeer oude stengels, niets dan aparte bladsporen, die door radiaal geordende lagen van tamelijk dunwandige parenchymcellen van elkaar gescheiden zijn.

De door parenchym gevulde ruimten zijn hier nog beduidend groter dan bij *Helianthus*.

ALEXANDROV en ALEXANDROVA (1929) zeggen: „Das Zwischenbündelkambium, ähnlich dem der Sonnenblume, lagert auch bei *Ricinus* nur Holzparenchym ab. Daher bildet

sich schon bei der einen Monat alten Pflanze im Hypokotylbasaltheil ein dichter Holzzylinder mit acht Vorsprüngen (den Spitzen der Keimblattstrangspuren) des Holzes um eine Markröhre." En verder heet het: „Bei einer erwachsenen Pflanze ist das Xylem-

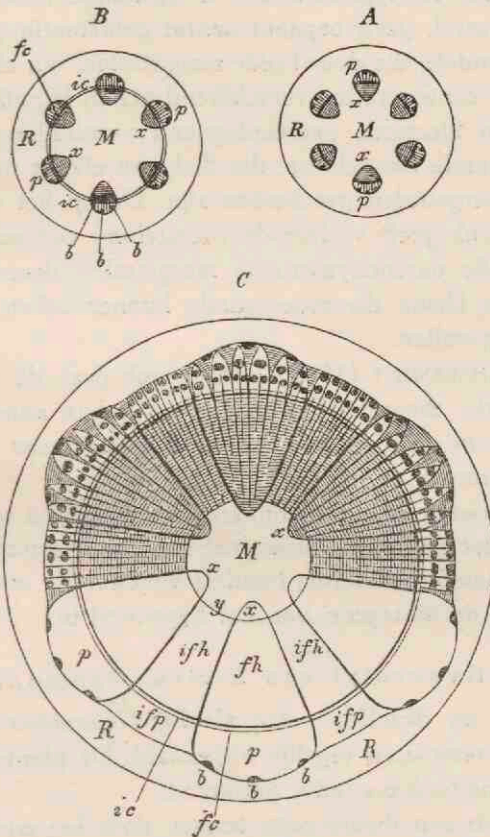


FIG. 7. Schema van de secundaire diktegroei van de Dicotylenstengel.  
(naar Sachs).

massiv im Hypokotyl derart solid, dass der Stengel den Eindruck eines Holzgewächses macht."

HELM (1932) beschrijft het ontstaan van de primaire meristeemring en de ontwikkeling der bladsporen bij *Ricinus*. In grote lijnen komt dit overeen met *Helianthus*.

Beziet men een dwarsdoorsnede door een of ander ouder internodium, zo ziet men volgens hem in genen dele het beeld, dat SACHS (hoewel naar het aantal bundels vereenvoudigd) in zijn schema A van dit object geeft en wat hij voor gezamenlijke Dicotylen en Gymnospermen voor typisch houdt. In de stengel is, in tegenstelling met het hypocotyl, geen bepaald aantal gelijkmatig gevormde, afzonderlijke bundels, die door brede mergstralen van elkaar gescheiden zijn. Hier echter treden verschillend ver in ontwikkeling voortgeschreden en hiermede overeenkomend verschillend diep in het merg inspringende bundels op, die dicht bij elkaar liggen en door zeer smalle mergstralen gescheiden zijn. De op het eerste gezicht verkregen indruk geeft veeleer de voorstelling van een doorlopend geheel, daar de parenchymatische mergstralen door hun geringe breedte en de kleine dwarsdoorsnede hunner cellen in het eerst niet in het oog vallen.

SCOTT en SHARSMITH (1933) hebben ook over de anatomie van *Ricinus* gewerkt, maar zij besteedden meer hun aandacht aan de veranderingen in de overgangszône van wortel naar hypocotyl bij verschillend grote kiemplantjes.

Daar het grootste door hen onderzochte plantje 3 cm was, is het te begrijpen, dat ze in het bovendeel van het hypocotyl acht symmetrisch geplaatste collaterale bundels vonden. Ze gingen dan ook niet verder op de diktegroei van het hypocotyl in.

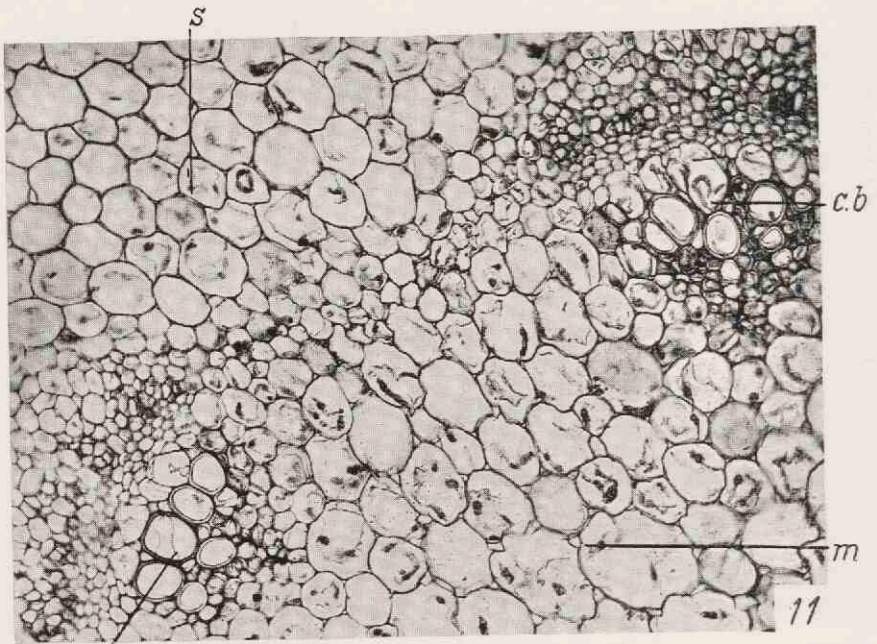
#### A. Hypocotyl van *Ricinus communis*.

Hier werd, op dezelfde wijze als bij *Helianthus annuus*, een groot aantal exemplaren tegelijk uitgezaaid. De planten werden in verschillende ouderdomsstadia getixeerd.

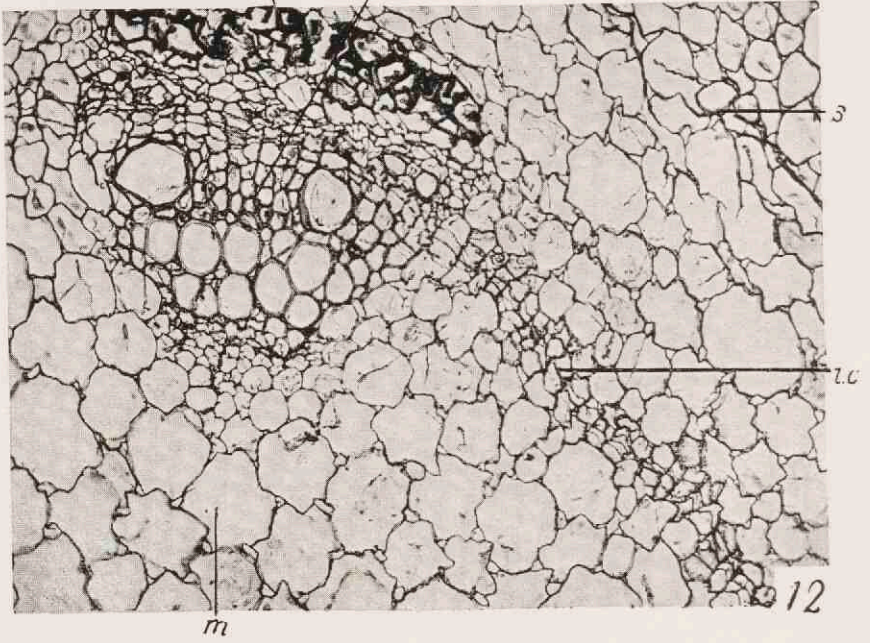
Foto 11 geeft een dwarscoupe te zien door het midden van het hypocotyl van een kiemplant, waarvan alleen nog slechts de cotylen goed ontwikkeld waren. De lengte van het hypocotyl bedroeg 8 cm, de dikte  $2\frac{1}{2}$  bij 3 mm.

Op de foto zijn twee van de acht cotylenbundels afgebeeld. De verschillende onderdelen van deze bundels zijn duidelijk te onderscheiden: xyleem, de aanleg van het cambium, phloëem en sclerenchymbundels. Het merg en de schors bestaan uit zeer grote paren-





*cb sclb cb*



chymcellen. Tussen de bundels verloopt dwars door de mergstralen een strook van kleinere cellen, die echter duidelijk parenchymatisch zijn.

Het hier afgebeelde stadium stemt dus overeen met figuur A van het schema van SACHS.

Foto 12 toont ons een dwarsdoorsnede door het midden van het hypocotyl van een iets oudere plant. Het hypocotyl heeft hier een lengte bereikt van 14 cm en een dikte van ruim 3 mm. Het eerste internodium is ongeveer  $\frac{1}{2}$  cm lang en het eerste blad begint zich te ontwikkelen. In de cotylenbundel is het cambium zijn werkzaamheid reeds begonnen. De afmetingen van deze bundel zijn dan ook zowel in radiale als in tangentiële richting toegenomen. Het sclerenchym aan de buitenzijde van het phloëem vormt machtige bundels. In de mergstralen is het interfasciculaire cambium aangelegd. Dit sluit zich aan bij het fasciculaire cambium, zodat een doorlopende cambiumring gevormd is.

Hier hebben wij dus de toestand, zoals door SACHS wordt voorgesteld in fig. B van zijn bekende schema.

Een nog ouder stadium is afgebeeld op foto 13. Het hypocotyl van deze plant heeft een lengte van 14 cm en is 4 mm dik. Twee internodiën beginnen zich reeds te strekken en hebben respectievelijk een lengte van ongeveer 1.75 cm en 3 mm.

Links onder en rechts boven zien we nog juist een klein stukje van de cotylenbundels. Het interfasciculaire cambium heeft hier reeds verschillende cellagen gevormd. Bij phl. wordt phloëem gevormd, terwijl bij x. het eerste houtvat is aangelegd. Uit deze afbeelding blijkt dus duidelijk, dat het interfasciculaire cambium ook transportweefsel kan vormen.

In oudere stadia zien we nu de hoeveelheid vaten, die door het interfasciculaire cambium gevormd worden, steeds toenemen, zodat weldra een gesloten houtring ontstaat, gevormd zowel door de

FOTO 11. *Ricinus communis*. Hypocotyl. Vergr. 160 X. Er is nog geen interfasciculair cambium. c.b. = cotylenbundels; m. = merg; s. = schors.

FOTO 12. *Ricinus communis*. Hypocotyl. Vergr. 163 X. Aanleg van het interfasciculaire cambium. c.b. = cotylenbundel; scl.b. = sclerenchymbundel; i.c. = interfasciculair cambium; m. = merg; s. = schors.

werkzaamheid van het fasciculaire als van het interfasciculaire cambium.

Foto 14 geeft een doorsnede door het hypocotyl van een ongeveer 40 cm hoge plant, waarvan het hypocotyl een dikte heeft van 14 mm.

Op deze foto zijn links onder en rechts boven twee cotylenbundels te zien. De onderste toont een duidelijk onderscheid tussen primair en secundair xyleem. Tussen deze twee cotylenbundels is reeds door het interfasciculaire cambium een aanzienlijke hoeveelheid transportweefsel gevormd.

Uit foto 14 blijkt dus, dat fig. C van het schema van SACHS, voor wat betreft de secundaire diktegroei van het hypocotyl van *Ricinus communis*, ook juist is.

#### B. Internodiën van *Ricinus communis*.

Een dwarscoupe door een jong internodium vertoont het beeld, dat HELM (1932) er van geeft: er zijn een groot aantal bundels, verschillend ver in ontwikkeling voortgeschreden en hiermede overeenkomend verschillend diep in het merg inspringend. Ze liggen dicht bij elkaar en zijn door smalle mergstralen gescheiden.

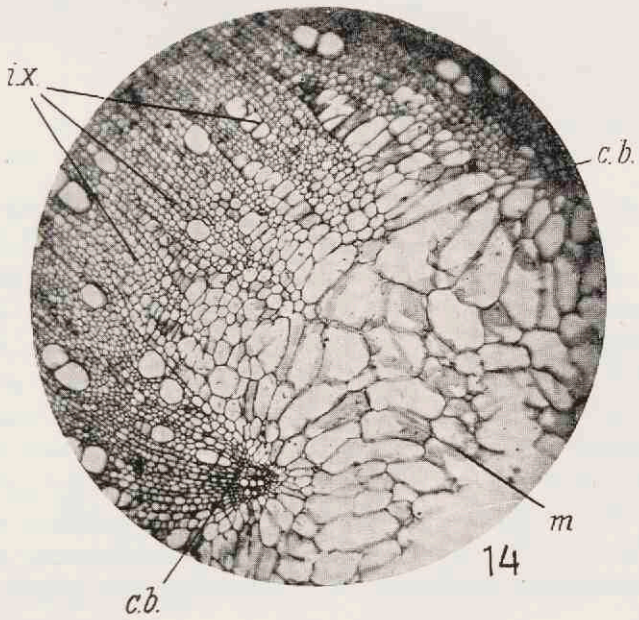
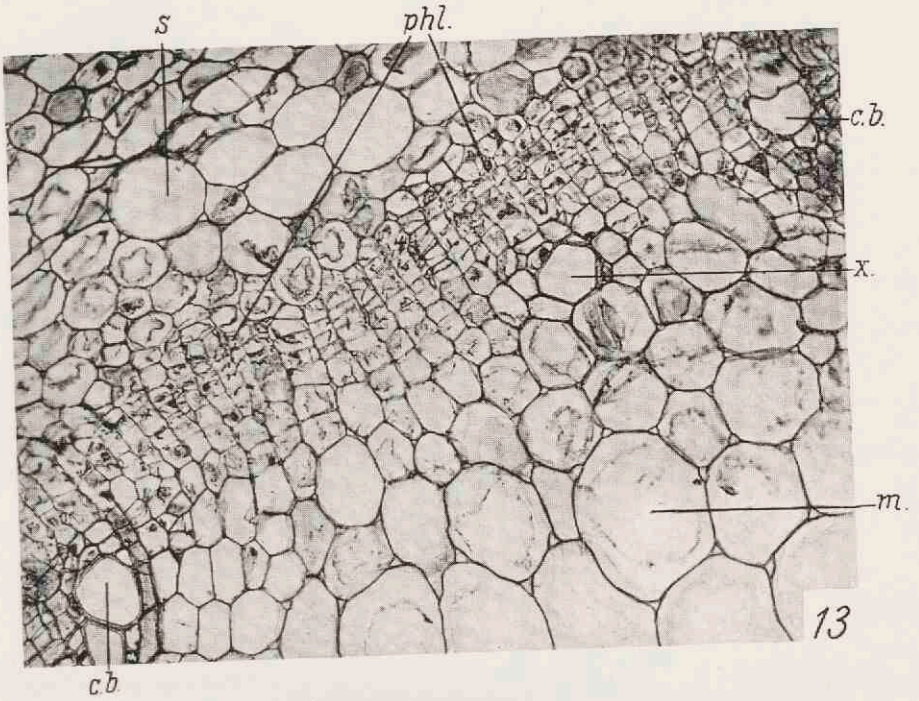
Daar van elk blad een groot aantal bundels in de vaatbundelkring treedt, is het aantal van deze laatste zeer groot en wordt het zeer moeilijk, de overeenkomstige internodiën van verschillend oude planten met elkaar te vergelijken. Toch zijn verschillende veranderingen, die optreden bij de diktegroei, goed waar te nemen.

Zo zien wij op doorsnede van het 1 cm lange eerste internodium van een *Ricinus*plantje, waarvan behalve het hypocotyl alleen het eerste internodium ontwikkeld is, een kring van vaatbundels in alle stadia van ontwikkeling.

Tussen de grote bladbundels vinden wij in de mergstralen nog embryonale bundeltjes, bestaande uit procambium. In iets oudere

FOTO 13. *Ricinus communis*. Hypocotyl. Vergr. 163 X. c.b. = cotylenbundels; m. = merg; s. = schors; phl. = secundair phloëm en x. = secundair xyleem, gevormd door het interfasciculaire cambium.

FOTO 14. *Ricinus communis*. Hypocotyl. Vergr. 35 X. c.b. = cotylenbundels; m. = merg; i.x. = xyleem, gevormd door het interfasciculaire cambium.



stadia hebben deze procambiale bundeltjes zich omgevormd tot phloëmbundels; sommige hebben bovendien reeds xyleem gevormd, andere echter nog niet.

Al vroeg ontstaat reeds het interfasciculaire cambium, zodat spoedig een gesloten cambiumring aanwezig is. De phloëmbundels, die uit de procambiumbundels tussen de grote vaatbundels ontstaan zijn, liggen aan de buitenkant van de cambiumring en zo zien we dus bundels, die uitsluitend uit phloëm bestaan, terwijl het aan

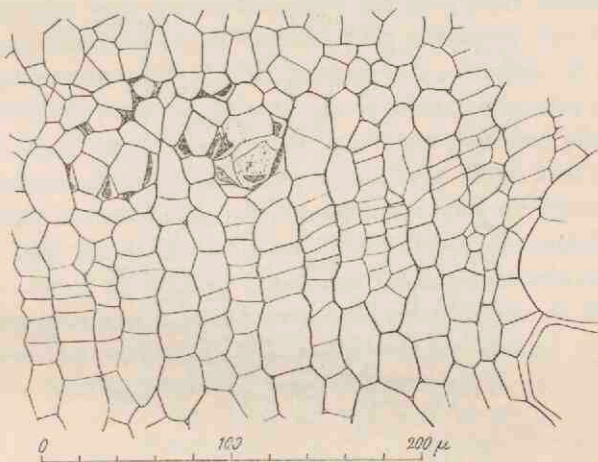


FIG. 8. *Ricinus communis*. Eerste internodium. Phloëmbundel; het xyleem heeft zich nog niet ontwikkeld.

de binnenzijde gelegen cambium voorlopig nog geen hout vormt.

Een dergelijke bundel beeldt ROTHERT af in deel IV van het „Handwörterbuch der Naturwissenschaften“ voor *Boehmeria argentea*; een figuur, overgenomen van DIPPEN (1898). ROTHERT schrijft hieromtrent: „Wenn bei Dikotylen die Leitstränge ungleich stark sind, so kommt es nicht selten vor, dass die stärkeren typisch kollateral sind, die schwächeren aber nur aus Phloem bestehen.“

Op fig. 8 is een dergelijke phloëmbundel bij *Ricinus* afgebeeld. Geheel rechts is nog juist het xyleem te zien van een grote, goed ontwikkelde bladbundel. De in jongere stadia zo smalle mergstralen hebben zich aanmerkelijk verbreed. Links ligt de phloëmbundel, waarvan zeefvaten en begeleidende cellen duidelijk te onderscheiden

zijn. Daaronder loopt het cambium, dat echter nog geen xyleem gevormd heeft.

Later gaat nu het cambium tegenover deze phloëmbundels xyleem vormen, zodat hierdoor een volledige vaatbundel ontstaat. Maar ook het cambium in de mergstralen gaat nieuw transportweefsel vormen. Eerst ontstaat het phloëem, later wordt aan de binnenzijde van de ring xyleem afgescheiden.

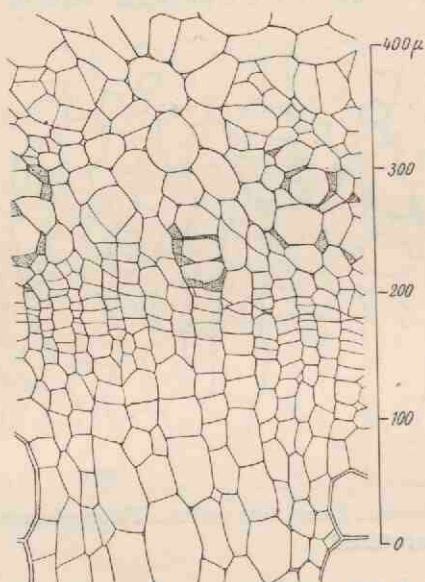


FIG. 9. *Ricinus communis*. Eerste internodium. In het midden aanleg van een secundaire vaatbundel door het interfasciculaire cambium. Rechts en links twee primaire bladsporen.

Fig. 9 toont ons de vorming van een secundaire phloëmbundel door het interfasciculaire cambium. Uit de min of meer radiale ligging der elementen is duidelijk te zien, dat we hier niet te doen hebben met een phloëmbundel, die ontstaan is door omvorming van een procambiumbundel, op zijn beurt gevormd door differentiatie van de primaire meristeenring.

Door de werkzaamheid van het interfasciculaire cambium worden de primaire mergstralen opgevuld met secundair xyleem, zodat ook

in het onderste gedeelte van de *Ricinusstengel* een doorlopende houtring ontstaat, die een aanzienlijke dikte kan bereiken.

### C. Samenvatting.

Uit het voorgaande volgt, dat ook bij *Ricinus communis* door het interfasciculaire cambium transportweefsel wordt gevormd.

Zeer gemakkelijk is dit aan te tonen in het hypocotyl, zoals blijkt uit de vergelijking van de foto's 11, 12, 13 en 14; iets moeilijker is dit te bewijzen voor de stengel, door het zeer grote aantal bundels, die hier in alle stadia van ontwikkeling aanwezig zijn en waarbij voor de phloëmbundels dus uitgemaakt moet worden, of ze als pro-cambiumbundel reeds in de primaire meristeeerring zijn aangelegd, of dat ze door het interfasciculaire cambium gevormd zijn.

Het gehele schema van SACHS is dus zeer zeker juist voor zover het *Ricinus communis* betreft en derhalve zijn de uitspraken van KOSTYTSCHEW en ALEXANDROV en ALEXANDROVA: het interfasciculaire cambium vormt bij *Ricinus communis* geen transportweefsel, maar uitsluitend parenchym, niet in overeenstemming met de feiten.

De door mij verkregen uitkomsten worden geheel gedekt door die van A. SÁRKÁNY (1935); verg. voetnoot op p. 44.

## HOOFDSTUK V.

### Bouw en secundaire diktegroei van *Bidens chrysanthemoides*. Michx.

#### I. Bouw van de kiemplant.

Voor dit onderzoek werd een kiemplant genomen, waarvan de cotylen zich goed ontwikkeld hadden. Het eerste bladpaar was ongeveer  $\frac{1}{2}$  cm groot. De lengte van het hypocotyl bedroeg bijna 2 cm, de dikte  $\frac{3}{4}$  mm.

Aan het vegetatiepunt blijken zich drie paar bladeren gevormd te hebben. Het derde (hoogste) bladpaar bestaat nog geheel uit meristematisch weefsel. Het tweede paar bladeren heeft in zijn basis drie paar procambiumbundels. In de middenbundel van elk blad zijn reeds enkele primaire houtvaten ontstaan.

De meristeeerring differentieert zich boven de derde knoop in aparte procambiumbundels en spoedig daarna treden de zes bundels van het tweede bladpaar in de ring.

In de tweede knoop volgen ook de zes reeds veel verder in ontwikkeling voortgeschreden bladsporen van het eerste paar bladeren. Even voordat de bladsporen de ring bereiken, ligt tussen de hoofdbundel van elk blad en de ring een groep meristematische cellen: de eerste aanleg van de okselknoppen.

In het eerste internodium zien we duidelijk een kring van aparte bundels, die gescheiden zijn door meer of minder parenchymatische mergstralen.

In de oksels van de cotylen bevinden zich eveneens okselknoppen, die zich — in verband met de vroegtijdige vertakking bij deze plant — reeds tamelijk ver gedifferentieerd hebben.

Elke knop heeft reeds twee kleine, nog geheel uit meristematisch weefsel bestaande blaadjes.

Ook in deze okselknoppen is de primaire meristeeerring zeer mooi te zien.

In de basis van elk cotyl bevinden zich, evenals bij *Helianthus* vier bundels, namelijk twee gepaarde mediane bundels, die met het



xyleem schuin naar elkaar zijn toegekeerd en twee laterale bundels (zie fig. 10).

Als de cotylenbundels de vaatbundelring naderen, splitsen zich de hoofdbundels van het tweede bladpaar. Ook de meristeeerringen van de okselknoppen splitsen zich in twee helften, die ieder komen te liggen tussen een mediane cotylenbundel en een tak van de gesplitste middenbundels van het tweede bladpaar (zie fig. 11).

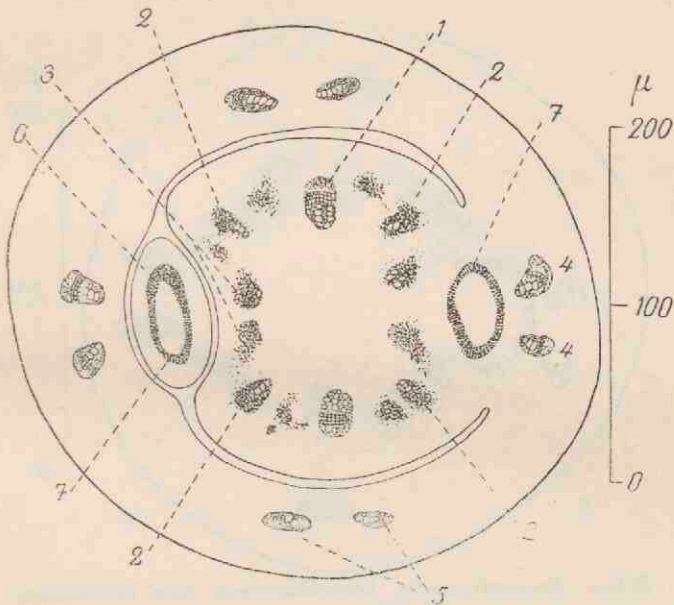


FIG. 10. *Bidens chrysanthemoides*. Dwarsdoorsnede vlak boven de onderste knoop (iets schuin gesneden). 1. hoofdbundel van het eerste bladpaar; 2. zijbundels van het eerste bladpaar; 3. gesplitste hoofdbundel van het tweede bladpaar; 4. mediane cotylenbundels; 5. laterale cotylenbundels; 6. okselknop; 7. primaire meristeeerring van de okselknoppen.

De laterale cotylenbundels verenigen zich op dezelfde wijze als bij *Helianthus*. Ze komen vlak onder de mediane bundels van het eerste paar bladeren binnen, want de bladstand is kruisgewijs. Deze mediane bundels splitsen zich ook in twee takken, die uiteenwijken, om plaats te maken voor de laterale cotylenbundels.

In het bovenste deel van het hypocotyl vinden we dus zes grote bundels en in de vier ruimten tussen laterale en mediane cotylenbundels, de kleinere bundels, komende uit het eerste internodium. Deze kleinere bundels versmelten in elke tussenruimte spoedig met elkaar tot één bundel. De op deze wijze gevormde vier bundels lopen in schuine richting naar beneden en verenigen zich met de mediane cotylenbundels.

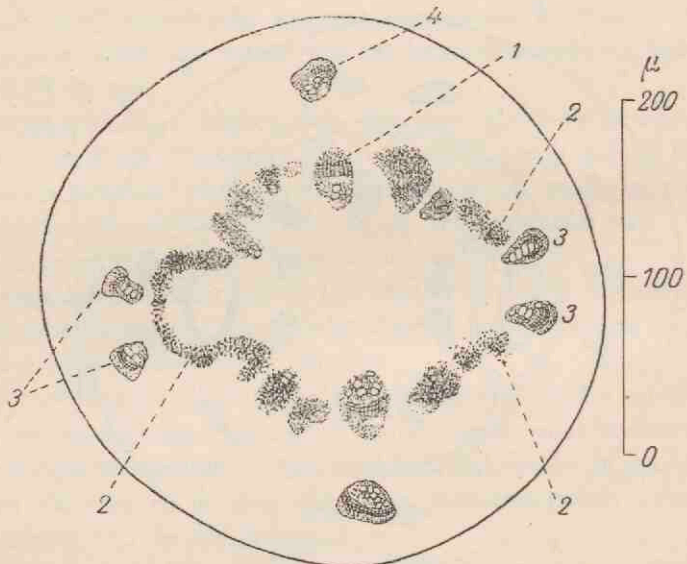
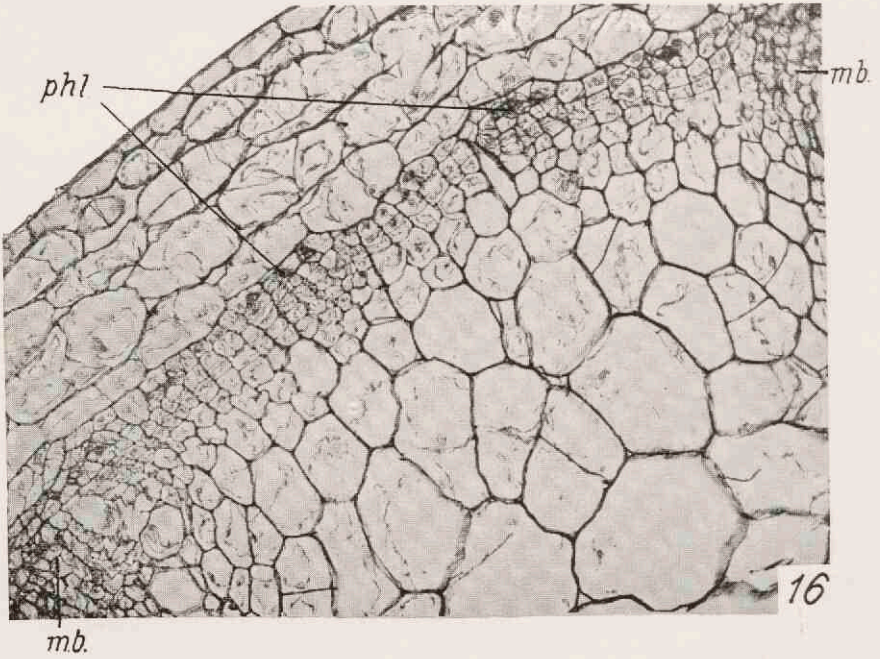
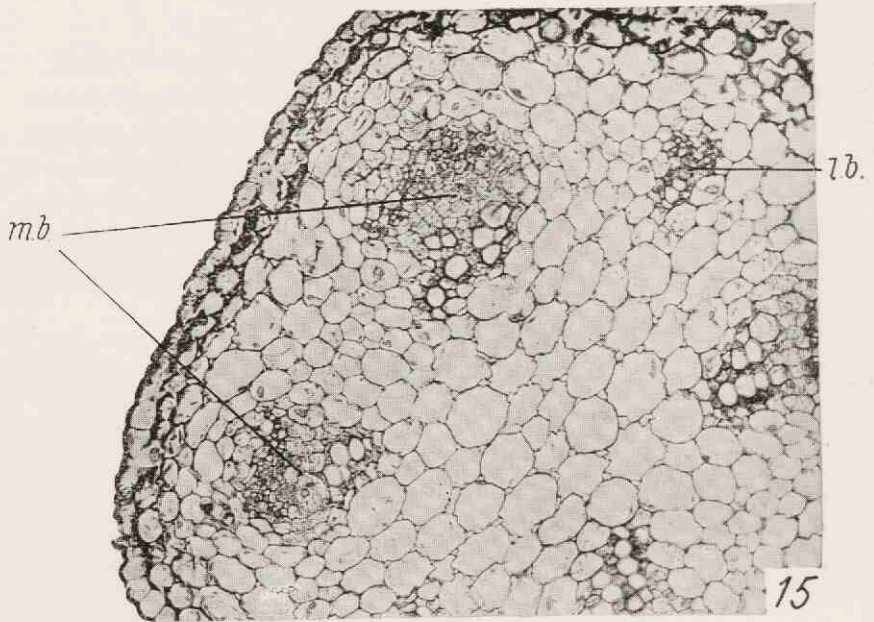


FIG. 11. *Bidens chrysanthemoides*. Dwarsdoorsnede door de onderste knoop (iets schuin gesneden). 1. hoofdbundel van het eerste bladpaar; 2. transportweefsel van de okselknoppen (in ontwikkeling); 3. mediane cotylenbundels; 4. laterale cotylenbundels.

Zo vinden we dus reeds spoedig onder de onderste knoop op doorsnede zes bundels, gescheiden door brede, parenchymatische mergstralen.

Onder in het hypocotyl splitsen zich de laterale cotylenbundels ieder in twee takken en deze versmelten ook met de mediane cotylenbundels, zodat hier dus vier bundels op dwarsdoorsnede te zien zijn.



## II. Secundaire diktegroei.

KOSTYTSCHEW (1924) schrijft: *Bidens tripartitus* heeft dezelfde structuur als *Cirsium arvense*. „Der primäre Procambiumring wird jedoch nicht vollkommen verwischt, es verbleibt ein paar von procambialen Zelllagen, die zwischen den Cambiumstreifen der Blattspuren liegen, dies ist also eine Art von Übergangstypus zwischen *Cirsium arvense* und Pflanzen vom Labiatentypus. Da aber die Bildung des interfascicularen Cambiums sehr spät erfolgt, so ist die Struktur der erwachsenen Teile mit derjenigen von *Cirsium arvense* identisch. Auf dem Längsschnitt ist auch hier ein schönes Blattspurnetz sichtbar. Das interfasciculare Cambium erzeugt nichts anderes als Parenchym.“

### A. Hypocotyl van *Bidens chrysanthemoides*.

Foto 15 geeft een dwarsdoorsnede door het midden van het hypocotyl van een kiemplantje, van dezelfde ontwikkeling, als hierboven is besproken.

De vier grote bundels op deze afbeelding zijn ontstaan door versmelting van de mediane cotylenbundels met de bundels, die uit het eerste internodium komen. De twee kleine bundels, waarvan er een rechts boven duidelijk te zien is, zijn ontstaan door versmelting van de laterale cotylenbundels.

Het xyleem van de mediane cotylenbundels is in tangentiale richting van de laterale bundels afgekeerd. De bundels worden door brede parenchymatische mergstralen gescheiden. In de grote bundels is het fasciculaire cambium al aangelegd.

Al zeer spoedig ontwikkelt zich bij *Bidens* het interfasciculaire cambium in het hypocotyl. Het treedt al op bij een plantje, waarvan het hypocotyl 2 cm lang is en waar het eerste internodium zich begint te strekken en een lengte heeft bereikt van  $1\frac{1}{2}$  mm.

Foto 16 is een afbeelding van een dwarscoupe door het midden van het hypocotyl van een plant, waarvan het hypocotyl ruim  $1\frac{1}{2}$

---

FOTO 15. *Bidens chrysanthemoides*. Hypocotyl. Vergr. 160  $\times$ . m.b. = mediane cotylenbundels; l.b. = laterale cotylenbundel.

FOTO 16. *Bidens chrysanthemoides*. Hypocotyl. Vergr. 163  $\times$ . m.b. = mediane cotylenbundels; phl. = phloëem, gevormd door het interfasciculaire cambium.

cm lang is en  $1\frac{1}{2}$  mm dik, terwijl eerste en tweede internodium ieder ongeveer  $1\frac{1}{2}$  cm lang zijn.

Links onder en rechts boven zien we nog net de twee mediane bundels van een cotyl. Het interfasciculaire cambium overbrugt de mergstraal, die ongeveer vier maal zo breed is als op foto 15. Merg- en schorscellen hebben zich gedeeld, hun aantal is dus toegenomen; maar ook hun diameter is veel groter geworden. De schorscellen zijn in tangentiale richting sterk uitgerekt.

Het interfasciculaire cambium heeft reeds verschillende celrijen gevormd en op sommige plaatsen wordt het phloëm van nieuwe bundels aangelegd (bij phl.).

In oudere stadia volgen spoedig hierop de houtvaten en het duurt niet lang, of er is een doorlopende houtring gevormd.

Foto 17 toont een doorsnede door het hypocotyl van een bloeiende plant. De hoogte van de stengel is 28 cm. Behalve het hypocotyl zijn vijf internodiën goed ontwikkeld.

De dikte van het hypocotyl is bijna  $1\frac{1}{2}$  cm, terwijl de houtring 4 mm dik is. Tussen de twee grote cotylenbundels, die op de foto zijn afgebeeld, heeft het interfasciculaire cambium zeer veel secundair xyleem gevormd.

Hieruit blijkt dus, dat in het hypocotyl van *Bidens* het interfasciculaire cambium niet alleen parenchym vormt, maar dat hier ook nieuw transportweefsel ontstaat.

#### B. Internodiën van *Bidens chrysanthemoides*.

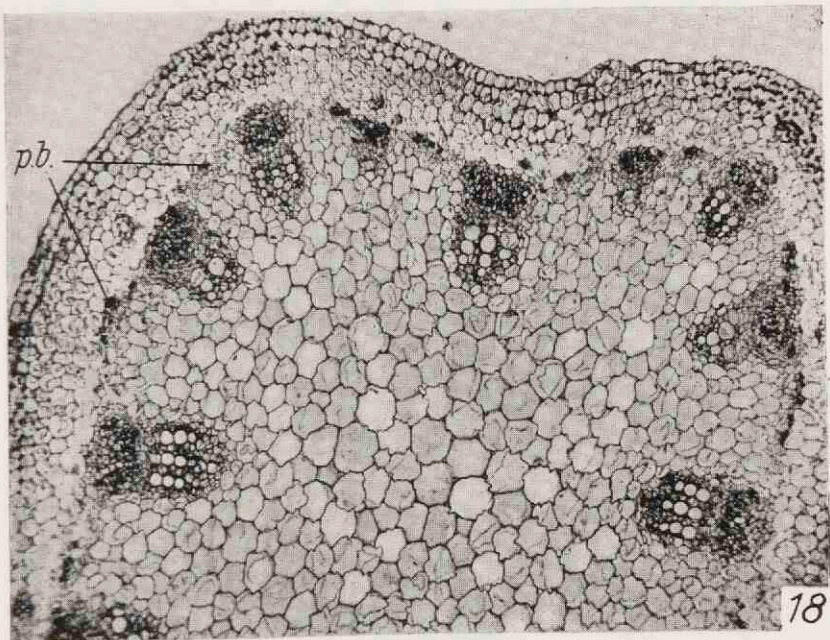
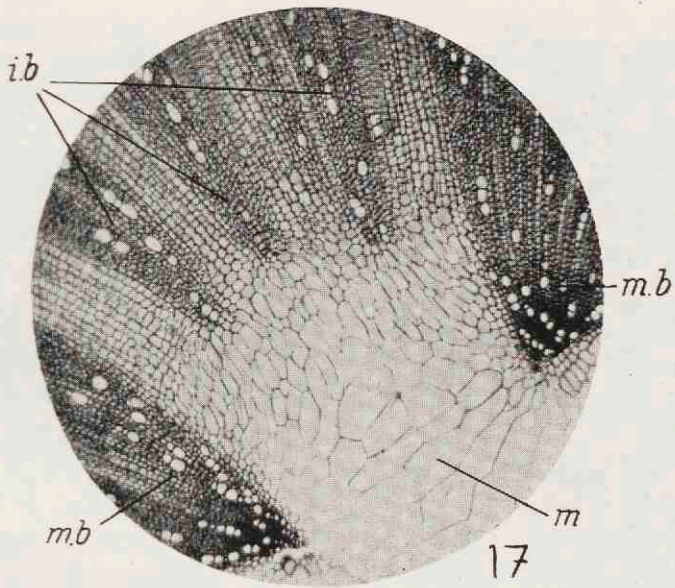
Zoals reeds blijkt uit de beschrijving van de kiemplant, vinden we in het eerste internodium aparte vaatbundels, gescheiden door parenchymatische mergstralen.

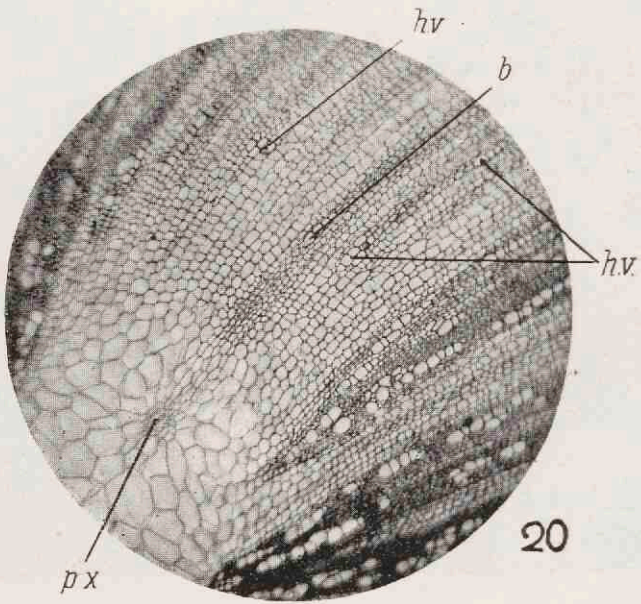
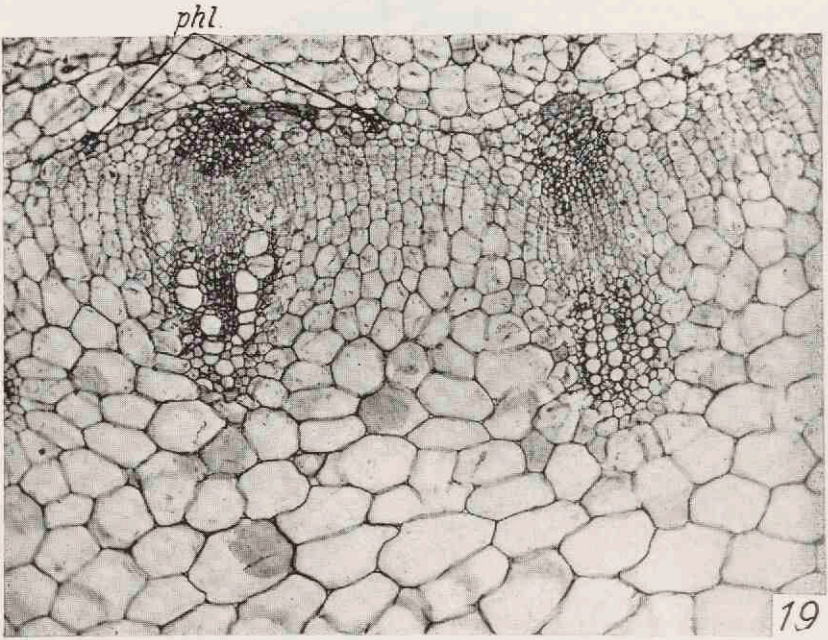
Foto 18 geeft een doorsnede door het eerste internodium van een plant, waarvan het hypocotyl  $1\frac{1}{2}$  cm lang is, het eerste internodium  $\frac{3}{4}$  cm.

---

FOTO 17. *Bidens chrysanthemoides*. Hypocotyl. Vergr. 30 ×. m.b. = mediane cotylenbundels; i.b. = bundels, die door het interfasciculaire cambium gevormd zijn; m. = merg.

FOTO 18. *Bidens chrysanthemoides*. Eerste internodium. Vergr. 70 ×. p.b. = procanbiale bundels.





De dikte van het eerste internodium is bijna 2 mm. De gehele coupe toont ons zestien goed ontwikkelde bundels (waarvan er 10 op de foto zichtbaar zijn) en in de brede, parenchymatische mergstralen er tussen bevinden zich procambiale bundels, die spoedig het phloëm van kleinere bundels zullen vormen.

Bij een plant, waarvan de stengel 10 cm. hoog is en waarvan behalve het hypocotyl 3 internodiën zich gestrekt hebben, heeft het interfasciculaire cambium zich in het eerste internodium reeds ontwikkeld en we vinden hier dus een doorlopende cambiumring, zoals foto 19 aantoont.

De onderlinge afstand tussen de bundels is hier aanmerkelijk toegenomen. De procambiumbundels in de mergstralen hebben zich omgevormd tot phloëm; op verschillende plaatsen is er ook hout tegenover gevormd, zodat ook het aantal volledige bundels is uitgebreid. Tussen phloëmbundels en grote vaatbundels blijven echter brede parenchymatische mergstralen. Het interfasciculaire cambium vormt hier voorlopig parenchym. Maar ook het cambium van de bundels van het eerste bladpaar vormt een tijd lang niets dan parenchym, zodat in oudere stadia het primaire xyleem een heel eind verwijderd is van het secundaire xyleem.

Beschouwen we een doorsnede door het eerste internodium van een reeds bloeiende plant, dan zien we, dat het interfasciculaire cambium niet alleen verhout parenchym, maar ook vaten heeft gevormd. Nieuwe bundels liggen in de oorspronkelijke parenchymatische mergstralen.

Foto 20 geeft een dwarscoupe door het midden van het eerste internodium van bedoelde plant. De dikte van de stengel is hier  $1\frac{1}{4}$  cm.

In het midden van de foto zien we een bundel afkomstig van het eerste blad. Zeer duidelijk is in deze bladspoor het primaire xyleem

FOTO 19. *Bidens chrysanthemoides*. Eerste internodium. Vergr. 70  $\times$ . phl. = phloëmbundels.

FOTO 20. *Bidens chrysanthemoides*. Eerste internodium. Vergr. 30  $\times$ . b. = bladspoor van het eerste blad; p.x. = primair xyleem van deze bundel; h.v.  $\times$  vaten, gevormd door het interfasciculaire cambium.



afgescheiden van het secundaire hout door parenchym, dat door het fasciculaire cambium gevormd is. In de oorspronkelijke brede mergstralen aan weerszijden van deze bundel heeft het interfasciculaire cambium eerst parenchym gevormd, maar later ook secundaire bundels, waarin de houtvaten gemakkelijk te onderscheiden zijn.

#### C. Samenvatting.

Bij *Bidens* zijn in jonge toestand zowel van hypocotyl als van internodiën aparte vaatbundels aanwezig, die gescheiden zijn door parenchymatische mergstralen. In deze mergstralen ontstaat later het interfasciculaire cambium, dat behalve parenchym ook transportweefsel vormt.

De uitspraak van KOSTYTSCHEW: het interfasciculaire cambium vormt bij *Bidens* niets anders dan parenchym is dus ook foutief.

## HOOFDSTUK VI.

### Bouw en secundaire diktegroei van *Carthamus tinctorius*. L.

#### I. Bouw van de kiemplant.

Ook GÉRARD (1881) en CHAUVEAUD hebben het hypocotyl van jonge *Carthamus*planten onderzocht. Ze letten hierbij vooral op het bundelverloop en de ontwikkeling der vaten.

Bij de door mij onderzochte kiemplant is alleen het hypocotyl gestrekt. Het is 1 cm lang en ruim 2 mm dik.

Aan het vegetatiepunt zijn reeds vier blaadjes aanwezig. De twee onderste bladeren zijn nagenoeg op dezelfde hoogte aan de stengel bevestigd, terwijl het derde blad iets lager is ingeplant dan het vierde.

De internodiën zijn nog zeer kort. Uit elk blad treden drie procambiumbundels in de stengel. Alleen de mediane bundels van het eerste bladpaar hebben enkele houtvaten gevormd.

De bundels differentiëren zich op de gewone wijze naar beneden in de primaire meristeemring.

Onder in het eerste internodium beginnen de mergstralen parenchymatisch te worden, zodat de ring zich oplost in aparte bundels.

Vanuit elk cotyl komen ook drie bundels, namelijk één mediane en twee laterale bundels. De mediane bundel bestaat in de basis van het cotyl uit één xyleem, waartegen aan de buitenkant twee phloëembundels liggen (fig. 12, I).

Hoe meer de mediane bladspoor van het cotyl de kring van bundels in de onderste knoop nadert, hoe meer ook het xyleem zich gaat splitsen. De twee helften van de bundel draaien nu zo om het primaire xyleem, dat de beide phloëembundels hoe langer hoe verder uiteen komen te liggen (fig. 12, II).

Ondertussen verenigen de aan elkaar grenzende zijbundels der beide cotylen zich twee aan twee tot één laterale bundel en zo treden dus van de cotylen uit vier bladsporen in de stengel, namelijk twee dubbelbundels uit de middennerfen en twee laterale bundels (fig. 12, II en III).

Daar de cotylen kruisgewijs staan met het eerste bladpaar, splitsen de mediane bundels van deze bladeren zich ieder in de onderste

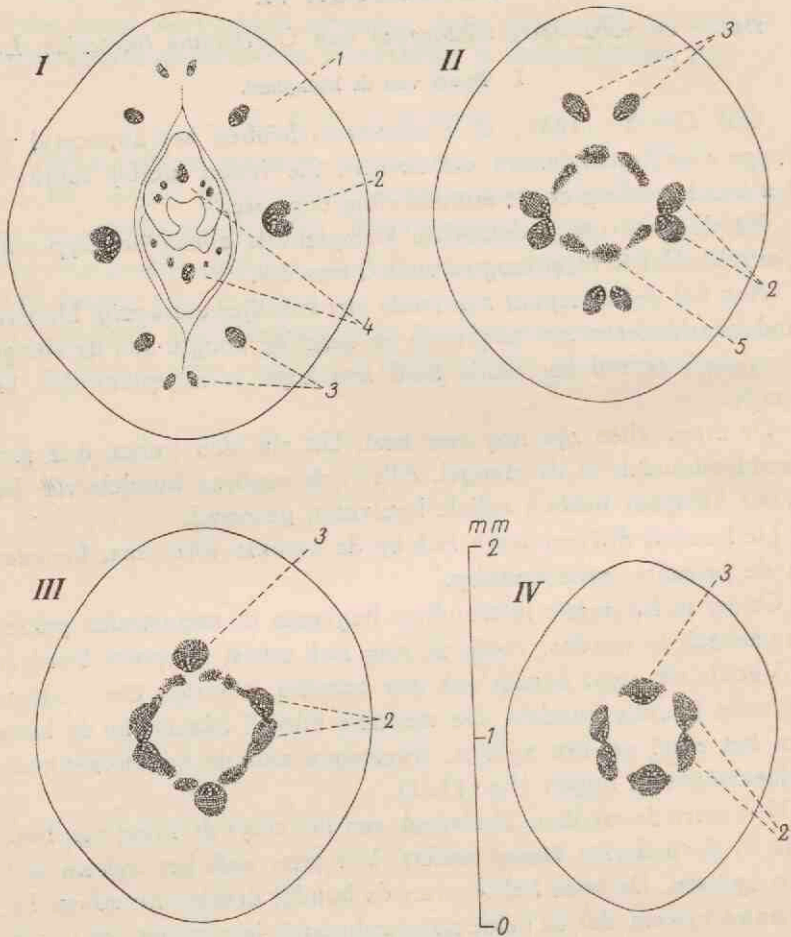
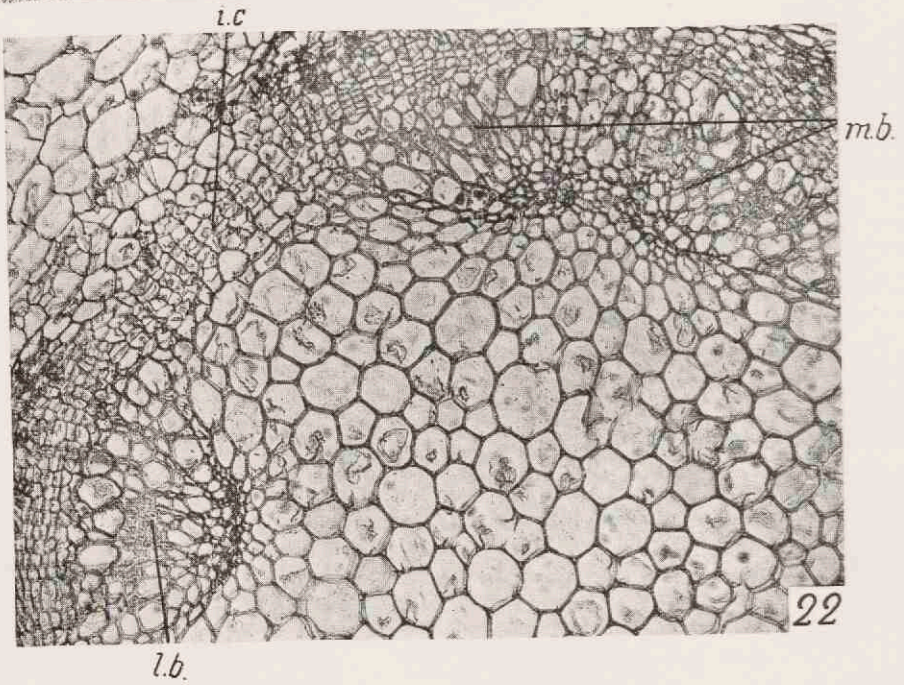
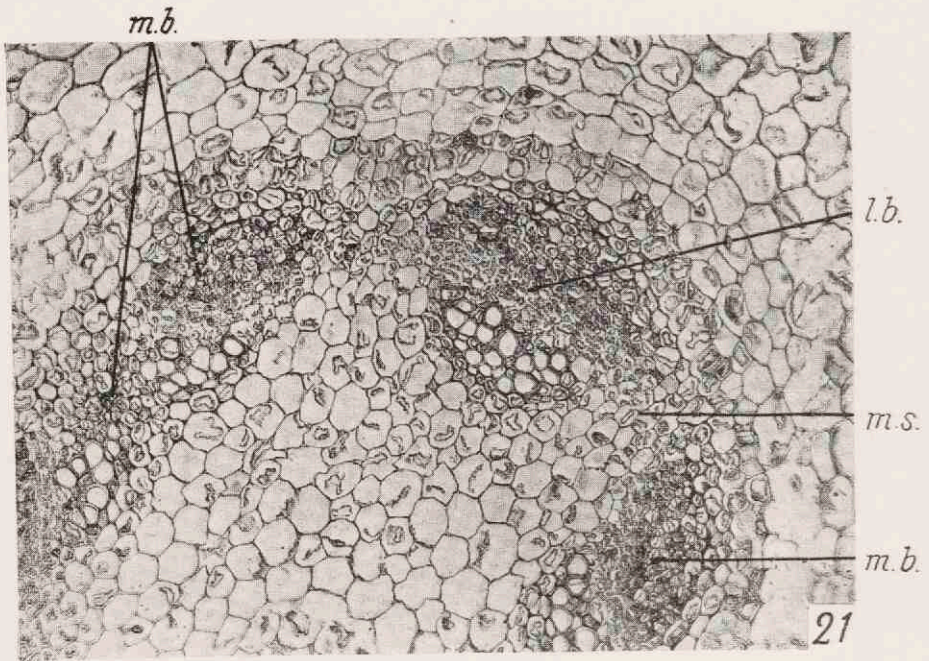


FIG. 12. Dwarsdoorsneden, gemaakt op verschillende hoogten door een *carthamus*skiemplant. 1. aaneengegroeide bases der cotylen; 2. mediane cotylenbundels; 3. laterale cotylenbundels; 4. eerste bladpaar; 5. middenbundel van het eerste blad.

knoop in twee takken, die uiteenwijken om plaats te maken voor de laterale cotylenbundels (fig. 12, II en III).



De bundels afkomstig van het eerste internodium lopen in schuine richting naar beneden en versmelten betrekkelijk spoedig met de cotylenbundels, zodat we op lagere dwarsdoorsneden door het hypocotyl vier grote bundels zien, gescheiden door parenchymatische mergstralen (fig. 12, IV).

## II. Secundaire diktegroei.

### A. Hypocotyl van *Carthamus tinctorius*.

Een dwarscoupe door het hypocotyl van een plantje, waarvan alleen de cotylen goed ontwikkeld zijn en waarvan het hypocotyl een lengte heeft van ongeveer  $1\frac{1}{2}$  cm, vertoont, als boven reeds gezegd is, vier bundels.

Foto 21 geeft een gedeelte van deze doorsnede.

Bij m.b. links is te zien, hoe de mediane cotylenbundel zich gesplitst heeft en hoe de beide helften om het primaire xyleem uiteen zijn gedraaid. Rechts boven bij l.b. bevindt zich een der laterale cotylenbundels.

Aan beide kanten van deze bundel zijn brede parenchymatische mergstralen. Bij *Carthamus* is de grens tussen centrale cylinder en schors zeer scherp.

Bij een plantje waarvan het hypocotyl  $2\frac{1}{2}$  cm lang is en het eerste en tweede internodium respectievelijk 3 en 2 cm, is reeds in het hypocotyl een doorlopende cambiumring aanwezig.

Op foto 22 is te zien, hoe de brede parenchymatische mergstraal tussen de laterale en mediane cotylenbundels is overbrugd door het interfasciculaire cambium. Vergelijken wij nu hiermede een doorsnede door het 4 mm dikke hypocotyl van een plant, waarvan de stengellengte 24 cm bedraagt (foto 23), dan bemerken we, dat dit interfasciculaire cambium ook vaatbundelweefsel heeft gevormd, zodat een doorlopende houtring aanwezig is.

FOTO 21. *Carthamus tinctorius*. Hypocotyl. Vergr. 200  $\times$ . m.b. = gepaarde mediane cotylenbundel; l.b. = laterale cotylenbundel; m.s. = parenchymatische mergstraal.

FOTO 22. *Carthamus tinctorius*. Hypocotyl. Vergr. 170  $\times$ . m.b. = mediane cotylenbundel; l.b. = laterale cotylenbundel; i.c. = interfasciculair cambium.

### B. Internodiën van *Carthamus tinctorius*.

Foto 24 is een dwarscoupe door het midden van het eerste internodium van dezelfde plant, waarvan de doorsnede door het hypocotyl is afgebeeld op foto 22.

Terwijl dus in het hypocotyl reeds een gesloten cambiumring aanwezig is, vinden we in het eerste internodium nog aparte vaatbundels, die van elkaar gescheiden zijn door parenchymatische mergstralen.

Bij een oudere plant, waarvan lengte van hypocotyl en internodiën respectievelijk 2, 3, 5 en 2 cm bedraagt, zien we op de dwarsdoorsnede van het eerste internodium, dat nu ook hier in de mergstralen het interfasciculaire cambium is gevormd en reeds zijn werkzaamheid begonnen is (foto 25).

Het eindstadium van de secundaire diktegroei van het eerste internodium is afgebeeld op foto 26. Ook hier is gemakkelijk aan te tonen, dat het interfasciculaire cambium secundair xyleem heeft gevormd, waar grote en wijde vaten in voorkomen, zodat hier een massief houtweefsel is gevormd.

### C. Samenvatting.

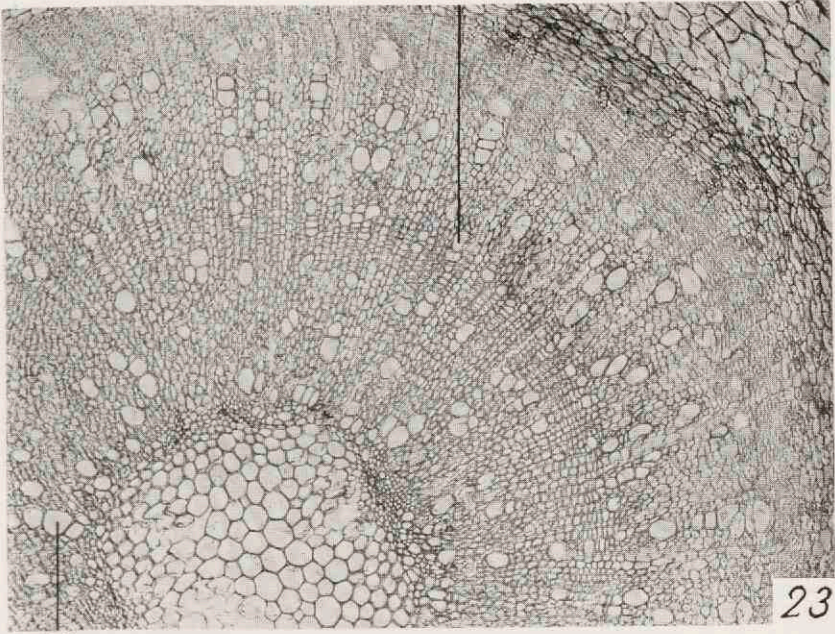
*Carthamus tinctorius* is een plant, die wat zijn primaire bouw betreft behoort bij het type A. 2. van KOSTYTSCHEW. Ook hier vinden we eerst aparte vaatbundels gescheiden door parenchymatische mergstralen. Later ontstaat in deze mergstralen het interfasciculaire cambium, dat zowel in hypocotyl als internodiën ook transportweefsel vormt.

---

FOTO 23. *Carthamus tinctorius*. Hypocotyl. Vergr. 73 X. i.x. = hout, gevormd door het interfasciculair cambium.

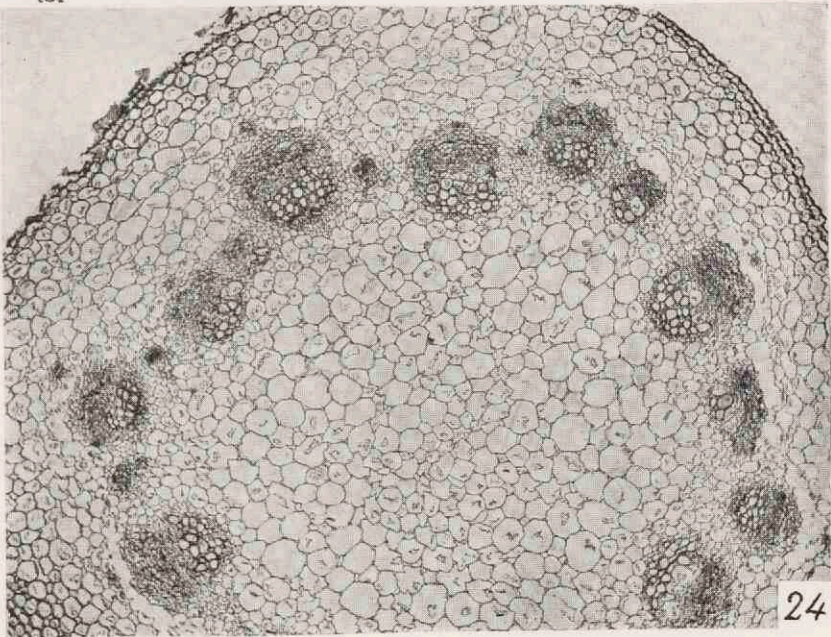
FOTO 24. *Carthamus tinctorius*. Eerste internodium. Vergr. 70 X.

*ix*

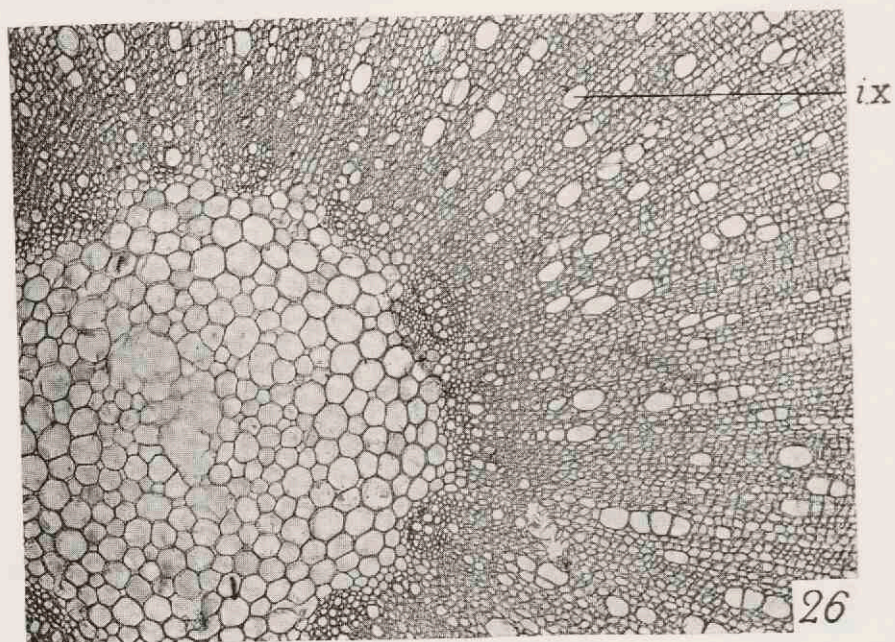
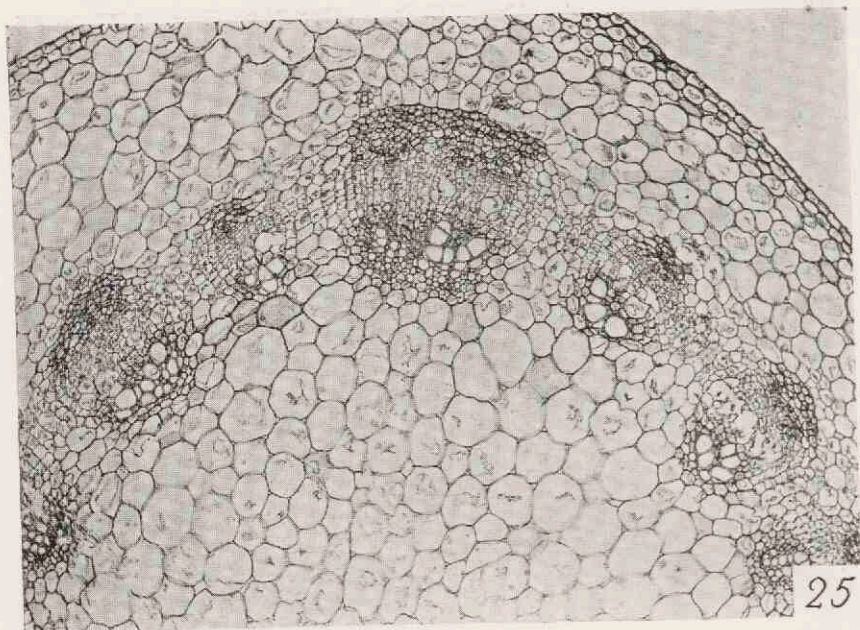


*ix*

23



24





## ALGEMENE SAMENVATTING.

Bij alle onderzochte planten (*Helianthus annuus* L., *Ricinus communis* L., *Bidens chrysanthemoides* Michx. en *Carthamus tinctorius* L., ontstaan uit de primaire meristee-ring van het stengelvegetatiepunt aparte vaatbundels, terwijl het tussenliggende weefsel parenchymatische mergstralen vormt.

We vinden hier dus zowel in het hypocotyl als in de internodiën in jonge toestand op dwarsdoorsnede een kring van aparte vaatbundels, die gescheiden zijn door parenchymatische mergstralen. In deze mergstralen ontwikkelt zich later het interfasciculaire cambium, dat niet alleen parenchym vormt, maar ook transportweefsel.

De bewering van KOSTYTSCHEW omtrent de secundaire diktegroei van kruidachtige planten met interfasciculair cambium, die bevestigd werd door ALEXANDROV en ALEXANDROVA, voor wat betreft *Helianthus annuus* en *Ricinus communis*, is dus gebleken niet juist te zijn.

Zo is dus het schema van SACHS voor deze groep van planten nog steeds geldig.

Dat sommigen (FLOT (1890) en HELM (1932) zeggen, dat genoemd schema, wat betreft de internodiën van *Ricinus*, niet juist is, daar in de stengeltop geen kring van gelijke bundels aanwezig is, vindt waarschijnlijk zijn oorzaak in het feit, dat zij uit het oog verliezen, dat SACHS voor zijn schema begrijpelijkerwijs een zeer eenvoudig voorbeeld heeft gezocht. Hij vond dit terecht in het hypocotyl van *Ricinus*. De bouw van de internodiën is inderdaad veel ingewikkelder, hoewel de secundaire diktegroei hier, zoals uit het voorgaande blijkt, in principe gelijk is aan die van het hypocotyl.

Dat het interfasciculaire cambium transportweefsel kan vormen, hoeft geen bevreemding te wekken. Waar zelfs uit de mergcellen

---

FOTO 25. *Carthamus tinctorius*. Eerste internodium. Vergr. 70 ×.

FOTO 26. *Carthamus tinctorius*. Eerste internodium. Vergr. 67 ×. i.x. = vaten, gevormd door het interfasciculaire cambium.

bij *Ricinus* (MÖBIUS 1887, ALEXANDROV en ALEXANDROVA 1926) en verder in zeer veel andere gevallen (zie SOLEREDER 1899 en 1908) nieuwe vaten kunnen ontstaan, is het alleszins begrijpelijk, dat het mergstraalweefsel, dat uit de primaire meristeemring ontstaat, de potentie om transportweefsel te vormen toch zeker in de eerste plaats behoudt.

Of in de mergstralen van sommige klimmende of windende planten ook nieuw transportweefsel ontstaat, heb ik niet nagegaan. Wel is overbekend, dat bij planten van het *Aristolochia*-type geen doorlopende houtring in de stengel gevormd wordt.

## Literatuurlijst

- ALEXANDROV, W. G. und O. G. ALEXANDROVA. 1926. Ueber Konzentrische Gefässbündel im Stengel von *Ricinus communis*. *Botan. Archiv*. 14.
- ALEXANDROV, W. G. 1929. Beiträge zur Kenntnis des Gefässbündels der dikotylen Krautpflanze. *Berichte d. deutsch. Bot. Ges.* 47.
- ALEXANDROV, W. G. und O. G. ALEXANDROVA. 1929 a. Ueber die Struktur verschiedener Abschnitte ein und desselben Bündels und den Bau von Bündeln verschiedener Internodien des Sonnenblumenstengels. *Planta* 8.
- ALEXANDROV, W. G. und O. G. ALEXANDROVA. 1929 b. Gefässstengelbündel der Sonnenblumen als dem Objekt der Experimentalanatomie. *Botan. Archiv* 25.
- BARTHELMESZ, A. 1925. Ueber den Zusammenhang zwischen Blattstellung und Stelenbau unter besonderer Berücksichtigung der Koniferen. *Botan. Archiv* 37.
- BARY, A. DE. 1877. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne.
- BERTHOLD, G. 1898. Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. Teil I.
- BOODLE, L. A. 1902. On Lignification in the Phloem of *Helianthus annuus*. *Annals of botany* 16.
- BOODLE, L. A. 1906. Lignification of phloem in *Helianthus*. *Annals of botany* 20.
- CARSTENS, C. 1931. Das Dickenwachstum der Gymnospermen und holzigen Dikotyledonen. *Beih. z. Bot. Centralbl.* 48.
- CHAUVEAUD, G. 1911. l'Appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. *Annales d. Sc. Nat. sér.* 9, 13.
- EAMES, A. J. 1911. On the origin of the herbaceous type in the Angiosperms. *Annals of bot.* 25.
- FITTING. 1921. *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*. 15. Aufl.

- FLOT, L. 1890 Recherches sur la structure comparée de la tige des Arbres. *Revue gén. de bot.* 2.
- FRANK, B. und A. TSCHIRCH. 1890. *Wandtafeln für den Unterricht in der Pflanzenphysiologie.*
- GAUCHER, L. 1902. Recherches anatomiques sur les Euphorbiacées. *Ann. d. Sc. Nat. sér. 8, T. 15.*
- GÉRARD, R. 1881. Recherches sur le passage de la racine à la tige. *Ann. d. Sc. Nat. sér. 6, T. 11.*
- GOEBEL, K. 1923. *Organographie der Pflanzen.*
- HABERLANDT, G. 1918. *Physiologische Pflanzenanatomie.* 5. Aufl.
- HALLIER, H. 1905. Ein zweiter Entwurf des natürlichen (phylogenetischen) Systems der Blütenpflanzen. *Ber. d. d. bot. Ges.* 23.
- HANSTEIN, J. 1858. Über den Zusammenhang der Blattstellung mit dem Bau des dikotylen Holzringes. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1.
- HELM, J. 1932. Untersuchungen über die Differenzierung der Sprossscheitelmeristeme von Dikotylen unter besonderer Berücksichtigung des Procambiums. *Planta* 15.
- JEFFREY, E. 1917. *The Anatomy of Woody Plants.*
- KARSTEN, H. 1847 (1849). *Die Vegetationsorgane der Palmen.* *Abh. d. Kön. Ak. d. Wiss. Berlin.*
- KOSTYTSCHEW, S. 1922. Der Bau und das Dickenwachstum der Dikotylenstämme. *Ber. d. d. bot. Ges.* 40.
- KOSTYTSCHEW, S. 1924. Der Bau und das Dickenwachstum der Dikotylenstämme. *Beih. z. bot. Centralbl.* 50.
- KRAUS, C. 1881. Untersuchungen über innere Wachstumsursachen und deren künstliche Beeinflussung. *Forsch. a. d. Geb. der Agrikultur-Physik* 4.
- LENOIR, M. 1920. Evolution du tissu vasculaire chez quelques plantes de Dicotylédones. *Ann. d. Sc. Nat. sér. 10, T. 2.*
- MÖBIUS, M. 1887. Über das Vorkommen concentrischer Gefäßbündel mit centralem Phloem und peripherischem Xylem. *Ber. d. d. bot. Bes.* 5.
- MOELLER. 1876. Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Holzes. *Denkschr. d. Wiener Ak.* 36.
- MOHL, H. VON. 1858 Ueber die Cambiumschicht des Stammes der

- Phanerogamen und ihr Verhältnis zum Dickenwachstum des-  
selben. *Botan. Zeit.* 16.
- NÄGELI, C. v. 1858. Das Wachsthum des Stammes und der Wurzel  
bei den Gefässpflanzen und die Anordnung der Gefässstränge  
im Stengel. *Beitr. z. wiss. Bot.*
- NÄGELI, C. v. 1868. Das Dickenwachsthum des Stengels und die  
Anordnung der Gefässstränge bei den Sapindaceen. *Beitr. z.  
wiss. Bot.*
- PETERS, L. 1897. Beiträge zur Kenntnis der Wundheilung bei *He-  
lianthus annuus* und *Polygonum cuspidatum* Sieb. et Zuccar.  
*Diss. Göttingen.*
- ROTHERT, W. 1885. Vergleichend-anatomische Untersuchungen  
über die Differenzen im primären Bau der Stengel und Rhi-  
zome krautiger Phanerogamen, nebst einigen allgemeinen Be-  
trachtungen histologischen Inhalts. *Diss. Dorpat.*
- ROTHERT, W. 1913. Gewebe der Pflanzen. *Handwörterb. der Na-  
turwiss.* 4.
- RÜBEL, E. 1920. Experimentelle Untersuchungen über die Bezieh-  
ungen zwischen Wasserleitungsbahn und Transpirationsver-  
hältnissen bei *Helianthus annuus* L. *Beih. z. bot. Centralbl.* 37.
- SACHS, J. 1874. *Lehrbuch der Botanik.* 4. Aufl.
- SACHS, J. 1882. *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.*
- SANIO, C. 1863. Vergleichende Untersuchungen über die Zusam-  
mensetzung des Holzkörpers. *Botan. Zeit.* 21.
- SANIO, C. 1864. Über endogene Gefässbündelbildung. *Botan.  
Zeit.* 22.
- SANIO, C. 1865. Einige Bemerkungen in Betreff meiner über Ge-  
fässbündeldifferenzierung geäußerten Ansichten. *Botan.  
Zeit.* 23.
- SÁRKÁNY, A. 1934. Die Entwicklung des Leitungssystems bei *Rici-  
nus communis*. *Botanikai Közlemények.* 31.
- SCHACHT, H. 1856. *Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der  
Gewächse.* Erster Theil.
- SCHOUTE, J. 1902. *Die Stelär-Theorie.* *Diss. Groningen.*
- SCHRÖDER, W. 1912. Zur experimentellen Anatomie von *Helianthus  
annuus* L. *Diss. Göttingen.*

- SCOTT, F. M. and H. M. SHARSMITH. 1933. The transition region in the seedling of *Ricinus communis*: A physiological interpretation. Amer. Journ. of Bot. 20.
- SINNOTT, E. W. and I. W. BAILEY. 1914. Investigations on the phylogenie of the Angiosperms: No. 4. The orgin and dispersal of herbaceous Angiosperms. Annals of Bot. 28.
- SINNOTT, E. W. and I. W. BAILEY. 1922. The significance of the „Foliar Ray“ in the evolution of herbaceous Angiosperms. Annals of bot. 36.
- SOLEREDER, H. 1899 und 1908. Systematische Anatomie der Dicotyledonen.
- THODAY, D. 1922. On the organization of growth and differentiation in the stem of the sunflower. Annals of bot. 36.
- VÖCHTING, H. 1873/1874. Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Rhipsalideen. Jahrb. f. wiss. Botanik 9.
- VÖCHTING, H. 1908. Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers.
- WIELER, A. 1887. Beiträge zur Kenntnis der Jahresringbildung und des Dickenwachstums. Jahrb. f. wiss. Botanik 18.

## STELLINGEN.

### I.

Ten onrechte beweert KOSTYTSCHEW, dat het interfasciculaire cambium geen transportweefsel kan vormen.

(Beih. z. bot. Centralbl. 1924)

### II.

De beschrijving, die ALEXANDROV en ALEXANDROVA geven van de dwarsdoorsnede van het *Helianthushypocotyl*, is foutief.

(Botan. Archiv. 1929)

### III.

De bewering van ALEXANDROV en ALEXANDROVA: „In de stengel van *Helianthus* is — tenminste tot aan het hypocotyl — geen interfasciculair cambium”, is onjuist.

(Planta 1929)

### IV.

Het praktische nut van het vaststellen van de kritische dagen, voor het uitbreken van de aardappelziekte, zal eerst dan volledig zijn, als men de weersomstandigheden na deze dagen van te voren kan bepalen.

### V.

De bewering, dat jonge aardappelplanten minder vatbaar zijn voor de aardappelziekte dan oude planten, is niet afdoende bewezen.

### VI.

De mening van Miss ARBER, dat vaatbundels in een bloem nooit rudimenten kunnen zijn van verdwenen bloemdelen, is niet juist.

(The New Phytologist 1933)

VII.

De *Graptolithen* behoren bij de *Bryozoën*.

VIII.

Het verschijnsel van eutelie, dat de *Nematoden* vertonen, moet als een secundaire beperking van de organisatie worden opgevat.

IX.

Uit de proefresultaten van ROMIJN mag men niet concluderen, dat het pancreassap van *Sepia* een esterase is.

(C. Romijn, dissertatie 1935)

X.

Het is gewenst, dat het aantal wekelijkse lessen voor plant- en dierkunde voor de opeenvolgende leerjaren van de H.B.S. B wordt bepaald op 3, 2, 0, 2 en 2.

















U  
19