

CAMBIUMWERKZAAMHEID EN GROEISTOF

door

C. A. REINDERS—GOUWENTAK

(Laboratorium voor Algemene Plantkunde, Wageningen)

De cellen van het hout-bastcambium zijn 's winters van geheel andere aard dan 's zomers. Aan het begin van de rustperiode, dus aan het eind van de zomer, gaat hun protoplasma van het sol stadium over in het gel stadium. De osmotische druk van het celvocht wordt hoger, vermoedelijk geheel of ten dele ten gevolge van het waterverlies uit de vacuole. De cellen zien er niet zeer turgescerend uit en hun protoplasma maakt een donkere indruk; de bestanddelen van de protoplast zijn in de levende, ongekleurde cel vaak goed te onderkennen (PRIESTLEY, 1930). De celwanden zijn tijdens de rusttoestand meestal dikker dan tijdens de werkzaamheid van het cambium, doordat er aan het einde van het groeiseizoen een ~~tertiaire~~ verdikkingslaag ~~van hemisfeerale~~ tegen de secundaire laag wordt afgezet. Dit gebeurt meestal ongelijkmatig, zodat de ~~tertiaire~~ wand duidelijke stippelkanalen vertoont. Doordat deze kanalen niet overal even breed zijn, heeft de wand van een cambiumcel in de winter vaak het uiterlijk van helderwitte korreltjes, aaneengeregen door de plekjes niet-verdikte wand.

In het vroege voorjaar, soms lang voordat de knoppen zwellen, komt het protoplasma weer in het sol stadium. Het protoplasma wordt wederom vloeibaar en doorzichtig helder. In levende toestand zijn de verschillende onderdelen van de protoplast vrijwel niet waarneembaar; zij worden pas zichtbaar na fixatie en kleuring (PRIESTLEY, 1930). De tertiaire laag wordt opgelost en alle wanden zijn weer dun en plastisch geworden. In dit stadium laat de bast gemakkelijk los van het hout.

Tegenwoordig weten we, dat de telken jare hernieuwde cambiumwerkzaamheid hierop berust, dat de knoppen groeistof gaan leveren, iets wat zij tijdens de winterrust niet doen. ZIMMERMANN (1936) en SÖDING (1937, 1940), die met behulp van de *Avana*-toets in verschillende tijden van het jaar de aanwezigheid van groeistof in takken en cambium nagingen, vonden deze in de winter vrij van groeistof. Pas als de knoppen werkten, kon weer groeistof in knoppen, takken en cambium aangetoond worden.

We weten tegenwoordig tevens, dat het cambium, voordat het voor groeistof gevoelig kan worden, uit de rust moet zijn en hebben reden te vermoeden, dat bij dit opheffen van de winterrust een hormoon een rol speelt (1941). Evenals in plaats van het auxine, in proeven een kunstmatige groeistof gebruikt kan worden, is het mogelijk het nog onbekende hormoon door een stof als aethyleenchlorhydrine te vervangen. Destijds heb ik in een voordracht (Kruidk. Arch. 1941) de benaming egeirine voorgesteld voor de hypothetische stof, die het ontwakken van het cambium veroorzaakt. Hier is tegen, dat we de stof niet als zodanig in handen hebben, maar geldt dit bezwaar niet evenzeer voor het florigeen en wie zou deze of een andere naam voor het bloeihormoon nog willen missen; het voorkomt veel nodeloze omschrijving.

Het cambium begint soms reeds vóór het zwellen of uitlopen der knoppen weer te delen. Dit hangt af van de wijze van ligging der vaten. Wat dit laatste betreft, kunnen we twee typen onderscheiden, kringporig hout en hout met verspreide vaten. In het eerstgenoemde type maakt het cambium eerst een of slechts enkele kringen van wijde vaten om daarna in de rest van de groeiing plotseling veel kleinere vaten te vormen (fig. 1), terwijl in het hout met verspreide vaten gedurende het groeiseizoen door de gehele groeiing vaten van onderling niet zeer verschillende wijdte gevormd worden (fig. 2), zodat, hoewel soms aanwezig, het verschil in vaatgrootte bij het voorjaars- en het najaars-hout toch niet zo opvallend is, als bij het kringporige hout. Het verschijnsel der kringporigheid (eik, *Robinia*, es, *Rhus* e.v.a.) komt in de gematigde luchtstroken vaker voor dan in de tropen, maar ontbreekt hier toch ook niet (djati).

De hervatting van de cambiumwerkzaamheid nu, geschiedt in de beide typen van hout in een verschillend stadium der knoppen. Terwijl in het hout met verspreide vaten geen cambiumwerking is, voordat de knoppen bezig zijn uit te lopen, hebben er in het kringporige hout reeds delingen plaats en is er al differentiatie opgetreden, lang voordat uitwendig aan de knoppen waarneembaar is, dat ze werken (COSTER, 1927). HUBER (1935) onderzocht het verband tussen de vorming van vaten en de tijd van uitlopen der knoppen nader. De vroegtijdige vorming van nieuwe vaten bleek voor kringporig hout een noodzakelijke levensvoorwaarde te zijn, daar de grote vaten van vorige jaarringen nagenoeg alle onbruikbaar waren geworden en het watervervoer door de veel kleinere vaten van het zomerhout, voor zover deze vrij van thyllen zijn, zeker niet voldoende zou zijn om aan de behoefte der uitlopende knoppen te voldoen. Voor de houtsoorten met verspreide vaten ligt de zaak anders; bij deze worden op zijn hoogst hier en daar de vaten door thyllen onbruikbaar. Voor deze bomen is het uitlopen voordat er nieuwe vaten gevormd zijn, dan ook geen bezwaar.

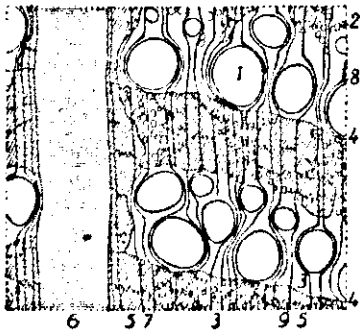


Fig. 1. Eikenhout dwars. 1 wijd voorjaarsvat van de vaatkring, 2 nauw vat van het zomerhout, 3 radiale stroken van vaattracheiden, waarin de grote en kleine vaten liggen. 4 jaargrens, 5 grondweefsel (libriform) met smalle, afgebroken mergstraal, 6 brede mergstraal, 7 en 8 smalle mergstraal, 9 houtparenchym (Volgens REINDERS).

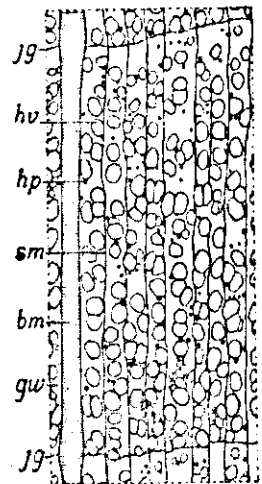


Fig. 2. Beukenhout dwars. 1g jaargrens, hv houtvat, hp houtparenchym, sm smalle mergstraal, bm brede mergstraal, gw grondweefsel (vezeltracheiden).

Neemt men de knoppen weg, voordat zij de invloed, die zij kennelijk op de cambiumwerkzaamheid hebben, kunnen doen gelden, dan heeft er geen houtvorming plaats. Zelfs als men hiermede te laat is, of als geregenereerde knoppen te laat ontdekt worden (COSTER, 1927) dan nog is het mogelijk de begonnen cambiumwerkzaamheid te doen ophouden, door de knoppen weg te nemen, mits hun invloed niet te lang geduurd heeft.

Het was ook COSTER, die als eerste de gedachte uitsprak, dat genoemde invloed van de knoppen zou berusten op de aanwezigheid van een hormoon. Natuurlijk kon hij in 1927 hier toe niet komen op grond van proeven met groeistoffen, maar een uitvoerige bestudering van de oudere literatuur, benevens nawerken van de proeven van JOST (1891; 1893) e.a. en eigen proeven over de invloed van ontknopen, ontbladeren, ringen, licht en duisternis, verzamelen van gegevens (in de tropen) over bladval en uitlopen van knoppen op de diktegroei bij loofafwerpende en bij altijd groene bomen, bracht hem tot het aannemen van een prikkel of een stof, die van de zwellende knoppen en, in kringporig hout, van de uitwendig nog niet zichtbaar werkende knoppen uitgaande, het cambium tot nieuwe werkzaamheid aanzet. Tegenwoordig weten wij, dat de onderstelling van COSTER juist was.

Toen de kunstmatige groeistoffen eenmaal ter beschikking stonden, kon men het onderzoek van de andere zijde aanvatten door rechtstreeks groeistof toe te dienen. SNOW (1935) deed dit als eerste. Hij bracht heteroauxine op gedecapiteerde stengels van kiemplanten van de zonnebloem en zag cambiumdelingen optreden, terwijl dit in met water behandelde stengels niet plaats vond. Het nieuwgevormde hout was practisch niet gedifferentieerd en was ook niet verder dan enige millimeters onder de behandelde sneevlakte aanwezig, maar het effect als zodanig was duidelijk genoeg. Hiermede was dan ook aangetoond, dat veroorzaken van deling en differentiatie der cambiumcellen aan de vele, toen reeds bekende, werkingen van groeistof kon worden toegevoegd. Bovendien werd kort daarna door anderen hetzelfde voor het cambium van bomen gepubliceerd (1935—1937). Op drie plaatsen op de wereld, in Canada (BROWN en CORMACK), in Duitsland (SÖDING) en in Nederland bleek dit werk tegelijkertijd aan de gang te zijn. Hoewel het resultaat kwalitatief en quantitatief wel groter was, dan bij de kiemplantjes van SNOW, gelukte het bij deze eerste pogingen toch niet hetzelfde effect te bereiken, als in de natuur bij het uitlopen der knoppen optreedt. Daar begint de cambiumwerkzaamheid vlak onder de knoppen en zet zich langzaam, doch gestadig naar beneden voort (AVERY e.a., 1937). Bij het begin der hernieuwde werkzaamheid bevindt zich dus de zone van delende cambiumcellen eerst vlak onder de knoppen, terwijl daar beneden de cambiumcellen nog in rust zijn. Het differentiëren van de nieuwe cellen tot vaten, vezels enz., volgt daarna en tenslotte vindt verdikking en eventuele verhouting der celwanden plaats. Boven in een tak kan men zodoende reeds volledig nieuw hout aantreffen, terwijl onderin nog pas de eerste celdelingen plaats vinden; het ophouden van de werkzaamheid aan het einde van het groeiseizoen gaat in dezelfde volgorde. Boven in de tak is zodoende de nieuwe groeiring eerder gereed dan onderin, en tijdens het groeiseizoen vindt men een bredere zone jong hout, al naarmate men hoger in de tak is. AVERY, BURKHOLDER en CREIGHTON (1937) hebben dit bij een paar bomen waargenomen door op enige tijdstippen de houtvorming op verschillende niveau in de tak na te gaan. De toestand op 8 Juni van een bepaald jaar door hen gevonden, is in fig. 3 afgebeeld.

Bij de eerste, bovengenoemde pogingen om hetzelfde effect kunstmatig te

verkrijgen, verplaatste de cambiumwerkzaamheid zich niet verder benedenwaarts, dan tot op ongeveer 5 cm van de behandelde plek bij alle onderzochte bomen: populier, linde, wilg, es e.a. en uitte zich verder nog op enkele andere, straks te bespreken plaatsen in de tak.

De gebruikte techniek was bij alle onderzoekers in wezen dezelfde en zeer eenvoudig. In de rusttijd werden van één- of meerjarige takken eind- en zijknoppen verwijderd; de apicale sneevlakte werd vervolgens behandeld met heteroauxine of, bij de contrôles, met water. Het spreekt vanzelf, dat proeven, die met dit doel opgezet worden, slechts gedaan kunnen worden, zolang er nog geen invloed van werkende knoppen doorheen speelt, m.a.w. slechts tijdens de winterrustperiode van de bomen. Immers dan alleen zal het mogelijk zijn om te onderzoeken of het werkelijk de kunstmatig toegevoerde groeistof is, die het cambium tot deling en de cellen van de cambiumband tot differentiatie brengt. Hebben de knoppen zelf al invloed gehad, hetgeen immers bij kringporig hout het geval kan zijn, zonder dat dit tevoren aan de toestand der knoppen te merken was, dan blijkt dit onmiddellijk, want het kleine stukje tak dat tegelijk met de eindknop verwijderd was, is gefixeerd en bewaard; is hierin reeds nieuw hout aanwezig, dan had de knop zelf al groeistof afgegeven en zijn de takken, en hiermede de gehele boom, datzelfde seizoen niet meer bruikbaar voor het onderzoek. Dit verschijnsel treedt bij uitzonderlijk zacht winterweer bij de es en waarschijnlijk wel bij meer kringporige houtsoorten, al zeer vroeg op, reeds begin Februari.

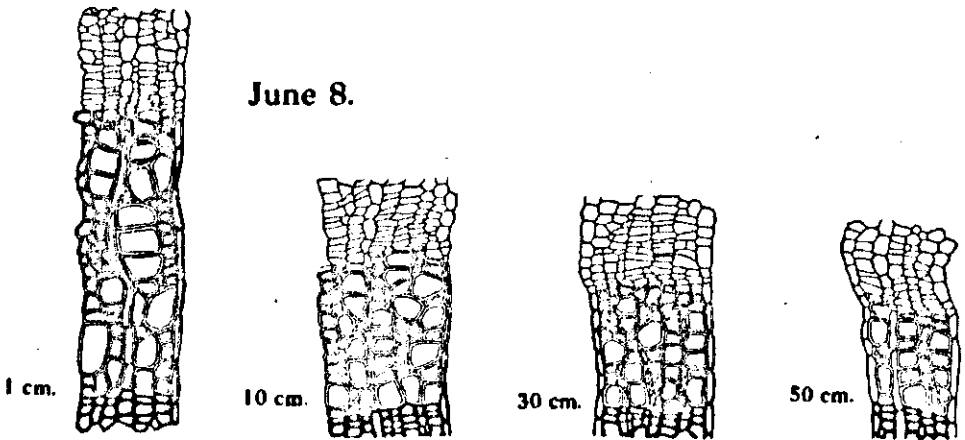


Fig. 3. Paardekastanje, tak dwars. Toestand op 8 Juni. Laatst gevormde hout van het vorige jaar onderaan, met dikke, enkele lijnen, dat van het lopende jaar daarboven, met dunne, dubbele lijnen getekend. Op 1 cm diepte een bredere zone van nieuw hout dan op 10 cm, enz. (Volgens AVERY, BURKHOLDER en CREIGHTON).

Het hout, dat zich onder invloed van kunstmatige groeistof vormde, was bij de sneevlakte, zoals te verwachten, enigszins wondhoutachtig, maar op een $1\frac{1}{2}$ cm diepte geelk het geheel op het onder natuurlijke omstandigheden gevormde. Maar, zoals reeds gezegd, het bleek, dat de cambiumwerkzaamheid zich in hoofdzaak tot het allerbovenste gedeelte van de tak beperkte; behalve dit vindt men echter ook steeds iets nieuw hout vlak boven het in water staande basale sneevlak. BROWN en CORMACK (1937), de Canadese onderzoekers, die tevens de transportbanen van de groeistof wilden nagaan en hiertoe ergens in de takken een ringwond aanlegden, zagen bovendien bij de ringwond een

weinig nieuw hout optreden. In contrôletakken hebben op al deze plaatsen op zijn hoogst enige cambiumdelingen plaats en kunnen de wanden der nieuwe, doch ongedifferentieerde cellen ook verhouten, maar èn in hoeveelheid èn in hoedanigheid is het effect niet te vergelijken met hetgeen in met groeistof behandelde takken gebeurt.

Het was dus wel zeker, dat het cambium door groeistof tot werkzaamheid wordt aangezet. Voor het feit, dat het effect maar lokaal was, gaf SÖDING (1937) een verklaring en wel deze, dat de voorwaarden, waaronder de proeven gedaan werden, te onnatuurlijk waren, een verklaring die al spoedig niet meer vol te houden was.

Terwijl ook wij hier in Nederland de eerste jaren van onze proefnemingen nooit anders dan het bovenbeschreven verschijnsel gezien hadden, kregen wij plotseling in de winter van 1938/1939 een geheel ander resultaat. Bij onze proefbomen, es en populier, vormde zich hout over de gehele lengte van de tak, bij wilg bijna over die afstand. Voor deze proeven werd dezelfde es gebruikt, die tevoren het verschijnsel slechts lokaal vertoond had. Populier en wilg waren door ons nog niet eerder onderzocht, maar behoorden wel tot de bomen, die in de reeds genoemde proeven van SÖDING (1936) en van BROWN en CORMACK (1937) slechts het locale effect gegeven hadden.

Het hout, dat zich nu in onze takken over de gehele lengte vormde — de takken waren 20—30 cm lang — was goed voorjaarshout met grote vaten, vezels, houtparenchym en mergstralen (fig. 4). De elementen waren in niets afwijkend van die, welke onder natuurlijke omstandigheden gevormd worden. Ook hier is bij de es een laag van 2 of 3 kringen grote, goed verhoute voorjaarsvaten met daartussen het houtparenchym, het grondweefsel van libriform en de mergstralen.

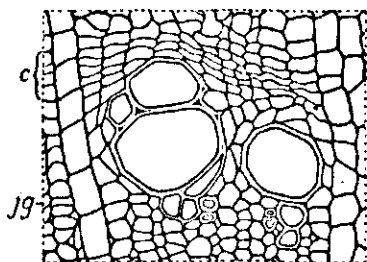


Fig. 4. Manna-es, tak dwars. Jg jaargrens met aan weerskanten resp. de grote, wijde voorjaarshoutvaten door kunstmatige behandeling met groeistof ontstaan, en nauwe vaten van het late hout van het vorige jaar, verder mergstralen, grondweefsel en houtparenchym. c cambiale gordel, ongedifferentieerde cellen, die nog tot hout- of bastcellen moeten uitgroeien. (Getekend naar orig. mikrofoto, opn. B. W. SMIT).

De proeftechniek week in niets af van de vroeger toegepaste. Ook nu werd een dosis van 100 γ heteroauxine in een lanolinepasta op het apicale sneevlak aangebracht, stonden de takken in een gematigd warme kas en werd na ongeveer een maand de proef beëindigd.

De volgende stap was een hypothese opstellen, die de beide tegengestelde proefuitkomsten kon verklaren en die tevens voor experimentele toets toegankelijk zou zijn. Dit gelukte door de reeds bekende feiten uit de literatuur en eigen, toen nog niet gepubliceerde, gegevens tijdens de diepe rust in de herfst, zorgvuldig onderling te vergelijken. Wij kwamen tot de conclusie (1940), dat groeistof wel het hormoon moest zijn, dat de cambiumwerkzaamheid veroorzaakt, maar dat het slechts zou kunnen werken, wanneer de cambiumcellen zelf niet meer in rust zijn. Hiermede sloten wij ons aan bij de opvatting van GARDNER (1929), die toen reeds opkwam tegen de oude mening, dat slechts de knoppen in rust zijn, en poneerde, dat behalve de knoppen, ook de secundaire meristemen een rustperiode doormaken. Onze hypothese was gemakkelijk te toetsen door vergelijking van hetgeen groeistof teweegbrengt bij rustende takken en op hetzelfde ogenblik bij takken-uit-de-rust. Dit werk werd met de es, *Fraxinus Ornus*, verricht.

Het bleek zeer eenvoudig om materiaal-in-rust gedurende de wintermaanden ter beschikking te hebben. Om in het wisselvallige Nederlandse klimaat niet plotseling verrast te worden door te vroeg ontwaken der takken, werd het proefmateriaal in de herfst gesneden en binnenshuis bij zo goed mogelijk constant gehouden temperatuur van 16° C bewaard. De takken bleken in het voorjaar even volledig in rust als vroeger vlak voor de proeven buiten gesneden en gaven het boven beschreven locale effect.

Om nu tegelijkertijd takken-uit-de-rust ter beschikking te hebben, bleek al evenzeer eenvoudig. Een korter of langer blootstellen van de binnenshuis bewaarde takken aan de damp van aethyleenchloorhydrine, het uit de proeven van DENNY en STANTON (1928) bekende vervroegingsmiddel, bracht het gewenste resultaat. Werden de takken nu behandeld met heteroauxine, dan vormde zich in vele gevallen hout door de gehele tak heen. Hetzelfde resultaat als afgebeeld in fig. 4 werd bereikt. Aethyleenchloorhydrine zonder daaropvolgende groeistofbehandeling had geen effect; de takken gedroegen zich als gewone watercontroles. De vervroegingsstof zelf heeft geen cambiumwerking ten gevolge en dus geen groeistofeffect (1941).

Hiermede werd de hypothese bevestigd, dat cambiumwerkzaamheid zich alleen kan ontplooiën in takken, die zich niet in de rust bevinden. Nu is het ook begrijpelijk, waarom in onze eerste proeven en in die van SÖDING en van de Canadese auteurs het effect van de groeistof alleen lokaal was. Zoals bekend, is verwonden een vervroegingsmiddel. Juist op die plaatsen nu, waar de takken verwond waren, had houtvorming plaats: bij het apicale sneevlak, bij het basale en, bij de proeven van BROWN en CORMACK, ook vlak boven en onder de ringwond, die zij op een bepaalde hoogte in de tak over een gedeelte van de omtrek hadden aangebracht.

In de proeven in het vroege voorjaar van 1938/1939 waren de esetakken kennelijk al uit de rust en gaven zodoende zonder kunstmatig vervroegd te zijn door groeistofbehandeling al hout door de gehele tak heen.

Het is een gelukkige omstandigheid, dat niet dadelijk aan het begin van het cambiumonderzoek dit resultaat bereikt is en dat de proeven van alle onderzoekers eerst bij toeval gedaan zijn met takken, die nog in rust waren. Was bij alle bijna tegelijkertijd gepubliceerde onderzoekingen het resultaat anders geweest, zeker zou men dan de noodzakelijkheid van het verbroken zijn der rust niet zo spoedig hebben ontdekt. Immers de prikkel tot nader onderzoek zou hebben ontbroken.

Intussen deed zich een nieuw probleem voor. Wij hebben gezien, dat zich

na het kunstmatig vervroegen en groeistofbehandeling voorjaarshout vormde, gelijk aan datgene, afgebeeld in fig. 4. Er vormde zich echter ook wel eens het zogenaamde overgangshout, het hout, dat in wijdte van elementen instaat tussen het in het prille voorjaar gevormde vroege hout en het in de zomer ontstaande late hout met veelal nauwe vaten en vaak smalle overige elementen, waardoor de, voor de gematigde luchtstreken zo typische, jaargrenzen ontstaan. Hoe komt het nu, dat in takken, die op dezelfde wijze behandeld zijn, eerst met vervroegingsmiddel en daarna met groeistof, nu eens voorjaars-, dan weer overgangshout ontstaat? En dat niet eens altijd over de gehele lengte, m.a.w. na kunstmatig vervroegen zagen wij ook wel slechts het reeds besproken locale effect optreden. Ook voor deze vragen kon de oplossing gevonden worden door het experiment en wel door te vergelijken de invloed van groeistof op vervroegde en niet-vervroegde takken in verschillende stadia van winterrust.

In onze proeven van 1938/1939 (gepubliceerd in 1940) waren het niet-vervroegde takken, die voorjaarshout maakten over hun gehele lengte. Door onze latere proeven weten wij, dat deze takken op natuurlijke wijze uit de rust gekomen waren. Op grond hiervan willen wij nu aannemen, dat de verschillende stadia van rust, welke men gewoon is voor de knoppen te onderscheiden, ook voor het secundaire meristeem bestaan en dat in het geval, dat er overgangshout gevormd wordt, het cambium nog niet zo ver uit de rust was om in staat te zijn vroeg hout te vormen. Wij zullen zien, dat het onderzoek deze hypothese staafde.

Niet-vervroegde takken in October met groeistof behandeld, maken slechts hout tot op 2 of 3 millimeter onder het sneevlak, waarvan de vaten op zijn best enigszins het karakter van vaten uit het late hout dragen, of zij vormen slechts een laag van ongedifferentieerde cambiumachtige cellen.

In November werd er in zulke takken laat hout gevormd, of ook wel overgangshout, tot op een diepte van 10 cm in de tak. Dit was bij niet-vervroegde takken zo. Werden de takken in deze zelfde maand eerst vervroegd, dan ontstond er vroeg hout, maar ook niet altijd over de gehele lengte.

Wanneer we nu drie stadia aannemen van wat in de Engelse literatuur heet „rest” en wat door VAN DEN MUYZENBERG (1942) voorgesteld wordt in het Nederlands te noemen traagheidstoestand, dan kunnen we het optreden van nieuw hout, dat verschillend is naar aard en hoeveelheid, op eenvoudige wijze verklaren. De drie stadia van de traagheidstoestand, waarbij ik in dit, in onze moedertaal geschreven artikel tevens de Nederlandse termen van VAN DEN MUYZENBERG gebruik, zijn:

I. De inleiding van de traagheidstoestand (preliminary rest), hetwelk in de nazomer bereikt wordt. Proeven in dit stadium zijn niet gedaan.

II. De volkomen traagheidstoestand (diep rest), in onze proeven in October optredend. In deze toestand wordt er in niet-vervroegde takken weinig hout gevormd (zie boven), vaak slechts ongedifferentieerde cambiumachtige cellen (es en (1935) linden, die kunstmatig in voortdurende rust gehouden werden door ze 's winters in een matig warme kas te houden).

III. De wijkende traagheidstoestand (afterrest), door ons gevonden van midden November tot Februari/Maart. Van dit stadium zullen wij — voor het cambium — drie verschillende substadia onderscheiden, die wij om het aantal namen niet onnodig te vermeerderen slechts aanduiden als phase 1, 2 en 3. Dit maakt het mogelijk om zonder een vergroting van het aantal traagheidstoestanden, toch recht te doen aan het feit, dat er tijdens de wijkende traagheidstoestand nog zulk naar aard en hoeveelheid verschillend hout gevormd

wordt. Phase 3 is het stadium waarin vroeg hout over de gehele taklengte ontstaat. In phase 2 bevindt zich de tak als geheel beschouwd, wanneer er zich slechts vroeg hout in het bovenste gedeelte vormt, of wanneer er overgangshout ontstaat; strikt genomen zou men wellicht het eerste geval van phase 2 al een overgang tussen phase 2 en 3 moeten noemen. Phase 1, tenslotte, omvat de gevallen, waarin zich laat hout vormt.

Het is nu ook mogelijk de verschillende resultaten, welke na vervroeging optreden, te verklaren. Ontstaat er vroeg hout door de gehele tak, dan is de tak door het vervroegen in phase 3 van de wijkende traagheidstoestand gekomen; zonder vervroegd te zijn, zou hij vermoedelijk of datzelfde hout, doch dan alleen over enkele centimeters, of wel laat hout geleverd hebben, en was dus vóór het vervroegen of in phase 2 of in phase 1. Ontstaat er na het vervroegen weliswaar wel vroeg hout, doch alleen tot op enkele centimeters diepte, dan is de tak door het vervroegen gekomen in phase 2 en was vóór het vervroegen naar alle waarschijnlijkheid in de volkomen traagheidstoestand, misschien ook reeds in phase 1 van de wijkende traagheidstoestand (1941).

Al naarmate onze kennis toeneemt, zullen er wellicht kleine veranderingen in het ontworpen schema moeten worden aangebracht.

Het antwoord op onze vraag, hoe het komt, dat er na vervroeging niet in alle takken dezelfde soort en hoeveelheid hout gevormd wordt, is met de hier ontwikkelde aanname van de verschillende rusttoestand der takken eenvoudig. Voor het experiment is deze zienswijze niet zo maar toegankelijk, doordat niet alle takken op precies hetzelfde ogenblik in precies hetzelfde substadium van traagheidstoestand blijken te verkeren. Onder een aantal takken, gelijktijdig getoetst, treft men nl. bijna alle genoemde reacties wel aan. Dit is niet te wijten aan het binnenshuis bewaard zijn van het proefmateriaal, want ook takken, die vlak voor het vervroegen van de boom gesneden werden, vertoonden deze zelfde reacties. Het is echter niet onmogelijk dit onderzoek te verrichten, al is het ook bezwaarlijk, doch de suggesties ervoor zijn hier niet op hun plaats.

De invloed van de groeistof op het cambium wordt wel eens zo voorgesteld, als zou het cambium door de behandeling met groeistof een vervroegde werkzaamheid vertonen. Dit is een minder gelukkig gekozen bewoording, die veelal de indruk wekt, als zou de groeistof op het cambium een vervroegende werking uitoefenen, terwijl wij juist gezien hebben, dat zij dit niet doet. Als men met de woorden vervroegde werkzaamheid bedoelt, dat het cambium in de proeven vroeger werkt dan het buiten in de natuur doet, heeft men de werking van de groeistof niet juist gevat. Buiten kan de cambiumwerkzaamheid op dat tijdstip nog niet beginnen, omdat het er nog te koud is vóór het ontstaan der groeistof in de knoppen. Dit blijkt, als men zulke takken-met-knoppen in de kas zet. De knoppen gaan dan werken en men ziet de cambiumwerkzaamheid nu op hetzelfde tijdstip optreden, als bij de proeftakken, die na ontknoppt te zijn, kunstmatig groeistof ontvingen. Voor zover onze kennis tot dusver reikt, bewerkt groeistof dus niet vervroegde cambiumwerkzaamheid, maar de cambiumwerkzaamheid.

Het zal de lezer opgevallen zijn, dat over de invloed van groeistof op de vorming van secundaire bast niet gesproken is, hoewel deze laatste eveneens door het cambium gevormd wordt. De reden hiervan is, dat er nog niets met zekerheid over te zeggen valt. Het onderzoek van de bastvorming brengt zulke eigen moeilijkheden mede, dat het afzonderlijk, los van het onderzoek naar de houtvorming, verricht zal moeten worden met daarvoor speciaal geschikte proefplanten.

Literatuurlijst

- AVERY, G. S., BURKHOLDER, P. R. en CREIGHTON, H. B., *Am. J. of Bot.* 24, 1937, 51—58.
BROWN, A. B. en CORMACK, R. G. H., *Can. J. of Res. C.* 15, 1937, 433—441.
COSTER, C., *Ann. d. Jard. bot. de Buitenzorg* 37, 1927, 49—160, 38, 1927, 1—114.
DENNY, F. E. en STANTON, N. E., *Am. J. of Bot.* 15, 1928, 337—344.
GARDNER, F. E., *Plant Physiology* 4, 1929, 405—434.
GOUWENTAK, C. A. en HELLINGA, G., *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 39 (Verh. 6), 1935, 3—12.
GOUWENTAK, C. A., *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 40 (Verh. 3), 1936, 3—23.
GOUWENTAK, C. A. en MAAS, A. L., *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 44 (Verh. 1), 1940, 3—16.
GOUWENTAK, C. A., *Proc. Kon. Akad. v. Wet. Amst.* 44, 1941, 654—663.
HUBER, B., *Ber. dtsh. bot. Ges.* 53, 1935, 711—720.
JOST, L., *Bot. Ztg.* 49, 1891, 485 ff.
JOST, L., *Bot. Ztg.* 51, 1893, 89—138.
MUYZENBERG, E. W. B. VAN DEN, *Diss. Wageningen* 1942.
PRIESTLEY, J. H., *New Phytologist* 29, 1930, 316—354.
REINDERS-GOUWENTAK, C. A., *Nederl. Kruidk. Arch.* 51, 1941, 79.
SNOW, R., *New Phytologist* 34, 1935, 347—360.
SÖDING, H., *Ber. dtsh. bot. Ges.* 54, 1936, 291—304.
SÖDING, H., *Jahrb. f. wiss. Bot.* 84, 1937, 639—670.
SÖDING, H., *Ztschr. f. Bot.* 36, 1940, 113—141.
ZIMMERMANN, W. A., *Ztschr. f. Bot.* 30, 1936, 209—252.