De Levende Natuur 78 (6-7):124-129 (1975)

De rozebottel en het probleem van de bladstanden

(vervolg van blz. 120)

J. HEIMANS

In de recente leerboeken wordt aangenomen, dat de vaste bladstandverhoudingen volgens de reeks van Fibonacci (1/2, 1/3, 2/5, 3/8, 5/13 enz.), dus ook de quincunciale (2/5), in werkelijkheid niet tot het erfelijk vastgelegde bouwplan behoren, maar pas bij de ontwikkeling van de jonge spruit door de ruimteverhoudingen tot stand komen en helemaal niet precies gebonden zijn aan de mathematische waarden van de breuk- en hoekgetallen.

Wanneer we de opeenvolgende divergentiehoeken in booggraden uitdrukken : 1/2 is 180°, 1/3 is 120°, 2/5 is 144°, 3/8 is 135°, blijkt duidelijker dat iedere volgende term van de reeks tussen de beide vorige in ligt. Zoals een slinger die gedempt wordt en uiteindelijk tot stilstand komt, zo loopt de reeks van Fibonacci toe naar een limietwaarde, die uitkomt op 137°30′28, . . .".

Volgens de gangbare theorie zou als erfelijke eigenschap alleen zijn vastgelegd een spiraalsgewijze rangschikking met divergentie volgens de limietwaarde van 137°30′ enz., waardoor geen enkel blad precies boven een vorig blad komt te staan. Orthostichen zijn er dus niet. Wat wij daar voor aanzien is door latere ontwikkelingen en verschuivingen tot stand gekomen. Gechargeerd uitgedrukt wil dit zeggen : De plant mikt bij de aanleg van de bladen op die onmeetbare divergentie-hoek van 137°30′ enz., maar raakt er, links of rechts, naast en komt terecht op een rangschikking waarin wij, door (onbewust) toepassen van een zekere, willekeurig daarbij aangenomen benadering, de getalverhoudingen van Fibonacci uittellen.

Moeten we nu geloven, dat de waarnemingen en metingen die door de oude grootmeesters der plantenmorfologie Braun en Schimper zijn uitgewerkt tot de bladstandreeksen met de getallen van Fibonacci, slechts op zinsbegoocheling berusten ?

Natuurlijk niet ! In de intrigerende realiteit van de quincunx bij een rozekelk en bij een eike-stengeltop, evenals in de „octunx" bij een Rhododendron of bij een Dahlia, kunnen we ons, gelukkig, nog dagelijks verlustigen.

Als het waar is, dat het streven naar de grenshoek-bladstand als erfelijke eigenschap zou zijn vastgelegd in de moleculaire structuur van de celkern, dan verlopen toch zeker ook die ontwikkelingen en verschuivingen welke leiden tot de later waar te nemen hoek-verhoudingen, evenzeer volgens een bepaald erfelijk vastgelegd schema. Dan mogen we ook de, door die secundaire verschuivingen ontstane hoeken zoals wij die meten, en de orthostichen die wij tellen, beschouwen als reële, vaststaande soortskenmerken, evengoed als andere, in getal en maat uit te drukken eigenschappen, zoals bladvorm en bloemkleur, die toch ook pas na een reeks van ontwikkelingen hun beslag krijgen in de volwassen plant, en evenzeer met een zekere vrije variatie van expressie in diverse richting.

Bij deze redenering moet echter het eigenlijke twistpunt niet uit het oog verloren worden. Het gaat om de vraag : Zijn die bladstand-breuken 1/3, 2/5, 3/8 werkelijk afzonderlijke, discontinue grootheden, of zijn ze alle door glijdende overgangen met

De Levende Natuur 78 (6-7):124-129 (1975)

elkaar verbonden tot een ononderbroken serie ?

Overgangen, beter gezegd tussenvormen, zijn niet zeldzaam; maar dikwijls zijn dit duidelijk mislukkingen, per ongeluk tussen wal en schip gevallen; zo een rozekelk met een zesde kelkblad, vaak half kelk- half kroonblad.

Gevallen waar aan één stengel, boven elkaar, 2/5 en 3/8-bladstand voorkomen, zijn vaak aan te treffen o.a. bij Zonnebloemen, vooral goed te bestuderen bij overblijvende soorten van *Helianthus,* zoals Topinambour (Aardpeer, *Helianthus tuberosus).* Deze maken, ieder jaar opnieuw, snel hoogopschietende, dichtbebladerde stengels, die bovengronds niet vertakken en bij ons hier meestal niet tot bloei komen.

Sommige van die stengels hebben zuiver kruisgewijze bladstand of drietallige kransen, andere van dezelfde pol een verspreide bladstand, 2/5 of 3/8. Bij deze gaat vaak, ergens midden aan de stengel de 2/5-stand over in 3/8, en soms ook, verder omhoog, die weer in 3-tallige kransen.

Op de overgang van spiraalstand naar kransgewijs is een enkele keer een aparte tussenzone ingeschakeld, met een afwijkende, abnormale bladstand, zelf weer met een heel aparte eigen regelmaat: paren van „tweelingbladen" (vlak naast elkaar ingeplant) telkens afwisselend met één blad, alles samen in de 3/8-stand. Blijkbaar is dit een eerste incomplete stap van 3/8 naar krans. Er is echter geen enkele aanwijzing van glijdende overgangen, leidende van de ene naar de andere divergentie.

Die zelfde *Helianthus*-stengels vertonen nog een bijzonderheid, die ons een belangrijke aanwijzing kan verschaffen. Ze beginnen alle, helemaal onderaan, met twee kleine blaadjes, tegenover elkaar, meestal het ene iets hoger dan het andere, dus een begin voor bladstand 1/2. Daarboven volgt een serietje volgens 1/3; dan pas begint de 2/5-spiraal, die verder ongewijzigd voortgaat, of nog opgevolgd wordt door 3/8, en soms door een kruis- of kransstandige top.

Er zijn aanwijzingen om te veronderstellen, dat deze stapsgewijze begin-aanloop vaste regel zou zijn bij dicotylen. De kiemstengel, in de jonge plumula boven de zaadlobben, zou dus als regel beginnen met 1/2, 1/3, enz. tot de definitieve divergentie-stand is bereikt. Evenzo zou een vegetatieve spruit, zoals die *Helianthus*-stengels, beginnen met twee voorblaadjes (in 1/2) en stapsgewijs via 1/3 opklimmen naar de definitieve divergentie.

Als dit werkelijk een algemene regel zou zijn, dan wordt voor ons de vraag urgent : Hoe komt het dan dat achtereenvolgens juist de divergenties uit die hoofdreeks van Braun-Schimper optreden ?

Zolang geen grondig anatomisch-histogenetisch onderzoek daarover bekend is, kunnen wij slechts proberen ons een voorstelling te maken van de mogelijke gang van zaken, berustend op veronderstelling in plaats van op doelgericht wetenschappelijk onderzoek. We gaan daartoe uit van de theorie der „remvelden", ontleend aan het werk van de Groningse hoogleraar J. C. Schoute.

Zodra op de jonge groeispits de plaats van een blad-primordium is geïnduceerd, gaat van dit punt een remwerking uit, die in de naaste omtrek de vorming van een volgend blad-primordium tegenhoudt. Schoute stelde zich die remwerking eenvoudigheidshalve voor als een bepaalde chemische remstof, die over een zekere beperkte afstand rondom diffundeert.

Zo eenvoudig zal de biochemische besturing zeker niet verlopen. Maar, wat er ter plaatse gebeurt, moet zijn : een omschakeling in het snelheids-ritme van celdelingen in de drie concurrerende hoofdrichtingen : verticaal (topwaarts), dwars (omtrekrichting) en radiaal (in de diepte, dikte). Op het blad-

De Levende Natuur 78 (6-7):124-129 (1975)

inductieveld zullen sommige van die delingsritmen versneld, andere onderdrukt worden; waarbij hier dan vooral de radiale (naar buiten) meer voorrang krijgt. Daardoor groeit er daar ter plaatse een heuveltje, het blad-primordium, uit.

De omtrek van het remveld bepaalt, per definitie, de afstand waarop een volgend bladprimordium er naast kan worden geïnduceerd. Als de grootte van het remveld een constant gegeven is, en de ontwikkeling van de groeispits gelijkmatig voortgaat, ontstaat daardoor een bladstand met vaste divergentie.

Beslaat het remveld in de breedte meer dan de halve stengelomtrek, dan komt het eerstvolgende inductie-punt er recht tegenover, maar iets hoger, doordat de groeispits intussen iets is uitgegroeid. Gaat dit zo regelmatig door, dan blijft de bladstand op 1/2. Het derde primordium komt daarbij precies recht boven het eerste. Het eerste remveld heeft daar dus zijn bovengrens. Op deze wijze wordt door de verticale middellijn van ieder remveld een *orthostiche,* d.i. een verticale rij van bladen, vastgelegd.

Aan het pluimpje van de jonge kiem worden de eerste blad-primordiën aldus in de stand van 1/2 aangelegd. Wanneer dit spoedig overgaat naar 1/3, dan moet daar ter plaatse de stengelomtrek relatief sterker zijn verwijd, door versnelde celdelingen in omtrekrichting. Daardoor komt er plaats voor een derde orthostiche.

Dat die maar aan één kant tussen de twee bestaande plaats vindt, zal misschien veroorzaakt worden, doordat aan één kant het voorafgaande remveld reeds is afgesloten, terwijl dat er tegenover nog open is. De vorming van een remveld voltrekt zich, denkelijk, zoals iedere ontwikkeling aan de stengeltop, van onder op naar boven toe. Op het moment dat het ene remveld zich naar boven afsluit, is het volgende, aan de overkant, zo stellen wij ons voor, reeds aangelegd, maar nog naar boven open. De versterkte omtrekverwijding van de stengeltop zal wellicht beter inzetten boven een gesloten dan boven een nog open remveld, waar anders-gerichte celdelingen overheersen. In deze veronderstelling komt er dan aan één kant ruimte voor twee orthostichen in plaats van voor één.

De volgende stap, van 1/3 naar 2/5, zou wellicht op overeenkomstige wijze kunnen zijn beïnvloed door de twee orthostichen van de voorlaatste zone, langs de drie van de tussenliggende strook met 1/3-cyclus heen. De remvelden van de 1/2-zone zijn zeker wel afgesloten, die van de 1/3-zone daarboven misschien nog niet.

Op dezelfde wijze zouden, als een nieuwe omtrek-verwijding de plaats vrij maakt voor acht orthostichen, er drie nieuwe tussen de reeds aanwezige vijf worden ingevoegd, onder de invloed van de drie in de vóórlaatste zone, die met 1/3-bladstand.

De kettingbreuk van de Fibonacci-getallen zou, door de hier veronderstelde gang van zaken, *in het groei-mechanisme van de plant zijn voorgeschreven.*

We mogen bij dit alles bedenken, dat deze hele stapsgewijze inductie tot 1/2, en via 1/3 naar 2/5, eventueel nog naar 3/8 of verder, zich in snel tempo afspeelt op een smal strookje van de heel jonge kiemspruit, waar de lengte-strekking nog heel gering is. De hier veronderstelde beïnvloeding, dwars door een tussenliggende zone heen, door open of gesloten voorafgaande remvelden gereguleerd, zou maar over een heel korte afstand behoeven te reiken.

Wel moet telkens tussen twee sprongen de omtrekgroei in evenwicht gebracht zijn, zodat de orthostichen gelijkmatig verdeeld in een kring zijn komen te liggen.

De eerste impuls voor een sprongsgewijze omtrekvergroting gaat misschien uit van ont-

De Levende Natuur 78 (6-7):124-129 (1975)

wikkelingen in diepere lagen van de stengeltop, waar de vaatbundels worden gevormd. De eerste aanleg van vaatbundel-primordiën treedt heel vroeg op, hoog in de groeitop. Bij dicotylen komt er een kring van recht omhooglopende vaatbundels. Ook hier dus gespecialiseerde organisatie in een bepaald aantal gescheiden afzonderlijke lengte-sectoren van de stengel.

De verhouding tussen de rem-afstand en de stengel-omtrek ter plaatse leidt er toe, dat bij bladstand 2/5 telkens één orthostiche wordt overgeslagen. In bovenaanzicht op de groeispits gedacht, passeert de inductie boven langs de top van de eerstvolgende orthostiche; misschien speelt hier ook mee dat het bovenste remveld daar nog open is. Bij bladstand 3/8 worden op deze wijze telkens twee van de acht orthostichen overgeslagen.

Bij soorten met vaste decussate bladstand komen de eerste twee (en alle volgende) inductie-velden tegenover elkaar en sluiten om de stengel aaneen. De twee primordia vormen samen een ring met twee toppen, die zich tot bladen ontwikkelen. De reeds vroeg intredende vaatbundel-ontwikkeling gaat heel anders in de ringen dan ertussen. Later, bij het uitgroeien van de stengel, strekken zich de leden tussen de knopen. Nadat de plaatsbepaling van de toekomstige bladen volgens vaste regels is geschied, geeft het uitgroeien van de blad-primordiën aanleiding tot nieuwe configuraties. Door dit snel uitgroeien, in de breedte, van de nog weinig ruimte biedende jonge top, komt het schubvormige primordium in contact met de aangrenzende primordiën rondom. Door de eigen regelmaat van deze contacten, raakvlakken, ontstaan schuin omhoog lopende, elkaar kruisende rijen, de z.g. *parastichen*. Wanneer de stengeltop bij de verdere ontwikkeling zich niet strekt, zoals bij dennekegels of rozetplanten, dan blijven de parastichen, ook in de volwassen toestand het beeld beheersen. De oorspronkelijke grondspiraal is dan moeilijk aan te wijzen.

Ook waar de stengel zich wel strekt, is dikwijls de divergentie niet direct meer af te lezen, noch het aantal orthostichen rechtstreeks te tellen. Boomtakken, die niet recht omhooggegroeid zijn, ondergaan vaak kromming, wringing en verschuivingen. Zijtakjes en bladen stellen zich in op de beste stand ten opzichte van de licht-inval (bladmozaiek). Als bladvoet en okselknop daarbij niet mee verschoven zijn, dan geven de zijtakjes het volgend seizoen de authentieke bladstand keurig weer terug. Zo bij de Els die van 1/3.

Aan een jonge, snel en regelmatig opgegroeide Berk is aan de oudste en latere zijtakken vaak nog na te gaan, dat ook hier eerst een 1/2, dan 1/3, vervolgens 2/5, soms op de snelst gegroeide middelhoogte zelfs 3/8-bladstand was bereikt, die naar de top-zijtakken toe weer terugvalt naar 2/5 en 1/3.

Bij jonge Eiken komt ieder voorjaar de nieuwe bladtop vast en zeker in quincunx te staan; net zo reglementair als bij een Esdoorn of Vlier de kruisstand.

Sprongsgewijze overgang van 2/5 op 3/8 en omgekeerd is vaak genoeg waar te nemen bij Rhododendron. Als de nieuwe bladkrans zich tot een fraaie quincunx heeft uitgespreid, is vaak die van het vorig jaar daaronder nog als duidelijke 8-krans te herkennen. De twee kransen zijn gescheiden door een kaal stukje stengel, waar knopschubben hebben gezeten. Onregelmatigheden of schijnbare tussenstanden kunnen ontstaan, doordat de overgang van knopschubben naar bladen is geschied vóór het laatste blad van de 8-krans, of na het eerste blad van de eindkrans. Verschraalde loten kunnen zelfs terugvallen op een 1/3-schijnkrans. Volgens de hier opgestelde hypothese voor

het totstandkomen van de 2/5-bladstand, kunnen wij de wonderlijk misvormde rozebottel met sectoriaal-chimaere, afgebeeld in de vorige aflevering (blz. 118, fig. 3), verklaren door aan te nemen, dat op één van de vijf orthostichen niet tijdig de wissel was omgezet van stengel-ontwikkeling naar bloembodem. Daardoor heeft zich ook het er boven aansluitende bladprimordium niet tot kelkblad, maar tot stengelblad ontwikkeld. Duidelijk blijkt hieruit de autonomie der sectoren.

Summary. *The rose hip and the problem of phyllotaxis.*
The pentagram of the imbricate rose sepals is often cited as an indication for the quincuncial phyllotaxis being characteristic for a majority of dicotyledonous plants.
However, no direct explanation from morphological or physiological research has been given for the general predilection for this arrangement of the leaves on five vertical rows (orthostichies) with a horizontal divergence of 2/5 = 144°, no more than in the case of the adjacent terms of the so called Fibonacci-series of spiral phyllotaxis (1/3, 2/5, 3/8, 5/13, etc.).
According to recent textbooks in all these cases the leaf primordia are originally arranged in a spiral sequence with the irrational limit divergence of the Fibonacci series (i.e. 137° 30′ 28″, . . .). Therefore no leaf primordium is directly overlying a former one, Orthostichies do not exist. The lower terms of the Braun-Schimper series (1/3, 2/5, 3/8) result from secundary arrangement of the develloping primordia on the stem apex. The measured divergences are not exactly 120°, 144° or 135°, all intermediate values occur.
The present author tried to find support for the opposite hypothetical view: the *orthostichies are inherent part in the primary formation* of the stem apex and they are induced in the number of 2, 3, 5, 8 for alternate, resp. 4, 6 for decussate or whorled phyllotaxis.
Exemplary constant and stable quincuncial disposition is shown by the common oak species. The variation from exact 144° angle is of the same order as the normal fluctuation in phaenotypical expression of any other inheritable character. Many other trees and shrubs show successive changes from one divergence to another. In Rhododendron e.g. the normal condensed cycle of 3/8 phyllotaxis rather often is superposed in the next season by one in 2/5, or even, on empoverished twigs, by 1/3. Cycles with 6 or 7 leaves must not be seen as intermediate divergences, but as the result of leaf formation stopped within a 3/8 cycle.
An ideal object for the study of shifting phyllotaxis types is the perennial Sunflower species *Helianthus tuberosus*. In a bunch, arising from one rhizome, most stems bear decussate leaves or ternate whorls, but a lesser number show alternate foliation in 2/5 or 3/8 phyllotaxis. On some of these, in the middle of the stem, the 2/5 phyllotaxis shifts to 3/8, and somewhat upward again into ternate whorls. Between the 3/8 section and the whorl above it, a transition zone may be inserted with a peculiar unconventional type of phyllotaxis: one or more cycles with pairs of twin leaves alternating in a spiral sequence with a normal single leaf (obviously a first incomplete step from 3/8 to fernate whorls, where vertical divisions are suppressed). Nowhere in any of these changes a sliding transition is observed from one divergence to another, as the current theory postulates.
A *hypothetical substitutive theory* is based on the observation that these *Helianthus* stems (as well as other dicotyledonous plants), at their base always *begin with a set of two small leaves*. On the stems with alternate (spiral) phyllotaxis the two basal leaves are not exactly opposite, but in the 1/2 position. They are followed by a series of 1/3 divergence, then begins the 2/5 sequence, which eventually later on shifts to 3/8.
The same serial evolution may be observed on young trees. A birch of some 6 or 8 years old still shows at its base the lowermost side branches (or scars left by them) in 1/2 position, above these in 1/3 divergence, and via 2/5 unto 3/8; then upward back to 2/5 and in the top branches to 1/3.
Awaiting further experimental proof, we venture to postulate that in dicotyledonous plants with a phyllotaxis of the Braun-Schimper series, the first leaf primordia on the apical meristem of the beginning plumula in the ripening seeds, as well as those in vegetative buds, are initiated as a somewhat shifted pair of primordia (in 1/2 phyllotaxis), followed by 1/3, and so on, until the definitive divergence is reached.

De Levende Natuur 78 (6-7):124-129 (1975)

To get an idea of the morphogenetic processes in the apical meristem which lead to these discontinuities in the early development of the leafy shoot, we can make use of the generally accepted theory of prohibition areas. Induction of a leaf primordium does not occur within a certain distance from the preceding one. An induction results in a change in the co-ordinated rithm of cell divisions in the three major directions: apical, periclinal and radial. Acceleration of divisions in the radial sense (outward) contribute to the formation of a leaf primordium. If the induction areas occupy more than half the circumference of the apex, the leaf primordia will become alternately situated in two opposite vertical rows, in distichous phyllotaxis. In the same way the first two leaf primordia at the beginning plumula apex in the case of alternate phyllotaxis are induced in ditichous position. Where this is shifted to 1/3 the apex circumference will have been widened by accelerated cell division rate in periclinal sense. These horizontal divisions will be initiated above the first leaf primordium, because within the last one the cell divisions in other directions still prevail, the induction area not yet being closed at its top. In this way, above the first primordium, room is made for two orthostichies in stead of one. The next step, from 3 to 5 orthostichies, may be directed by the first two induction fields (of the 1/2 zone) being closed, the three of the 1/3 zone not yet. In the same line of thought we can imagine that a new widening of the apex brings the number of orthostichies from 5 to 8 under the influence of the last but one zone of three.
If these hypothetical suppositions might be justified the Fibonacci numbers of phyllotaxis are inherent part of the morphogenetic mechanism of stem growth.
When a great number of leaf primordia are formed at the apex of the growing stem, each of the broadening primordia comes in contact with the surrounding ones. The lines of contact give rise to new configurations: several steep and less steep crossing side lines (parastichies). In cases where the internodes do not stretch — rosettes, conifer cones, heads of Composites — the parastichies are more obvious than the orthostichies and the original pyllotactic spire.
A peculiar malformation in *Rosa rugosa,* showing a sharp cut sectorial viridescence including one of the sepals (s. Fig. 3, p. 118), may be seen as a support for the hypothesis of autonomous identity of 5 orthostichal sectors in morphogenesis.

Vogelstand in mei van een graslandgebied gedurende de laatste kwart eeuw

D. M. DE VRIES en G. DE VRIES-SMEENK

Over welke graslanden zou het hier anders gaan dan over diegene van het Binnenveld, de (tot hoe lang nog?) groene vlakte tussen de ras groeiende plaatsen Wageningen, Ede, Veenendaal en Rhenen, daar waar Utrechtse Heuvelrug en Veluwe elkaar afzienbaar dicht naderen! Door de eeuwen heen werd deze van oorsprong natte grensstrook tussen Gelre en het Sticht door Orchideeënrijk blauwgrasland gekenmerkt, totdat tijdens de laatste wereldoorlog ontwatering, met ruilverkaveling zonder boerderijenbouw, de ommezwaai bewerkstelligden tot vruchtbaar grasland met wat bouwland en boomgroei langs de wegen en meidoornstruiken dichter naar de Rijn toe. Hoewel meestentijds voldoende vochthoudend voor welig grasland, bij uitzondering zelfs nog wel gedeeltelijk blank staand, zulks vanwege het van weerskanten toevloeiende zakwater van de belendende hoge zandgebieden, werd dit lage land van veen en komklei langs de Grift ontegenzeggelijk minder aantrekkelijk voor moeras- en watervogels. Anderzijds deed de met de landbouwkundige verbetering samenhangende