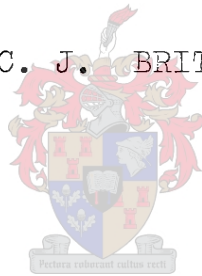


ANATOMIESE STUDIE VAN VITIS-WORTELS,
GESOND EN BESKADIG DEUR FILLOKSERA.

C. J. BRITZ



Skripsie ingelewer vir die graad van Magister in die Na-
tuurwetenskappe aan die Universiteit van Stellenbosch.

Februarie 1968.

ABSTRACT

The histogenesis and anatomy of young and one year old, healthy and Phylloxera infected roots of five vine cultivars, Fransdruif, Jacquez, 1202C, Richter 99 and 101-14 Mgt, which are generally concerned in the South African Viticulture, were examined to find to what extent the anatomical structure could account for differences in resistance to Phylloxera. The text contains 66 illustrations including 58 microphotographs.

The roots of the cultivars agree to a large extent in tissue structure and histogenesis. Differences of tissue sizes and their proportions are shown by means of numerous measurements. A late differentiation and a rapid elongation in the root tip, a large pith and a comparatively large number of xylem poles appear to be characteristic for the young roots of V.vinifera cultivars. Broad vascular rays and a broad pericycle appear to characterise one year old vinifera roots. By using the above-mentioned characteristics, the five cultivars are classified according to their vinifera properties.

Fransdruif and Jacquez were heavily infected with Phylloxera. Richter 99 and 101-14Mgt appear to be poor hosts for the pest while 1202C showed no signs of infection. There is very little difference between the infected cultivars in the structure and development of the galls on young and older roots. The normal root anatomy does not fully account for the differences in resistance to Phylloxera of the cultivars studied.

EKSERP

Die histogenese en anatomie van jong en eenjarige, gesonde en filloksera-besmette wortels van vyf wingerdkultivars, Fransdruif, Jacquez, 1202C, Richter 99 en 101-14Mgt., wat algemeen betrekking het op die Suid-Afrikaanse wingerdbou, is ondersoek met die doel om vas te stel tot watter mate die anatomiese bou die verskille in fillokserabestandheid tussen die kultivars verklaar. Die teks bevat 66 illustrasies, waarvan 58 mikrofoto's is.

Die histogenese en weefselbou van die wortels van die ondersoekte kultivars stem grotendeels ooreen. Verskille t.o.v. weefselgroottes en -verhoudings word d.m.v. 'n groot aantal metings aangedui. By die jong wortels blyk 'n laat differensiasie en vinnige verlenging in die wortelpunt, 'n groot murg en 'n betreklik hoë aantal xileempole vinifera-kenmerke te wees. By eenjarige wortels is breë vaatstrale en 'n breë perisikel as vinifera-kenmerke aangetref. Die vyf kultivars word geklassifiseer volgens bogencemde kenmerke t.o.v. hulle vinifera-kenmerke.

Fransdruif en Jacquez toon 'n besmetting by jong en sekondêr-verdikte wortels. Richter 99 en 101-14Mgt. blyk swak gashere te wees vir filloksera, en 1202C is glad nie aangeval nie. Die anatomie en ontwikkeling van die galle op jong en eenjarige wortels verskil baie min by die verskillende besmette kultivars en die normale wortelanatomie verklaar nie volledig die weerstandsverskille tussen die ondersoekte kultivars t.o.v. 'n filloksera-aanval nie.

Dankbetuigings

My opregte dank en waardering van die volgende:

1. Die Departement Landbou-Tegniese Dienste, vir die sekondering vir een jaar.
2. Dr. M.P. de Vos, senior lektrise aan die Plantkunde-Departement van die Universiteit van Stellenbosch, vir haar waardevolle kritiek, raad en aanmoediging as promotor. Ook veral vir die opoffering om gedurende haar vakansieverlof en ongesteldheid die lees en beoordeling van die skripsie te behartig.
3. Die Plantkunde-Departement van die Universiteit van Stellenbosch, vir die beskikbaarstelling van fasiliteite vir die uitvoer van die ondersoek.
4. Dr. J.A. van Zyl en Dr. S.J.P.K. Bezuidenhout, onderskeidelik hoof en afdelingshoof van die Navorsingsinstituut vir Wynbou en Wynbereiding te Stellenbosch, vir die reëling van spesiale verlof vir die voltooiing van die ondersoek.
5. Mnr. G.C. Crafford van die tegniese personeel van die Plantkunde-Departement, vir sy bekwame versorging van die foto-afdrukke. Ook vir sy hulp met die maak van die kweekbakke, die duplisering van die skripsie en ander tegniese raad.
6. Mnr. F.C. Smith en D.P. Pongrácz van die Navorsingsinstituut vir Wynbou en Wynbereiding, vir die verskaffing van belangrike literatuur.
7. My ouers, vir hulle gewaardeerde aanmoediging en onontbeerlike onderskraging tydens die ondersoek. Graag dra ek die skripsie aan hulle op.

C.J.B.

1. INLEIDING	1
2. MATERIAAL	4
2.1 Kweek van plante	5
2.2 Infektering van plante met filloksera	6
2.3 Versameling van wortels	8
3. METODEDES	9
3.1 Fiksering en konservering	9
3.2 Permanente mikroskooppreparate	10
3.2.1 Dehidrasie en infiltrasie	10
3.2.2 Sagmaak van materiaal	11
3.2.3 Sny van materiaal	11
3.2.4 Kleurmetodes	11
3.3 Tydelike mikroskooppreparate	13
3.3.1 Sny van materiaal	13
3.3.2 Kleurmetodes	13
3.4 Mikrochemiese toetse	14
3.5 Metings	14
3.5.1 Wortels sonder sekondêre verdikking	14
3.5.2 Wortels met sekondêre verdikking	16
4. ONDERSOEK	19
4.1 Primêre bou	19
4.1.1 Histogenese en anatomie van gesonde, onbeskadigde wortels	19
4.1.1.1 Apikale meristeem	19
4.1.1.2 Wortelmus	21
4.1.1.3 Epidermis	21
4.1.1.4 Skors	25
4.1.1.4.1 Skorsparenchium	25
4.1.1.4.2 Eksodermis	30
4.1.1.4.3 Endodermis	31
4.1.1.5 Sentrale silinder	43
4.1.1.5.1 Perisikel	43

4.1.1.5.2 Primêre floëem	46
4.1.1.5.3 Primêre xileem	50
4.1.1.5.4 Murgparenchium	52
4.1.1.5.5 Verhouding tussen sentrale silinder en skors	56
4.2 Sekondêre bou	56
4.2.1 Histogenese en anatomie van gesonde onbeskadigde wortels	57
4.2.1.1 Vaskulêre kambium	57
4.2.1.2 Murgparenchium	62
4.2.1.3 Sekondêre xileem	62
4.2.1.4 Sekondêre floëem	69
4.2.1.5 Perisikel	72
4.3 Invloed van die filloksera op die primêre bou	77
4.3.1 Enkele eienskappe van die filloksera	77
4.3.2 Uitwendige kenmerke van nodositeite	80
4.3.3 Anatomie en ontwikkeling van nodositeite van <u>Fransdruif</u> en <u>Jacquez</u>	84
4.3.3.1 Primêre invloed van die filloksera	84
4.3.3.1.1 Wortelmus	84
4.3.3.1.2 Epidermis	85
4.3.3.1.3 Skors	85
4.3.3.1.4 Sentrale silinder	95
4.3.3.2 Sekondêre invloed van die filloksera	98
4.3.4 Anatomie van nodositeite van <u>Richter 99</u>	104
4.3.4.1 Skors	105
4.3.4.2 Sentrale silinder	111
4.3.5 Anatomie van nodositeite van <u>101-14</u>	111
4.3.5.1 Skors	112
4.3.5.2 Sentrale silinder	113
4.4 Invloed van filloksera op die sekondêre bou	114
4.4.1 Uitwendige kenmerke van die besmette wortels	115
4.4.2 Primêre invloed van die filloksera	116
4.4.2.1 Sekondêre xileem en vaskulêre kambium	117
4.4.2.2 Sekondêre floëem	119
4.4.2.3 Perisikel	121
4.4.2.4 Periderm	127
4.4.3 Sekondêre invloed van die filloksera	130

5	BESPREKING EN GEVOLGTREKKINGS	132
5.1	Primêre bou	132
5.2	Sekondêre bou	141
6	SAMEVATTING	148
7	LITERATUURVERWYSINGS	152

1. INLEIDING

Die insek, Dactylosphaera vitifolii Shimer, algemeen bekend as druifluis of filloksera, wat in die verlede baie groot skade deur wortelvernietiging by wingerdsoorte aangerig het, word steeds as die belangrikste plaag van die wynstok beskou. Die filloksera, wat inheems in Noord-Amerika is, het sy vernietigingswerk onder die natuurlike Europese Vitis-soorte aan die begin van die tweede helfte van die 19de eeu in Frankryk begin (Coombe, 1963). Sedertdien is die verskynsel van fillokserabestandheid van wilde Amerikaanse Vitis-soorte en die onbestandheid van die Europese Vitis-soorte teen die plaag, nog nie bevredigend opgeklar nie.

Die meeste navorsing i.v.m. filloksera is gedoen op die gebied van die bestryding van die plaag, sowel deur enting van die Europese soorte op die wilde Amerikaanse soorte of op Amerikaanse-vinifera-kruisings, as deur chemiese bestrydingsmiddels. Sover vasgestel kon word, was Cornu (1873; aangehaal deur Niklowitz, 1955) die eerste persoon wat aandag geskenk het aan die wetenskaplike ontleding van die galvorming en beskadiging wat die filloksera by die Europese wingerdsoorte aangerig het. Foex (1876; aangehaal deur Niklowitz, 1955) was die eerste persoon wat bepaal

anatomiese kenmerke van Vitis-wortels in verband probeer bring het met die weerstand van die Amerikaanse Vitis-soorte en die vatbaarheid van die Europese soorte. Al meer navorsers het mettertyd aandag aan die verskynsel van fillokserabestandheid geskenk en verskillende teorieë opgestel in dié verband.

Na die ontdekking van die filloksera in die Kaap teen 1880 (Smith, 1962), was alle navorsing i.v.m. filloksera in Suid-Afrika gemik op die bestryding van die plaag. Namate die fillokseraprobleem d.m.v. enting oorkom is, het navorsing in dié verband heeltemal afgeneem. Die laaste aantal jare het die navorsing i.v.m. filloksera hoofsaaklik in 'n entomologiese studie by verskillende onderstokke ontwikkel.

Sover vasgestel kon word, is in Suid-Afrika tot op datum geen intensiewe navorsing gedoen oor die beskadiging en anatomiese ontleding daarvan, wat deur die filloksera veroorsaak word by wingerdkultivars wat in die Suid-Afrikaanse wingerdbou gebruik word nie. Slegs Perold (1926) maak melding van 'n paar aspekte van die kenmerke van die galle wat die filloksera by die Vitis-wortels veroorsaak.

Wat die algemene anatomie van Vitis betref, is daar 'n baie groot leente t.o.v. die wortelanatomie van dié genus. In die literatuur word hoofsaaklik gegewens oor die bogrondse dele van Vitis vinifera, en die Vitaceae in die algemeen,

aangegee (Haborlandt, 1914; Metcalfe en Chalk, 1950; Esau, 1948, 1965a en 1965b). Gegewens oor die wortelanatomie kom hoofsaaklik van navorsers wat die anatomie van die wortels in verband bring met die probleem van fillokserebesmetting. Behalwe vir die algemene beskrywing van Perold (1926) is dit slegs Manzoni (1952) wat 'n meer volledige beeld gee van die normale anatomie van eenjarige Vitis-wortels in sy vergelykende anatomiese studie van die wortels van Vitis vinifera en van drie Amerikaanse Vitis-soorte.

Baie min gegewens kon oor die histogenese by Vitis-wortels uit die literatuur versamel word (Petri, 1909; Perold, 1926; Niklowitz, 1955; Hofmann, 1957; Schanderl, 1957).

Die huidige ondersoek, waarin ook die vernaamste aspekte van die normale histogenese en anatomie vanaf die wortelpunt tot by eenjarige wortels met sekondêre diktegroei nagegaan word, het dus 'n tweeledige doelstelling:

1. Om by te dra tot 'n meer volledige beeld van die anatomie van die Vitis-wortels in die algemeen, en ook van die anatomie van 'n paar kultivars wat direk betrekking het op die Suid-Afrikaanse wingerdbou.
2. Om by te dra tot 'n meer volledige beeld van die skade wat filloksere by die wingerdplant aanrig, en om te help in die soektog na die verklarings van die vermoë van sekere kultivars om 'n fillokserebesmetting die hoof te bied.

2. MATERIAAL

Wortels van die volgende wingerdkultivars is vir die ondersoek gebruik: Fransdruif (Vitis vinifera), Jacquez (V.vinifera x V. cinerea x V. aestivalis), 1202 C (V.vinifera x V. rupestris), 101-14 Mgt (V.riparia x V. rupestris) en Richter 99 (V. berlandieri las sorres x V. rupestris).

Al die bogenoemde spesies wat in die kruisings gebruik is, behalwe die Europese Vitis vinifera, is van Amerikaanse oorsprong.

Jaaroud stokke van bogenoemde kultivars is verkry van die kwekery van die Navorsingsinstituut vir Wynbou en Wynbereiding te Stellenbosch.

Jacquez, 'n Amerikaanse-vinifera-kruising, word in Suid-Afrika tot dusver as die belangrikste onderstokkultivar beskou en kom by ver die meeste voor. Hierdie kultivar oortref alle ander onderstokke in diep sandgrond of sanderige leem. Jacquez word wel deur filloksera aangeval, maar word slegs in vlak swaar gronde nadelig beïnvloed. In laasgenoemde gronde is Jacquez mettertyd deur Richter 99 en 101-14* vervang wat bekend staan as weerstandbiedend teen filloksera. Die filloksera verkies swaar gronde bo sandgronde vir hul levensaktiwiteite.

* Met 101-14 in die teks word 101-14 Mgt bedoel.

Om die hout teen verrotting te beskerm, is alle houtoppervlaktes met Bitumenverf behandel.

Die houtbakke is almal in 'n noord-suid-rigting in dieselfde vertrek van die glashuis geplaas. Hoewel die temperatuur van die glashuis nie heeltemal na wense gekontroleer kon word nie, kon, deur van die glashuis so verkoelingsstelsel gebruik te maak, verhoed word dat die temperatuur in die somer te hoog styg. Die plante het verder deurgaans dieselfde behandeling ontvang.

Die plante is aan die einde van Julie 1966 geplant, en teen die end van Augustus 1966 het die eerste wortels die glas bereik.

2.2 Infektering van die plante met filloksera

Aangesien die houtbakke so gemaak is dat die glaspanele weerskante kon oopskarnier, kon maklik toegang verkry word tot die wortels, as die bakke versigtig op hul sy gekantel en die glaspanele oopgeklap is. Stukkies wortel met filloksera (uit 'n besmette wingerd versamel) is dan langs die jong wortels in die bakke geplaas. Die posisies van die wortels waarby filloksera geplaas is, is dan van buite teen die glas gemerk. Die infektering is met tussenposes herhaal totdat daar met sekerheid vasgestel is dat die filloksera na die nuwe gasheer oorgegaan het.

Nadat /

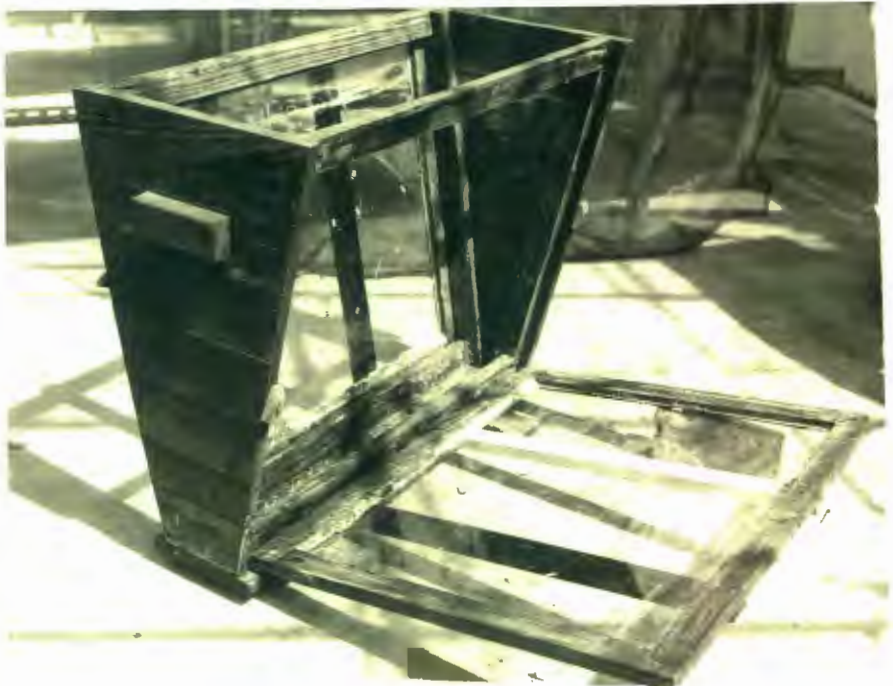
Kweekbakke

1a



Bak met wingerdplante

1b



Leë bak met sypaneel afgeslaan

Nadat galle reeds op die wortels van Fransdruif, Jacquez en Richter 99 sigbaar was, moes verdere infekterings herhaaldelik by 101-14 en 1202 uitgevoer word. Slegs 'n paar galletjies kon later by 101-14 waargeneem word, terwyl 1202 tydens die huidige ondersoek geen fillokserabesmetting getoon het nie.

2.3 Versameling van wortels

Gesonde en besmette wortels is van tyd tot tyd uit die bakke versamel. Slegs jong wortels wat teen die glaspaneel afgegroeï het, kon aan die begin versamel word sonder om die plante te beskadig.

Teen die end van die ondersoek is al die grond versigtig rondom die wortels verwyder en so kon heel wortels, vanaf die oudste deel teenaan die stam tot by die wortelpunt, vir verdere ontleding verkry word.

3. METODES

3.1 Fiksering en Konservering

As fikseer- en konserveermiddel is deurgaans gebruik gemaak van F.A.A., opgemaak volgens die formule van Johansen (1940):

90 cc 70% alkohol (etiel)
5 cc ysasyn
5 cc 40% formalien

Bless se formule (uit brief van prof. C.B. Dugdale: 50 cc 60% alkohol, 40 cc 20% formalien en 8 cc ysasynsuur) is ook uitgetoets maar het geen verskil getoon nie. Die wortels is vir minstens 12 uur gefikseer.

Vir die ondersoek van die verskillende groeistadia moes heel wortels gefikseer en gekonserveer word. Die jong wortels is vanaf die wortelpunt in 2 cm stukkies opgesny en elke stukkie is deur 'n gleufie in 'n klein reghoekige stukkie papier gesteeek. Voor fiksering is hierdie merkpapiertjies met potlood in volgorde genommer en net letters A, B, C, D, ens. kon die verskillende wortels aangedui word. 'n Fyltjie op die merkpapiertjies het aangedui watter end van die wortelstukkie die verste van die wortelpunt geleë is. Wanneer hele, jong, vlesige wortels gekonserveer is, het daar 'n verkramping van die weefsel ingetree.

Van die ouer wortels met sekondêre verdikking kon 10 cm stukkies gefikseer en gekonserveer word sonder dat 'n noemenswaardige krimpings veroorsaak is. Elke stuk is op dieselfde manier as hierbo aangegee, gemerk.

3.2 Fermanente mikroskooppreparate

3.2.1 Dehidrasie en infiltrasie

Dehidrasie het geskied deur die materiaal agtereenvolgens in die volgende oplossings te plaas:

70% alkohol (deurgaans is etielalkohol gebruik)

96% alkohol,

100% alkohol,

drie dele 100% alkohol en een deel chloroform,

een deel 100% alkohol en een deel chloroform,

een deel 100% alkohol en drie dele chloroform.

Om 'n volledige dehidrasie te verseker is die materiaal ongeveer 24 uur in elke oplossing gehou. Slegs die heel sagte jong wortels is vyf tot agt uur lank in die oplossings gehou.

Hierna is die infiltrasieproses begin deur die materiaal saam met 'n klein blokkie paraffienwas (smeltpunt 52°C) in suiwer chloroform te plaas. Die houër met kurkprop is dan dadelik in 'n oond met temperatuur 30° - 40°C geplaas. Elke dag is 'n blokkie was bygevoeg totdat die chloroform so te sê daarmee versadig was.

Die oplossing en materiaal is hierna oorgedra na 'n vlak bakkie wat oop in 'n oond met temperatuur 58° - 60°C geplaas is. Na een tot drie dae het al die chloroform verdamp en kon die materiaal in skoon was ingebed word (vgl. Johansen, 1940).

Bogenoemde metodes van dehidrasie en infiltrasie is effens gewysig van die van Sass (1958) en Johansen (1940).

Om kleurlose wortelpunte in die was sigbaar te maak na inbedding, is genoeg eosien by die 70% alkohol tydens die dehidrasieproses bygevoeg om die wortelpunte rooi te kleur.

3.2.2 Sagmaak van materiaal

Waar die wortels met sekondêre verdikking dikker as 3 mm was, was dit meestal nodig om die materiaal sag te maak voordat goeie mikroteomsneë gemaak kon word. Die wasblokkies is gesny totdat 'n egalige snyvlak van die wortel blootgestel is en is dan met die snyvlak na onder, in 'n oplossing van 10 cc gliserien, 10 cc hidrofloorsuur en 80 cc 95% alkohol geplaas vir twee of drie dae (Foster en Gifford, 1947).

3.2.3 Sny van materiaal

Sowel dwarsneë as langesneë is met 'n Jung-rotasie-mikrotoom gemaak. Die dikte van die sneë wissel van 10 μ tot 14 μ by jong wortels en van 16 μ tot 18 μ by wortels met sekondêre verdikking. In meeste gevalle is reekse van sneë gemaak om vas te stel waar sekere voefsels begin ontwikkel. Mayer se albumienkleefmiddel is gebruik om die sneë op die voorwerpglasies vas te heg (Johansen, 1940 bl. 21).

3.2.4 Kleurnetodes

Die volgende standaard-kleurstowwe is uitgetoets:
safranien en vaste groen (Johansen, 1940 bl. 81)
Delafield se hematoxilien alleen (Chamberlain, 1924 bl.48),
Delafield se hematoxilien en safranien (Johansen, 1940 bl.83),
loosisuur, ferrichloried en lakmoied (Cheadle, Gifford & Esau, 1953),
Heidenhain se hematoxilien alleen (Johansen, 1940 bl. 72).

Laasgenoemde twee kleurmetodes het nie so doeltreffend geblyk nie, en is nie verder gebruik nie.

Vir wortelpunte en jong wortels sonder verhoue weefsels is Delafield se hematoxilien alleen, of gekombineer met safranien gebruik. Safranien en vaste groen is gebruik vir ouer wortels met sekondêre verdikking.

Die volgende metode van kleuring wat tydens die huidige ondersoek gebruik is, is 'n effense wysiging en samevatting van die metodes van Sass (1958), Johansen (1940), Chamberlain (1924) en McLean en Ivimey-Cook (1952):

Xilol vir oplos van was	30 min
1 deel xilol en 1 deel 100% alkohol	5 min
100% alkohol	5 min
96% alkohol	2-3 min
70% alkohol	2-3 min
50% alkohol	2-3 min
(i) Vir kleuring met Delafield se hematoxilien:	
30% alkohol	2-3 min
Delafield se hematoxilien	2-3 min
kraanwater (3-4 maal hernu)	10 min
30% alkohol	2-3 min
50% alkohol	3 min
(of 1% safranien in 50% alkohol	15 min)
70% alkohol	2-3 min
96% alkohol	2-3 min
100% alkohol (skoon)	5 min

naeltjiesolie	3 min
xilol (2 maal hernu)	30 min
Kanadabalsem vir montering.	
(ii) Vir kleuring met safranien en vaste groen:	
1% safranien in 50% alkohol	10-20 min
differensieer in 50% alkohol	1 min
70% alkohol	2-3 min
100% alkohol	2-3 min
1% vastegroen in naeltjiesolie	$\frac{1}{2}$ -2 min
naeltjiesolie indien nodig vir differensiasie	1-3 min
xilol (2 maal hernu)	30 min
Kanadabalsem	

3.3 Tydlike mikroskooppreparate

3.3.1 Sny van materiaal

Van elke variëteit is dwarsneë van 'n aantal jong wortels sonder sekondêre verdikking gemaak met die oog op die bepaling van die posisie waar sekondêre groei begin, asook om verskeie metings uit te voer. Die sneë is met die hand met nuwe skermeslemmetjies gemaak.

Van 'n groot aantal eenjarige wortels is sneë (30 μ dik) met 'n Spencer-glymikrotoom gemaak.

3.3.2 Kleurmetodes

Om die handsneë van jong wortels te kleur is 'n verdunde oplossing van safranien in 30% alkohol, anilienchloried en 1% waterige oplossing van anilienblou getoets. Laasgenoemde het die geskikste geblyk. Die sneë is direk in 'n druppel anilien-

blou-oplossing gemonteer.

Die sneë van die eenjarige wortels is doeltreffend gekleur met 0.5% safranien in 30% alkohol en in gliserien gemonteer.

3.4. Mikrochemiese toetse

Tannien. Hoewel die safranien in alle sneë die tannien intens rooi gekleur het, is 'n spesifieke toets vir tannien met 'n 10% waterige oplossing van kaliumdichromaat uitgevoer. Laasgenoemde kleurstof gee 'n rooibruin neerslag in alle tannien-bevattende selle (Cavers, 1915 bl. 73).

Suberien. Sudan III is geskik gevind om suberien in die selle aan te toon (McLean en Ivimey-Cook, 1941 bl. 53).

Slym. Die koralliensoda-toets en die koparsulfaat en kaliumhidroksied-toets van McLean en Ivimey-Cook (1952 bl. 47) is uitgevoer, maar geen egte slym kon aangedui word nie.

Pektien. Die Rutheniumrooi-toets van Johanson (1940, bl. 200) het positiewe resultate getoon.

Lignien. Houtstof in salwande kon met anilienchloried en soutsuur aangetoon word (McLean en Ivimey-Cook, 1952 bl. 46).

3.5 Metings

3.5.1 Wortels sonder sekondêre verdikking

Die posisie waar sekondêre diktegroei begin, is d.m.v. dwarssneë (handsneë) by minstens tien wortels van elke kultivar bepaal, en die afstand vanaf die wortelpunt so noukeurig moontlik gemet.

Dwarssneë (handsneë en permanente preparate) is gebruik

om die worteldeursnee, die deursnee van die stele (sentrale silinder) en die murgdeursnee te bepaal. Vir hierdie metings is 'n okulêrmikrometer gebruik.

Aangesien die worteldeursnee nie volkome rond is nie, is hierdie metings gedoen langs twee lyne wat mekaar in dwarsnee reghoekig kruis (fig. 2). So kon goeie gemiddelde waardes vir elke wortel verkry word.

Met murgdeursnee word bedoel die afstand in 'n dwarsnee tussen twee mees sentrale, regoorstaande metaxileemvate (by 'n ewe getal primêre xileempole), of die afstand tussen 'n metaxileemvat en die regoorstaande posisie in lyn met die twee regoorstaande metaxileemvate (by 'n onewe getal primêre xileempole, sien fig.2).

Die stele- tot murgdeursnee-verhouding ($\frac{\phi \text{ stele}}{\phi \text{ murg}}$) is by minstens 10 wortels van elke kultivar bepaal.

Die gemiddelde worteldeursnee tot steledeursnee-verhouding van elke wortel is volgens die formule,

$$\frac{\frac{ab}{a'b'} + \frac{cd}{c'd'}}{2} \text{ (sien fig. 2),}$$

bepaal wat Breider en Kusfeld (1938) gebruik het om die houtrypheid in Vitis-stingels te bepaal.

Permanente preparate van dwarsneereekse is gebruik om te bepaal op watter afstand vanaf die apikale meristeen die eerste volwasse protofloëmsifbuis onderskeibaar is. Hierdie afstand is bepaal deur die aantal sneë vanaf die apikale meristeen tot op bogenoemde hoogte te tel en te vermenigvuldig met die dikte van die sneë.

Permanente preparate van mediane lengtesneë en dwarssnereekse is gebruik om die lengte van die wortelmus (fig. 3) en die hoogte waar die endodermis vir die eerste maal onderskeibaar is, te bepaal.

Sowel wortels as moontlik waar die weefsel-differensiasie duidelik was, is vir bogenoemde bepaling gebruik.

Die metings wat uitgevoer is, kan egter slegs as naastenby korrek beskou word, aangesien daar met die sny net die mikrotroom 'n geringe mate van wefselfamedrukking plaasvind en die dikte van die sneë effens afwyk van die dikte waarvoor die mikrotroom ingestel word (Shields en Dean, 1949).

3.5.2 Wortels met sekondêre verdikking

Al die metings is by dwarssnere van hierdie wortels uitgevoer. Sowel permanente as tydelike preparate van minstens tien wortels van elke kultivar is gebruik.

Murgdeursnee. Die bepaling van die murgdeursnee van hierdie wortels het op dieselfde wyse as by die jong wortels geshied.

Vatdeursnee. Die naastenby gemiddelde vatdeursnee is bepaal deur die meting van die deursnee van twee of drie van die grootste, en twee of drie van die kleiner vate in dieselfde dwarsnee. Die deursnee is in 'n tangensiale rigting gemeet. Slegs die kleiner vate met die grootste verspreiding in die betrokke dwarsnee is vir bogenoemde metings uitgeslees.

Vaatstraalbreedte. By elke dwarsnee is die breedte van die vaatstrale teenoor die primêre xileempole, d.w.s. van vaatstrale van die eerste orde (sien bl. 67), gemeet. Die meting

het by die vaskulêre kambium geskied. Die gemiddelde vaatstraalbreedte vir die snee is bepaal deur die som van al die breedtes te deel deur die aantal strale wat gemeet is.

Basbreedte. Die basbreedte is gemeet vanaf die vaskulêre kambium tot by die kurkkambium. Die kurkweefselbreedte is buite rekening geloot omdat 'n deel van die kurkweefsel met die hantering van die materiaal verlore gaan. Die metings het op ongeveer agt posisies by elke dwarsnee geskied, en is regoor die inter- en intrafassikulêre dele van die kambium bepaal om 'n goeie gemiddelde basbreedte te verseker.

Perisikelbreedte. Om die breedte van die perisikel te bepaal is daar op minstens soveel plekke gemeet as wat daar primêre xileempole by die betrokke dwarsnee aanwesig was. Die afstand tussen die perifere geoblitereerde floëmlemente en die kurkkambium is as perisikelbreedte geneem.

Xileemdeursnee. Die deursnee van die sekondêre xileemsilinder is van die vaskulêre kambium aan die een kant tot by die vaskulêre kambium aan die teenoorgestelde kant van die dwarsnee gemeet (dus met die murg ingeslote). Die meting het in dwarsnee geskied langs twee lyne wat mekaar reghoekig in die sentrum van die snee kruis. Die gemiddelde van die twee metings is bepaal.

Floëembreedte. Die floëembreedte is bereken deur die perisikelbreedte van die basbreedte af te trek.

By elke dwarsnee is verder die volgende verhoudings bepaal:

xileemdeursnee tot vaatstraalbreedte,

xilemdoursnee tot perisikelbreedte,

xilemdoursnee tot floëembreedte,

xilemdoursnee tot basbreedte.

Die gemiddelde waardes van al die bogenoemde metings en verhoudings van die wortels, met of sonder sekondêre verdikking, is vir elke kultivar bereken.

By die bepaling van die gemiddelde perisikel en basbreedte is slegs wortels gebruik waar die eerste kurkkambium nog funksioneer (sien bl.76).

4. ONDERSOEK

4.1 Primêre Bou

4.1.1 Histogenese en anatomie van gesonde onbeskadelde wortels

Daar is tydens hierdie ondersoek gevind dat die jong wortels in hul gesonde toestand baie min van kultivar tot kultivar verskil. Die beskrywing hieronder geld vir al die kultivars en belangrike afwykings van die algemene ontwikkelingspatroon by sommige van die kultivars word spesifiek vermeld.

Met „Vitis-wortels" word bedoel die wortels van die Vitis-kultivars wat in hierdie ondersoek ontloed is.

4.1.1.1 Apikale Meristeem

Die oorsprong van die verskillende histologiese streke in die apikale meristeem van die wortelpunte van die vyf Vitis-kultivars stem naastenby ooreen met dié van die wortels van Fagus sylvatica wat Clowes (1961) beskrywe in sy bespreking van die „Körper-Kappe" - teorie van Schüepp (1926). Hierdie tipe van afgrensing van die verskillende weefselinisiale kan moontlik ook beskou word as 'n tussenvorm tussen dié van Brassica napus en Helianthus annuus wat Von Guttenberg (1960) respektiewelik as „geslote" en „oop" beskou.

Die wortelmus, behalwe die sentrale selkolon daarvan (kolumella), en die epidermis van die Vitis-wortels het 'n gemeenskaplike oorsprong in die apikale meristeem, die sogenaamde „dermatokaliptrogeen" (Von Guttenberg, 1960). Die dermatokaliptrogeen is rondom en effens onder die aparte lagie inisiale waaruit die sentrale silinder skors en kolumella ontstaan, geleë

Fig. 2 Diagram van 'n dwarsnee van 'n jong Vitis-wortel voor sekondêre diktegroei begin, om aan te toon hoe die gemiddelde weefselgroottes bepaal is.

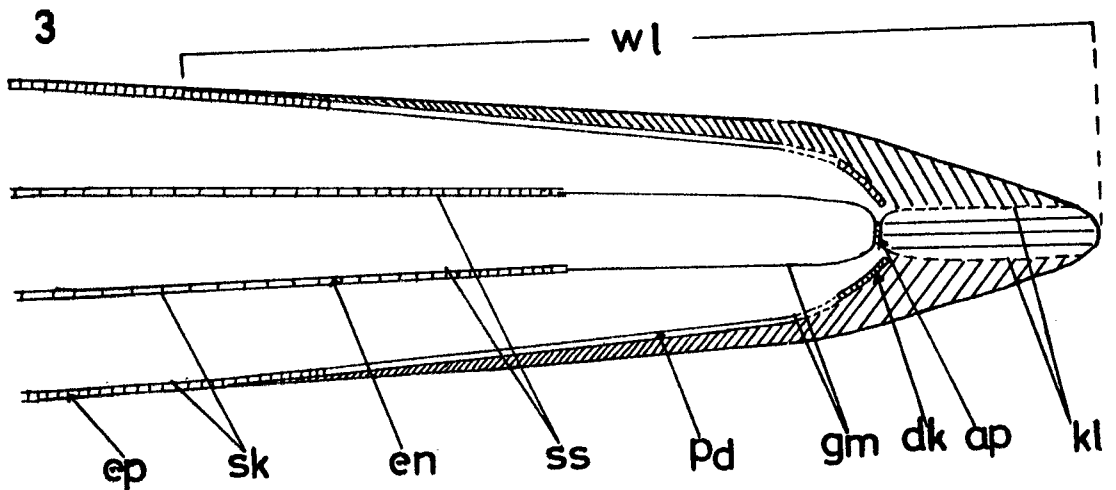
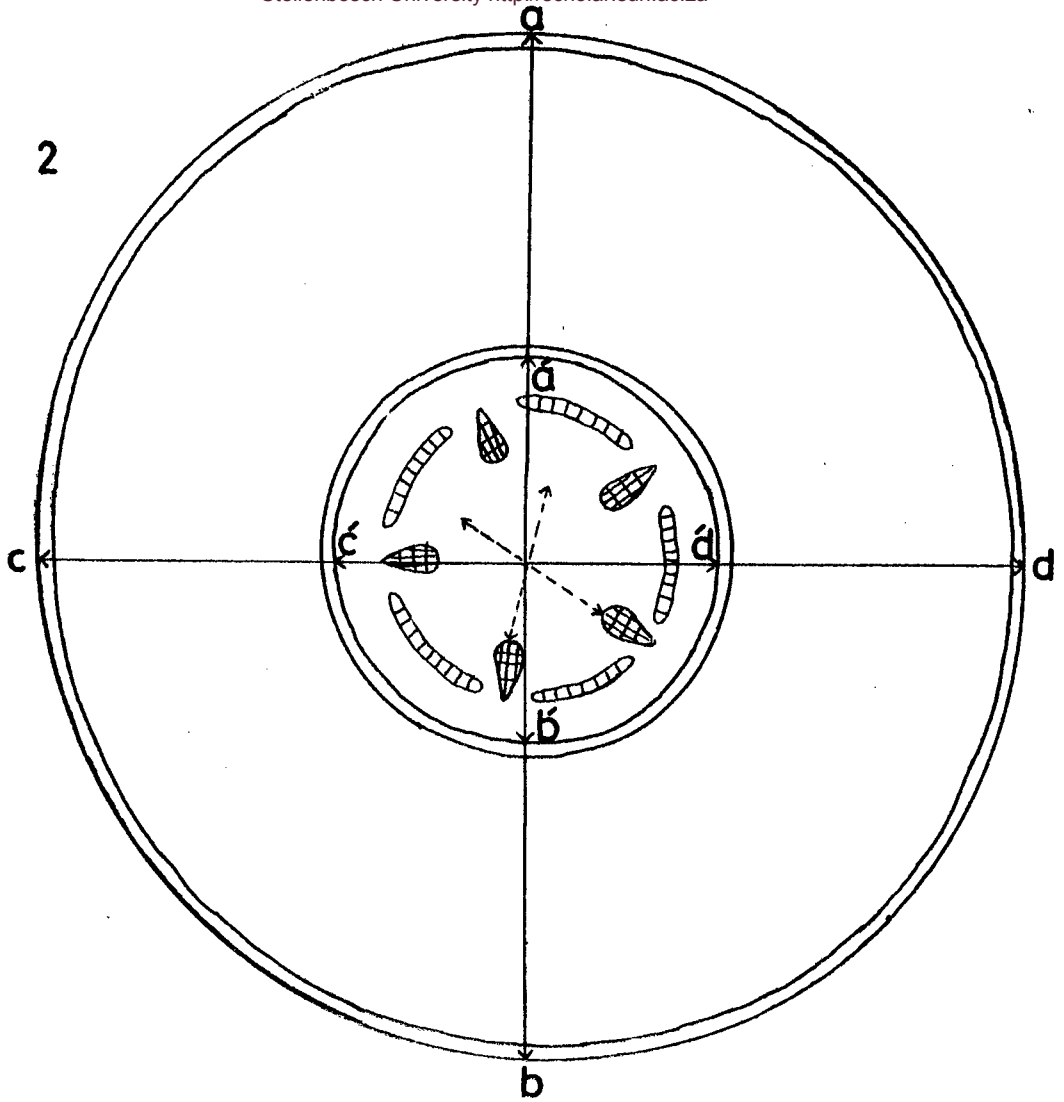
Gemiddelde worteldeursnee tot steledeursnee - verhouding:

$$\frac{\frac{ab}{a'b'} + \frac{cd}{c'd'}}{2}$$

(ab en cd, worteldeursneë; a'b' en c'd', steledeursneë; stippellyne, murgdeursneë).

Fig. 3 Diagram van 'n mediane lengtesnee van die wortelgroeipunt van Vitis.

(ap, inisiales wat die sentrale silinder en kolumella vorm, en by metings as die posisie van die apikale meristeem geneem is; dk, dermatokaliptrogeen; en, endodermis; ep, epidermis; gm, grondmeristeem; kl, kolumella; pd, protoderm; sk, skors; ss, sentrale silinder; wl, wortelmuslengte).



(fig. 3 en 4a, b). Om die bepaling van afstande vanaf die apikale meristeem te vergemaklik sal hierdie posisie waar die sentrale silinder sy oorsprong het as die posisie van die apikale meristeem beskou word.

4.1.1.2 Wortelmus

In 'n mediane lengtesnee van die wortelpunt vertoon die wortelmus 'n duidelike kolumella wat strek vanaf die apikale meristeem tot by die onderpunt van die wortelmus (fig. 3 en 4). Die reghoekig-verlengde selle van die kolumella het wandstandige lagies sitoplasma en is in lengterye gerangskik. Soms kom styselkorrels yl verspreid in die selle voor. Dikwels bevat hierdie selle ook 'n bietjie tannien wat wissel van 'n fynkorrelrige tot 'n homogene massa. Laasgenoemde kom veral aan die onderpunt van die kolumella voor (fig. 4a).

Die laterale deel van die wortelmus wat rondom die woefselinisiale verby strek na bo tot ongeveer waar die seldeling ophou en selstrekking begin, is meestal gevul met donker homogene tannien (fig. 4a,b). Die sellag wat van die oppervlakte van die wortelmus afskilfer, bevat óf platgedrukte selreste óf dooie selle wat nog heel gebly het maar hul donker tannieninhoud verloor het. (fig. 5 en 6). Die lengte van die wortelmus wissel vanaf 2.25 mm tot 5.85 mm. Van al die ondersoekte kultivars het Jacquez skynbaar die kortste wortelmus.

4.1.1.3 Epidermis

Die protodermlaag wat oorsprong aan die epidermis gee, word reeds baie naby die apikale meristeem onderskei. Die

Fig. 4 Mediane lengtesnee deur 'n wortelpunt van

(a) Fransdruif,

(b) Richter 99,

x 85.

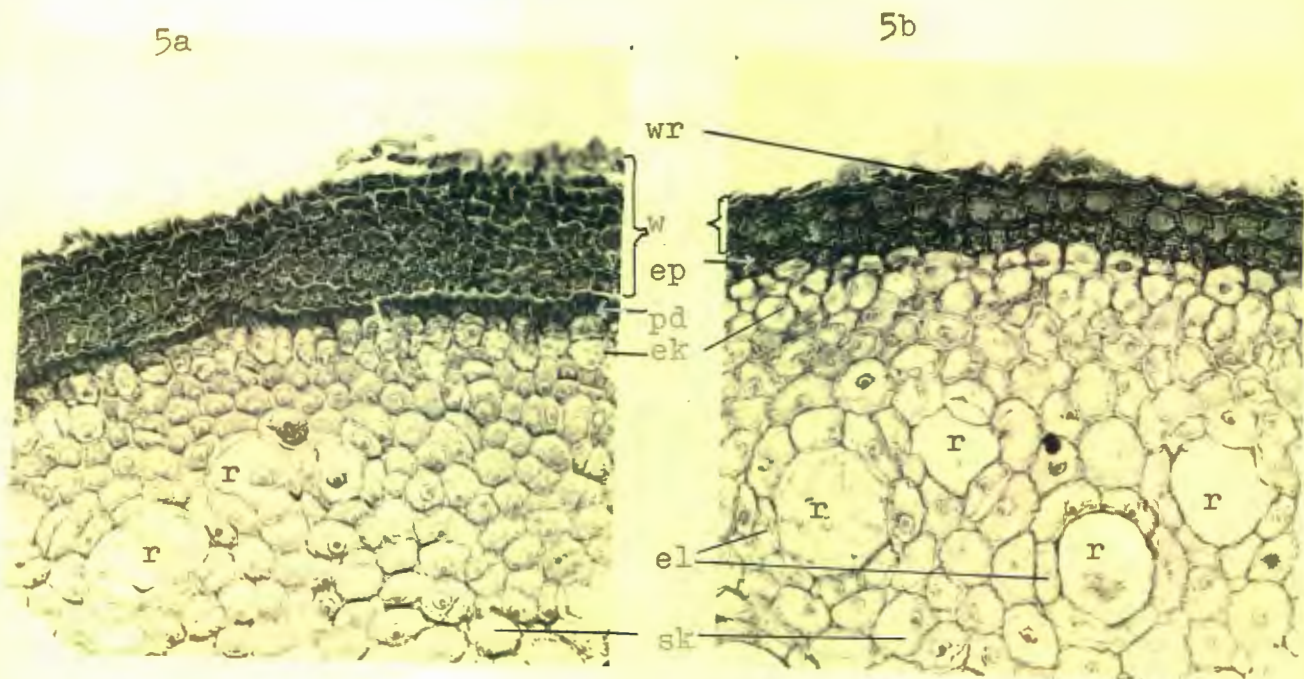
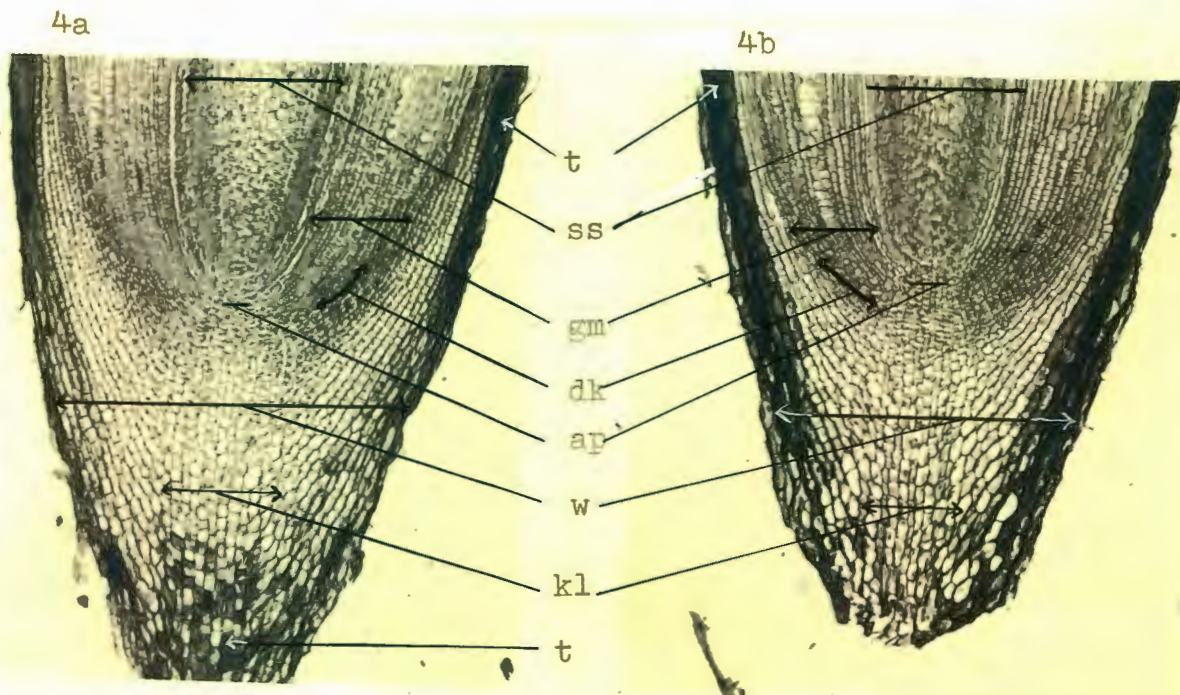
Fig. 5 Deel van 'n dwarsnee deur 'n wortelpunt van Fransdruif,

x 350.

(a) Naby die apikale meristeem.

(b) 'n Entjie hoër op in die wortelpunt.

(ap, inisiale wat die kolumella en sentrale silinder vorm; dk, dermatokaliptrogeen; ek, jong eksodermis; el, epiteelselle rondom rafidesakke; ep, epidermis met tannien; gm, grondmeristeem; kl, kolumella; pd, protoderm met jong tannien; r, rafidesakke; sk, jong skorsparenchium; ss, sentrale silinder; t, tannien; w, wortelmus; wr, dooie wortelmusselle).



protoplasma van hierdie laag klein sellotjies gee gewoonlik t.w.a. die begin van tanniensintese 'n donkerder kleurreaksie as die jong skorsselle (fig. 5 a). Die protoderm selle verdeel herhaaldelik antiklinaal en is meestal radiaal verleng. Soms het die sellotjies 'n ~~plissade~~-agtige vorm in dwarsnee (vgl. fig. 6).

Namate daar meer tannien in die protoderm selle gevorm word, kleur hierdie laag geleidelik donkerder verder weg van die apikale meristeen. Waar die wortelmus hoër op tot twee selle in die dwarsnee verminder het, het die protoderm reeds dieselfde donkerrooi tannieninhoud as die wortelmusselle. Op hierdie stadium verloor die protoderm sy meristematische eienskappe en kan al as jong epidermis beskou word (fig. 5b en 6).

Lengtestrekking in die wortelpunt begin ongeveer waar die laaste wortelmusreste buite om te sien is in lengtesnee. Die epidermisselle verleng en verloor hul radiaal-gestrekte voorkoms. Die donker tannieninhoud word behou tot waar die epidermis hoër op in die wortel tot niet gaan. Dit is nie in alle gevalle moontlik om seker vas te stel hoe hoog op in die wortel die oorspronklike epidermis nog funksioneer nie, aangesien die sellag direk onder die epidermis dikwels die funksie en kenmerke van die epidermis oorneem (sien onder "eksodermis", bl. 31).

By al die groeipunte wat ondersoek is, is relatief min wortelhare aangetref. Die presiese hoogtes waarop wortelhare by die verskillende kultivars voorkom, kon nie vasgestel word nie, aangesien so min van die sneë wortelhare aangetoon het. Die gebied waar wel wortelhare aangetref is, strek vanaf 3.27 mm

Fig. 6 Deel van 'n dwarsnee deur die wortelpunt van Richter 99,
x 370.

Fig. 7 Dwarsnee van die wortelpunt van Fransdruif, x 85.

Fig. 8 Mediane lengteneë van die grondmeristee van wortelpunt
naby die apikale meristee van

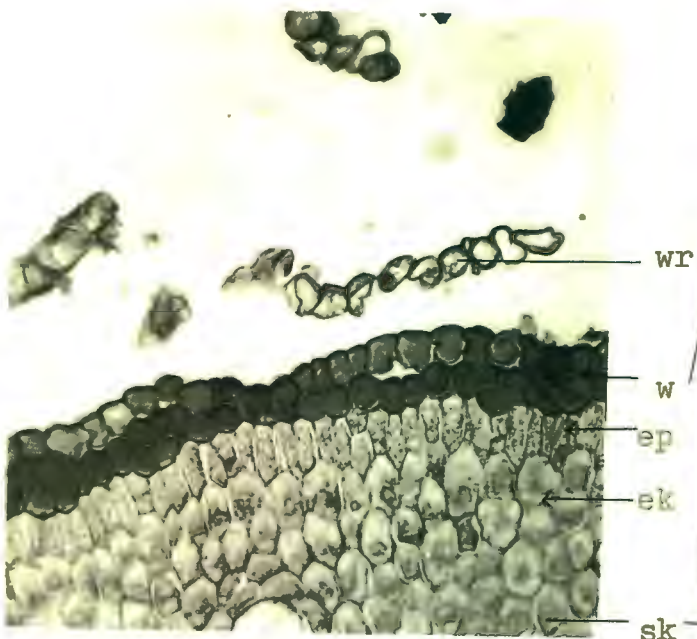
(a) Richter 99,

(b) Fransdruif,

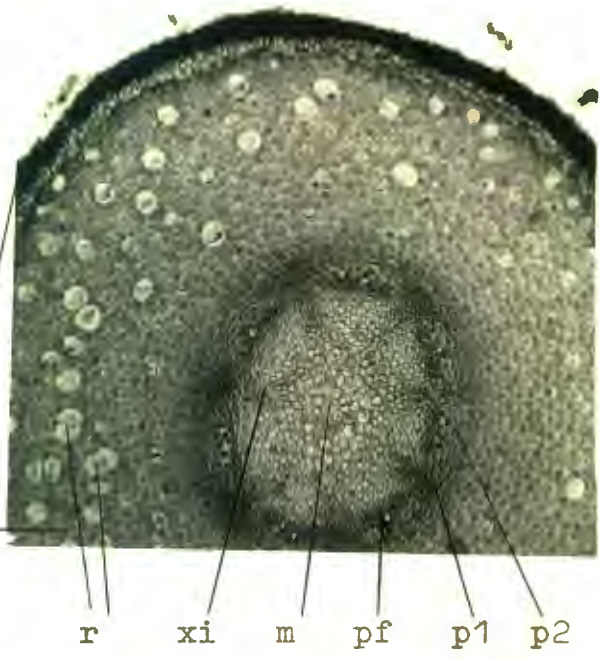
x 350.

(bs, „breë" sel van grondmeristee; ek, jong eksodermis;
ep, jong epidermis; gs, groot selkerne; m, murgparen-
chium; nu, groot nukleolus; p1, klein perisikelselle
teenoor xileempool; p2, groot perisikelselle teenoor
floëempool; pf, protofloëensifbuis; r, rafidesakke;
sk, skorsselle; sm, „smal" sel van grondmeristee;
w, wortelmus; wr, dooie wortelmusselle; xi, protoxileem
inisiale).

6



7



8a



8b



vanaf die apikale meristeem tot ongeveer 8 cm daarvandaan, en by Richter 99 is in een geval jong wortelhare op ongeveer 28 cm vanaf die wortelpunt aangetref. Hier was dit klaarblyklik die sellag net onder die oorspronklike epidermis wat die wortelhaartjies gevorm het.

4.1.1.4 Skors

4.1.1.4.1 Skorsparenchiem

Vanaf die apikale meristeem word die skors geleidelik breër deur herhaaldelike periklinale seldelings van die grondmeristeem sowel as deur vergroting van die selle. Dit is hoofsaaklik die selle van die binneste skorslag teenaan die toekomstige perisikel wat periklinaal deel. Die binneste vier tot vyf skorslae toon egter ook verdere periklinale en antiklinale seldelings. Die skorsselle is dus in die algemeen nie in radiale rye gerangskik nie. Soms is daar aan die end van die meristematische fase min antiklinale seldelings en dan kan die selle van die binneste vier tot ses skorslae wel in radiale rye gerangskik wees. Seldelings kom verspreid in die res van die skors ook voor, en wel in alle rigtings. Dit veroorsaak 'n verdere ongeordende selrangskikking.

Aan die binnekant van die protoderm is daar ongeveer vier skorslae met opvallend kleiner selle. In hierdie skorslae word meer seldelings aangetref as in die middelskorslae. Die seldelings geskied in alle rigtings maar veral antiklinale delings word in die buitenste twee lae aangetref. Hierdie twee sellae is opvallend ligter van kleur as die ander meristematische selle

teenaan hulle. Die selle van hierdie lae is in hul heel jong stadium net so groot soos die naburige meristematische selle maar hulle vergroot vinnig en baie gou is hulle effens meer radiaal gestrek as die skorselle wat teenaan hulle na binne geleë is (fig. 5). sien verder onder eksodermis bl.

Die jong skorselle begin vroeg afrond (in dwarsnee gesien) en reeds baie naby die apikale meristeem word prominente intersellulêre ruimtes gevorm (fig. 13). Soms is hierdie selle meer in tangensiale rigting gestrek en het hulle dan 'n min of meer ovale vorm. Die selle van die binneste aktiefdelende skorslang behou in dwarsnee 'n meer reghoekige vorm.

In lengtesnee het die meristematische selle van die grondmeristeem 'n reghoekige of vierkantige vorm. By die suiwer Vitis vinifera-kultivar, nl. Fransdruif, is hierdie selle hoofsaaklik reghoekig-verleng in die lengterigting, terwyl by die suiwer Amerikaanse soorte, nl. Richter 99 en 101-14, hulle hoofsaaklik in die dwarsrigting gestrek is. Wat hierdie aspek betref, is dit nie duidelik of die bastersoorte, Jacquez en 1202, meer Amerikaans of Europees is nie. Volgens hierdie bevindinge blyk dit dat by Fransdruif selverlenging gouer plaasvind naby die apikale meristeem as by die ondersoekte Amerikaanse kultivars, en vermoedelik groei die wortels van borsgenoemde variëteit vinniger as die van die laasgenoemdes. In tangensiale lengtesnee kan bogenoemde verskil tussen die Amerikaanse en Europese kultivar die beste aangedui word (fig. 9 en 12). In mediane lengtesnee kan hierdie verskille ook opvallend wees (fig. 8a en b).

Hoër op in die groeipunt van die wortel vind selstrekking en vakuolering van die skorsselle plaas soos algemeen by wortels aangetref word (vgl. Clowes, 1961; Esau, 1965a). Dit is opmerklik dat die selle van die ongeveer drie buitenste skorslae kleiner bly as die res van die skorsselle. Hierdie selle behou 'n hoekige vorm en intersellulêre ruimtes is óf baie skaars óf meestal afwesig (sien verdere bespreking onder "eksodermis", bl.).

'n Belangrike kenmerk van die Vitis-wortelpunte is die groot hoeveelheid rafide-bevattende selle in die skors (vgl. ook Ferold, 1926). Hierdie selle of rafidesakke is baie groter as die ander skorsselle en is gewoonlik al baie naby die apikale meristeem onderskeibaar. Die selle lê in lengtereekse wat in lengtesneë te sien is. Die aantal selle in so 'n reeks kan wissel van twee tot ongeveer tien (fig. 9). In dwarssnede kom hulle verspreid voor (fig. 7).

Hierdie selle verloor gou hulle meristenatiese eienskappe, word baie vroeg gevakuoleer en gee 'n ligter kleurreaksie as die omringende meristenatiese selle van die grondmeristeem. Hulle ondergaan 'n vroeë selstrekking wat tred hou met die aktiewe selvermeerdering rondom hulle. Die abnormaal groot kerne en nukleoli van die selle dui op die moontlikheid dat die selkerne 'n endomitose ondergaan in plaas daarvan om in twee te verdeel. Dit gebeur skynbaar meer as een maal aangesien die selkerne steeds groter word namate die selle verder vergroot. Soms is die nukleolus van so 'n kern byna net so groot soos die kerne van die

Fig. 9 Tangensiale lengtesnee van 'n wortelpunt van Richter 99, x 85.

Fig. 10 Mediane lengtesnee deur 'n jong wortel van Fransdruif ongeveer waar lengtestrekking begin het, x 85.

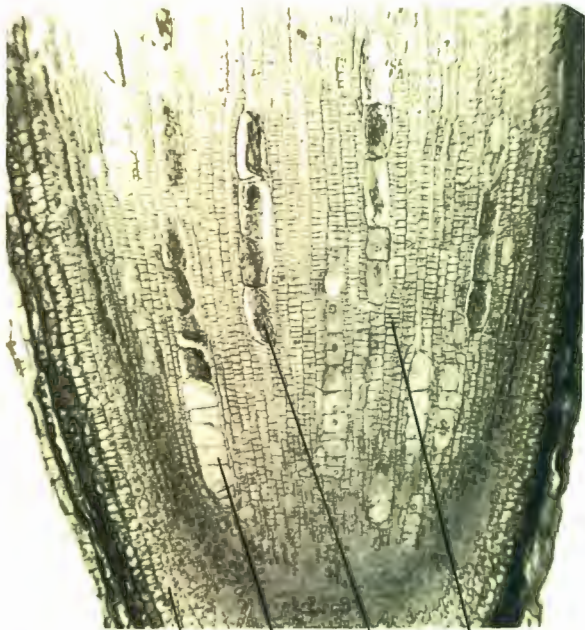
Fig. 11 'n Deel van die dwarsnsnee van 'n jong wortel van Fransdruif, x 370.

(a) Ongeveer waar lengtestrekking en vakuolering van die skorselle begin.

(b) 'n Entjie hoër op in dieselfde wortel.

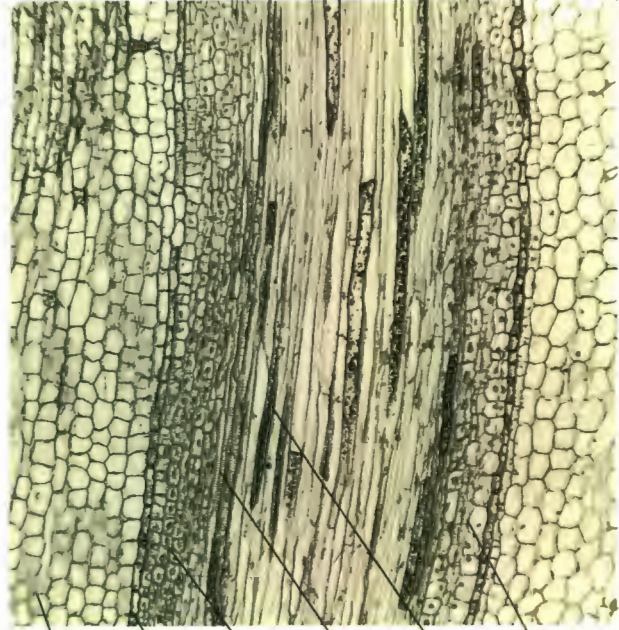
(bs, "breë" sel van grondmeristeen; en, endodermis; mf, metafloëmsifbuis; ms, murgselle; rx, metaxileemvat; opf, profloëmsifbuis besig om te oblitereer; p1, klein perisikelselle teenoor primêre xileem; p2, groot perisikelselle teenoor primêre floëem; pf, profloëmsifbuise; px, eerste protoxileem vaatjie met spiralige wandverdikkings; r, lengtereeks rafidesakke; ra, rafide; sk, skorsparenchiem; t11 tannienlamelle, eerste ontwikkelingstadium (huidige ondersoek); t12, tannienlamelle, tweede ontwikkelingstadium (huidige ondersoek); w, wortelmus).

9



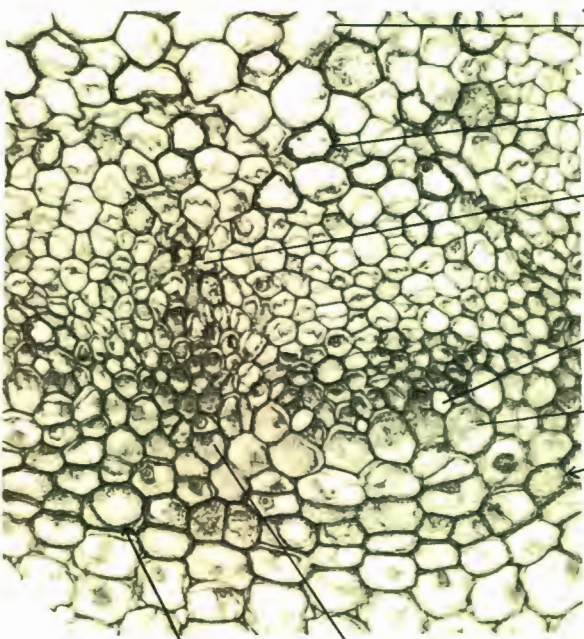
w r ra bs

10



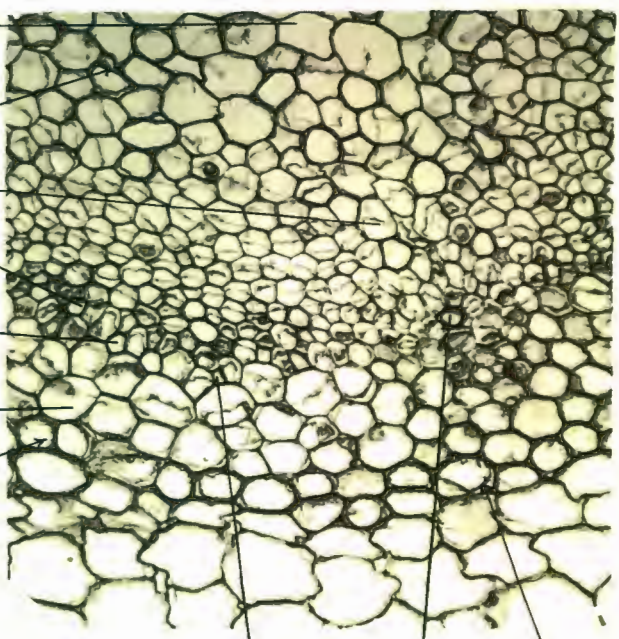
sk en p1 px ms p2

11a



t11 p1

11b



opf px t11

omringende meristematische selle (fig. 8).

Die rafide-inhoud van hierdie „kristalsakke" (Haberlandt, 1914) of rafidesakke, wissel by verskillende wortels van dieselfde plant, of selfs van sel tot sel in dieselfde reeks sakke. Soms word tipiese rafidesakke gevorm sonder dat daar enige tekens is van duidelike rafidebundels. (Vgl. fig. 8 en 9). Die rafidesakke hou aan net vergroot totdat die omringende skorsselle hulle lengtestrekking so te sê voltooi het. Hier het die rafidesakke die voorkoms van groot dunwendige buise en dikwels skeur die dwarswande van opeenvolgende sakke om sodoende 'n nog langer buis te vorm. Die rafide self word nie proporsioneel met die groei van die sakke groter nie. Dit kan wel gebeur dat taamlike lang rafide in 'n smal bundel in die lengte van die rafidesak lê. Soms egter bly die rafidebundels klein, en in dwarsneë van die verlengingstreek en hoër op vertoon rafidesakke dan leeg of slegs met 'n baie smal rafidebundeltjie.

Op 'n baie jong stadium van die rafidesakke, maar waar hulle reeds groter is as die omringende meristematische selle, deel die skorsselle teenaan die rafidesakke parallel met die oppervlakte van hierdie reuse selle (fig. 5 en 13). So word dan 'n sg. epiteel rondom die rafidesakke gevorm. Die epiteelselle ondergaan saam met die ander skorsselle 'n drastiese selstrekking, maar bly nog lank onderskeibaar van die ander selle.

Die volwasse skorsselle het dun wandstandige sitoplasmalagies. Die selle bly deurgaans parenchimaties. Geen stysel is in die selle aangetref nie. Slegs enkele skorsselle teenaan

die endodermis bevat soms 'n korrelrige tannieninhoud (sien bl.34).

In dwarsnede word die rafidesakke geleidelik minder opvallend en enige tekens van rafide word later baie skaars. Op 'n laat stadium vertoon die rafidesakke bykans net so groot soos die ander skorselle. Dit is skynbaar deels as gevolg van die epiteelselle wat mettertyd net so vergroot en afgerond het soos die ander skorselle, en deels omdat die ander skorselle nou dieselfde grootte as die rafidesakke bereik het. Op die stadium waar sekondêre diktegroei in die sentrale silinder begin, word in die meeste gevalle meer rafide gevorm in enkele skorselle teenaan of baie naby die endodermis. Hierdie „sekondêre“ rafide lê in bundels parallel met die wortelas. Gewoonlik is 'n opvallende slymohulsel rondom hierdie rafide te onderskei.

Waar die skors begin degenerer kom dikwels verspreide skorselle met koeëlvormige tannienkorreltjies met of sonder 'n tannienlamelle voor, en soms ook selle met 'n homogene massa van tannien wat 'n ligte kleurreaksie gee (sien bl.33 en verder oor tannienvorming).

4.1.1.4.2 Eksodermis

Soos reeds aangedui, is daar by die jong wortels twee tot drie selle direk onder die epidermis wat effens verskil van die dieper skorselle. Hoewel hierdie selle nie opvallende dik wandverdikkings toon nie, het hulle genoeg ander tipiese eienskappe om as „eksodermis“ beskryf te word (Vgl. Esau, 1965 a bl. 493). Die selle van hierdie eksodermis is in hul volwasse stadium minder rond in dwarsnede as die ander skorselle, effens

kleiner en dikwels effens radiaal verleng. Intersellulêre ruimtes ontbreek of is baie skaars. Die selle bly dunwandig maar het soms effens dikker wande as die diepergeleë skorselle. Die buitenste tangensiale sowel as die radiale selwande van die sellag teenaan die epidermis gee 'n positiewe toets vir suberien, hoewel daar nie 'n aparte suberienlamel aanwesig is nie. Soms bevat die wande van die tweede eksodermislag ook suberien.

Waar die epidermis vergaan het, verkry die buitenste eksodermislag tipiese epidermiseienskappe. Die selle vertoon kleiner, die selwande bevat meer suberien en looistof word in die sellumens gevorm. Skynbaar kan al die eksodermislage agtereenvolgend die rol van die epidermis oorneem as die buitenste laag vergaan of miskien beskadig word. Daar kan nie orals met sekerheid vasgestel word of die buitenste afsluitingslag nog die oorspronklike epidermis of een van die eksodermislage is nie.

Nadat sekondêre diktegroei reeds in die sentrale silinder begin het en die skorsparenchiem gedegenerer het, bly daar gewoonlik een of twee lae selle van die eksodermis behoue met 'n donker platgedrukte lagie selle aan die buitekant daarvan. Dit vorm dan 'n los mantel rondom die sentrale gedeelte van die wortel (fig. 17b).

4.1.1.4.3 Endodermis

By al die kultivars wat ondersoek is, volg die differensiasie van die endodermis 'n min of meer uniforme patroon. By elke variëteit is slegs enkele wortels aangetref wat van hierdie ontwikkelingspatroon afwyk wat betref die selinhoud van die endodermis.

By hoër plantwortels in die algemeen ontwikkel die aktiefdelende binneste laag selle van die grondmeristeem, die „proëndodermis“ (Hurst, 1954; aangehaal deur Van Fleet, 1961), tot 'n endodermis (Esau, 1965 a bl. 487). Navorsers soos Van Fleet (1961) Van Wisselingh (1926), Frey-Wyssling (1959) en Priestley en North (1922) gebruik die konspronklike indeling wat Kroemer (1903, aangehaal deur begoevende navorsers) vir die verskillende ontwikkelingsstadia van die wortelendodermis uiteengesit het.

Hiervolgens kan die endodermis drie ontwikkelingsstadia deurmaak. Die „primêre endodermis“ word deur 'n dun onverkrukte wand met 'n tipiese bandjie van Caspary in die antiklinale wand gekenmerk. Die „sekondêre endodermis“ teen 'n suberionlamel wat oor die hele wand binne elke endodermis gevorm word. Dit word as 'n sekondêre wand beskou. In die „tersiêre endodermis“ word selluloselamelle teenaan die suberionlamelle aan die binnekant neergelê - dikwels is die neerslae baie dik op die binneste tangensiale wand. Van Fleet (1961) onderskei verder 'n „kwarternêre fase“ waar fenole en kinone binne die tersiêre sellulosewand neergelê word.

By al die spesies van die Vitaceae word tanniene aangetref (Bate-Smith, 1957). Volgens Schanderl (1957) kom selle met 'n hoë tannieninhoud deur die hele wynstok vanaf die wortels tot in die druiwekorrel voor.

Uit die huidige ondersoek blyk dit dat die hoë tannieninhoud van die endodermis die opvallendste eienskap daarvan is, en ook baie belangrik wat betref die invloed van die filloksena

op die jong wortels (sien bl.93).

In die huidige ondersoek is Kroemer se primêre fase slegs in uitsonderlike gevalle te onderskei waar die endodermis geen of baie min tannien bevat het. Die Caspariese bande was hier dofweg in dwarsneë te onderskei. Dit is skynbaar net so breed soos die radiale wande van die endodermis selle en die radiale wande toon dan 'n liggeel kleurreaksie in teenstelling met die donkerblou van die tangensiale wande (met Delafield se hematoxilien).

Die verandering van die tannien karakteriseer die Vitis - endodermis gedurende sy ontwikkeling. Gerieflikheidshalwe kan die ontwikkeling van die endodermis in drie stadia, volgens die veranderings in die tannieninhoud daarvan, ingedeel word:

Eerste stadium:

Reeds by die laaste stadia van die proëndodermis kan sy posisie opgemerk word deur 'n duidelike kleurverandering van die selle. Hierdie proëndodermis selle verkleur liggeel (met Delafield se hematoxilien) of ligrooi (Delafield se hematoxilien en safranien) in teenstelling met die grysblou of persblou van die protoplasma wat effens vroeër waar te neem is. In die dogterselle wat op hierdie stadium deur periklinale deling van die proëndodermis selle gevorm word, is die kleurverandering in 'n mindere mate sigbaar. Hierdie bevindinge stem presies ooreen met dié van Van Fleet (1961). Dit het volgens hom betrekking op die histogenese van die wortelendodermis in die algemeen. Hy skryf die kleurverandering van die selle toe aan die verskyning

van fenool-kinoon sisteme in die protoplasma van die selle. Volgens hom kan die teenwoordigheid van chemies-gereduseerde kinone soms in die selle tydens die aktiewe delingsfase van die proëndodermis aangedui word.

Die protoplasma van die proëndodermis kry mettertyd 'n draadagtige tekstuur wat geleidelik meer intens ligrooi of geel kleur. Waar die selle begin vakuoleer en langtestrekking ondergaan, lyk dit asof die sitoplasma rondom elke vakuool en die enkele sigbare kerne 'n donkerder gekleurde membraan of lamel vorm (fig. 11 a). Hierdie membraan of lamel word dikker en donkerder van kleur namate die vakuool van die selle vergroot (fig. 11 b). Die posisie van die membraan word geleidelik meer „wandstaandig“. Op die stadium waar meeste van die endodermis-selle 'n groot vakuool met membraan toon, word nog net antiklinale seldelings in die endodermis opgemerk. Die dogterselle wat deur die laaste periklinale seldelings gevorm is, toon dieselfde veranderinge in hul sitoplasma. Hierdie selle kom egter slegs hier en daar teenaan die endodermis voor. Aangesien hierdie selle deurgaans soos dié van die endodermis ontwikkel, vertoon die volwasse endodermis plek-plek 'n dubbele sellag van condense selle.

Tydens begenoeende vroeë ontwikkelingsstadium van die endodermis begin die perisikel sy meristematische eienskappe verloor. Gewoonlik is metafloëemelemente reeds gevorm en die protofloëemsifbuis reeds in hul volwasse stadium. Die protoxileemvaatjies mag hier en daar onderskeibaar wees, maar gewoonlik is die pri-

nêre xileemelemente op hierdie stadium nog dunwandig en taamlik plasmaryk (fig. 11 b).

Die lamelle in die endodermis selle verkry later 'n meer tipiese membraanvorm en lê óf in hul geheel styf teenaan die selwande, óf slegs ten dele daarteen. Hulle kan soms heeltemal los lê in die sel. Die lamelle behou egter hul sitoplasmatische eienskappe en vertoon korrelrig. Hierdie korrelrighoid neem geleidelik toe en groter korrelrige strukture verskyn aan die binnekant daarvan (fig. 14 a).

Tweede stadium:

Hierdie stadium kan as die „stadium van tannienintese" beskou word. Die korrelrige strukture op die sitoplasmalamelle word groter en die lamelle self word nog donkerder gekleur. Mettertyd word groot koëlvormige liggaampies binne rondom die vakuool sigbaar (fig. 14 a). Hierdie „korrels" toon 'n baie donker rooi kleurreaksie met beide hematoxilien en safranien, en gee 'n sterk positiewe reaksie vir tannien. Die korrels word geleidelik meer en groter en kloef in groepe of enkeld aan die lamelle (fig. 14 b). Tannienkorrels van verskillende groottes kan in een sel voorkom.

By verdere differensiasie verdwyn die sitoplasmalamelle in sekere gevalle, en die endodermis verkry weer sy oorspronklike „dunwandige" voorkoms. Die selle bevat egter nou 'n groot aantal tannienkorrels wat wandstandig of verspreid in die sellumen voorkom. In ander gevalle verkry die lamelle 'n meer homogene tekstuur en verloor hul sitoplasmatische eienskappe. Hulle verkleur

Fig. 12 Tangensiale lengtesnee van 'n wortelpunt van Fransdruif,
x 85.

Fig. 13 Deel van 'n dwarssnee deur die jong skors van 'n wortel-
punt van Fransdruif, x 350.

Fig. 14 Radiale lengtesnee deur endodermis van Fransdruif,
x 820.

(a) Tweede ontwikkelings stadium (huidige ondersoek)

(b) Tweede ontwikkelings stadium (huidige ondersoek),
effens later as (a).

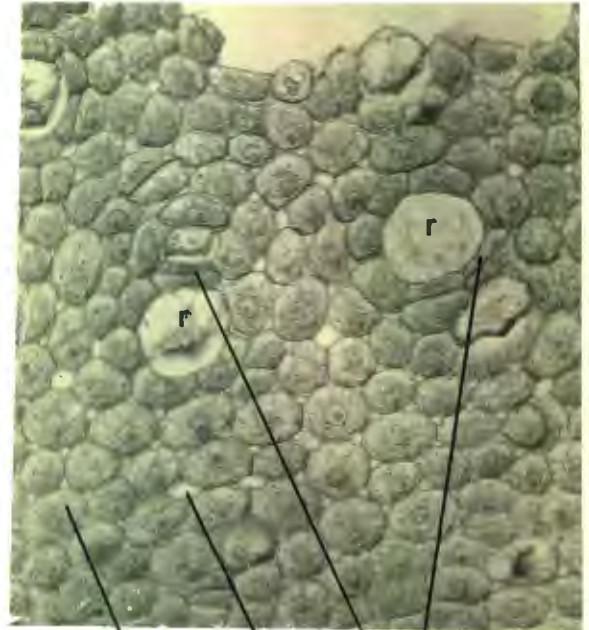
(el, jong epiteelselle; ir, intersellulêre ruimte;
p, perisikelselle; r, rafidesakke; rl, reeks leë
rafidesakke; sk, skorsparenchiem; sm, "smal" sel
van grondmeristoom; tk, tannienkorrels; tl, tannien-
lamel; w, wortelmus).

12



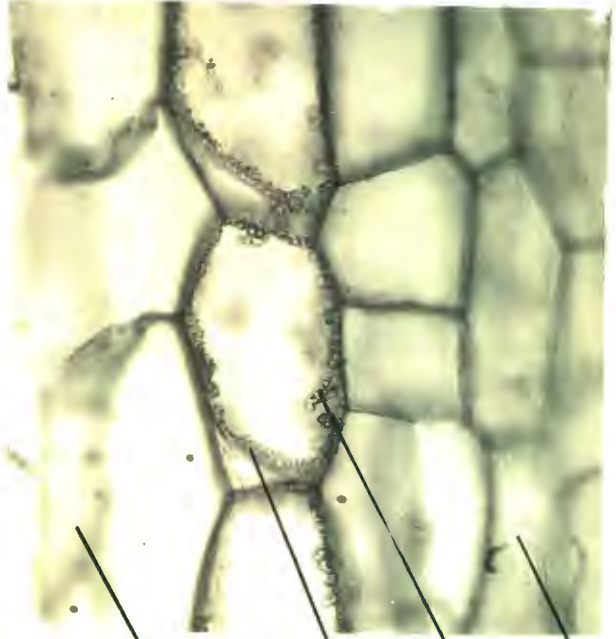
w sm rl

13



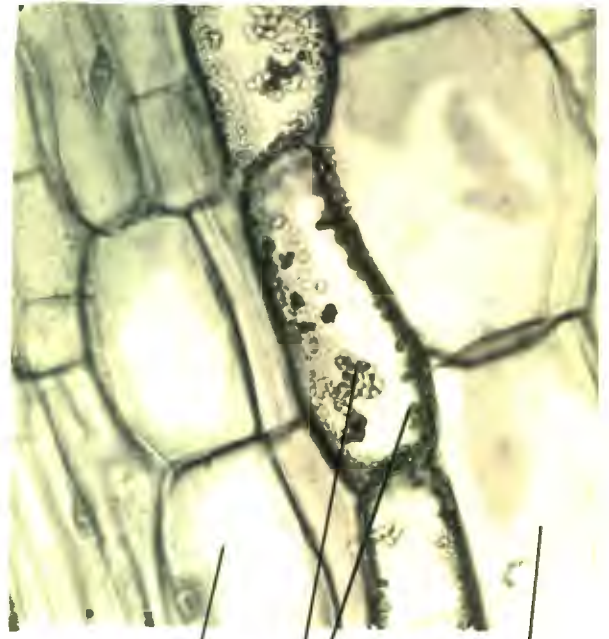
sk ir el

14a



sk tl tk p

14b



p tk sk

dan ook intens rooi soos die tannienkorrels. Op hierdie stadium kan van „tannienlamelle" gepraat word.

Wardrob en Cronshaw (1962) se bevindinge oor die ontstaan van fenoliese stowwe in die straalparenchium van lede van die Angiospermae, is interessant. Volgens hierdie navorsers ontstaan die fenoliese verbindings, en dus ook tannien wat 'n fenoliese polimeer is, in strukture met die vorm en dimensies van amiloplaste. Die fenole word in klein blasies ingesluit wat ontspring binne-in die gemodifiseerde amiloplast of chloroplast. Dit geskied wanneer daar oplossing van stysel plaasvind. Die fenoliese verbindings word neergelê rondom die buitelyn van die blasie wat aldus gevorm het. Op 'n gevorderde stadium van differensiasie disintegreer hierdie amiloplaste en die bevryde fenoliese verbindings groepeer in 'n groot konsentrasie rondom die vakuool. Na aanleiding van bogenoemde bevindinge kan die veranderinge en sintese van tannien in die Vitis-endodermis moontlik soos volg uiteengesit word:

In die eerste stadium van die endodermisontwikkeling (huidige bogenoemde indeling) bevat die sitoplasma „amiloplaste" wat reeds fenoliese verbindings begin vorm. Hierdie amiloplaste is skynbaar hoofsaaklik rondom die vakuool geleë en die sitoplasma vorm 'n laag wat as gevolg van die donker kleurreaksie daarvan soos 'n lamel lyk. Aan die begin van die tweede stadium vind 'n polimerisering van die fenoliese verbindings plaas om ware tannien te vorm. Sommige van die amiloplaste mag dan disintegreer soos deur Wardrob en Cronshaw (1962) opgemerk is, en so word dan

die wandstandige tannienlamelle gevorm. Die ander amiloplaste vorm egter korrels van tannien wat hul die grootte oortref. Dit is analoog met amiloplaste wat groot styselkorrels vorm (Reinders, 1957). Waar daar geen tannienlamelle gevorm word nie en net groot tannienkorrels sigbaar is, was daar nie 'n disintegrasie van amiloplaste en 'n opeenhoping van vrye tannien rondom die vakuool nie.

Schanderl (1957) beskou hierdie groot tannienkorrels as „tanninoplaste”. Dit mag egter meer korrek wees om die amiloplaste waarin die eerste fenoliese verbindings gesintetiseer word as „tanninoplaste” te beskou. Volgens Schanderl neem hierdie tannienkorrels 'n wandstandige posisie in en versmelt met mekaar om die tannienlamelle te vorm. Daar is tydens die huidige ondersoek gevind dat die korrels wel met mekaar kan versmelt om verskillende vorms aan te neem, maar dat die meeste van hulle egter min of meer koëlvormig bly.

Die tannienlamel kan nie as „sekondêre wand” (Schanderl, 1957) beskryf word nie, aangesien dit nie in vaste verbintenis met die selwand is nie, en soms plok-plok los daarvan binne die sellumen lê. Dit stem ook nie ooreen met die suberienlamelle wat by die sekondêre endodermis volgens Kroemer se indeling voorkom nie (Priestley en North, 1922; Van Fleet, 1961). Dit is dus ook nie „endodermis”, soos Frey-Wyssling (1959) die endodermisuberien noem nie.

Die verskyning van groot tannienkorrels en 'n homogene tannienlamel vind volgens Schanderl plaas op die stadium waar

sekondêre diktegroei in die sentrale silinder begin en die endodermis afsterf a.g.v. 'n peridermvorming in die perisikel langsam. Met hierdie ondersoek is egter gevind dat die korrels sowel as die tannienlamelle in die endodermis reeds naby die wortelpunt gevorm word en in die murgselle reeds baie naby die apikale meristeem voorkom.

Derde Stadium:

Op die hoogte waar die vaskulêre kambium binne die sentrale silinder duidelik sigbaar is, is deurgaans by al die kultivars gevind dat die tannieninhoud van die endodermis 'n opvallende verandering ondergaan. Die endodermis selle wat op een stadium nog duidelike groot tannienkorrels bevat het, word meteens gevul met 'n homogene tannienmassa. Hierdie massa kleur met safranien en vaste groen rooi, donkergroen of donkerblou. Die intensiteit van die kleurreaksie hang skynbaar af van die hoeveelheid tannien in die selle. Die verskillende kleurreaksies met dieselfde kleurstowwe dui op die moontlikheid van twee tannienisomere (sien bl. 71).

Die skorsparenchiem is op hierdie stadium gewoonlik nog aanwesig. Dit is opvallend dat daardie skorsselle teenaan die endodermis wat van die begin af dieselfde inhoud as die endodermis gehad het, nog hulle tannienkorrels behou, terwyl die endodermis reeds die donker tannienmassas bevat. Eers waar die skors op 'n latere stadium begin degenerer, ondergaan hierdie selle die verandering tot die derde ontwikkelingstadium van die endodermis.

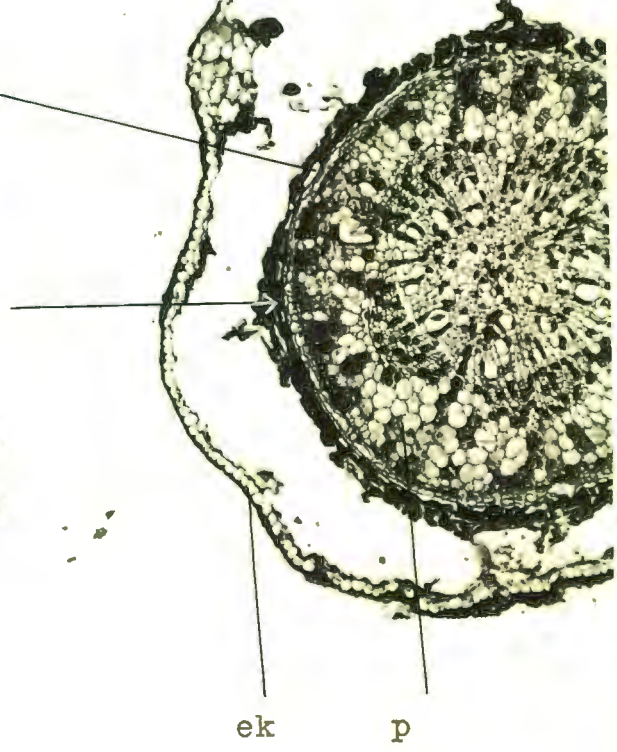
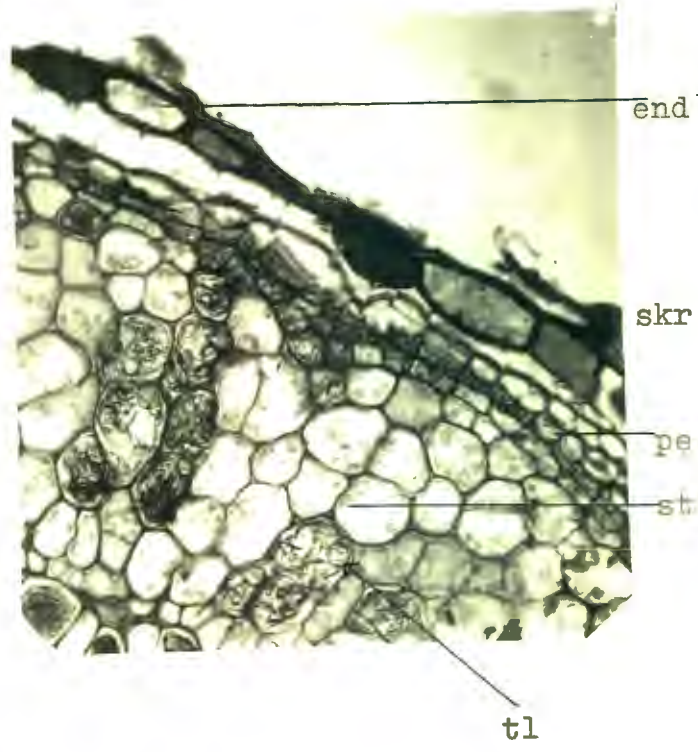
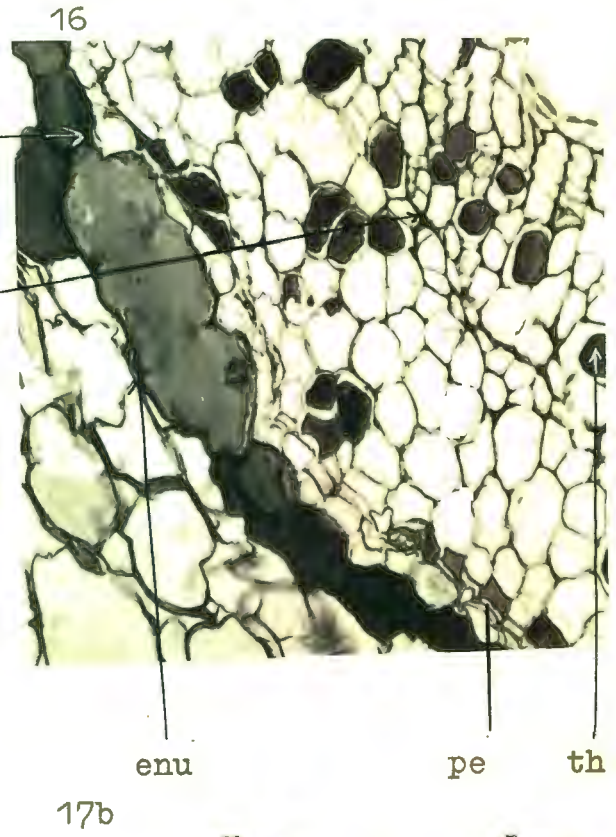
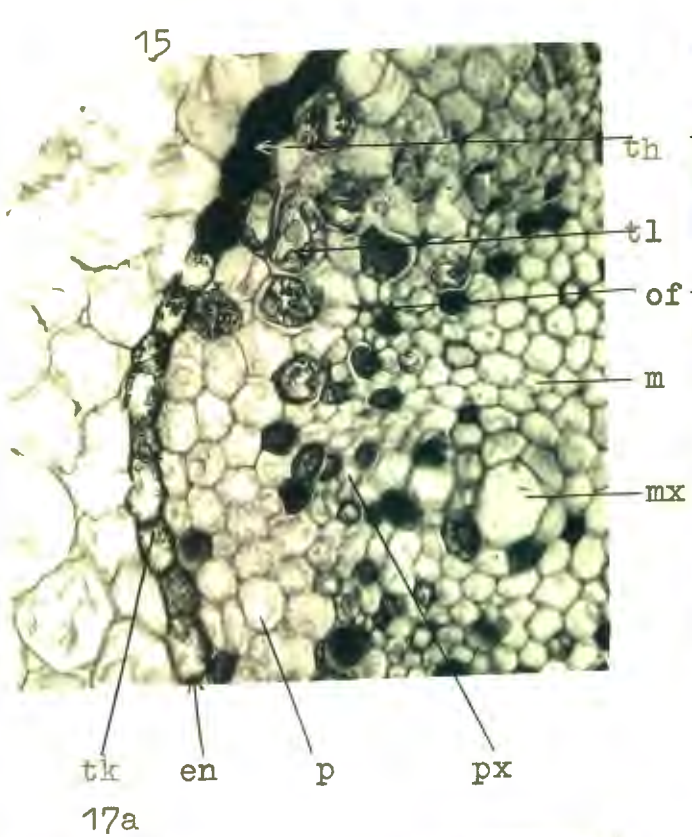
Al die selle van die endodermis word nie op dieselfde hoogte vanaf die wortelpunt met hierdie derde tipe van tannien

geval nie (fig. 15). Die onsetting van gekorrelde tannien tot 'n homogene massa geskied egter oor 'n kort afstand. By een geval by Richter 99 is spesifiek opgemerk dat op 'n afstand van ongeveer 10 cm vanaf die wortelpunt een-vyfde van die endodermale silinder in dwarsnee donker homogene tannien bevat. Naastenby 462 ^u verder het die endodermiselle nog rondom die donkerblou tannien-inhoud verliery. Hierdie onsetting is heelwaarskynlik toe te skryf aan chemies-fisiologiese veranderinge in die selle. Die enigste tussenstadium tussen rooi gekorrelde en homogene blou tannien is in een geval opgemerk waar die rooi korrels verander het tot fyner blouerige korreltjies en die sellumen van kleurloos tot ligblou verander het. Dieselfde verandering vind in die perisikel op dieselfde tydstip plaas. By die murgselle het soortgelyke veranderinge reeds veel vroeër begin.

Schanderl (1957) vind in sy ondersoek dat die endodermis op hierdie stadium dood is en alleenlik 'n tannienlamelle bevat. Die toename in omtrek van die sentrale silinder a.g.v. sekondêre diktegroei het volgens hom 'n drastiese tangensiale strekking van die endodermiselle tot gevolg. By die huidige ondersoek is egter opgemerk dat, hoewel die sentrale silinder reeds aanmerklik vergroot het, die endodermiselle nog nie so veel tangensiaal uitgerek is soos deur Schanderl aangegee nie. Dilatasie van die endodermis geskied nog d.a.v. antiklinale seldelings, wat bewys dat die selle op hierdie stadium nog nie dood is nie.

By verskeie preparate is in dwarsneë opgemerk dat die radiale wande van soveel soos vyf endodermiselle in 'n ry gebreek

- Fig. 15 Deel van 'n dwarssnee van die sentrale silinder van 'n jong wortel van Richter 99 kort voor vaskulêre kambiumvorming, x 370.
- Fig. 16 Deel van 'n dwarssnee van die sentrale silinder van 'n jong wortel van Richter 99 kort na vaskulêre kambiumvorming, x 370.
- Fig. 17a Deel van 'n dwarssnee van die sentrale silinder van 'n wortel van Jacquez op jong 'n stadium van sekondêre verdikking, x 370.
- Fig. 17b Dwarssnee van 'n wortel op dieselfde grceistadium as by fig. 17a, x 85.
- (ek, oorblywende eksodermislagie; en, endodermis; end, de die endodermis selle; enu, uitgeswelde endodermis selle; m, murgparanchiem; mx, metaxileemvat; of, geoblitereerde primêre floëem; p, perisikelselle; pe, jong periderm; px, protoxileemvaatjie; skr, skorsreste; st, styselkorrels; th, homogene tannien, derde ontwikkelingstadium (huidige ondersoek); tk, tannienkorrels; tl, tannienlamelle rondom styselkorrels).



het. By sulke gevalle het die tangensiale wande van die lang „selle“ wat aldus gevorm is, geweldig uitgeswel, en het die tannienmassa 'n ligter kleurreaksie getoon (fig. 16). Daar is vasgestel dat hierdie verskynsel nie as gevolg van die sny met die mikrotroom veroorsaak is nie. Die moontlikheid bestaan dat dit 'n artifak is wat gedurende die dehidrasie en infiltrasieprosesse kon plaasvind. Dit mag ook wees dat dit natuurlik ontstaan het as gevolg van 'n oormatige ophoping van tannien wat die selle laat opswel sodat die radiale wande skeur.

Waar die skorsparenchium afgesterf het en slegs innemekaar-gedrukte selreste te vind is, het die endodermis selle ook afgesterf en is nou meer tangensiaal verleng a.g.v. die steeds toenemende diktegroei in die sentrale silinder. Die selwande van die endodermis vertoon nou amper swart. Die sellumens vertoon leeg of hul inhoud is minder intens gekleur (fig. 17a). Die dikte van die selwande neem ook toe; skynbaar as gevolg van 'n mengsel van tannien en suberien wat daar as 'n sekondêre wand neergelê is. Dit dien dan as beskerming vir die sentrale silinder totdat kurklae direk onder die endodermis dié funksie oorneem. Op hierdie stadium stem die endodermis naastenby ooreen met die bevindinge van Schanderl (1957).

Soos reeds opgemerk, het sommige Vitis-wortels in die jong stadium voordat sekondêre diktegroei begin, baie min of geen tannien in die endodermis. By sulke wortels word die endodermis in die begin alleenlik deur sy posisie uitgeken want die selle lyk net soos die volwasse perisikelselle. Daar is

ook opgemerk dat hoe meer tannien in die endodermis voorkom, hoe nader aan die apikale meristeen kan sy posisie vasgestel word. Jacquez blyk die kultivar te wies waarby die posisie van die endodermis die naaste aan die apikale meristeen bepaal kan word. Dit is ook die enigste kultivar waarby die posisie van die endodermis nader aan die apikale meristeen bepaal kan word as waar die eerste protofloëemsifbuis in hul gevakuoleerde toestand voorkom. Oor die algemeen het Jacquez ook in die ander weefsels 'n hoër tannieninhoud getoon. Omdat die wortels van dieselfde plant so drasties kan verskil wat hul tannieninhoud betref, kan alleenlik deur kwantitatiewe metodes vasgestel word hoe die kultivars ten opsigte van hierdie eienskap van mekaar verskil.

4.1.1.5 Sentrale Silinder

Die differensiasie van die verskillende weefsels van die sentrale silinder van die Vitis-wortels volg naasteby dieselfde algemene patroon van wortelhistogenese soos deur Esau (1965 a) uiteengesit. Die ontwikkeling van die sentrale silinder sal net kortliks bespreek word, met spesiale verwysing na opvallende kenmerke en moontlike verskille tussen die kultivars wat ondersoek is. By hierdie ondersoek sal van die beskouing uitgegaan word dat al die weefsel wat deur die endodermisilinder omsluit word, deur die prokambium geverm word (vgl. Esau, 1965 a, bl.501).

4.1.1.5.1 Perisikel

In die jong Vitis-wortels voordat sekondêre diktegroei in die sentrale silinder begin, bevat die multiseriale perisikel

aparte streke met groot en klein selle. Die groot selle kom teenoor die primêre floëmpole voor en die klein selle teenoor die primêre xileempole (fig. 7 en 11). Hierdie kenmerk word reeds naby die apikale meristeen onderskei. Die perisikel behou sy meristenatiese eienskappe langer as die skorsparenchiem. Seldeling in alle rigtinge vind in die perisikel plaas, maar veral periklinale delings. Die selle van die perisikel vertoon 'n ongeordende rangskikking. Op 'n jong stadium vorm twee tot drie van die groot selle die breedte van die perisikel wat in dwarsnee strek vanaf die protofloëmsifbuis tot die jong endodermis. Ongeveer vyf lae van die klein selletjies beslaan dieselfde breedte teenoor die xileempole (fig. 11 a).

In dwarsnee is groot perisikelselle in die binneste laag dikwels afgerond of effens meer radiaal gestrek as die buitenste selle wat 'n meer tangensiale strekking toon. As gevolg hiervan dring eersgenoemde selle soms 'n entjie tussen die protofloëmsifbuis in (fig. 11).

Die kleiner selle teenoor die xileempole behou hul plasmarijkheid langer as die groot selle. Die verskil in grootte en in sitoplasma-inhoud kan ook in lengtesnee waargeneem word, waar ook te sien is dat die klein selle nie dieselfde mate van lengtestrekking ondergaan as die selle regoor die floëmpole nie (fig. 10). Op die stadium waar die eerste protoxileemvaatjies in dwarsnee onderskeibaar word, bestaan die perisikel uit drie tot vier sellae regoor die floëm, teenoor die vyf tot selfs sewe lae van die klein selle teenoor die xileempole (fig. 11 b).

Teenoor die floëem kan soms klein intersellulêre ruimtes tussen die selle opgemerk word. Tussen die klein selle is hulle óf afwesig óf baie klein.

By uitsonderlike gevalle is die perisikel op 'n jong stadium ongeveer twee selle breed met selle van naastenby uniforme grootte. Regoor die xileempole vind dan mettert tyd meer periklinale delings plaas as teenoor die floëempole, terwyl die selle regoor laasgenoemde woor vinniger vergroot. So word dan dieselfde verskynsel as by die ander wortels éffens hoër op in die wortel waargeneem. Hierdie verskil in selgrootte in die perisikel bly sigbaar totdat daar 'n sekondêre selproliferasie in die perisikel plaasvind op die stadium waar die vaskulêre kambium gevorm word.

Kort voordat sekondêre diktegroei in die sentrale silinder begin, verkry die perisikelselle gewoonlik 'n styselinhoud. Die grootte en hoeveelheid van die styselkorrels verskil van wortel tot wortel. Hoewel daar nie voldoende bewyse voor is nie, lyk dit asof Richter 99 en 101-14 meer stysel op dié stadium het as die ander kultivars. Skynbaar neen die styselvoorkoms af in die volgende volgorde: 101-14, Richter 99, 1202, Jacquez en Fransdruif. Dit skyn ook asof die styselvorming by Richter 99 en 101-14 vroeër geskied as by die ander kultivars en dat bogenoemde verskille in styselkwantiteit hieraan toe te skryf is.

Ongeveer op dieselfde tydstop wanneer stysel in die perisikel gevorm word, begin die perisikelselle ook 'n opvallende tannieninhoud teon. Die tipe van tannien wat gevorm word wissel van fyn- en gref-korrelrig tot 'n homogene massa (fig. 15).

Hierdie verskillende tipes van tannien en die rafides wat later in die perisikel voorkom, word onder „sekondêre bou” (bl. 56) bespreek.

Die perisikel self bly deurgans parenchimaties, en geen noemenswaardige wandverdikkings is waargeneem nie.

Sywortelveroring. By die Vitis-wortels geskied die wywortelveroring naastenby in ooreenstemming met Esau (1965 a) se algemene beskrywing by die Angiosperme wortel. Elke sywortel het sy ontstaan in die perisikel regoor ’n primêre xileempool. Die perisikel selle word meristematies en aktiewe seldeling laat die endodermis na buite uitstulp (fig. 18 a). Met verdere groei deel die endodermiselle antiklinaal en vorm so ’n uniseriale endodermistassie rondom die groei-punt van die syworteltjie. Die selle van die worteltassie is gewoonlik gevul met ’n homogene tannien-massa. Die tassie bly een sellag dik en toon geen periklinale seldelings nie (fig. 18 b).

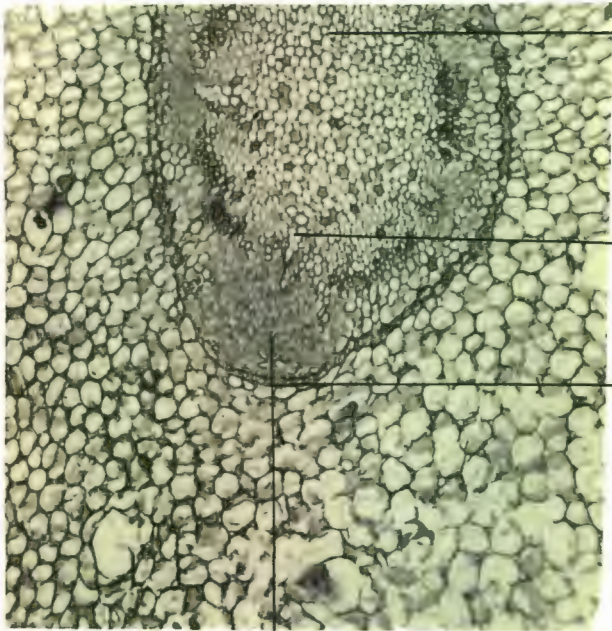
4.1.1.5.2 Primêre Floëen

Die posisie van die primêre floëempole (vgl. Esau, 1965 a) is in dwarsnee reeds naby die apikale meristoom van die ander meristematiese selle van die sentrale silinder te onderskei as smal tangensiale strokies van donkerder plasmartyker selle (fig. 7). Soos algemeen by die histogenese van plantwortels die geval is (Esau, 1943 en 1965 a), word by die Vitis-wortels die eerste volwasse protofloëemsifbuis onderskei voordat die primêre xileem-elemente enige tekens van vakuolering toon. In dwarsnee is die eerste protofloëemsifbuis opvallend a.g.v. hul gevakuoleerde

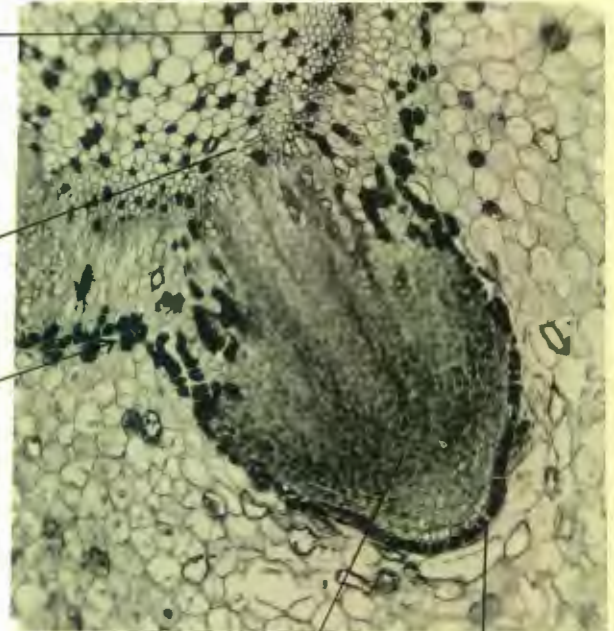
- Fig. 18a Dwarssnee deur sentrale silinder van 'n wortel van Fransdruif met die begin van 'n sywortel, x 85.
- Fig. 18b Deel van 'n dwarssnee van 'n wortel van Fransdruif met effens ouer sywortelvorming, x 85.
- Fig. 19 Deel van 'n dwarssnee van die sentrale silinder van 'n wortel van Fransdruif op 'n hoogte waar vaskulêre kambiumvorming begin, x 350.
- Fig. 20 Dwarssnee van die sentrale silinder van 'n wortel van Fransdruif met 'n voltooide jong kambiumgordel, x 85.

(en, endodermis; es, eerste seldelings in perisikel vir sywortelvorming; et, endodermistassie met tannien; fp, primêre floëempool; kg, kambiumgordel; m, murgparenchiem; mx, meta-xileemvat; p, perisikel met sekondêre selproliferasie; pp, primêre xileempole; px, protoxileemvaatjies; sg, eerste seldelings van vaskulêre kambiumvorming; sw, jong sywortel; ts, tannienstafie; xp, xileemparenchiemsel; xv, sekondêre xileemvat)

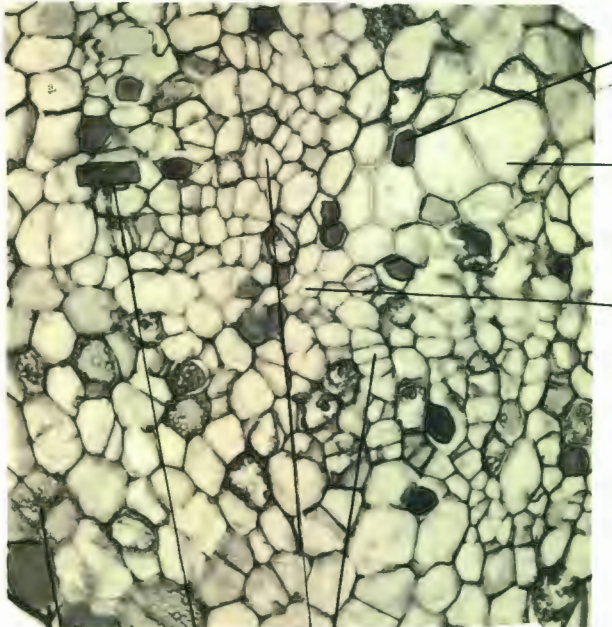
18a



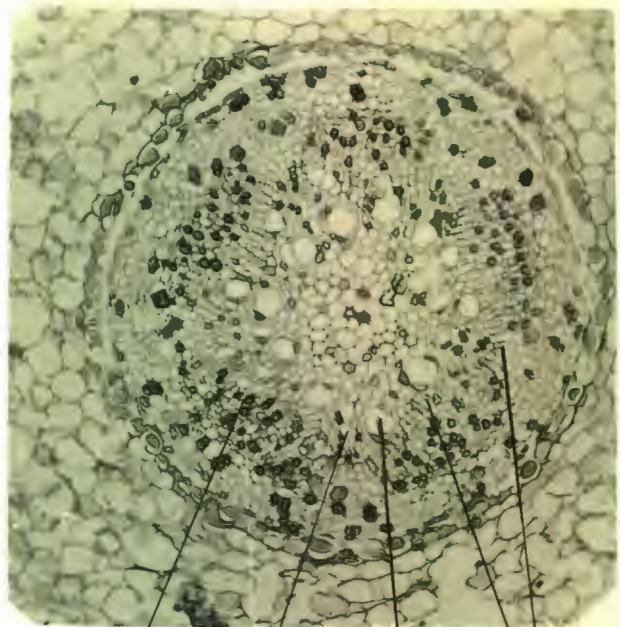
18b



19



20



toestand in vergelyking met die ander plasmartyke selle (fig. 7). Geen kerne word in die selle aangetref nie en op dié stadium is hulle die enigste selle wat heeltemal „leeg“ vertoon - selfs die jong metaxileemelemente bevat in dwarsnee nog sitoplasma en selkerne. Die ontwikkeling van die eerste protofloëmsifbuis geskied volgens Hagemann (1957) se „Y-verdeling“ van die protofloëmmoedersel, maar ook volgens 'n ander groepering van die dogterselle, wat naastenby ooreenstem met Hagemann se tweede skema van protofloëmontwikkeling.

By elke floëmpool word gewoonlik vier of vyf protofloëmsifbuis gevorm. Hulle word mettertyd kleiner a.g.v. 'n stadige obliterasieproses, veroorsaak deur die toename in aantal en grootte van die ander floëmelemente (fig. 11b). Ook die vergroting en vermeerdering van die perisikelselle kan hiertoe bydra. Soms is dit net twee of drie van die protofloëmsifbuis by elke floëmpool wat aan die begin deur obliterasie platgedruk word. Die obliterasie van die res van die primêre floëem begin eers nadat sekondêre diktegroei in die sentrale silinder begin het (fig. 16).

Die oorgrote meerderheid van die wortelpunte was effens krom; gevolglik kon geen perfekte mediane lengtesnee oor 'n lang afstand verriy word nie. Slegs gedeeltes van die protofloëmsifbuis kon met sekerheid in 'n paar gevalle onderskei word. Die sifbuissegmente vertoon in lengtesnee as lang buisvormige selle met reghoekige dwêrswande (sifplate). Hoër op in die wortel word die segmente geleidelik langer. Geen sifporië

kon op hierdie jong stadium in die dwarswande onderskei word nie. D.m.v. die elektronmikroskoop kon Esau (1965 b) wel protoplasma-stringe deur die sifplate van jong protoplasmaryke sifsegmente van die profloëem van Vitis-wortels aantoon.

Nadat die laaste profloëemsifbuis aangelê is, kan die eerste metafloëemsifbuise gewoonlik direk aan die binnekant van eersgenoemde onderskei word (fig. 11b). Die selle van die floëempole behou lank hul plasmarykheid. Selfs nadat die selle gevakuoleer het, kom dikwels nog seldelings voor om nuwe metafloëemelemente by te voeg. Hierdie seldelings lyk baie op die eerste seldelings by die vorming van die vaskulêre kambium.

In die primêre floëem word geen vesels onderskei nie en geeneen van die floëemparenchiemselle kan met sekerheid as tipiese begeleidende selle beskryf word nie. Die floëemparenchiemselle verkry mettertyd 'n ryk tannieninhoud en voor die aanvang van sekondêre diktegroei bevat veral daardie parenchiemselle naaste aan die murg dieselfde tanniensoorte wat in die murgselle voorkom. Dikwels het hierdie floëemselle groter en meer tannienkorrels of 'n dikker tannienlamelle as die selle van die murg.

Tydens of kort voor die vorming van die vaskulêre kambium word gewoonlik donkergroen of donkerrooi homogene tannienmassas in baie van die floëemparenchiemaselle aangetref (safranien & vastegroen). As gevolg van die hardheid van hierdie tannienmassas vertoon hulle in dwarsnee soms as reël balkies of stafies wat deur die mikrotomelem uit die selle gedruk word (fig. 19).

Volgens Esau (1965 a bl. 503) word die eerste vaskulêre

elemente verder vanaf die apikale meristeem volgroeid by vinnig-groeiende wortels as by stadiggroeiende wortels. By laasgenoemde is daar dan ook 'n minder opvallende selstrekking in die groeipunt waar te neem. Die afstand vanaf die apikale meristeem waar die eerste volwasse protofloëmsifbuis in dwarsnee onderskei kan word, kan dien as maatstaf vir die wortel se groeitempo.

Die posisie van die eerste protofloëmsifbuis wissel van 450 μ by 101-14 tot 695 μ by Fransdruif (sien tafel 2). Die kultivars kan rofweg in die volgende volgorde van afnemende of agterblywende differensiasie of toenemende wortelgroeisnelheid gerangskik word: 101-14, Richter 99, 1202, Jacquez, Fransdruif. Hierdie indeling blyk naastenby in ooreenstemming te wees met die verskille in selstrekking wat in die grondmeristeem aange-tref is (bl. 26).

Baie meer wortels van elke kultivar sal egter volgens dieselfde metode ondersoek moet word om enige betroubare indeling volgens groei- of differensiasiesnelheid op te stel. Want in ooreenstemming met Masau (1943) se bevindinge by die wortels van Pyrus communis, is tydens die huidige ondersoek vas-gestel dat bogenoemde distansies vanaf die apikale meristeem waar die eerste protofloëmsifbuis onderskeibaar is, by wortels van dieselfde plant aansienlik verskil.

4.1.1.5.3 Primêre Xileem

Die posisie van die primêre xileempole word gelyktydig met die van die primêre floëempole naby die apikale meristeem onderskei as radiaalgeleë selgroepe wat alternerend met die

floëminisiale voorkom (fig. 7). Die xileminisiale het dieselfde donker plasmazyke voorkoms as die floëminisiale.

Die aantal xileempole verskil by verskillende wortels van dieselfde plant en kan wissel van drie tot sewe. Die meeste van die wortels wat in die huidige ondersoek ontleed is, is egter tetrang of pentang. Die kultivars verskil van mekaar wat betref die mate waarop die wortels van dieselfde kultivar onderling ten opsigte van die aantal primêre xileempole verskil (sien tabel 1). 'n Lae en hoë mate van verskil by wortels van dieselfde kultivar kan moontlik respektiewelik as 'n vinifera- en 'n „Amerikaanse" eienskap beskou word. 'n Ander moontlikheid is dat 'n hoë en lae aantal primêre xileempole respektiewelik as 'n „Europese" en „Amerikaanse" eienskap beskou kan word. Alkeen 'n meer uitgebreide ondersoek van ander suiwer Amerikaanse en vinifera-kultivars, asook van „bastersoorte", sal 'n aanduiding kan gee of bogenoemde verskille as definitiewe eienskappe beskou kan word.

Die eerste protoxileemvaatjies word in dwarsnede ongeveer 5.16 mm verder van die apikale meristeem onderskei as die eerste profloëemsifbuis. Op hierdie hoogte is die protoxileemvaatjies ook vir die eerste maal d.m.v. hulle wandverdikkings te onderskei van die ronde perisikelselle teenoor die xileempole (fig. 11b). In lengtesnede vertoon die eerste protoxileemvaatjies gewoonlik spiralige wandverdikkings (fig. 10).

In teenstelling met die protoxileemelemente vergroot die metaxileemelemente reeds baie vroeg, en vakuleer gelyktydig met

die omringende murgselle, en is dikwels nie van laasgenoemde te onderskei nie (fig. 11). In sommige gevalle is die metaxileemelemente makliker herkenbaar waar hulle meer as die omringende murgselle vergroot het (fig. 15). Sommige prokambiumselle ondergaan dikwels op 'n laat stadium verdere seldeling om nog meer metaxileemelemente by te voeg.

Die metaxileemvate ontwikkel baie stadig en is op 'n gevorderde stadium van die primêre differensiasie nog steeds dunwandig (fig. 11b en 15). Opvallende wandverdikkings kom gewoonlik eers voor waar die sentrale silinder duidelike tekens van sekondêre diktegroei toon (fig. 19). Op hierdie stadium is daar gewoonlik reeds tannien in die xileemparenchium (fig. 15 en 19). Die volwasse metaxileemvate strek soms tot diep in die murg.

4.1.1.5.4 Murgparenchium

In dwarsnee word die jong murg reeds reg bo die apikale meristeeem van die ander omringende meristematische selle onderskei as 'n sentrale strek wat 'n minder intense kleurreaksie toon. Die murgselle is ook die eerste selle wat hul meristematische eienskappe verloor, vergroot en vakuoleer. Dit geskied in 'n sentrifugale rigting vanaf die senter van die murg. In dwarsnee vertoon die murgselle in die senter reeds 'n wandstandige sitoplasma en groot vakuole terwyl die ander selle van die sentrale silinder en skors nog plasmaryk en aktief meristematies is (fig.7).

Die murgselle ondergaan 'n drastiese verlengingsproses wat

TABEL 1. Die persentasie wortels met hulle verskillende xileempoolgetalle by elke kultivar.

Kultivar	Aantal primêre xileempole				
	3 (%)	4 (%)	5 (%)	6 (%)	7 (%)
Fransdruif	5.0	42.5	42.5	7.5	2.5
Jacquez	0	33.3	40.0	26.7	0
1202	17.4	34.8	30.4	13.0	4.3
Richter 99	2.6	64.1	20.5	12.8	0
101-14	13.0	56.5	30.4	0	0

reeds kort bo die apikale meristoom 'n aanvang neem. Op 'n afstand van 1.3 mm vanaf die apikale meristoom kan die murgselle 'n lengte van ongeveer 238 μ bereik, en 4.6 mm verder van bogenoemde posisie is murgselle van 0.9 mm en langer aangetref. Op hierdie hoogte is die murgselle smal en buisvormig. Naby die apikale meristoom het die murgselle hoofsaaklik net reghoekige dwarswande, maar hoër op word reghoekige sowel as skuins dwars-

TABEL 2: Gemiddelde weefselverhoudings en- groottes van die jong wortels, en die gemiddelde afstande vanaf die apikale meristeem en die wortelpunt waar onderskeidelik die eerste volwasse protofloëmsifbuis en eerste sekondêre dikte-groei begin by elke kultivar (vgl. metodes bl. 14).

Kultivars	Murg- deursnee (/u)	stеле- deursnee (/u)	wortel- deursnee (/u)	Stеле- deursnee: murg- deursnee	Wortel- deursnee: stеле- deursnee	Hoogte van eerste protofloëm- sifbuis (/u)	Hoogte van eerste sekondêre groei (cm)	Hoogte van eerste fellogeen- vorming (cm)
Fransdruif	243	463	1680	1.95	3.62	695	5.6	6.2
Jacquez	180	375	1460	2.10	3.90	690	4.1	4.6
1202	120	352	1352	3.26	3.87	643	5.2	5.0
Richter 99	175	380	1650	2.19	4.32	610	5.2	5.5
101-14	110	315	1132	2.92	3.56	450	6.4	6.4

wande aangetref. Sommige van die selle is veselagtig in voorkoms a.g.v. eindwande wat baie skuins en gepunt is (fig. 10).

Die murg bevat in die meeste gevalle enkele verspreide selle met 'n tannieninhoud. Hierdie selle toon 'n kenmerkende kleurreaksie vir tannien voordat dit in die jong endodermis sigbaar is. Die tanniensintese geskied klaarblyklik op dieselfde manier as by die endodermis. Die sitoplasmatiese tannienlamelle van die murgselle is egter meer homogeen. Dikwels lyk dit wel soos 'n "sekondêre wand" maar kom soms ook los in die selle voor (fig. 11). Het safranien en Delafield se hematoxilien kleur die lamelle van donkergeel tot ligrooi. Die lamelle het skynbaar die vermoë om op 'n later stadium groot massas tannien te produseer wat as korrels of as 'n vaste massa voorkom. Laasgenoemde tipe tannien word veral tydens die aanvang van sekondêre groei gevorm.

Die murgselle bly gedurende die primêre groei parenchimaties. In dwarsnee behou die selle hul hoekige vorm en slegs by Fransdruif is soms baie klein intersellulêre ruimtes tussen volwasse murgselle aangetref. Dikwels is die sentrale selle van die volwasse murg groter as die perifere murgselle (fig. 18a).

Die gemiddelde breedte van die volwasse murg voordat sekondêre groei 'n aanvang neem, verskil van kultivar tot kultivar en wissel van 110 μ by 101-14 tot 243 μ by Fransdruif (tabel 2). In verhouding met die deursnee van die sentrale silinder blyk die murg by 1202 en Fransdruif onderskeidelike die kleinste en grootste te wees (sien tabel 2).

4.1.1.5.5 Verhouding tussen sentrale silinder en skors

In vergelyking met die ander kultivars blyk dit dat die wortels van Richter 99 en 101-14 respektiewelik die breedste en smalste skors toon in verhouding met die deursnee van die sentrale silinder (tabel 2). Hierdie gegewens is egter teenstrydig met die algemene vermoede dat Richter 99 en 101-14, as suiwer Amerikaanse kultivars, naastenby sal ooreenstem wat hul anatomiese eienskappe betref. Richter 99 het ook oor die algemeen dikker wortels as 101-14.

4.2 SEKONDÊRE BOU

Uit die literatuur word baie min gegewens verkry wat die anatomie en ontwikkeling van die sekondêre diktegroei van Vitis-wortels in die algemeen betref. Behalwe vir die werk van Manzoni (1952) en die kort bespreking van Perold (1926), het navorsers hoofsaaklik aandag geskenk aan dié aspekte van die weefselanatomie van die sekondêr-verdikte wortels wat betrekking het op die filloksera-aanval en die weerstand van sekere Vitis-soorte. Tydens die huidige ondersoek is waargeneem dat die sekondêre diktegroei van die wortels by al die verskillende kultivars naastenby volgens dieselfde patroon geskied. Wat die sekondêre weefselstruktuur betref is min verskille tussen die wortels van die vyf ondersoekte kultivars aangetref. Die gemiddelde verhoudings tussen die weefsels onderling, wat hul meetbare dimensies betref, verskil egter van kultivar tot kultivar. Hierdie verskille, en slegs betekenisvolle verskille wat die selbou betref, sal in die onderstaande bespreking vermeld word.

Manzoni (1952), wat eenjarige wortels van vier Vitis-soorte ondersoek het, vind ook dat hulle van mekaar verskil hoofsaaklik in die grootte-(breedte-)verhoudings van die verskillende weefsels, bv. die breedte van die murg, die vaatstrale, die perisiel ("zona corticale"), verhouding van die xilemsilinderdeursnee tot worteldeursnee, asook in die hoeveelheid en rangskikking van die floëemvessels en die vorming van 'n rhytidoma.

Tydens die huidige ondersoek is vasgestel dat, behalwe by 101-14, die dikte van die oudste eenjarige wortels naby die stam van die plant nie merkbaar van kultivar tot kultivar verskil nie. By 101-14 was die eenjarige wortels merkbaar dunner as die van die ander kultivars (vgl. fig. 21a, b en c).

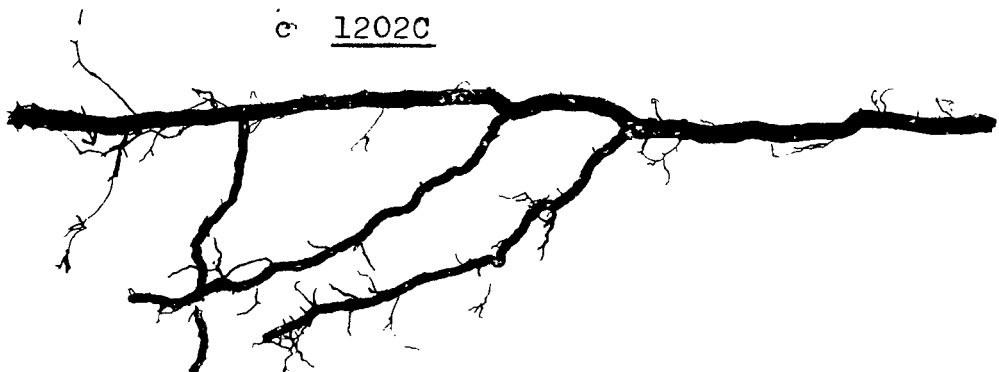
Die sekondêr-verdikte wortels van 101-14 is ook opvallend geler van kleur, teenoor die meer oranje-bruin kleur van die wortels van die ander kultivars, waar die bruin dooie weefsel op die oppervlakte van die wortels reeds afgewerp of met hantering verwyder is.

4.2.1 Histogenese en anatomic van gesonde onbeskadigde wortels

4.2.1.1 Vaskulêre kambium

Die algemene kambiumontwikkeling en-aktiwiteit in die dikotiele wortel soos deur Masau (1965a bl.506) uiteengesit, is van toepassing op die Vitis-wortels. Die seldelings wat die ontwikkeling van die vaskulêre kambium en sekondêre groei inlei, is periklinaal en vind eerste in die parenchium aan die binnekant van die primêre floëem naby die xileem plaas.(fig. 19). Hierdie periklinale seldelings brei geleidelik uit na die peri-

Fig. 21 Gesonde eenjarige wortels (natuurlike grootte)



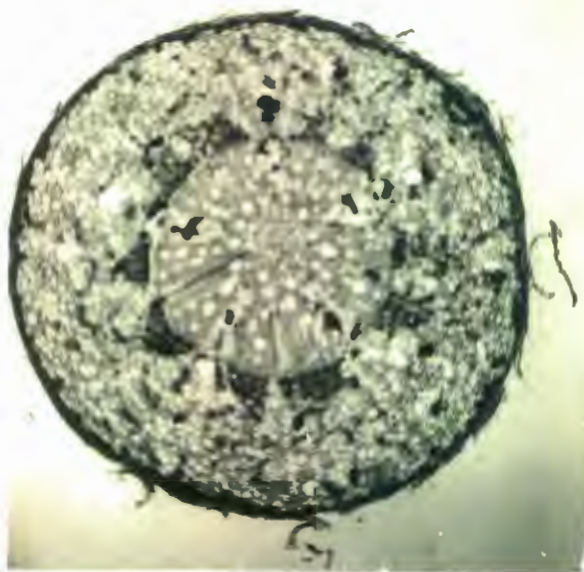
sikel, totdat daar 'n aaneenlopende, hoekige kambiumsilinder aan die binnekant van die floëempole en in die perisikel buite om die protoxileempole gevorm is (fig. 20). Aan die begin het die kambiumsilinder net soveel hoeke as wat daar primêre xileempole is. Met toenemende sekondêre diktegroei kry die kambiumsilinder 'n ronde vorm omdat daar meer sekondêre xileem teenoor die floëem as teenoor die primêre xileempole na binne gevorm word. Op 'n gevorderde stadium van sekondêre groei is 'n kambiumgordel met 'n breedte van twee tot drie selle te onderskei.

Die selle van hierdie kambiumgordel is dunwandig en in radiale rye gerangskik. Reeds op 'n vroeë stadium word spilvormige inisiale en straalinisiale onderskei. Die smal spilvormige inisiale is in dwarsnee reghoekig en breër in die tangensiale as in die radiale rigting. Die straalinisiale het in dwarsnee dieselfde vorm maar is heelwat groter as die spilvormige inisiale en kom in groepies voor om multiseriale strale te vorm (fig. 23b en 26).

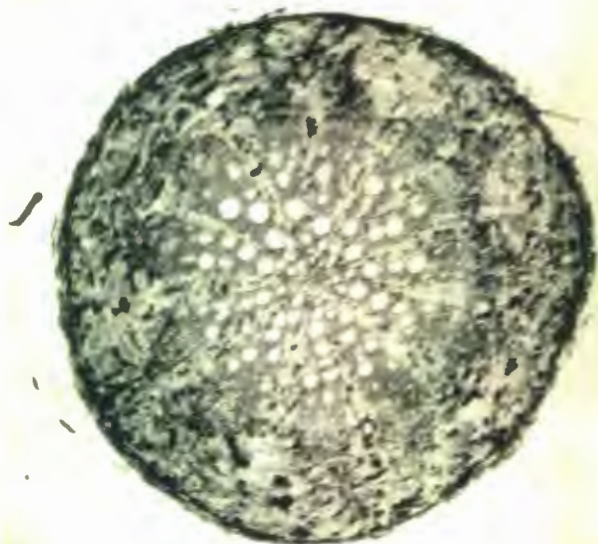
By die vyf kultivars was die eerste kambiumaktiwiteit gemiddeld 5.3 cm vanaf die wortelpunt te onderskei. Hierdie afstand wissel van gemiddeld 4.1 cm by Jacquez tot gemiddeld 6.4 cm by 101-14 (tabel 2). In volgorde van toenemende afstand vanaf die wortelpunt waar die kambiumaktiwiteit vir die eerste keer onderskei is, kan die kultivars soos volg gerangskik word: Jacquez; Richter 99 en 1202; Fransdruif; 101-14 (tabel 2). Uit tabel 2 is ook af te lei dat 'n vroeë primêre vaatweefsel-differensiasie naby die apikale meristeem nie noodwendig op 'n

Fig. 22 Dwarssnede van gesonde eenjarige wortels, x 23.

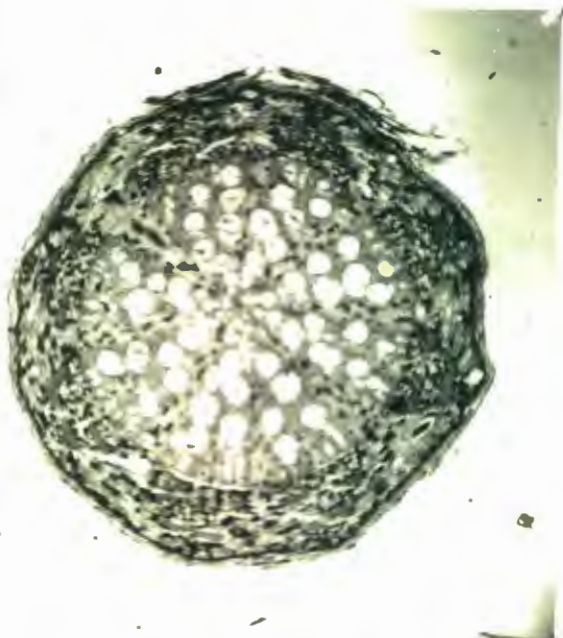
a Jacquez



b 1202C



c 101-14Mgt



d Richter 99

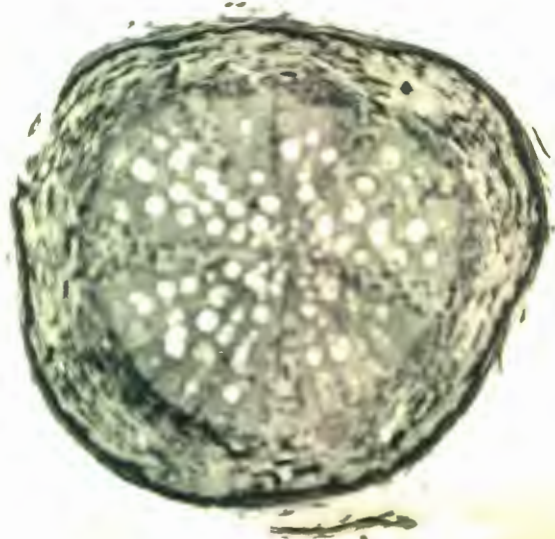


Fig. 23 Deel van 'n dwarssnee van 'n gesonde eenjarige wortel van Jacquez.

(a) x 45

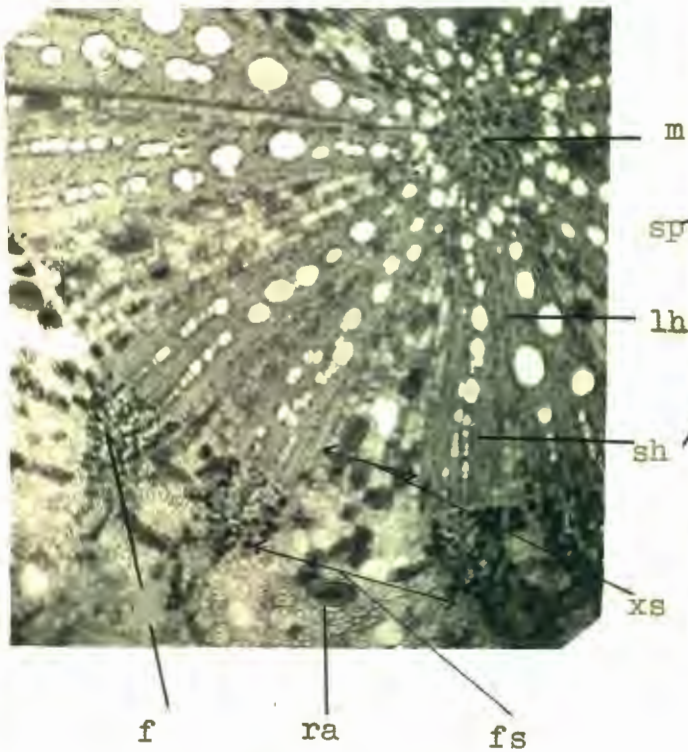
(b) x 85

Fig. 24 Tangensiale lengtesnee van 'n deel van die sekondêre xileemweefsel van 'n eenjarige wortel van Fransdruif, x 370

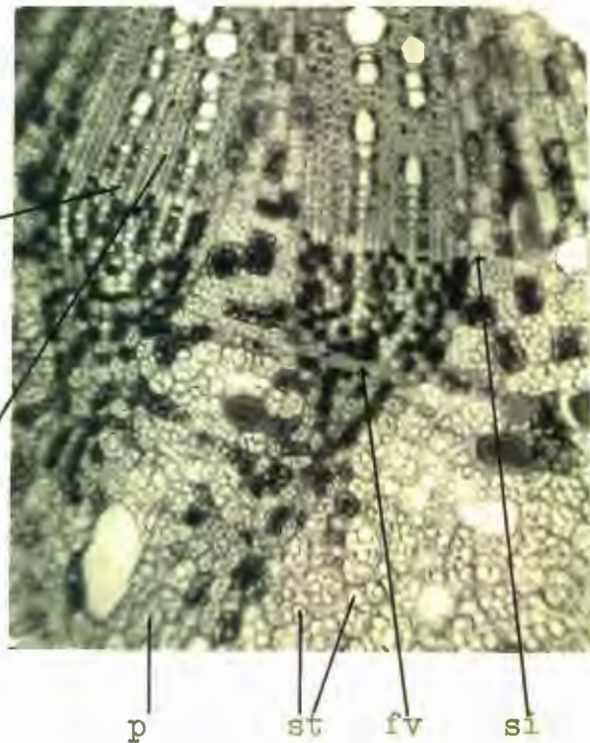
Fig. 25 Tangensiale lengtesnee van 'n deel van die sekondêre xileemweefsel van 'n eenjarige wortel van Richter 99, x 85

(f, sekondêre floëemstring; fs, floëemstraal; fv, floëemvesels; lh, lentehout; m, murg; p, perisikel; pt, paratracheale parenchiemsel met tannien wat stippelpatroon van vat wys; ra, pektienslym-omhulde rafide ; sh, somerhout; si, straalinisiaal van vaskulêre kambium; sp, spilvormige inisiale van vaskulêre kambium; st, styselkorrels; ti, tille; tr, tracheied; v, xileemvat; vt, veseltracheied; xp, xileemparenchiemsel met korrelrige tannien; xs, xileemstraal.)

23a



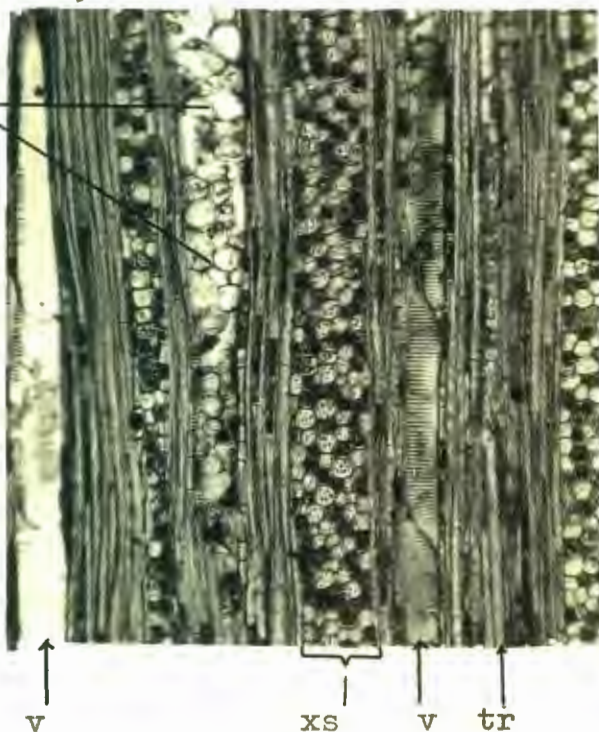
23b



24



25



vroeë kambiumvorming dui nie.

4.2.1.2 Murgparenchiem

Gedurende sekondêre diktegroei verkry die murgparenchiem 'n meer kompakte voorkoms a.g.v. die selwande wat verdik en later verhout (fig. 23a). Die murgselle toon by eenjarige wortels 'n ryke styselinhoud.

Enkele verspreide selle bevat styselkorrels ingebed in 'n amorfe tannienmassa. Harde homogene tannien word nie meer so dikwels in die murg aangetref nie. In lengtesnee behou die murgselle hul lang buisvormige voorkoms en vertoon nou meer veselagtig a.g.v. hul verdikte selwande. Die gemiddelde murgbreedte hier verskil baie min van dié van wortels voor sekondêre diktegroei (vgl. tabel 2 en 3). Tydens die sekondêre verdikking het die murgselle effens vergroot.

4.2.1.3 Sekondêre Xileem

Vate. Die vate van die sekondêre xileem van die eenjarige Vitis-wortels is in dwarsnee rond of effens ovaal (fig. 23a). Hulle is gewoonlik groter as die metaxileemvate, maar dikwels kom daar ook klein sekondêre vate voor wat ongeveer dieselfde deursnee as die metaxileemvate het. Die sekondêre xileemvate is meestal enkel en onreëlmatig versprei tussen ander xileemelemente. Die vatsegmente is relatief kort en het gewoonlik heelwat leervormige wandverdikkings (fig. 25). Die vate het eenvoudige perforasieplate wat skyns tot byna loodreg met die lengtewande voorkom.

By al die kultivars kom sowel klein as groot vate voor.

TABEL 3: Gemiddelde weefselverhoudings en- groottes van die sekondêr-verdikte eenjarige wortels by elke kultivar (vgl. metodes bl. 16).

Kultivars	Murg- breedte (/u)	Vat- deursnee (/u)	Floëem- breedte (/u)	Perisikel- breedte (/u)	Bas- breedte (/u)	∅xileem: floëem- breedte	∅ xileem: vatstraal- breedte	∅ xileem- silinder: perisikel- breedte	∅ xileem bas- breedte
Fransdruif	245	80	328	350	677	5.4	6.2	5.7	2.7
Jacquez	232	62	353	465	818	5.7	6.3	4.5	2.4
1202	135	72	348	307	655	5.1	7.7	5.9	2.6
Richter 99	145	82	268	257	475	8.6	10.5	6.6	4.9
101-14	160	72	230	142	372	6.7	9.4	6.3	4.8

Dikwels kom die kleiner vate nader aan die murg as die groter vate voor. In sulke gevalle is die kleiner vate tydens vroeë lengtegroei en die groter vate tydens laat lentegroei gevorm (fig. 23a). Naby die vasikulêre karkium kom gewoonlik radiale rye van kleiner vate voor wat die somergroei aandui (fig. 23a). Die gemiddelde doorsnee van die groot en klein vate verskil baie min van kultivar tot kultivar. In volgorde van toenemende gemiddelde vatgrootte kan die kultivars soos volg gerangskik word: Jacquez; 1202 en 101-14; Fransdraif; Richter 99 (tabel 3).

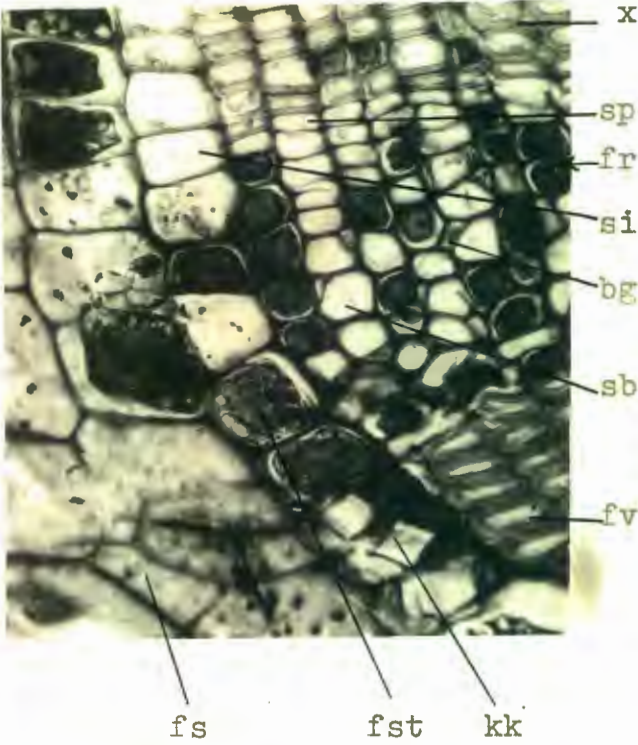
Tille. By al die kultivars is daar tille in die vate aangetref. Richter 99 het egter 'n opvallend hoër tillevorming getoon. By die ander kultivars is dit hoofsaaklik die kleiner vate van die vroeë lentehout wat tille bevat, terwyl by Richter 99 selfs die heel groot vate van die laat lentegroei met groot tille opgevol word (fig. 25 en 27). Dit is egter onseker wanneer die tille gevorm het. Die tille bevat oor die algemeen 'n klein bietjie tannien en dikwels ook klein styselkorreltjies.

Xileemparenchium, vesels en tracheïde. Die xileemparenchiumselle wat saam met die vesels, tracheïde en vesel-tracheïde die weefsel tussen die vate saanstel, is hoofsaaklik paratracheaal gerangskik (fig. 27). Enkele geïsoleerde parenchiumselle kom ook tussen die ander elemente voor (fig. 24 en 27). Die xileemparenchiumselle het verdikte selwande en in dwarsnee is hulle ongeveer net so wyd soos die vesels en sommige tracheïde (fig. 27). Hulle word egter dikwels aan hul donker tannieninhoud gekenmerk. Die paratracheale parenchiumselle wat in

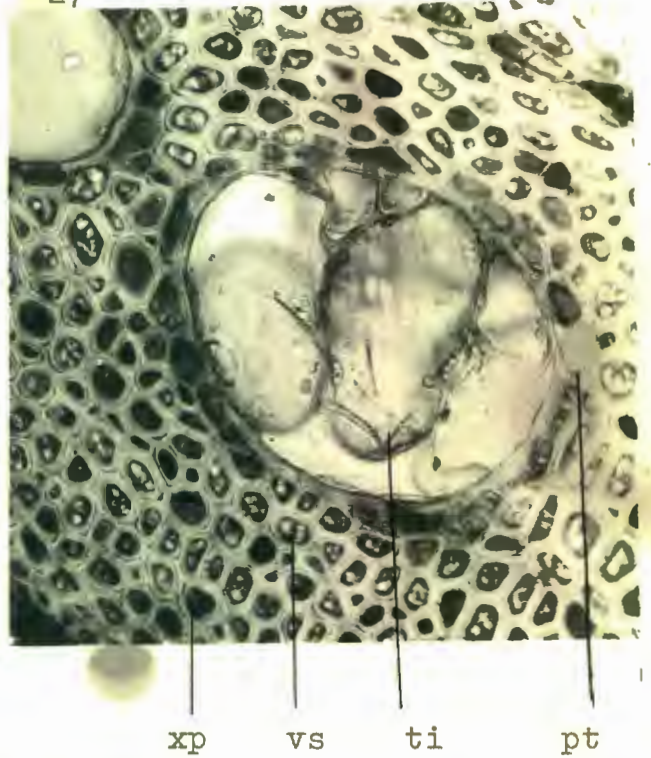
- Fig. 26 Dwarssnee van 'n deel van 'n sekondêre floëemstring, floëemstraal en vaskulêre kambium van 'n eenjarige wortel van 1202, x 350.
- Fig. 27 Dwarssnee van 'n sekondêre xileemvat met tille en omringende xileemweefsel van Richter 99, x 350.
- Fig. 28 Dwarssnee van 'n deel van die xileemstraalparenchium van Richter 99, x 820.
- Fig. 29 Dwarssnee van 'n deel van 'n eenjarige wortel van 101-14, x 85.

(bg, begeleidende sel; evr, eenvoudige stippels in die radiale wand; evt, eenvoudige stippels in die tangensiale wand; fr, floëmparenchiemsel; fs, floëemstraalparenchium; fst, floëemstraalsel met tannien en styselkorrels; fv, floëemvesels; k2, tweede, dieper felleem; kk, kubieke kristal; pt, paratracheale parenchiemsel; ry, jong rhytidoma; sb, sifbuis; si, straalini-siaal; sp, spilvormige inisiaal; ti, tille; vs, xileemvesel (of intermediêre vorm tussen vesel en parenchium) met styselkorrels; x, xileemweefsel; xp, xileemparenchiemsel met tannien.)

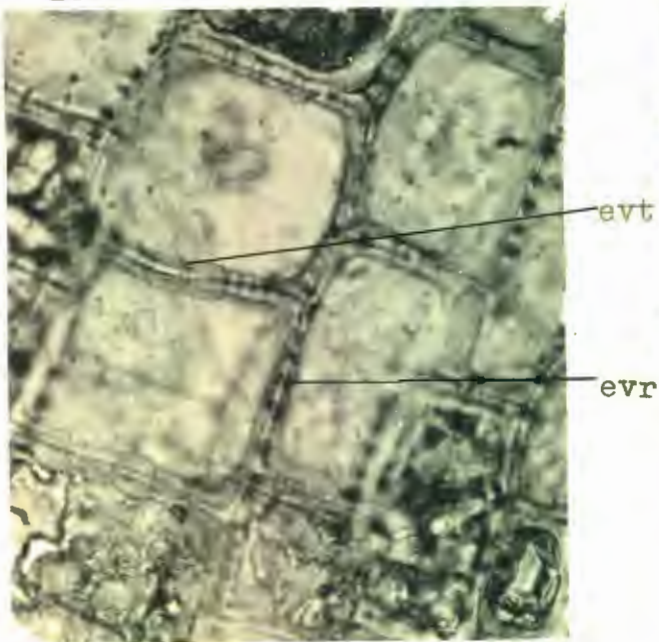
26



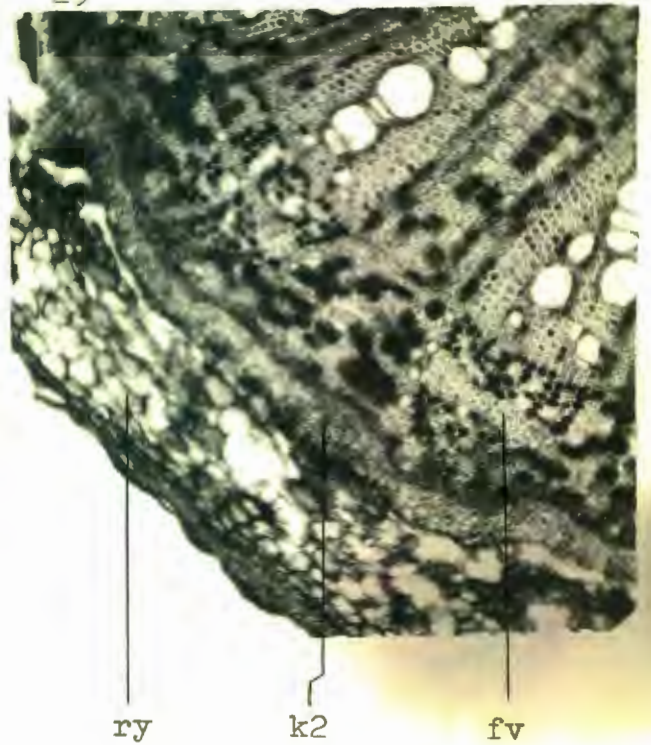
27



28



29



dwarssnee in gebroke kringe rondom die vate voorkom, kan as „egte“ parenchium beskou word. In die lengterigting is hulle korter as die vatsegmente en het dwars eindwande (fig. 24).

Hul selwande wat aan die vate grens, het eenvoudige stippels, en dit is hierdie stippels waardeur die parenchiumselle die tulle in die vate vorm (vgl. Esau, 1965a bl. 242). Waar die parenchiumselle 'n harde homogene tannienstof bevat, word die stippelpatroon van die selwande op die oppervlakte van die tannienmassa afgedruk. Laasgenoemde vertoon dan knobbelrig (fig. 24).

By Fransdruif en Jacquez kom hierdie verskynsel meer dikwels as by die ander kultivars voor. Soms kom styselkorrels ingebed in die tannienmassas van die paratracheale parenchium voor. Veral by Richter 99 en 101-14 word dit dikwels aangetref.

Die ander parenchiumselle wat nie in verbinding met die vate is nie lê in lengterye met veselagtige voorkoms. In lengtesnee vertoon hulle baie lank en buisvormig met skuins eindwande aan die eindes van die selreeks. Dié selle bevat dieselfde inhoud as die paratracheale xileemparenchium. Die veselagtige xileemparenchium kom soms ook in noue kontak met die vate voor.

„Egte“ of libriforme vesels kom nie in die sekondêre xileem voor nie. Gesepeteerde vesels kom voor maar is moeilik te onderskei aangesien 'n hele reeks van oorgangsvorme tussen parenchium en gesepeteerde vesels aangetref word. Die gesepeteerde vesels het dun dwarswande en dikker lengtewande met baie klein, skuinsgeplaasde, spleetvormige eenvoudige stippels. Hulle het 'n laer tannieninhoud as die parenchiumselle. By Richter 99 en

101-14 kom 'n ryk inhoud van klein styselkorrels in die gesep-
teerde vesels voor (fig. 27). By hierdie twee kultivars kom
daar ook opvallend meer gesep-
teerde vesels as parenchiemselle
voor. Volgens Metcalfe en Chalk (1950) is gesep-
teerde vesels een van die anatomiese kenmerke van die Vitaceae.

Vesoltracheïde kom taamlik dikwels voor en veral by 101-14.
Hulle vertoon effens breër as die gesep-
teerde vesels en is
sonder inhoud (fig. 24). In hul lengtewande word 'n klein aan-
tal groot ronde hofstippels waargeneem.

Oor die algemeen word min egte tracheïde aangetref (fig.
25). Gedurende die somergroei kom daar egter tracheïde met
leervormige verdikkings voor.

By al die kultivars verskil die deursnee van die xileem-
elemente wat tussen die vate lê van wortel tot wortel. Dit kom
egter voor asof die weefsel tussen die vate by Richter 99 en
101-14 meer kompakt is as by die ander kultivars. Hierdie kom-
paktheid van die Amerikaanse kultivars, veroorsaak deur veselryk-
heid en dikker selwande van die parenchiemselle, verleen aan dié
wortels 'n „hardheid” wat ook met die sny en hanteer van die wor-
tels waargeneem is. Die wortels van die ander kultivars was
in dié opsig baie „sagter”.

Xileemstrale. Al die strale is multisciraal. Die eerste
xileemstrale (of strale van die eerste orde volgens Esau, 1948)
word regoor die primêre xileempole gevorm. Die strale van die
tweede orde word effens later alternerend tussen die strale van
die eerste orde gevorm deurdat groepe spilvormige inisiale in
die kambium verander word tot straalinisiale. Op dieselfde

wyse word nog later strale van die derde orde gevorm.

Met toenemende diktegroei dilateer die xileemstrale vinnig. Die dilatasie geskied d.m.v. 'n effense tangensiale selstrekking asook 'n vermoedering van stralselle in 'n tangensiale rigting. Laasgenoemde geskied deur 'n radiale verdeling van sommige van die straalinisiale, maar veral deur die verandering van spilvormige inisiale tot straalinisiale aan weerskante van die groepies straalinisiale.

Die dwarsnee is die straalparenchieselle vierkantig of effens reghoekig verleng in 'n radiale of in 'n tangensiale rigting (fig. 23b). In tangensiale lengtesnee vertoon hulle vier- tot seshoekig (fig. 24 en 25). Die selwande van hierdie selle bevat gewoonlik eenvoudige stippels wat soms baie groot kan wees (fig. 28). Die stippels kom meer in die radiale as in die tangensiale wande voor. Die selwande vertoon in sommige gevalle opvallend dikker by die Amerikaanse kultivars as by Jacquez, Fransdruif en 1202.

Die xileemstraalparenchium bevat 'n ryke styselinhoud. By Richter 99 en 101-14 word egter opvallend meer stysel in die xileemstrale aangetref as by die ander kultivars. Saam met die stysel kom daar ook in sommige selle 'n ryke, amorfe tannieninhoud voor. Die tannienbevattende selle kom enkel of in radiale rye van een of meer selle breed. Soms strek hierdie radiale stringe van tannienbevattende selle oor die hele lengte van die straal.

By Fransdruif, Jacquez en 1202 word daar rafidesakke in

die xileemstrale aangetref, by die oorsgenoemde twee baie meer as by 1202. By Richter 99 en 101-14 is geen rafidosakke in die xileemstrale nie. Die rafide is in 'n radiale rigting gelê en word deur 'n pektienmassa omsluit (fig. 23a). Die sakke kom enkelvoudig voor en nie in lengterekse soos by die jong wortels nie. Die pektien omhulsels van die rafide word deur Petri (1904) en Metcalfe en Chalk (1950) as „slym aangegee. Dit kan dus moontlik as pektienslym beskou word. Petri vind ook dat 'n groter hoeveelheid slym by vinifera-variëteite aangetref word.

By Richter 99 en 101-14 word meer strale gevorm as by Fransdruif, Jacquez en 1202 oor dieselfde tydperk. By laasgenoemde drie kultivars is die strale breër as by die suiwer Amerikaanse kultivars. Parniewski (1962), Niklovitz (1955), Börner (1942) en Petri (1909) bring die breë vaatstrale van die vinifera-groep in verband met die vermoë van dié soorte om galle („tuberositeite“) te vorm na 'n filloksera-aanval (sien bl.142). Smal vaatstrale word volgens hierdie navorsers as 'n spesifieke kenmerk van Amerikaanse variëteite beskou. Uit die gemiddelde xileemdoorsnee tot vaatstraalbreedte-verhouding wat tydens die huidige ondersoek bepaal is, blyk dit dat die kultivars as volg volgens afnemende vaatstraalbreedtegerangskik kan word: Fransdruif; Jacquez; 1202; 101-14; Richter 99 (sien tabel 3).

4.2.1.4 Bekondêre floëem

Bekondêre floëemstringe. Met sekondêre floëemstringe word bedoel die koepelvormige of gepunte streke van die sekondêre floëem, in dwarsnee te sien, wat die sifbuis bevat en wat tus-

sen die floëemstrale geleë is (fig. 23a, b). Na gelang van die aantal vaatstrale is hierdie floëemstringe smal of breed. By Fransdruif en die basterstokke is hulle gewoonlik breër as by die Amerikaanse soorte, omdat hulle by laasgenoemde kultivars herhaaldelik in twee gedeel word deur nuut-gevormde floëemstrale. By Fransdruif en Jacquez vind hierdie verdeling nie so vinnig plaas nie. Wat hierdie eienskap betref is 1202 „Amerikaans“.

In dwarsnee word die sifbuisie aan hulle leë voorkoms uitgeken. Hulle het in dwarsnee 'n min of meer vierkantige vorm met afgeronde hoeke (fig. 26), terwyl die klein begeleidende selle 'n reghoekige, vierkantige of driehoekige vorm het (fig. 26). Behalwe hierdie elemente kom daar floëemparenchium en floëemvesels voor (fig. 26). In dwarsnee is die floëemparenchiumselle rond en effens kleiner of net so wyd soos die sifbuisie. Die floëemvesels word in tangensiaalgerigte stroke gerangskik. (fig. 23b en 29). Sowel libriforme as gesepteerde vesels kom voor. Die vesels bevat normaalweg geen tannien nie, maar het soms klein styselkorreltjies in hul lumens. Hulle selwande toon 'n sterker verhoutingsreaksie as die xilemelemente. By die Amerikaanse kultivars word meer sulke tangensiale veselstroke afwisselend met stroke van sifbuisie en floëemparenchium gevorm as by die vinifera en basterstokke oor dieselfde groei tydperk. Die bevindings van Manzoni (1952), stem grotendeels hiermee ooreen.

Die floëemparenchium vertoon 'n ryke stysel- en tannieninhoud. Die selle wat tannien bevat, bevat gewoonlik ook styselkorrels in die tannien ingebed. Die tannien van hierdie selle is gewoonlik opvallend donkerder en meer homogeen van tekstuur

as die tannien wat in die vaatstrale, murg en perisikel voorkom. (In laasgenoemde streke word egter ook soms van hierdie donker homogene tannien aangetref). Volgens Swain (1965) kom daar twee klasse tannien in plantweefsels voor, nl. 'n hidroliseerbare en 'n nie-hidroliseerbare tannien. Albei soorte kan in dieselfde plantweefsel voorkom. Die twee soorte tanniene wat by die sekondêre-verdikte Vitis-wortels voorkom, kan moontlik volgens bogenoemde navorsers se bevinding verilaar word. Die verskillende kleurreaksies wat met dieselfde behandeling by die tannien verkry word, is ook deur Bate-Smith en Hestcalfe (1957) by ander dikotiede aangetoon. Hierdie kleurvariasies (donkerrooi, donkerblou, groen en donkergroen) kan moontlik toegeskryf word aan die aanwesigheid van die twee klasse tannien en tussenstadia van die omsetting van die een na die ander tannientipe.

In die perifere rande van die sekondêre floëemstringe vind 'n obliterasie van die primêre en soms ook van die oudste sekondêre floëmelemente plaas. Die geoblitereerde gedeeltes vertoon 'n intense rooi kleur met safranien en is verhout (anilienchloried-toets). Soms word in die middel van die floëemstringe ook geoblitereerde floëmelemente aangetref. Dit is hoofsaaklik sifbuis en begelcidende selle wat eerste oblitereer, terwyl die floëmparenchieselle verder vergroot en hul inhoud behou.

Floëemstrale. Die floëemstrale ontwikkel regoor die xileemstrale, en dilateer baie meer as laasgenoemde. By die floëemstrale geskied die dilatasie volgens dieselfde patroon as by die xileemstrale maar hier is die tangensiale strekking van

die selle baie meer drasties. Radiale verdeling van die straalparenchiemselle kom ook verspreid voor. Die floëenstrale dilateer vanaf die vaskulêre kambium waaiervormig in 'n sentrifugale rigting (fig. 22 en 23a). Die buitenste selle van die floëemstraal is in dwarsnee deurgaans moeilik van die perisikelselle te onderskei. Soms kom daar stukke geoblitereerde floëem aan die buitenste rand van die floëemstrale voor.

Die floëemstraal bestaan uit parenchiemselle wat relatief baie groot en dunwandig is. Deurgaans word 'n ryke styselinhoud van relatief groot korrels in die selle aangetref (fig. 23). Sommige selle bevat tannien sowel as stysel en word enkel-verspreid of in groepe aangetref (fig. 26), wat variërende patrone vorm en soms aansluit by die radiale stringe van tannienbevattende selle van die xileemstrale. Die kantselle van die floëemstrale is gewoonlik kleiner as die ander floëemstraalselle. Veral by die Amerikaanse kultivars kom kubiese kristalle in sommige van die kantselle voor. (fig. 26).

Opvallende rafidesakke kom dikwels by al die kultivars in die floëemstrale voor. Hierdie rafidesakke verskil nie van dié wat in die xileemstrale voorkom nie, maar die rafides lê meestal in 'n tangensiale rigting (fig. 23). Rafides in 'n lengte-, radiale en skuins rigting kom ook voor. By Fransdrif en Jacquez is rafidesakke meer opvallend en die rafidebundels langer as by die ander kultivars.

4.2.1.5 Perisikel

Die parenchimatiese perisikel begin prolifereer op die

stadium waar sekondêre diktegroei begin (fig. 19). By die eenjarige wortels word meestal 'n breë perisikel aangetref met 'n gemiddelde breedte wat wissel van 465 μ by Jacquez tot 142 μ by 101-14. In volgorde van afnemende perisikelbreedte kan die kultivars soos volg gerangskik word: Jacquez; Fransdruif; 1202; Richter 99; 101-14 (sien tabel 3). Uit hierdie tabel blyk ook dat 'n breë floëem grotendeels ooreenstem met 'n breë perisikel. Die gemiddelde verhouding tussen die floëembreedte en perisikelbreedte verskil by die ondersoekte kultivars (tabel 3). Die volgende gemiddelde floëembreedte tot perisikelbreedte-verhoudings kan uit die tabel opgestel word:

	<u>Floëembreedte</u>	:	<u>Perisikelbreedte</u>
<u>Fransdruif</u>	1.0	:	1.07
<u>Jacquez</u>	1.00	:	1.32
<u>1202</u>	1.00	:	0.88
<u>101-14</u>	1.00	:	0.62
<u>Richter 99</u>	1.00	:	0.96

Uit bogenoemde verhoudings kan ook afgelei word dat 'n smal perisikel nie noodwendig dui op 'n floëem wat na verhouding ook smaller is nie.

Die uitwendige vlesige en dik voorkoms van die basgedeelte (d.i. die weefsels aan die buitekant van die vaskulêre kambium) van die wortels van Jacquez (fig. 22a), kan dus toegeskryf word aan sy breë perisikel en floëem. By Richter 99 het 60% van die dié ondersoekte eenjarige wortels nog hulle oorspronklike perisikel en fellogeen gehad, terwyl dit by 101-14 slegs by 20% van die

ondersoekte wortels aangctref is. Die tweede fellogeen (sien hieronder), vorm gewoonlik in die perisikellaag teenaan die geoblitereerde floëer of soms een of twee sellae daarvandaan. By die wortels waar reeds 'n tweede fellogeen aangctref is, is die weefsel tussen die tweede fellogeen en die geoblitereerde floëem by Richter 99 ongeveer 40 μ en by 101-14 ongeveer 27 μ breed. Die smal basgedeelte van die Amerikaanse variëteite word deur verskeie navorsers in verband gebring met die onvermoë van hierdie variëteite om as goeie gasheer vir die filloksera te dien.

Die perisikelselle van die eenjarige wortels het isodiame-triese vorms van variërende grootte en geen intersellulêre ruimtes nie. Hul inhoud stem ooreen met dié van die floëemstraalselle. In die perisikel word gewoonlik groter groepe tannien-bevattende selle as in die floëemstrale aangctref en dikwels kom hierdie selle in lang tangensiale stroke voor. Op 'n vroeë sekondêre groeistadium vorm die tannien in die perisikelselle soms 'n lamel rondom een of meer styselkorrels (fig. 15 en 17a).

Vorming van periderm. Bykans op die hoogte waar die vaskulêre kambium vir die eerste maal in dwarsnee onderskei kan word, begin die buitenste perisikelselle prolifereer. Seldelings kom verspreid deur die hele perisikel voor (fig. 19). Die selle teenaan die endodermis verdeel gewoonlik om elk vier klein dogterselletjies te vorm. Hierdie verdeling word aanvash as die begin van die fellogeensaktiwiteit. Soms deel die selle eers periklinaal en dan antiklinaal, of omgekeerd. Die fellogeen word

gevoorn deur die twee dogterselle wat na binne geleë is. Soms verdeel die selle in drie of vyf dogterselle. By al die kultivars begin die fellogeenvorming min of meer op dieselfde afstand vanaf die wortelpunt as waar die vaskulêre kambium gevorm word (tabel 2). Slegs by 1202 was die fellogeenvorming by 'n paar gevalle op 'n laer posisie as dié van vaskulêre kambiumvorming te onderskei. Om meer verteenwoordigende gemiddelde waardes vir elke kultivar te verkry, sal baie meer wortels volgens dieselfde metode ontleed moet word as wat gedurende hierdie ondersoek behartig kon word.

Op die stadium waar die jong periderm ongeveer drie selle breed is, word daar gewoonlik 'n suberienlamel teen die binnekant van jong kurkselwande neergelê (fig. 16 en 17a). Tannien kom ook dikwels in die kurkselle voor, in die vorm van óf tannienkorrels óf 'n dik suberien-tannien lamel.

Op hierdie stadium degenerer die skorselle en die endodermis sterf af en vertoon tangensiaal-verlengde selle met dik wande. Die endodermis, of oorblyfsels daarvan, word soms vir 'n geruime tyd lank aan die buitekant van die kurkweefsel (felleem) waargeneem.

By dikker wortels op 'n gevorderde stadium van sekondêre groei is daar gewoonlik ses tot tien lae felleemselle. Die selle is in radiale rye gerangskik in dwarsnee en effens tangensiaal reghoekig-verbreed. In radiale lengtesneë het die felleemselle dieselfde vorm as in dwarsnee; die selle is eger in die lengterigting verleng. In die felleemselle word dikwels donker oorblyfsels van selkerne aangetref. Onder die felleemselle is

daar twee tot drie sellae wat in radiale rye ooreenstemmend met die felleenselrye gerangskik is. Hierdie selle is effens meer afgerond as die felleenselle en bevat 'n ryke stysel en tannien-inhoud. Die buitenste van hierdie sellae is die fellogeen en die diepergeleë lae die felloderm.

By die eenjarige wortels van Fransdruif, 1202 en Jacquez bly die oorspronklike fellogeen aanwesig en funksionierend, terwyl die wortels van 101-14 en Richter 99 die vermoë het om binne die eerste jaar 'n tweede, dieper fellogeen in die perisikel teenaan die floëem te vorm (fig. 29). Die tweede fellogeen ontstaan nie as 'n aaneenlopende laag rondom die wortel nie, maar stuksgewyse. Mettertyd sluit hierdie aparte fellogeenstrokies bymekaar aan om 'n aaneenlopende fellogeenring te vorm. Na felleemvorming hier word die dooie weefsel van die buitekant daarvan baie donker gekleur en is dit die begin van 'n rhytidoma (fig. 29). Hierdie jong rhytidoma word skynbaar baie maklik afgewerp binne die eerste jaar, maar by ouer meerjarige wortels bly dit behoue as 'n beskermende bruin laag. Die vermoë van 'n kultivar om dikwels op-eenvolgende fellogene en dus ook felleem te vorm, word deur verskeie navorsers as 'n belangrike eienskap beskou wat die weerstand teen fillokserasmetting by die ouer wortels verhoog (sien bl.

). Volgens Petri (1909), Börner (1942) en Farniewski (1962), asook ander navorsers deur Farniewski aangehaal, besit veral die Amerikaanse soorte die vermoë om vinnig en herhaaldelik 'n nuwe periderm te vorm. By die vinifera-variëteite word die tweede periderm eers in die tweede of derde jaar gevorm.

4.3. Invloed van die filloksera op die primêre bou van die wortel

Verskeie navorsers (Petri, 1909; Niklowitz, 1955; Hofmann 1957; Anders, 1957 a, 1960 a, 1961; Parniewski, 1962) het die ontwikkeling en anatomie van die galle of "nodositeite" wat die filloksera by die Vitis-wortelpunt veroorsaak, ondersoek. Die bevindinge van die huidige ondersoek stem grotendeels ooreen met die van bogenoemde navorsers, ten spyte van die feit dat ander Vitis-kultivars vir die ondersoek gebruik is. In die bespreking van die ontwikkeling en anatomie van die nodositeite sal spesiaal verwys word na die bevindinge van bogenoemde navorsers asook na moontlike teenstrydighede wat die huidige ondersoek aan die lig gebring het. Waar moontlik sal verskille tussen die vyf kultivars aangedui word.

4.3.1. Enkele eienskappe van die filloksera

Die druifluis of filloksera (Dactylosphaera vitifolii Shimer) behoort aan die orde Hemiptera. Die volledige lewensiklus van die druifluis sluit 'n bopgrondse en ondergrondse siklus in (Coombe, 1963; Perold, 1926). Laasgenoemde siklus sluit verskeie metamorfoses in. Soos onder Suid-Afrikaanse toestande aangetref, kan die ondergrondse siklus herhaaldelik voortgaan sonder die bopgrondse siklus.

Volgens Esau (1961) het stigende insekte in die algemeen skerp suigapparate wat uit vier aparte monddele bestaan. Elkeen van hierdie stilette is in sy lengte gegroef. Die stilette word in twee pare gerangskik sodat die groefies van elke paar teenoer mekaar lê; so word twee kanale gevorm. Speeksel vloei

langs die een kanaal af en die plantsap vloei deur middel van kapilêre krag langs die ander kanaal op. Uit die huidige ondersoek blyk dat die filloksera drie gegroefde monddole besit. Die drie groefies vorm saam een kanaal waarlangs plantsap en speeksel beweeg.

Die steekapparaat van die filloksera kan vyf tot twaalf selle van die wortel deurboor, afhangende van die grootte van die selle en van die grootte van die filloksera. Volgens Despeissis (1895) word slegs een-derde van die steekapparaat so lengte in die weefsel ingestek. Volgens Hofmann (1957) word vastweefsel selde deur die wingerdluis besuig. Deur filloksera op ongedifferensieerde kallusselle in weefselkulture te teel, bewys Rilling en Kadler (1960) dat die luise nie geleidingsweefsel as voedsel benodig nie. Tydens die huidige ondersoek is nêrens gevind dat die steekapparaat van die filloksera die sentrale silinder binnedring nie. Hofmann (1957), Niklowitz (1955) en Petri (1909) maak melding van die sogenaamde „suigskede" wat rondom die suigapparaat van die filloksera gevorm word a.g.v. 'n interaksie tussen die selinhoud en die speeksel van die luis. Die suigskede ontstaan as 'n vratjiesagtige neerslag rondom die steekapparaat (fig. 33). Dit vorm ook 'n kragie rondom laasgenoemde aan die buitekant van die deurboorde weefsel. Volgens Petri (1909) bestaan die skede uit kallese en onoplosbare kalsuimpektaat wat oortrek is met bruin gekseerde tannien. Hierdie skede bly in die weefsel agter wanneer die filloksera sy bekdele uittrek. Petri maak ook melding van vertakte suig-

skedes wat ontstaan as die filloksera sy bekdele effens terugtrek en dan weer sywaarts insteek. Dit gebeur skynbaar waar die neerslag te dik word sodat die luis nie meer sap kan opsuig nie. Tydens die huidige ondersoek is verskeie onvertakte en vertakte suigskedes by die steekplekke aangetref (fig. 33).

Die ontwikkeling van nodositeitste sten volgens Anders(1957a) in prinsiep ooreen met galvormingsverskynsels wat poliploïdiserende reagensse (bv. colchicin) by die wortelpunt veroorsaak. Sy ontledings toon aan dat die speekselsekreet van die filloksera 'n hoë gehalte ninkhidrien-positiewe stowwe bevat. Die papierchromatografiese skeiding van hierdie stowwe het lisien, histidien, triptofaan en twee bykomende aminosure, waarskynlik glutamiensuur en valien, aangetoon. Volgens sy eksperimente kan elk van die stowwe in min of meer geringe mate knuppelvormige swellings aan die wortelpunte van Vitis-saailinge veroorsaak. Die aminosuurkombinasie wat normale galvorming geïnduseer het, het geblyk glutamiensuur, histidien en triptofaan te wees. Byvoeging van lisien en valien het die effek verder verhoog. Anders (1957a) wys daarop dat hierdie aminosure nie deur speekselkliere in die filloksera gevorm kan word nie, maar dat dit eerder as splitsprodukte van die opgenomene plantproteïene beskou moet word. Aangesien die filloksera geen anale opening het nie, word die oortollige aminosure, wat nie volledig vir die eiwitsintese van die parasiet gebruik is nie, deur die speekselkanaal in die gasheerplant uitgeskei waar dit dan galvorming induseer (Anders 1957a, 1958, 1961). 'n Positiewe galvormingsreaksie kon selfs

met ekstrakte van filloksera-eiers by wortelpunte van Vitis-saailinge aangetoon word (Anders 1957a, 1950b).

In 1957 (a) wys Anders daarop dat sy vorige gevolgtrekkings (Anders, 1955), en dié van ander navorsers, dat die speeksel van die filloksera oorsienstem met plantgroeistowwe, foutief blyk te wees. Sy toetse kon geensins die aanwezigheid van indol-3-asynsuur aantoon nie. Indien dit wel voorkom, is dit in so 'n lae konsentrasie dat dit geen galvorming kan induseer nie.

Volgens Anders (1961) besuig die filloksera net dele van die plant waar 'n hoë mate van seldeling voorkom. Börner (1942) en Henke (1958) vind ook dat die filloksera sy normale ontwikkeling slegs kan voortsit indien daar normale galweefsel gevorm word. Na twee tot drie dae is die galvorming reeds makroskopies sigbaar. Die galvorming bereik volgens Anders (1961) sy optimum in die verloop van drie tot vier weke. Die galinduserende stof wat die filloksera wyd afgee terwyl sy eiers lê, kan 'n verdere groei van die galle veroorsaak. Na verwydering van die parasiete hou die „galgroei" eers na ongeveer drie dae op (Anders, 1961).

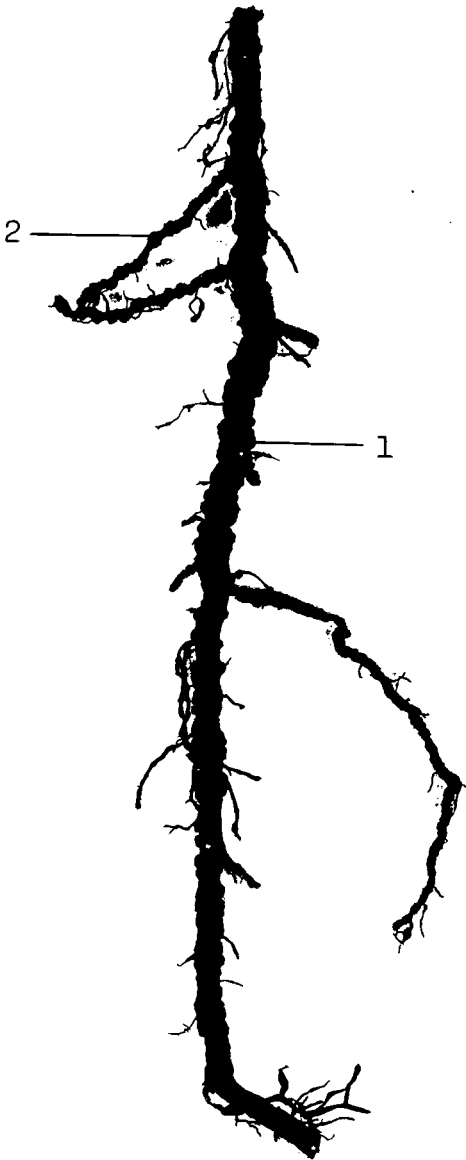
4.3.2 Uitwendige kenmerke van nodositeit

Die nodositeit het kenmerkende vorms wat maklik met die blote oog by 'n besmette wynstok met aktiewe jong of primêre wortelgroei herken kan word (fig. 30b). Die filloksera veroorsaak gewoonlik 'n vertraagde groei in die skorsselle reg onder die steekplek en 'n krimpings van die selle wat direk besuig word. As gevolg van die ongelyke groei by die steekplek en by die gesonde deel aan die anderkant, buig die wortel daar waar die filloksera dit aangeval het, met die steekplek aan die konkawe kant

Fig. 30 Filloksera-besmette wortels (natuurlike grootte)

- 1 Groot tuberositeit
- 2 Klein tuberositeit
- 3 Nodositeit

a Jacquez



b Fransdruif

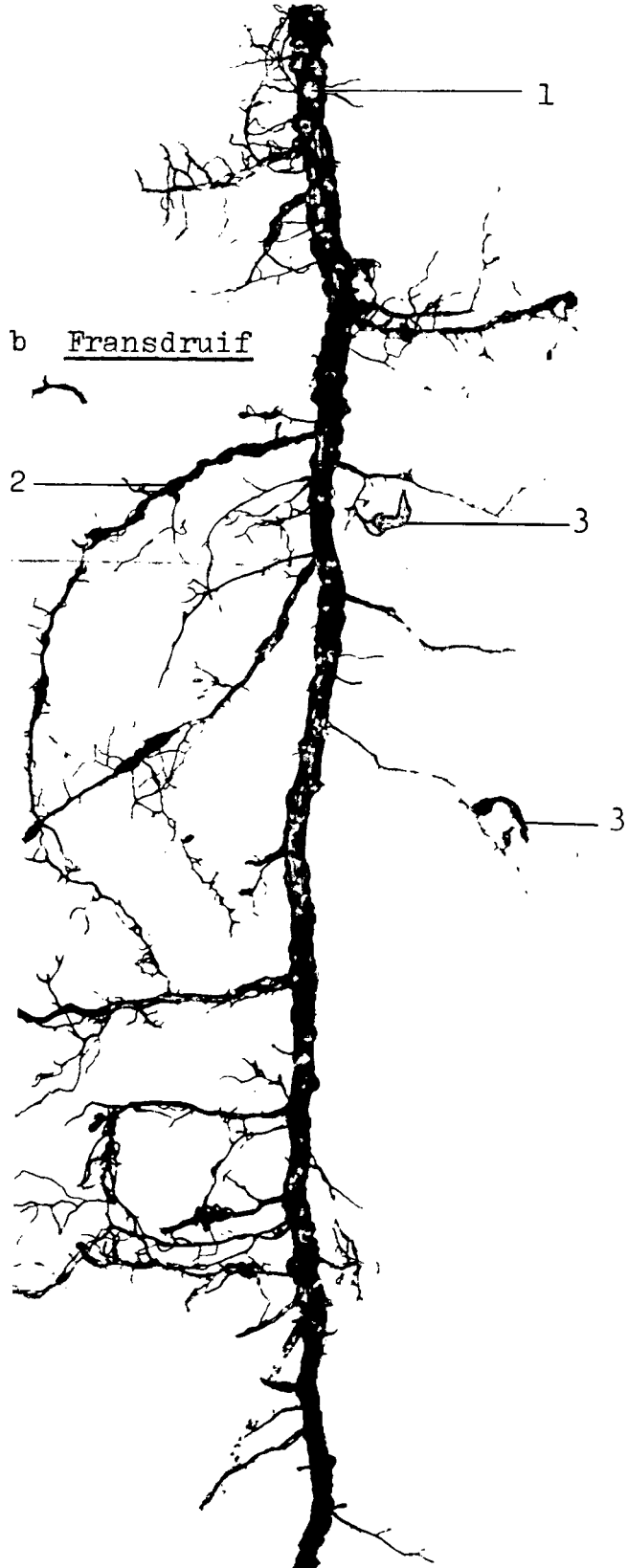
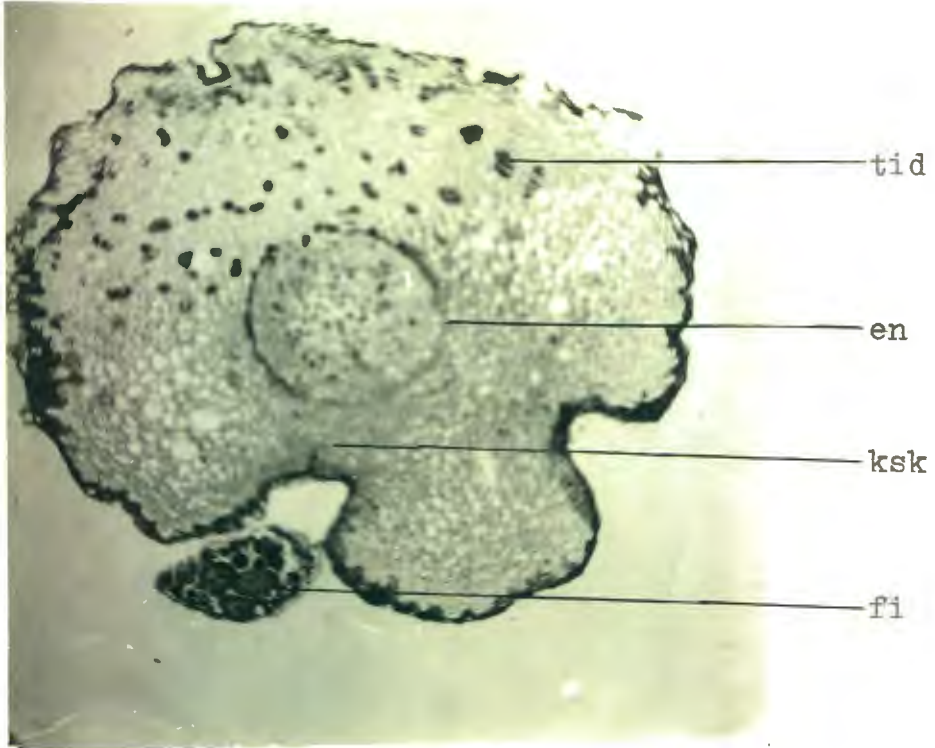


Fig. 31 Dwarssnee van wortel en nodositeit van Fransdruif, x 28.

Fig. 32 Byna Mediane lengtesnee van 'n wortel en nodositeit van Jacquez met verskeie fillokserasteekplekke, x 22.

(en, endodermis; fi, filloksera; ksk, klein onontwikkelde skorsparenchiemselle; tid, tannienbevattende idioblaste in skors; w, deel van wortelmus.)

31



32

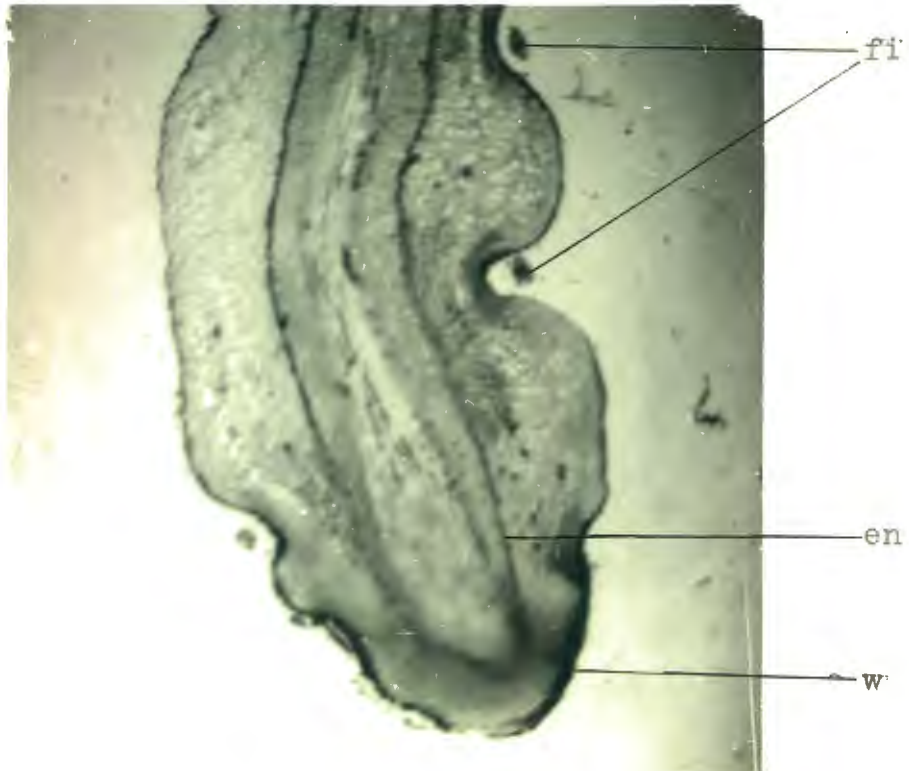


Fig. 33 'n Steekplek van 'n filloksera by Jacquez, x 370.

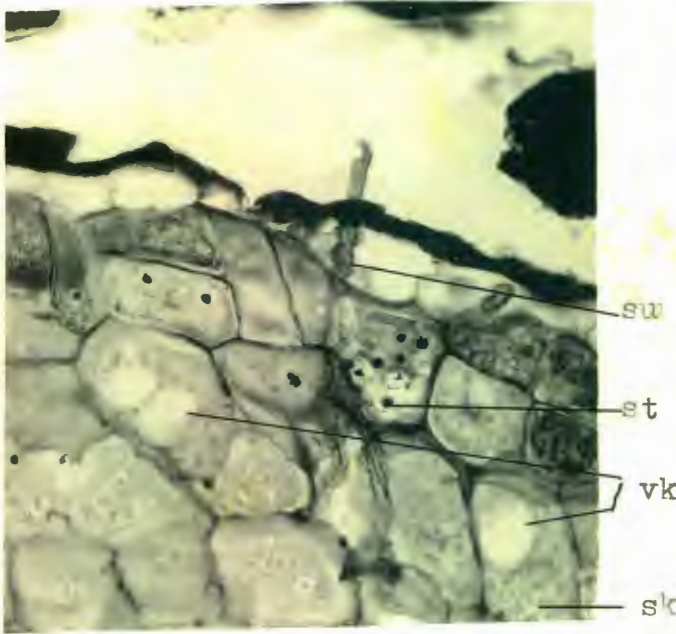
Fig. 34 Lengtesnee deur 'n skorsgedeelte met 'n steekplek van 'n filloksera, by Jacquez, x 85.

Fig. 35 Dwarssnee van klein onontwikkelde selle direk onder 'n fillokserasteekplek by Fransdruif, x 820.

Fig. 36 Dwarssnee deur 'n wortel met nodositeit van Jacquez x 85.

(abp, abnormaal breë perisikel; aen, abnormale, onontwikkelde endodermis; ask, skorselle abnormaal radiaal verleng; en, endodermis met tannien; fi, filloksera; gs, groot selkern; ksk, klein skorselle met jong tannien direk onder die steekplek; nu, nukleolus; sk, skorsparenchiem; sl, sitoplasmalamel; sst, skorselle met hoë styselinhoud; st, styselkorrel; su, suigskede van filloksera; vk, vakuole.)

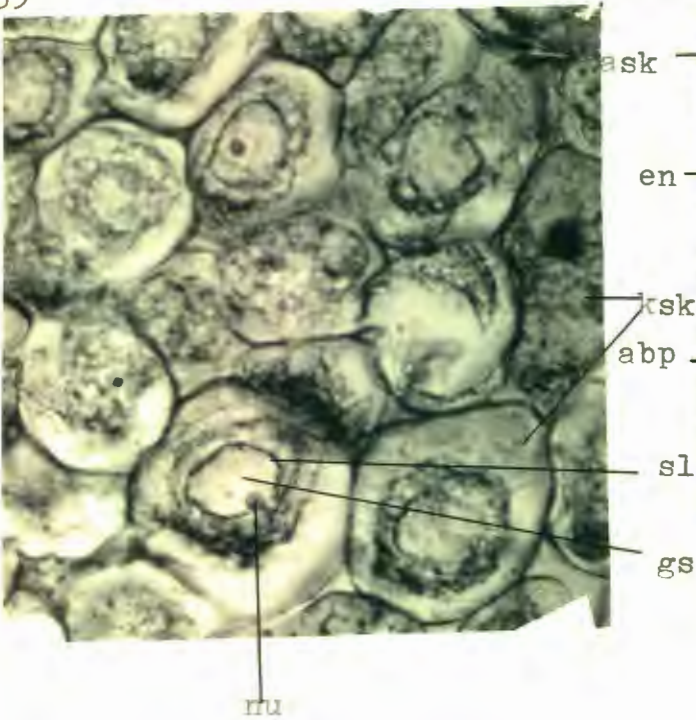
33



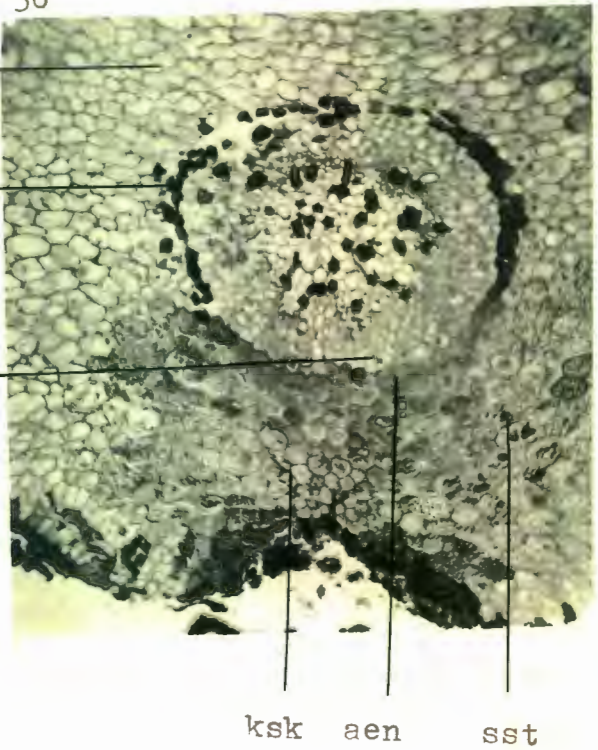
34



35



36



(Hofmann 1957; Niklowitz, 1955). Die omgebuigde gedeelte van die wortel is gewoonlik dik uitgeswel as gevolg van 'n hiperplasia en hipertrofie van die skorselle rondom die steekplek en aan die teenoorgestelde kant daarvan (Hofmann, 1957). Waar die steekplek naby die apikale meristoom geleë is, begin die uitswelling gewoonlik net bokant die wortelmus terwyl laasgencende sy spits vorm behou. Hierdeur verkry die nodositeit sy kenmerkende „Vogelkopfform“ (Anders, 1960 b). Soms is daar tydens die huidige ondersoek meer as een fillokseraluis by dieselfde steekplek aangetref; gevolglik is die wortel hier baie krom gebuig. Waar meer as een steekplek aan die wortelpunt voorkom, vertoon die wortelpunt verskeie abnormale krommings wat deur Niklowitz (1955) ook opgemerk is (fig. 32).

4.3.3 Anatomie en ontwikkeling van nodositeite van Fransdruif en Jacquez

Fransdruif en Jacquez het geen noemenswaardige verskille getoon wat die anatomie en ontwikkeling van hul nodositeite betref nie en gevolglik word hulle slegs bespreek. Beide hierdie kultivars het 'n baie swaar besmetting getoon en die filloksera het mekaar as't ware verdring op die groeipunte van die wortels.

4.3.3.1 Primêre invloed van die filloksera

4.3.3.1.1 Wortelmus

By verskeie wortelpunte is filloksera aan die buitekant van die wortelmus aangetref. Die filloksera slag daarin om die buitenste wortelmusle te deurboor en diepergeleë meristematieselle te besuig. Hierdie bevindinge, tesame met dié van Niklowitz (1955), weerspreek Stelwang-Fittler (1808) se stelling

(aangehaal deur Parniewski, 1962) dat die filloksera nie daarin kan slaag om die wortelmusselle te deurboor nie.

4.3.3.1.2 Epidermis

Die epidermisselle by die steekplekke van die filloksera het gewoonlik 'n verhoogde tannieninhoud. In die sentrum van die steekplek is daar gewoonlik een of meer lae diep verknimpde selle wat baie donker kleur en hier is dit moeilik om die epidermisselle te onderskei (fig. 36 en 37). Om die rand van die steekplek word die epidermisselle geleidelik beter onderskeibaar en is hulle gewoonlik smaller en meer radiaal verleng as by gesonde wortels.

4.3.3.1.3 Skors

Eksodermis. Waar die buitenste eksodermislaag as afsluitingslaag funksioneer, word dieselfde abnormale verskynsels as by die epidermis by die steekplekke aangetref. Die dieper eksodermiselle teen die steekplek is gewoonlik smal en radiaal verleng en toon 'n ryke homogeen tannieninhoud wat donker kleur. Die eksodermiselle by die rand van die steekplek is gewoonlik ook effens radiaal verleng en dikwels groter as by gesonde wortels. Soms word daar 'n periklinale proliferasie by hierdie selle aangetref.

Skorsparenchiem. Uit die huidige bevindings blyk, in ooreenstemming met dié van Breider en Musfeld (1933), dat die filloksera die wortelpunt hoofsaaklik bokant die apikale meristeem, ongeveer op die posisie waar lengtestrekking begin, aanval.

Die normale differensiasie van die skorselle direk onder

die steekplek word verbrug of heeltenal gerem wanneer die filloksere sy suigaktiwiteite daar begin. Hierdie verskynsel is ook deur Anders (1960 a), Niklewitz (1955) en Petri (1909) opgemerk. Tydens die huidige ondersoek is verder opgemerk dat hierdie geronde selle opvallend kleiner is as die selle verder weg en aan die teenoorgestelde kant van die steekplek (fig. 31, 36 en 41a). Die selle naby die steekplek vertoon in dwarsnee koeëlronde en dikwels strek hierdie strek van ronde selle tot teenaan die endodermis. Die selwande van hierdie selle is soms effens verdik. Volgens Petri (1909) word kallose as gevolg van die steek van die filloksere as wandverdikkings neergelê. Die geleidelike bruin klouring van hierdie selwande dui volgens hom die langsame afsterwing van die selle aan. Die selle aan die teenoorgestelde kant van die steekplek is dunwandig en vergroot normaal (fig. 36).

Die selle effens verder weg toon dikwels 'n hipertrofie en soms 'n hiperplasia in 'n radiale rigting. Hierdie verskynsel word veral rondom die rand van die steekplek aangetref (fig. 34). Die vertraagde groei direk onder die steekplek, die radiale selstrekking van die vlak skorslae en eksodermislae rondom die steekplek en die ombuiging van die wortel veroorsaak dat die steekplek in 'n holtetjie lê (fig. 31, 32, 34 en 37). Afhangende van hoe lank die filloksere by die betrokke steekplek aanbly, kan hierdie holtetjie diep of vlak wees.

Lengtesnë toon dat die klein ronde selle onder die steekplek 'n lengtestrekking ondergaan (fig. 34). Niklewitz (1955)

het dieselfde gevind en is verder van mening dat die skorsselle aan die gesonde kant van die wortel effens abnormaal radiaal vergroot en dat hul lengtestrekking effens later geskied as wat by gesonde wortels op hierdie hoogte die geval sou wees.

Abnormale selstrekking (hipertrofie), seldeling (hiperplasia) en kernhipertrofie. Volgens Anders (1960 a) is die galvernig aan die wortelpunte van Vitis prinêr toe te skryf aan 'n abnormale selvergroting en in samehang hiermee 'n abnormale vergroting van die selkerne. Hy toon aan dat die selkerne duidelik poliploïed is en voer aan dat dit by die nodositate slegs deur endomitose veroorsaak kan word. Laasgenoemde mening word ook deur Hofmann (1957) onderskryf. Anders se ondersoek toon aan dat daar relatief min bewysbare hoog-poliploïde kerne in die galle gevind word, terwyl diploïde tot oktoploïde kerne heel dikwels voorkom. Hy vind, soos tydens die huidige ondersoek ook waargeneem is, dat die selle in die onmiddellike nabyheid van die steekplek opvallend groot kerne het. Volgens hom is hierdie kerne waarskynlik hoog-poliploïed. Die selle verder weg, in die omgewing van die streek met klein selle, het volgens Anders kerne wat behoort tot die klas van middelmatige grootte, en wat gewoonlik tetra - tot oktoploïed is. Tydens die huidige ondersoek is egter geen merkbare abnormaal groot kerne in dié selle aangetref nie. Petri (1909) maak ook melding van reusekerne slegs met betrekking tot die kleiner gestrekte selle onder die steekplek. Anders (1960 a) se chromosometellings en volumetriese ondersoek van die selkerne van die galle het aan die lig gebring dat laasgenoemde omtrent net 25% uit diploïde selle op-

gebou is: die meeste selle besit 'n lae of hoë graad van poliploidie. Anders wys ook op abnormale verskynsels by die reuse-selkerne wat direk onder die steekplekke voorkom. Abnormale metafases, multipolêre anafases, kerndegenerasie en meerkernige en kernlose selle kan voorkom. As gevolg van die meganiese drukking van styselkorrels kan die kerne ook abnormale vorms aanneem.

Uit die huidige ondersoek blyk dat die klein selle onder die steekplek nie almal reusekerne bevat nie. Die reusekerne toon 'n ligter kleurreaksie as die kerne van normale grootte. Dikwels vertoon die reusekerne heeltemal kleurloos en die nukleolus wys dan skerp af. Laasgenoemde bly opvallend klein en vergroot nie proporsioneel met die selkerne nie (fig. 35). Die verklaring hiervoor is moontlik dat die kerne nie poliploïed is nie, maar deur ander prosesse vergroot het. Anders (1960 a) vind ook dikwels reusekerne met reuse- of meer as een nukleolus. Tydens die huidige ondersoek is deurgaans een nukleolus per selkern aangetref (fig. 35). Verder is opgemerk dat daar dikwels een of twee keëlronde „vakuole“ in die selle voorkom (fig. 33). Rondom die vakuole is gewoonlik 'n duidelike membraan waar te neem. Waar die konsentrasie van die speekselsekreet van die filloksere baie hoog is, mag dit moontlik 'n toksiese uitwerking hê wat die kernmateriaal verander en veroorsaak dat die kern opswel en later as 'n kleurlose vakuole vertoon.

Teenstrydig met bogenoemde bevindinge, vind Niklowitz (1955) dat die selle rondom die steekplek seker in die teenoorgestelde wortelstreke effens kleiner kerne het as die selle van die nor-

male meristematiese streke.

Niklowitz (1955) skryf die galverning hoofsaaklik toe aan die hipertrofie van die selle naby die gestrekte gebied en aan die teenoergestelde kant van die steekplek. Anders (1960 b) maak egter melding van 'n hiperplasie by hierdie selle wat as sekondêre effek volg op die hipertrofie van die selle en poliploidisering van die kerne. Volgens hom vind abnormale seldeling hoofsaaklik aan die periferie van die galle plaas en dus op 'n relatief groot afstand vanaf die steekplek. In dié streke is die galinduserende sekreet van die filloksera baie verdun en die poliploidiserende invloed daarvan verminder. Volgens Anders vind hier ook 'n „onderverdeling“ van selle plaas waar 'n sel eers meerkernig word en dan selwede binne die sel gevorm word sodat daar twee of meer kleiner selle ontstaan. Anders (1961) maak ook melding van gewone mitotiese delings wat waarskynlik deur die weefselspanninge en verskeurings gedurende die groei van die galle geïnduseer word. Die huidige ondersoek toon wel 'n verhoogde seldeling aan die periferie van die galle aan, maar veelkernige selle kon hier nie waargeneem word nie. Verskeie nodositiese toon geen noemenswaardige verhoogde seldeling nie, en dit is moontlik dat jonger galle hoofsaaklik 'n selstrekking toon en dat seldeling later by ouer galle intree.

Anders (1960 a, b) se navorsing in verband met seldeling en kernhipertrofie is grotendeels op blaargalle van die begrondse filloksera uitgevoer. Volgens hom is die galverning toe te skryf aan „algemene groei-prinsiepe“ en kan op die nodositiese ook

toegepas word. Sy anatoniese ontledings van die wortelgalle is hoofsaaklik gedoen op wortelpunte waar galle kunsmatig met die speeksel van die filloksera geïnduseer is. Volgens hem het steekproewe bewys dat hulle oorsake met egte galle deur die filloksera self veroorsaak. Dit is moontlik dat by egte galle sekere veranderinge kan intree wat nie by kunsmatig-geïnduseerde galle waargeneem kan word nie, of omgekeerd. Die langdurige suigaktiwiteite van die luis, tesame met die galinduserende effek van sy speeksel, mag moontlik die oorsaak van hierdie veranderinge wees.

Waar die steekplekke verder vanaf die apikale meristeem veroorsaak word op 'n hoogte waar normaalweg reeds volwasse weefsel aangestref word, is 'n groeiroming in die skors en sentrale silinder minder opsigtelik. Abnormale seldelings blyk hier meer opvallend te wies as by nodositeite nader aan die apikale meristeem. Veral in die sentrale silinder is 'n abnormale seldeling gewoonlik baie opvallend (sien bl. 96). Steekplekke by reeds volwasse weefsel is egter min in aantal omdat die filloksera weefsels nader aan die groei-punt verkies. Die groot aantal verlate suigskades hoër op dui volgens Niklowitz (1955) ook hierop. Volgens Hofmann (1957) kan die wortel meestal normaal verder groei na 'n aanval van filloksera op 'n hoogte waar reeds volwasse weefsel is. Hy, asook Niklowitz, het egter wel weefselopswelling by nie-meristenatiese weefsel gevind en skryf dit ook aan 'n patologiese selvermeerdering toe.

Ergastiese stowwe. Die opeenhoping van groot hoeveelhede

tannien naby die filloksarasteekplekke is 'n opvallende eienskap van L. asgenoemde. Die selle teenaan die steekkanaal bevat gewoonlik 'n homogeen tannieninhoud en word intens rooi gekleur met safranien. Die selle wat deur die luis se suigapparaat deurbaar is, gaan gou dood, verkrimp en toon dikwels 'n intens bruin kleur wat volgens Hofmann (1957) geoksideerde tannien is.

Die selfde stadia van tanniensintese as wat reeds by die endodermis beskryf is (bl. 33), word in die stroek van klein ronde selle aangetref. In hierdie plasmayke ronde selle onder die steekplek word die begin van tanniensintese in die sitoplasma aangedui deur 'n ligrooi kleurreaksie (met safranien). Mettertyd word duidelike ronde vakuole met 'n meer intens rooi linsel daarom, in die selle opgemerk. Die tannienintese word voortgesit so lank as wat die filloksara die steekplek beset. Dit is egter die selle 'n entjie verder na binne geleë wat die eerste korrelrige tannien vertoon (fig. 37). Niklowitz maak ook melding van hierdie granulêre voorkoms van die tannien naby die steekplekke.

By ouer steekplekke wat reeds deur die filloksara verlaat is, word 'n besonder hoë tannieninhoud tot teenaan die oppervlakte van die steekplek aangetref. Homogeen tannien kom soms hier meer dikwels voor as by steekplekke waar filloksara nog aanwesig is. Naby steekplekke kan gewoonlik ook verspreide selle met 'n fyn-korrelrige tannieninhoud (idioblaste) in die normaal-groeiende selle van die skors waargeneem word (fig. 31 en 37).

Die teenwoordigheid van stysel in die nodositate word ook as 'n belangrike afwyking beskou, aangesien daar nie baie stysel

in die skorsselle van gesonde wortels voorkom nie. Soos Hofmann (1957) ook gevind het, is die styselopoenhoping in dwarsnec die opvallendste aan weerskante van die steekplek, en is die styselkorrels nader aan die steekkanaal kleiner en minder as 'n entjie verder weg (fig. 36). Volgens Niklowitz geskied die styselverning konsentries rondom die steekplek. Petri (1909) het ook styselkorrels aangetref in die selle wat gewoonlik radiaal hipertrofeer a.g.v. die steek van die filloksera. Tydens die huidige ondersoek kon egter geen stysel in die selle met 'n opvallende hipertrofie waargeneem word nie, en by verskeie steekplekke is geen styselkorrels gesien nie. Groter hoeveelhede stysel kon voor hoe verder die steekplekke vanaf die apikale meristeen is. Die mate van styselneerlegging hang skynbaar af van hoe lank die steekplek deur die filloksera beset word.

Volgens Hofmann (1957) is die styselkorrels by vinifera-kultivars klein en rond en by Amerikaanse sperte en kruisings groter en roosiekagtig saangegroepeer. Ook is die kwantiteit stysel van laasgenoemdes hoër. Tydens die huidige ondersoek is geen merkbare verskil aangetref tussen die styselinhoud van Fransdruif en Jacques nie. By Richter 99 en 101-14 is ook net ronde korrels aangetref.

Endodermis. Die effek van die filloksera op die differensiasie van die endodermis is in die meeste gevalle baie opvallend. In wortelpunte wat deur filloksera aangeval is, word die endodermis baie nader aan die apikale meristeen onderskei as wat by gesonde wortels die geval is (fig. 32). Die gewone tanniensin-

tese kan in die meeste gevalle onderskei word, maar die verskillende stadia volg mekaar gouer op as onder normale omstandighede. Groot tannienkorrels kan reeds naby die apikale meristeem voor en homogeen tannienmassas word gevorm voordat daar enige teken van 'n karbiunverring in die sentrale silinder te onderskei is. Oor die algemeen het die endodermis ook 'n hoër tannieninhoud as by gesonde wortelpunte. Dit kom voor asof aangetaste wortelpunte van Jacquez 'n effens hoër tannieninhoud in die endodermis en sentrale silinder teen as dié van Fransdruif.

Die vertraagde differensiasie van dié deel van die endodermis wat naaste aan die steekplek geleë is, is 'n tweede opvallende effek van die filloksora op die algemene differensiasie van die endodermis (fig. 31 en 36). Dit is veral hierdie verskynsel wat deurgaans die genoemde naversers se aandag getrek het. Volgens Hofmann (1957) is die kenmerke van die endodermis van die grootste belang om die weerstand van wingardstekke teen filloksorasbeskadiging by die wortelpunte te verklaar (sien bl. 136). Volgens hom is dit egter die oorleë van die sogenaamde „kurkulanelle" wat die belangrikste eienskap van die endodermis is.

Niklowitz (1955) se bevindinge stem naastenby volledig ooreen met dié van die huidige ondersoek: die differensiasie van die endodermis aan die teenoorgestelde kant van die steekplek geskied baie vinniger as by die endodermiselle naaste aan die steekplek. Laasgenoemde selle bevat ligrooi tannien van die eerste stadium van sintese (sien onder „Endodermis", bl.33), terwyl die endodermis aan die gesonde kant reeds donker tannien-

korrels of selfs denker homogene tannien bevat (fig. 36). Daar kon egter nie met zekerheid vasgestel word of die endodermis aan die kant van die steekplek slegs 'n vroeër stadium van tannien-intese of gelyktydig ook 'n tannienvermindering toon nie. By enkele gevalle kon dit voor asof die vertraagde differensiasie aan die een kant gegaard gaan met 'n abnormale hoë tanniengehalte aan die ander kant. Klaarblyklik het die sekreet van die filloksera 'n direkte invloed op die tannienintese van die beïnvloede weefsels, en word 'n abnormale sintese nie bloot as gevolg van 'n beseringsprikkel geïnduseer nie, aangesien nekrotiese besering geen addisionele tannienneerlegging tot gevolg het nie (vgl. met „nekrose“, bl.101). Uit die huidige ondersoek blyk verder dat die endodermis naaste aan die steekplek in sekere gevalle effens radiaal kan vergroot in vergelyking met die endodermis aan die teenoorgestelde kant. Volgens Niklowitz (1955) veroorsaak die vertraagde differensiasie van die endodermis naby die steekplek dat die endodermis nie normaal as isolerende buffer kan optree nie; gevolglik is daar 'n ongelyke verspreiding van die galinduserende sekreet van die filloksera. Volgens hom dien dit as gedeeltelike verklaring vir die ongelyke groei van die nodositeit.

Volgens Hofmann (1957) is daar geen veranderinge in die endodermis te bespeur as die filloksera die wortel aanval op 'n hoogte waar volwasse weefsel voorkom nie. Die huidige bevindings, in ooreenstemming met dié van Niklowitz, dui daarop dat daar wel veranderinge in die endodermis op hierdie hoogte kan

plaasvind. Die differensiasie van die endodermis kan hier ook 'n vertraging naby die steekplek toon. Tydens die huidige ondersoek is gevind dat die endodermis naaste aan die steekplek 'n korrelrige tannieninhoud kan hê, terwyl homogene tannien aan die teenoorgestelde kant voorkom. Daar is ook gevalle gevind waar die endodermis rondom homogene tannien bevat, maar dat die selle naaste aan die bytplek effens vergroot het en dat die tannien hier minder intens gekleur het.

4.3.3.1.4 Sentrale silinder

Die vroeë differensiasie nader aan die apikale meristeem, van weefsels deur filloksera beïnvloed, is veral in die sentrale silinder baie opvallend. 'n Abnormaal hoë tanniengehalte is ook in die sentrale silinder merkbaar. Hierdie aspekte mag moontlik albei 'n primêre effek van die filloksera wees. Te oordeel volgens Van Fleet (1961) se bevinding dat fenoliese verbindings aktiewe seldeling kan inhibeer, en dié van Esau (1965 a) dat stadig-groeiende wortels 'n weefsel-differensiasie nader aan die apikale meristeem toon, mag die vroeë differensiasie by besmette wortels moontlik 'n sekondêre effek wees wat volg op die verhoogde tannienintense.

Die eerste gevakuoleerde sifbuis van die protofloëem word nader aan die apikale meristeem onderskei as by gesonde wortels. Ook die protoxileem toon op 'n laer posisie reeds verdikte selwande, en die metaxileem word in die meeste gevalle volwasse voordat 'n vaskulêre kambium gevorm word. Die metaxileemvate vertoon egter in dwarsnee 'n bietjie smaller as die normale metaxileem-

vate wat eers nadat kambiumvorming begin het wandverdikkings toon. Volgens Petri (1909) word die elemente van die vatinišiale kort en breed en vroeër gedifferensieer onder invloed van die filloksera. Hierdie remming van lengtegroei veroorsaak volgens Breider en Husfeld (1938) 'n verlagting van die voedselopname- en assimilasievermoë van die wortels. Tydens die huidige ondersoek is ook nog vasgestel dat vaskulêre kambiumontwikkeling laer in die wortel begin as wat by gesonde wortels die geval is. By 'n paar gevalle het die sekondêre groei reeds gemiddeld 1.3 cm vanaf die apikale meristeen begin ontwikkel. Hoe verder die wortel vanaf die apikale meristeen vir die eerste keer aangeval word, hoe nader stem die differensiasiesnelheid ooreen met dié van gesonde wortels.

Hofmann (1957), Hikiowitz (1955) en Petri (1909) maak melding van 'n ombouing van die weefsels van die sentrale silinder a.g.v. die invloed van die filloksera, maar gaan nie breedvoerig daarop in nie. Volgens Hofmann veroorsaak die swak differensiasie van die endodermis teenoor die steekplek dat die prikkel tot galvorming die sentrale silinder binnekring en daar selstrekking en -deling veroorsaak. Tydens die huidige ondersoek is vasgestel dat die perisikelselle naby die apikale meristeen 'n vertraagde differensiasie naby die steekplek toon, maar dat die perisikel hier breër is in dwarsnee as aan die teenoorgestelde kant waar dit 'n normale voorkoms en breedte het. In dwarsnee vertoon die perisikelselle naby die steekplek 'n radiale hipertrofie en as gevolg hiervan vertoon die selle teenoor die primêre xileempole

nie so opvallend kleiner as die teencor die primêre floëempole nie (fig. 36 en 41b). Niklowitz maak slegs melding van 'n groter aantal seldelings in die perisikel aan die teencorgestelde kant van die steekplek. Hierdie bevinding blyk korrek te wees, aangesien daar dikwels in die perisikel aan die gesonde kant van die wortel verskeie sywortel-vormings ontstaan wat mekaar abnormaal vinnig opvolg. Reeds in 1895 het Despeissis melding gemaak van 'n groot aantal syworteltjies wat by nodositeite ontstaan en weer op hulle beurt deur die filloksera aangeval kan word.

Volgens Hofmann (1957) laat die endodermis op 'n hoogte waar volwasse weefsel voorkom, die galvormingsprikkel van die fillokserasekreet nie deur tot die sentrale silinder nie. Die huidige ondersoek het egter aan die lig gebring dat die sentrale silinder op hierdie hoogte wel deur die filloksera geaffekteer word. Dit is egter moeilik om vas te stel op watter hoogte die filloksera sy suiging begin het. Op die hoogte waar die vaskulêre kambium begin vorm en waar proliferasie in die perisikel normaalweg voorkom, is gevind dat die perisikel aan die kant van die steekplek 'n abnormaal hoë mate van periklinale seldeling toon (fig. 42). Die selle het soms die voorkoms van tipiese kurkweefsel selle. Op 'n effens laer posisie vertoon hierdie selle meer parenchimaties soos die ander perisikelselle. Petri (1909) maak melding van 'n hiperplasie en 'n vroeë peridermvorming in die perisikel as reaksie op die galinduserende sekreet van die filloksera. By een spesifieke geval van Fransdruif waar 'n nekrotiese holte sowel as 'n fillokserasteekplek naby mekaar aanwesig was, is nou gevind

dat die perisikel op 'n hoogte waar sekondêre groei reeds begin het, regrondom plasmazyk en meristematies is. Die voorkoms en kleuring van die selle is naastenby soos dié wat naby die apikale meristeem in die perisikel aangetref word. Dit is egter onbekend of die oorsaak hiervan die nabygeleë steekplek of die nekrotiese besering was. By 'n ander geval van Jacquez waar die endodermis geen noemenswaardige veranderinge naby die steekplek getoon het nie, is gevind dat die geleidingsweefsel in 'n sentripetale rigting gedruk word a.g.v. 'n abnormale proliferasie van die perisikel. As gevolg hiervan is die murgselle inmekaar gedruk. Behalwe hierdie abnormaliteit van die murg en 'n verhoogde tanniengehalte toon die murgselle in die algemeen geen merkbare effek op die fillokserasbesmetting nie.

Hoewel die perisikel by besmette wortelpunte 'n verhoogde tannieninhoud toon, word die tannienintense van die perisikelselle naaste aan die steekplek saam met die van die endodermis gelyk. Daar is verder waargeneem dat die filloksera nie in die perisikel 'n styselvorming kan veroorsaak soos by die skorsselle die geval is nie. Hoewel groot en baie styselkorrels tot teenaan die endodermis aangetref is, is geen stysel in die perisikel aangetref nie, nieteenstaande die perisikelselle merkbaar andersins deur die filloksera beïnvloed is. Styselkorrels kom in sulke gevalle soms ingebed in die donker tannienmassas van die endodermiselle voor.

4.3.3.2 Sekondêre invloed van die filloksera

Die nekrotiese verskynsels wat sel-degenerasie tot gevolg

het, word algemeen deur navorsers beskou as 'n sekondêre beskadi-
ging. Dit is volgens die bogenoemde navorsers die belangrikste
verskynsel wat die afsterf van die jong wortels betref. Uit die
huidige ondersoek blyk dit ook baie duidelik.

Wanneer die filloksera 'n steekplek verlaat of daar dood-
gaan, gaan die selle direk onder die steekplek dood en mikroör-
ganismes kan hul vernietigingswerk daar begin. Dit hang skyn-
baar af van hoe lank die selle deur die filloksera besuig is of
hulle sal doodgaan of nie. Volgens die huidige bevindinge word
vermoed dat, wanneer die steekplek deur die filloksera verlaat
word op 'n stadium waar die selle deurgaans nog effens meristema-
ties is, geen nekrose sal intree nie, maar dat die selle sal aan-
hou funksioneer. Uit die huidige ondersoek en uit ander navor-
sers se bevindinge blyk dit dat mikroörganismes direk die oorsaak
van die degenerasie van die dooie selle, en die verspreiding van
die nekrose in die rigting van die sentrale silinder is.

Volgens Hofmann (1957) is dit dikwels saprofitiese Alter-
naria-soorte wat die dooie selle aanval. Hy vind ook ander
swamme aan die buitekant van die nekrotiese weefsel wat skynbaar
parasities van buite af optree. Hofmann bewys dat oorvoggige
omstandighede in die grond en gevolglike gebrek aan suurstof,
die werking van die mikroörganismes aanhelp, en veroorsaak dat
die verrotting vinniger in die gesonde weefsel versprei. Volg-
ens hom is Vitis vinifera variëteite meer vatbaar vir ontbinding
by 'n hoë grondvogtigheid as die Amerikaanse variëteite. Petri
(1909) het ook Fusarium-soorte by nodisiteite en tuberositeite

aangetref. Onder die bakterië, wat ook 'n rol speel by die degenerasie van die dooie selle, word slegs Bacillus vitis deur Petri genoem i.v.m. die weerstand van sekere wingerdstokke teen filloksera (sien bl. 131).

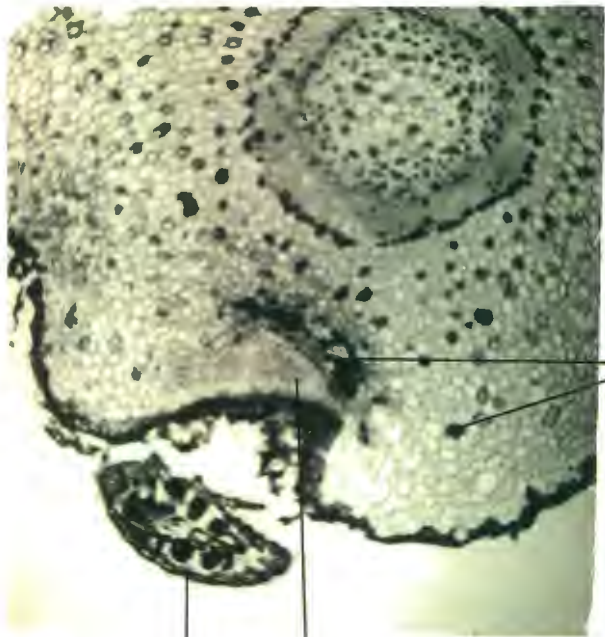
In ooreenstemming met die bevindinge van Petri (1909) is tydens die huidige ondersoek vasgestel dat die plek waar die wingerdluis die weefsel van die gasheerplant besuig, nie saamval met die hoofverrottingsareaal nie. Die nekrose het 'n leë holte tot gevolg wat soms tot in die sentrale silinder kan strek. Die endodermis naby so 'n holte waar die nekrose nog nie die endodermis self bereik het nie, is gewoonlik beter gedifferensieer as aan die teenoorgestelde kant. Die endodermis kan byvoorbeeld naby die nekrose donkerrooi tannien bevat terwyl die res van die endodermis nog korrelrige tannien bevat. Waar nekrose die endodermis bereik het, word laasgenoemde se selle en selwande bruin gekleur terwyl die selle hulle vorm behou. Dit kom voor asof die endodermis hier wel tot 'n mate as beskermende skede optree. Volgens Van Fleet (1961) veroorsaak die fenoliese en kinoonverbindings in die endodermis selle dat swamme slegs selde die sentrale silinder kan binnedring. In die huidige-ondersoekte gevalle verhoed dit egter nie dat nekrose later die sentrale silinder bereik en daar voortgaan nie (fig. 39).

Die skorselle aan die rand van die nekrotiese holte vertoon in dwarsnee baie meriklinale seldeling en 'n radiale selstrekking (fig. 38). Hierdie seldeling vind plaas as gevolg van die verwondingsprikkel en nie as gevolg van die prikkel tot

- Fig. 37 Dwarssnee van 'n wortel en nodositeit van Fransdruif met fillokserasteekplek, x 45.
- Fig. 38 Dwarssnee van nodositeit van Fransdruif met begin van nekrose in skors, x 85.
- Fig. 39 Dwarssnee van nodositeit van Jacquez met gevorderde nekrose, x 85.
- Fig. 40 Lengtesnee van nekrotiese, swam-geïnfekteerde weefsel van 'n nodositeit van Jacquez, x 350.

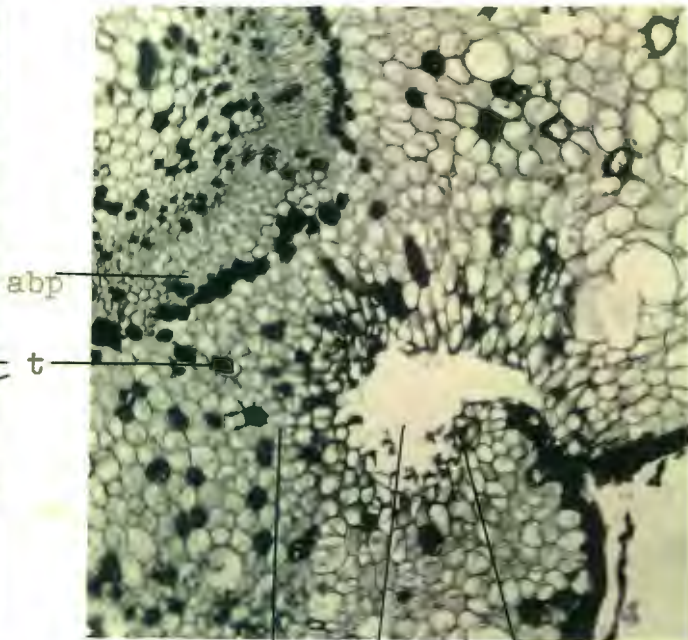
(abp, abnormaal breë perisikel; dsk, dooie skorsselle; fi, filloksera; ksk, klein onontwikkelde selle onder steekplek; nh, nekrotiese holte; sd, seldelings in skorslae; se, swandrade; su, vertakte suigskede van 'n filloksera; t, tannien; wk, wondkambium.)

37



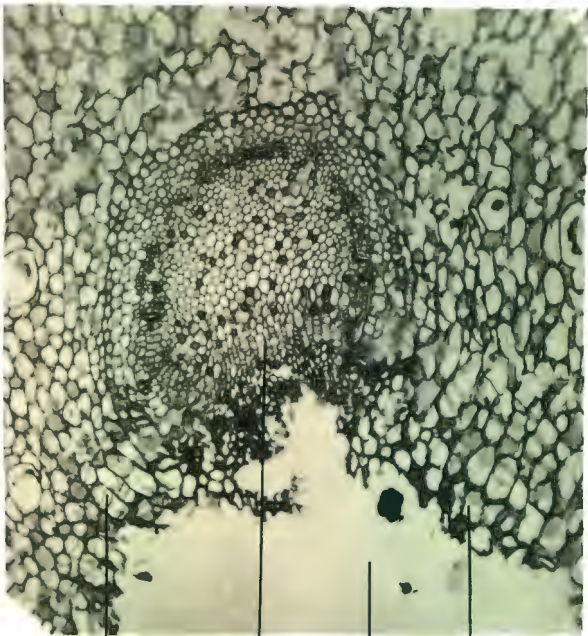
fi ksk

38



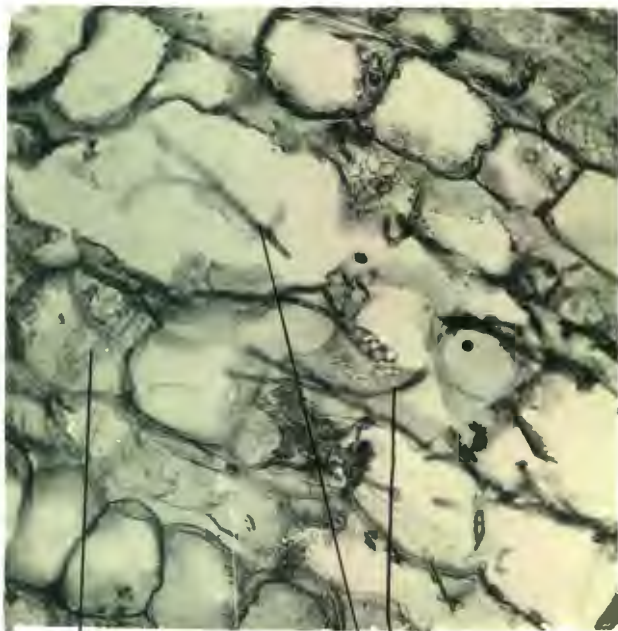
sd nh dsk

39



sd wk nh dsk

40



su se

galvorming nie. Daar word egter nie 'n duidelike aaneenlopende wondkambium gevorm nie. Die selle tussen die holte en die endodermis toon die meeste seldelings en is ook meer radiaal verleng as die ander skorsselle rondom die holte. Die skorsselle aan die binneste oppervlakte van die holte is gewoonlik dood en hul inhoud en selwande donkerbruin of swart gekleur (fig. 38). Die bruin kleur is volgens Petri (1909) te wyte aan die oksidasie van tannien. Geen addisionele tannien- of stysclopeenhoping word as gevolg van die verwondingsprikkel in die dieper skorslae gevorm nie. Dit word dus betwyfel of hierdie selvermeerdering kan verhoed dat die verrotting die sentrale silinder bereik, aangesien die betrokke selle ook geen noemenswaardige wandverdikkings vorm nie.

Waar die nekrose die sentrale silinder tot by die geleidingsweefsel binnedring, is by een geval van Fransdruif opgemerk dat laer af in die wortel, waar die nekrose in dwarsnee nog nie sigbaar is nie, 'n abnormale kambium tussen die floëem en xileem en in die perisikel buitekant een protoxileempool, aan die kant van die nekrose gevorm word. Hierdie kambium vorm d.n.v. periklinale seldeling 'n breë strook dunwandige selle wat 'n abnormale rangskikking en radiale verlenging toon. Die perisikel teenoor die protoxileem verbreed en laasgenoemde word heeltemal in die rigting van die murg weggedruk. Hoër op in die wortel waar in dwarsnee die nekrotiese holte tot in die perisikel strek, word 'n kambium in die murg aangelê aan die binnekant van die metaxileem regoor die nekrose. Hierdie wondkambium sluit aan by die

kambiumstroke aan die binnekant van die twee floëempole wat aan weerskante van die genoemde xileempool is. Hoër op in die wortel word die weefsel aan die buitekant van hierdie kambium deur nekrose vernietig en 'n baie breë wond het ontstaan (fig. 39).

Hierdie wondkambium word net aan die kant van die nekrotiese holte gevorm terwyl die teenoorgestelde kant van die sentrale silinder heeltemal normaal bly en nog sonder kambium is (fig. 39). Nog verder op in die wortel word die nekrotiese holte geleidelik kleiner en keer die sentrale silinder geleidelik tot 'n normale toestand terug sonder enige teken van 'n vasculêre of wondkambium.

Die nekrotiese areale of holtes strek gewoonlik oor 'n lang gebied in die lengterigting van die wortel. By 'n tweede geval van Fransdruif is gevind dat so 'n holte ongeveer 600 μ lank en by sy wydste deel ongeveer 245 μ breed is. By hierdie geval strek die holte tot naby die endodermis. Geen noemenswaardige veranderinge is hier in die sentrale silinder opgemerk nie. Die endodermis behou sy donker taanienhoud, behalwe by die breedste deel van die holte waar 'n paar endodernisselle aangetref is sonder tannien. Op hierdie posisie is die perisikel ook effens breër as gevolg van 'n effens radiale strekking van die selle. Aan die onderpunt van die holte in die lengterigting is 'n duidelike verlate steekplek aanwesig. Aan die bopunt van die holte is die selle klein en rond (soos in dwarsnee gesien) en duidelike swammycelia word in hierdie bruin gekleurde selle aangetref. Hierdie swambesmette gebied strek in 'n sentripetale rigting tot naby die endodermis en is ongeveer 480 μ lank in die lengterigting. Dit is dus duidelik dat die nekrose van onder na bo ver-

sprei aangesien geen swambesette selle aan die ondereinde van die holte gevind is nie. Daar is ook geen teken van swamme in die selle aan die binneste oppervlakte van die holte gevind nie. Die swamme val skynbaar net die selle aan wat as gevolg van die fillokserasekreet plasmaryk en styselryk is. Die moontlikheid bestaan egter dat swamme wat waargeneem is van die parasitiese soort is wat lewende voedselryke selle aanval en laat afsterf. Aan die bopunt van die nekrotiese swambevattende selstreek kom daar aan die buitokant van hierdie streek lewende selle voor wat deur 'n groot filloksera besuig word. Die skorselle tussen die nekrotiese gebied en die endodermis vertoon selwandverdikkings aan die kant van die nekrose. Hierdie verdikte selwande word rooibruin gekleur, skynbaar te wyte aan 'n tanniensuberien impregnering van die wande.

4.3.4 Anatomie van nodositeit van Richter 99

Uit die literatuur word min gegewens verkry wat betref die anatomiese verskille tussen nodositeit van vinifera en Amerikaanse kultivars, en oor die algemeen word 'n algemene nodositeitvorming en bou beskrywe. Daar word slegs vermeld waar sekere verskynsels meer dikwels óf by die vinifera-variëteite óf by die Amerikaanse soorte voorkom. Tydens die huidige ondersoek is egter sekere verskynsels by Richter 99 waargeneem wat by geen van die ander kultivars gevind is nie. Die algemene patroon van galvorming is egter grotendeels dieselfde as by Fransdruif en Jacquez, en by Richter 99 sal hoofsaaklik verwys word na aspekte wat op noontlike afwykinge dui.

Volgens Anders (1957 b) is die wilde Amerikaanse soorte baie goeie galvormers in reaksie op 'n filloksera-aanval. Die bevindinge van die ander reeds aangehaalde navorsers en dié van die huidige ondersoek weerlê hierdie stelling van Anders geheel en al (sien onder „Bespreekings“, bl.139). By Richter 99 is min nodositeit aangegetref wat die tipiese uiterlike kenmerke getoon het van dié van Frans en Jacques. Daar was min filloksera op die wortelpunte en hulle het meestal een-een per steekplek voorgekom. Daar is ook opgemerk dat wortelpunte wat deur 'n paar filloksera besig is, verder groei sonder dat die filloksera merkbaar aanteel en die wortelpunt laat omkrul het. Sekere aspekte van die anatomiese bou van die nodositeit van Richter 99 versterk die vermoede dat hierdie kultivar 'n minder gewense gasheer vir filloksera is.

4.3.4.1 Skors

By al die steekplekke wat nou by Richter 99 ondersoek is, is daar een of meer lae opvallend nekrotiese selle aangegetref wat aan die binnekant van die gebied met klein ronde selle geleë is (fig. 41a, b). Hierdie nekrotiese selle toon min of geen inhoud nie, en hul selwande word donkerbruin of swart gekleur (fig. 41b). Die selle verloor soms hul turgor en word dan gou platgedruk a.g.v. die radiale vergroting en vermeerdering van die omringende selle (fig. 42). Hofmann (1957) het dieselfde verskynsel waargeneem, maar skryf dit toe aan verrotting. By hierdie selle is in die huidige ondersoek geen aanduidings van swamycelia aangegetref nie. Daar is ook geen nekrotiese holte waargeneem waar-

deur mikroörganismes van buite af kon indring nie. Die selwande van die nekrotiese selle neem die stof wat met die afsterwe van die selle ontstaan, op en die bruin kleur is volgens Hofmann hieraan toe te skryf. Volgens Anders (1960 b) kan 'n te hoë konsentrasie van galinduserende stof direk 'n nekrose veroorsaak. Skynbaar kan die nekrotiese selstroke van Richter 99 op hierdie wyse verklaar word. Dit is egter nie die selle wat direk deur die luis besuig word wat hierdie nekrose toon nie. By baie gevalle is dit een of meer skorslae teenaan die endodermis wat doodgaan.

Niklowitz (1955) asook ander navorsers deur hom aanghaal, gaan van die standpunt uit dat wynstokke wat deur filloksera beskadig word, op die sekreet van die filloksera met galvorming reageer, en dat stokke wat nie geredelik aangeval word nie, met 'n „afweringsnekrose" reageer. Geen wondmeristeen is egter by Richter 99 aangetref wat volgens Niklowitz (1955) algemeen by 'n afweringsnekrose voorkom nie. Volgens hom word by Amerikaanse soorte nie galle gevorm nie, omdat die filloksera a.g.v. die nekrose doodgaan of wegtrek. Richter 99 het egter wel galvorming getoon, maar dit is moontlik dat die nekrotiese gebiede verhinder dat die filloksera optimale kondisies vir 'n snelle aanwas ondervind. Volgens Börner (1942) is 'n „oorgevoeligheid" van die plantweefsel met betrekking tot die aanval van filloksera 'n belangrike oorsaak van die „immunitet" van sekere soorte. Volgens hom gaan die nekrose soms 'n onbeduidende selvermeerdering en weefselopswelling vooruit. In die reël kan die nekrose son-

Fig. 41 Deel van 'n dwarssnee van 'n nodositeit van Richter 99,

(a) x 85

(b) x 350

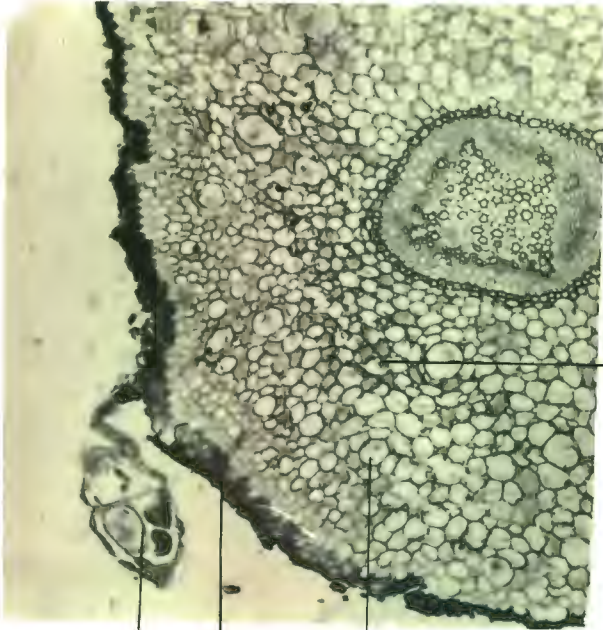
Fig. 42 Deel van 'n dwarssnee van 'n nodositeit van Richter 99,

x 85.

Fig. 43 Dwarssnee deur 'n nodositeit van 101-14, x 71.

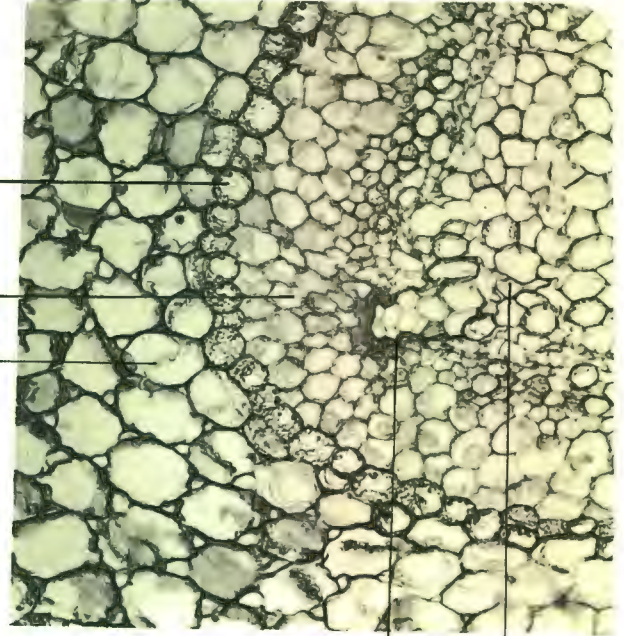
(en, endodermis; fi, filloksera; ksk, klein skorsparenchiemsel-
le naby steekplek; ns, nekrotiese selle; ca, geobliterende
parenchiemselle rondom die primêre xileemvate; p, breë perisikel
met selle effens radiaal verleng; pns, platgedrukte nekrotiese
selle; sms, saamgedrukte murgsel; spp, selproliferasie in peri-
sikel; t, tannien.)

41a



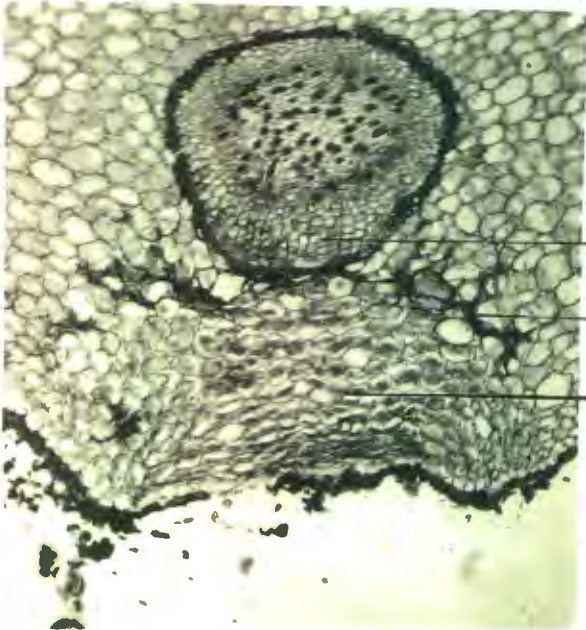
fi t ksk

41b



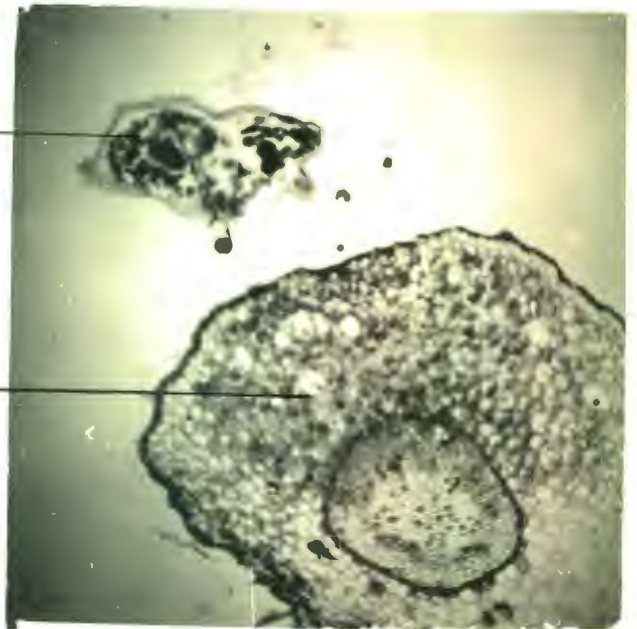
en
p
ksk
ns
oa
sms

42



fi
spp
pns
ksk

43



fi

der skade verdra of toegegroeï word.

Volgens Hofmann (1957) is die dwarsneegrootte van die skorselle van die Amerikaanse soorte by fillokserabesmetting amper dubbeld so groot as by vinifera-variëteite. Hierdeur is die afstand tussen die steekplek en die sentrale silinder by eersgenoemde soorte groter as by laasgenoemde. Dus is daar 'n geringe uitwerking van die fillokserasekreet op die sentrale silinder van Amerikaanse soorte. By Richter 99 is egter nou gevind dat die selle ongeveer net so groot is as dié van die vinifera-variëteit, en geen noemenswaardige verskille tussen die kultivars is gevind wat betref die afstand tussen die steekplek en die sentrale silinder nie.

By Richter 99 is die steekplekke van die filloksera nie in dieselfde mate in holtetjies geleë as by Jacques en Fransdruif nie. By bytplekke naby die apikale meristoom word vlak holtes aangetref en soms word daar 'n effense uitswelling na buite by die steekplek waargeneem (fig. 41a). Die galinduserende prikkel word skynbaar meer egalig versprei deur die skors en daar is 'n geleidelike oorgang van klein na groot selle. Hoewel daar wel 'n renning in selstrekking by die skorslae naby die steekplek ingetree het, is die selle direk onder die oppervlakte van die steekplek nie so klein soos by Jacquez en Fransdruif nie. Die selle om die rand van die steekplek toon nie 'n drastiese radiale hipertrofie nie, en gevolglik is die steekplek nie in 'n holtetjie geleë nie. Aan die gesonde kant van die wortel is die skors egter baie breed a.g.v. 'n radiale strekking van die selle. Dit

kom voor asof die selle hier meer radiaal gestrek is as die skors-selle van Fransdruif en Jacquez onder dieselfde omstandighede.

Direk onder die suigplek van die filloksera word opvallend min tannien aangetrof. Slegs die epidernis en buitenste eksodernislaag toon 'n donkerrooi tannieninhoud (fig. 41a). Selfs die selle wat deur die steekapparaat van die luis deurboor word, toon net 'n effense krimpings en so te sê geen tannien nie. Die meeste van die klein selle onder die steekplek is plasmaryk en bevat klein styselkorreltjies maar geen tannien nie. Slegs op 'n hoogte van gevorderde differensiasie is daar die beginstadia van tanniensintese in die selle onder die steekplek waargeneem. Op hierdie hoogte het die selle onder die steekplekke 'n onnatuurlike krimpingsgetoon wat skynbaar ingetree het tydens die fiksering en verdere voorbereiding van die materiaal. Dit is opvallend dat die skorselle aan die teenoorgestelde kant van die wortel nie tot dieselfde mate gekrimp het nie (fig. 42). Verder is die sitoplasma van die selle onder die steekplekke, veral dié wat die meeste tannien bevat, as verkrumpte massas in die middel van die sellumen waar te neem. Hierdie krimpingsartefakte dui op 'n verdere afwyking van die algemene galvormingspatroon, aangesien die wortels van Richter 99, Fransdruif en Jacquez volgens indentiese metodes vir ontleding voorberei is.

In die meer normaal gedifferensieerde skorselle verder weg van die steekplek is daar ook geen verspreide tannienbevattende selle of idioblaste waargeneem soos die geval was by Fransdruif en Jacquez nie. Behalwe die karige tannieninhoud, word daar ook

heelwat minder stysel aangetref in die omgewing van die steekplek as wat by bogenoemde twee kultivars die geval is. Die bevinding is teenstrydig met dié van Hofmann (1957) wat 'n ryker styselinhoud by die Amerikaanse scorte aangetref het. Die styselkorrels by Richter 99 is klein en koeëlrond en toon geen samepakking om 'n mosaïekpatroon te vorm soos Hofmann vermeld nie.

Abnormaal groot kerne was by Richter 99 ook waar te neem, maar in hierdie geval is opgemerk dat die nukleoli grotendeels proporsioneel met die kerne vergroot het. Ag.v. die krimpings van die selle onder die steekplekke kon die natuurlike vorm van die groot kerne nie vasgestel word nie. Groot kerne met klein nukleoli is ook opgemerk.

Endodermis. By Richter 99 word geen noemenswaardige remming van die differensiasie van die endodermis waargeneem nie. Op 'n hoogte waar die endodermis nog besig is om te differensieer is by een geval opgemerk dat die endodermis selle naby die steekplek effens kleiner is as aan die teenoorgestelde kant. Die differensiasie van die endodermis was naby die steekplek slegs in 'n baie klein mate gestrem, terwyl daar opvallend meer tannien aan hierdie kant in die endodermis opgemerk is. By steekplekke hoër op in die wortel waar die endodermis reeds 'n homogene vaste tannienstof bevat, kon geen veranderinge in die endodermis opgemerk word nie. Skynbaar veroorsaak die nekrotiese gebied tussen die steekplek en die endodermis dat die konsentrasie van die galinduserende sekreet sodanig is dat dit hier nie die differensiasie vertraag nie. Deurgaans is daar 'n ryke tannieninhoud in die

endodermis waargeneem ten spyte van die lae tanniengehalte by die steekplekke in die res van die skors.

4.3.4.2 Sentrale silinder

Ten spyte van die feit dat die endodermis normaal differensieer in die nabyheid van die steekplekke, dring die prikkel tot seldeling en strekking tog die sentrale silinder binne. Dit blyk dat die geïnduseerde periklinale deling van die perisikelselle in 'n groter mate plaasvind as by Fransdruif en Jacquez (fig. 42). 'n Ryke inhoud van homogeen tannien is soms in die nuutgevormde radiale stringe van selle te sien.

Die tanniengehalte van die sentrale silinder stem verder grotendeels ooreen met dié van Jacquez en Fransdruif (vgl. fig. 37 en 41a). By 'n paar gevalle was daar opsigtelike groot selkerne in die meristematische perisikelselle op te merk.

By twee gevalle was daar rondom die primêre xileempole 'n obliterasie van die parenchimatiese selle rondom die vate. Die oorsaak hiervan kon nie met sekerheid vasgestel word nie; skynbaar is dit die abnormale hipertrofie en hiperplasie van die perisikelselle wat hierdie samedrukking van selle veroorsaak het (fig. 41b). By dieselfde nodositeite is ook opgemerk dat van die murgselle aan die binnekant van die xileempole ook effens inmekaar gedruk was (fig. 41b).

4.3.5 Anatomie van nodositeite van 101-14

Die afwyking van die algemene galvormingspatroon soos by 101-14 aangetref, kan nie geredelik aanvaar word as deurgaans van toepassing by hierdie kultivar nie, aangesien slegs 'n paar

nodositeite op dun sywortels versanel ken word. Die klein dwars-snee-oppervlakte van hierdie worteltjies veroorsaak dat die sekret van die filloksere meer gekonsentreerd op al die weefsels inwerk as wat by die dikker wortels van die ander kultivars die geval was. Die moontlikheid bestaan egter dat die drastiese afwykinge van die normale primêre bou van hierdie worteltjies soos by die nodositeite aangetref, in 'n groot mate verteenwoordigend kan wees vir hierdie kultivar, aangesien die wortels van hierdie kultivar oor die algemeen baie dun is (sien tabel 2). Die gemiddelde deursnee van die sentrale silinder van die geïnfekteerde wortels wat ondersoek is, is slegs 33μ kleiner as die gemiddelde deursnee van die sentrale silinders van die gesonde jong wortels.

4.3.5.1 Skors

Die steekplekke by 101 -14 kan as „vlak" beskryf word aangesien hier, soos by Richter 99, baie min radiale strekking van die selle op die rand van die steekplek voorkom (fig. 43). Slegs die skorsselle aan die gesonde kant van die wortel toon 'n noemenswaardige radiale strekking en dáár vind soms 'n baie aktiewe seldeling in die vlak skorslae plaas. Die seldeling geskied in alle rigtings en nie hoofsaaklik periklinaal nie.

Die invloed van die filloksere dring egter baie diep deur en oor 'n groot afstand in 'n tangensiale en lengterigting (fig.43). Soos by Richter 99 is hier nie 'n besondere rewing van selgroei in 'n klein gebied nie, maar 'n geleidelike oorgang van klein tot groot selle vanaf die steekplek tot aan die teenoergestelde kant van die wortel.

Geen onnatuurlike krimpings van die kleiner selle onder die steekplek kon waargeneem word nie. Hierdie selle toon egter 'n baie hoë tannienopeenhoping wat relatief hoër blyk te wees as by enigeen van die ander kultivars onder dieselfde omstandighede. Sowel gekorrelde as homogeen tannienmassas kom in die selle saam met 'n ryke sitoplasma inhoud voor. Soms word 'n paar groot ronde tannienliggame in die selle gevorm. Enkele geoblitereerde skorselle met 'n baie donker tannieninhoud kon hier en daar onder die steekplek voor.

By die gevalle waar 'n styselopeenhoping naby die steekplekke waargeneem is, word groot hoeveelhede groot styselkorrels in die selle aangetref. Dit kom voor asof Hofmann (1957) se bevinding, wat betref die groter hoeveelhede stysel in besmette wortels van die Amerikaanse soorte, wel op 101-14 van toepassing is. Die styselkorrels van 101-14 vertoon donker hilums.

Endodermis. Die endodermisdifferensiasie direk onder die steekplek word baie geroen. In hierdie opsig stem 101-14 meer ooreen met die vinifera-kultivar as met Richter 99.

4.3.5.2 Sentrale silinder

Die drastiese omvorming van die bou van die sentrale silinder aan die kant van die steekplek blyk 'n kenmerk te wees van die nodositeit van 101-14. In die perisikel naaste aan die steekplek word 'n baie hoë tannienopeenhoping waargeneem in die selle wat vergroot en plasmaryk word. Op 'n hoogte waar volwasse weefsel voorkom, veroorsaak die radiale strekking van die perisikelselle dat die primêre xileempole in 'n sentripetale rigting verplaas word. Aan die binnekant van die primêre floëem naaste

aan die steekplek word 'n wondkambium gevorm en herhaaldelike sel-
deling veroorsaak aan hierdie kant 'n abnormale rangskikking van
die weefsels. 'n Hoë mate van obliterasie word in die floëem en
omringende selle waargeneem. Die geoblitereerde gedeeltes word
intens rooi gekleur met safranien. Selfs van die protoxileem-
vate bevat 'n donker homogene tannieninhoud.

Nader aan die apikale meristeen kan die rangskikking van
die weefsels van die hele sentrale silinder deur die filloksera
beïnvloed word. Een of meer van die floëem- en xileempole kan
selfs heeltenal verdwyn. In hul posisies word daar dan slegs
groot plasmaryke parenchiemselle aangetref. Soms kon floëemele-
mente verspreid tussen hierdie groot selle vor.

Op 'n hoogte waar volwasse weefsel voorkom bly die perisikel
en geleidingsweefsel aan die teenoorgestelde kant van die steek-
plek normaal in voorkoms. Slegs 'n paar periklinale delings kan
in die perisikel waargeneem word. Hoër op in die wortel toon
die weefsels van die sentrale silinder weer geleidelik die nor-
male rangskikking.

By een besondere geval is waargeneem dat 'n vroeggevoerde
vaskulêre kambium, wat op 'n laer posisie normaal funksioneer,
naby die steekplek heeltenal abnormaal voorkom, en slegs as aparte
kambiumstroke binne die oorblywende floëempole waar te neem is.
Op een stadium verdwyn hierdie kambium geheel en al, maar hoër
op in die wortel verskyn dit weer en verkry geleidelik sy nor-
male voorkoms.

4.4 Invloed van filloksera op die sekondêre bou

Tydens die huidige ondersoek het die sekondêr-verdikte

wortels van slegs Fransdruif en Jacquez 'n fillokserabesmetting getoon. Die filloksera wat op die wortelpunte van Richter 99 voorgekom het, het uitgesterf voordat hulle die oer wortels kon aanval. Ten spyte van herhaaldelike infektering het die filloksera by 101-14 uitgesterf nadat slegs 'n paar nodositeite gevorm is, en by 1202 het dit hoegenaamd geen besmetting veroorsaak nie. Vanuit 'n wingerd kon egter besmette sekondêr-verdikte 1202 wortels vir anatomiese ontleding versamel word.

4.4.1 Uitwendige kenmerke van die besmette wortels

Beide Fransdruif en Jacquez het 'n relatief hoë fillokserabesmetting getoon. Die ergste besmetting het op die oudste dele van die sekondêr-verdikte wortels naby die stamme van die plante voorgekom. Die oppervlakte van die besmette wortels vertoon vratagtige, min of meer ronde, galvormige strukture of „tuberositeite“, wat deur die galvormingsekreet van die filloksera veroorsaak is (fig. 30). Waar degenerasie van die galweefsel reeds ingetree het, vertoon die tuberositeite donkerbruin of swart. Op die dunner wortels het jonger sekondêre verdikking is slegs hier en daar 'n galletjie opgemerk. In ooreenstemming met die bevindinge van Niklowitz (1955) is vasgestel dat die filloksera hoofsaaklik oer en dikker wortels verkies vir hul voedingsaktiwiteit onder wortels met sekondêre diktegroei. Die rede hiervoor is skynbaar 'n groter hoeveelheid reserwe-voedingstowwe en 'n groter galvormingsvermoë wat by die dikker wortels aanwesig is.

Sover tydens die huidige ondersoek vasgestel kon word, vind daar by die nodositeite van Fransdruif en Jacquez geen normale

sekondêre diktegroei plaas nie. 'n Nodositeit word dus nie deur sekondêre groei in 'n tuberositeit verander nie. Nodositeite sterf af voordat merkbare sekondêre verdikking plaasvind. By Richter 99 kan die jong wortels wel verder groei na nodositeitvorming, maar dit is onwaarskynlik dat 'n luis lank genoeg by 'n nodositeit aanbly om daar, na sekondêre groei 'n aanvang geneem het, 'n tuberositeit te veroorsaak.

4.4.2 Primere invloed van die filloksera

Tydens die huidige ondersoek is vasgestel dat geen definitiewe anatomiese verskille tussen die tuberositeite van Fransdruif en Jacquez voorkom nie. Daar is slegs enkele verskynsels wat op moontlike verskille dui in die reaksie van die kultivars op 'n filloksera-aanval.

Volgens Niklowitz (1955) kan die filloksera by eenjarige wortels sy bekdele tot by die vaskulêre kambium insteek. By die huidige ondersoek kon nie presies vasgestel word hoe diep die steekapparaat van die luisse die weefsel kan binnedring nie, maar dit lyk onwaarskynlik dat die filloksera selfs die floëem kan bereik. Die selle wat deur die steekapparaat deurboor word, toon slegs 'n geringe inkrumping. 'n Suigskede word hier ook rondom die steekapparaat gevorm.

Die uitbouing van die galle by die sekondêr-verdikte wortels geskied meer a.g.v. 'n hiperplasie en nie hoofsaaklik a.g.v. 'n hipertrofie soos by die nodositeite nie. Die hiperplasie wat die tuberositeite veroorsaak, vind in die perisikel plaas en in die floëemstrale a.g.v. die vorming van 'n galmeristeam. 'n Ver-

hoogde seldeling in die vaskulêre kambium dra tot die galvorming by.

Volgens Niklowitz (1955) word die eerste patologiese reaksies eers 15 dae na infeksie mikroskopies vasgestel.

4.4.2.1 Sekondêre xileem en vaskulêre kambium

Volgens Niklowitz (1955) begin tuberositeitvorming wanneer die vaskulêre kambium teencor die vaatstrale regoor die steekplek van die filloksera tot abnormaal verhoogde seldeling geprikkel word. Die prikkel tot abnormale seldeling versprei dan na die intrafassikulêre dele van die kambium in die omgewing van die steekplek. 'n Abnormale hoeveelheid selle word floëemwaarts en xileemwaarts gevorm, veral by eenjarige wortels. Volgens Niklowitz kan die kambiale gordel op hierdie posisie tot agt sellae verbreed. 'n Normale differensiasie van die kambiumderivate vind nie plaas nie en die selle bly parenchimaties.

Die bevindinge van die huidige ondersoek stem grotendeels ooreen met dié van Niklowitz, maar dit blyk dat die stadium van sekondêre diktegroei waarop die filloksera die wortel aanval, in 'n groot mate bepaal watter abnormale verskynsels te voorskyn tree. Op 'n relatief jong stadium van sekondêre diktegroei is in een geval gevind dat die lengte van die xileemstraal aan die gesonde kant van die wortel ongeveer 1.3 mm was teenoor 'n lengte van ongeveer 4.8 mm aan die besmette kant (fig. 47). By laasgenoemde kant was die perifere deel van die sekondêre xileem oor 'n afstand van ongeveer 1.8 mm (gemiddeld 16 sellae in 'n radiale rigting) nog parenchimaties en meristematies en aan die gesonde kant was

die meristematiëse kambiale gordel slegs ongeveer .4 mm (ongeveer vyf sellae) breed. Aan die besmette kant van die wortel kon geen bepaalde kambiale gordel onderskei word van die parenchimatiese xileemstreek nie. Die vate wat aan die sentripetale kant van die breë parenchimatiese xileemstreek gevorm word, toon minder verhouting en dunner wande as die meer normale vate naby die murg en aan die gesonde kant van die wortel. Die lumens van die ander xileemelemente rondom die vate naby die parenchimatiese streek is abnormaal groot en hul wande is dunner as gewoonlik en ook minder verhout.

Die selle van die abnormaal breë meristematiëse streek vertoon hoofsaaklik periklinale seldelings waardeur hulle in radiale rye voorkom. Die selle is hoofsaaklik tangensiaal reghoekig-verbreed en toon geen styselinhoud nie, en slegs enkele selle met fyn-korrelrige of lamelvormige tannien word waargeneem.

By dikker wortels op 'n meer gevorderde sekondêre groei-stadium word die xileem nie so opvallend deur die filloksera-aanval beïnvloed nie. By die meeste gevalle is 'n kambiale gordel van vier tot ses sellae breed aangetref, teenoor die twee tot drie sellae van gesonde Vitis-wortels. Waar die besmetting hoofsaaklik aan die een kant van die wortel voorkom, is die kambiale gordel aan die gesonde kant dan effens smaller. Soms vertoon die kambiale gordel normaal. Die xileemelemente wat deur so 'n geaffekteerde kambium gevorm word, is in dwarsnee effens meer reghoekig en tangensiaal breed in vergelyking met die meer ronde vorms van gesonde wortels.

Die tannien van die murg en sekondêre xileem van die besmette wortels is hoofsaaklik van harde homogene aard, en die amorfe tannien van die gesonde wortels word nie waargeneem nie. Die harde homogene tannienmassas vertoon op hul oppervlaktes die patroon van die stippels van die straalselfwande. In die xileemstrale kom soms ook verspreide selle met besonder groot tannienkorrels voor wat intens rooi kleur met safranien. Besmette wortels toon baie min stysel in hulle xileemstrale, en naby die gebied wat direk deur die filloksera besuig word, of wat reeds nekrose toon, kom geen stysel in die xileemstrale voor nie. Waarskynlik het 'n styselopheping nie plaasgevind nie. 'n Ander moontlikheid is dat die styselinhoud deur die abnormale tannien-sintese „opgebruik" word. In die parenchium van die xileemstrale word selle aangetref met groot intens rooigekleurde korrels so groot soos styselkorrels wat lyk asof hulle styselkorrels kan wees oorgetrek met 'n laag tannien.

By die tuberositeite is 'n abnormaal hoë tillevorming slegs by 1202 aangetref.

4.4.2.2 Sekondêre floëem

Waar die filloksera op 'n vroeë stadium van sekondêre diktegroei 'n abnormale kambiumaktiwiteit geïnduseer het, soos hierbo beskryf, het die abnormale seldelings in 'n sentrifugale rigting ook 'n abnormale hoeveelheid ongedifferensieerde floëemselle tot gevolg. Hierdie floëemselle is in 'n tangensiale rigting breër as die normale floëem-elemente. Die abnormale floëemgedeelte wat deur die verhoogde kambiumaktiwiteit ontstaan het, is smaller, met minder sellae, as die parenchimatiese xileem aan die binne-

kant van die kambium (fig. 47). Skynbaar word meer selle in 'n sentripetale as 'n sentrifugale rigting gevorm.

Die selle van die floëemstrale verbreed baie in 'n tangensiale rigting. Hierdeur kom soms abnormaal breë vaatstrale in die omgewing van die steekplek tot stand. Hierdie selstrekking is soms onreëlmatig en net in een rigting en gevolglik kry die normale koepelvormige floëemstringe eienaardige vorms (fig. 47). Soms verloor die kambiumsilinder sy ronde vorm (fig. 47).

Die abnormale ongedifferensieerde selle van die sekondêre floëemstringe vertoon dikwels, in teenstelling met die abnormale xileemselle, homogene tannienmassas, wat met safranien en vastegreen helderblou tot amper swart kleur.

Die sekondêre floëemstringe die naaste aan die besmette kant van die wortel bevat gewoonlik meer tannien as aan die teenoorgestelde kant waar die tannien hoofsaaklik donkerrooi kleur. In die geaffekteerde floëemstrale kom soms blougekleurde tannien in radiale of tangensiale selreekses voor. In die floëemstrale en sekondêre floëemstringe kom min styselkorrels voor en soms is stysel afwesig in die direkte nabyheid van 'n steekplek.

By dikker wortels op 'n gevorderde sekondêre groeistadium word minder drastiese afwykings in die sekondêre floëem aangetref. In die floëemstringe is daar 'n opvallend hoë tannienopeenhoping in vergelyking met die floëemstringe aan die minder aangetaste kant van die wortel. Die tannien kleur hoofsaaklik donkerrooi en minder blougekleurde tannien word waargeneem. In die meeste gevalle was geen styselkorrels in die floëemstringe van die be-

smette wortels sigbaar nie.

Die wande van die floëemelemente van die geaffekteerde floëemstringe is verdik en word intens rooi gekleur. Die vesels vertoon egter nie 'n abnormale verhouting nie. Obliterasie van die sekondêre floëemelemente kom ook verspreid in die floëemstringe voor. Naby die perifere kant van die floëem vind daar in sommige gevalle 'n opvallende hipertrofie van die floëemparenchium plaas.

Die floëemstrale van die besmette dikker wortels dilateer nie so veel soos op die vroeër sekondêre groeistadium nie en gevolglik word die vorm van die sekondêre floëemstringe slegs in 'n geringe mate verander. Die floëemstrale naby 'n infeksiegebied dilateer d.m.v. tangensiale selstrekking en radiale seldelings. Die radiale seldelings is ongeveer een-derde van die floëemstraal sellengte vanaf die vaskulêre kambium waargeneem. Baie min stysel kom in die floëemstrale voor en selle wat hoofsaaklik 'n rooigekleurde homogene tannien bevat kom enkeld of in radiale en tangensiale rye voor.

4.4.2.3 Perisikel

Die eintlike galvorming wat die makroskopies-sigbare tuberositeite veroorsaak, vind d.m.v. 'n hiperplasie en hipertrofie in die perisikel plaas. Die vernaamste radiale verbreding word veroorsaak deur 'n sogenaamde „galmeristeam" met 'n hoë seldelings-aktiwiteit.

In ooreenstemming met die bevindinge van Niklowitz (1955) en Petri (1909), is daar ook gevind dat hierdie galmeristeam in baie gevalle in die floëemstrale ontstaan naaste aan die gebied

wat aktief deur een of meer filloksera besuig word. In die meeste gevalle ontstaan die galmeristoom in die floëemstraalselle teenaan die sekondêre floëemstringe. Die perisikelselle buitekant die geoblitereerde primêre floëem dra soms ook by tot die vorming van die galmeristoom. D.w.s. die galmeristoom ontstaan in die parenchies buitekant en aan die sye van die floëemstringe. Hierdie selle word meristematies en deel herhaaldelik parallel met die oppervlakte van die floëemstringe. Die nuwe selle word na die kant van die floëemstringe gevorm (fig. 44 a) waardeur die aktiefdelende galmeristoom geleidelik in 'n sentrifugale rigting verplaas word. Die selle in die middel van die floëemstraal word ook nettertyd meristematies en gevolglik word later 'n min of meer aaneengeslote meristematiese selstrook waargeneem (fig. 44 a). Die parenchiesweefsel deur hierdie meristoom gevorm vertoon gewoonlik radiale selrye met die selle effens tangensiaal reghoekig verbreed (fig. 44 a).

Namate hierdie galweefsel toeneem word die perisikelselle wat aan die galweefsel grens in 'n setrifugale rigting weggedruk en 'n obliterasie word teenaan die buiterand van die galweefsel waargeneem (fig. 44 b).

By ouer galweefsel wat uit 'n galmeristoom ontstaan het, en waar laasgenoemde reeds sy aktiviteit begin verloor, word 'n radiale strekking van die selle waargeneem en verspreide ongeordende seldeling wat variërende selvorms tot gevolg het (fig. 44b). Dikwels kom lang gepunte selle voor.

Volgens Petri (1909) word groter tuberositeite gevorm by

Fig. 44 Dele van dwarsnede van jong tuberositeit van 1202,
x 85.

(a) Jong stadium van die ontwikkeling van die galmeris-
teem.

(b) Ouer stadium.

Fig. 45 Radiale lengtesnee van 'n tuberositeit van Fransdruif,
x 23.

Fig. 46 Dwarsnede van 'n tuberositeit van Fransdruif, x 23.

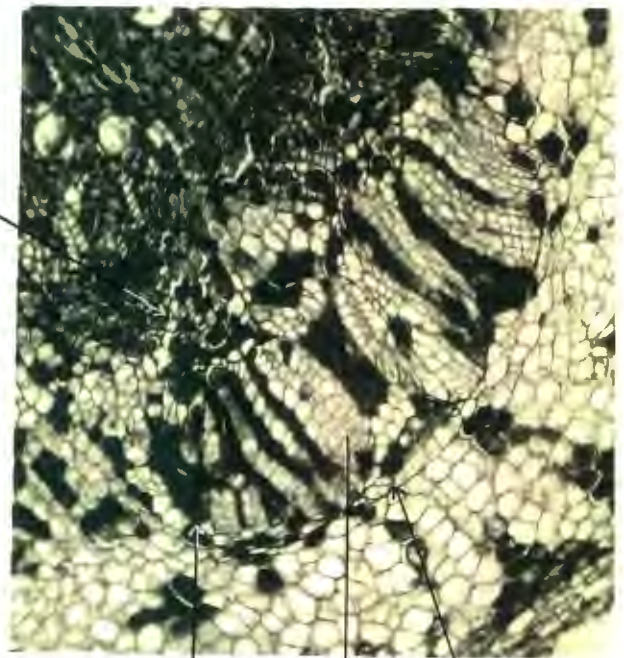
(f, sekondêre floëemstringe; fs, floëemstraalselle; gt, posisie
van galmeristeen; gw, galweefsel deur galmeristeen gevorm; kg,
kambiale gordel; p, perisikelselle; po, geoblitereerde perisi-
kelselle; pw, galweefsel gevorm deur hiperplasia van perisikel-
selle; th, homogene tannien; tu, tuberositeit.)

44a



kg fs p gw

44b



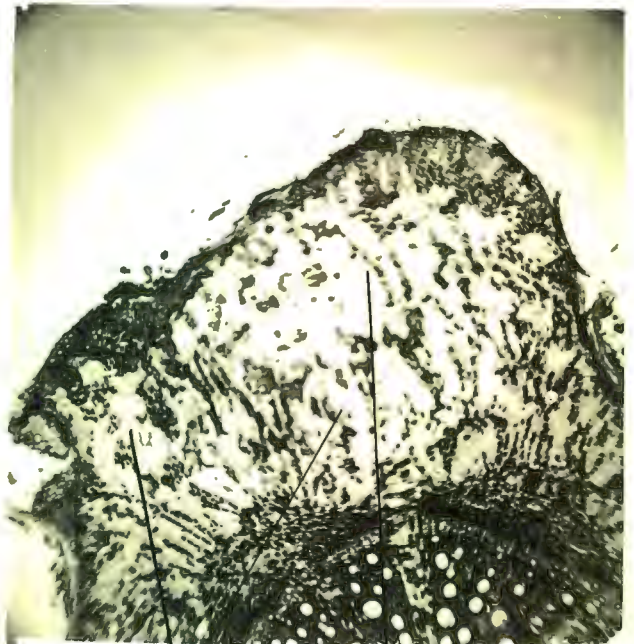
th gw po

45



tu lg

46

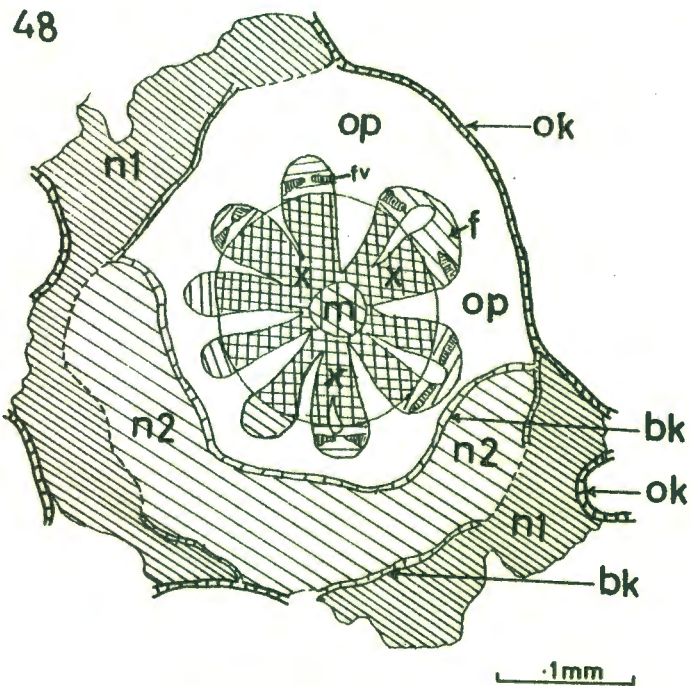
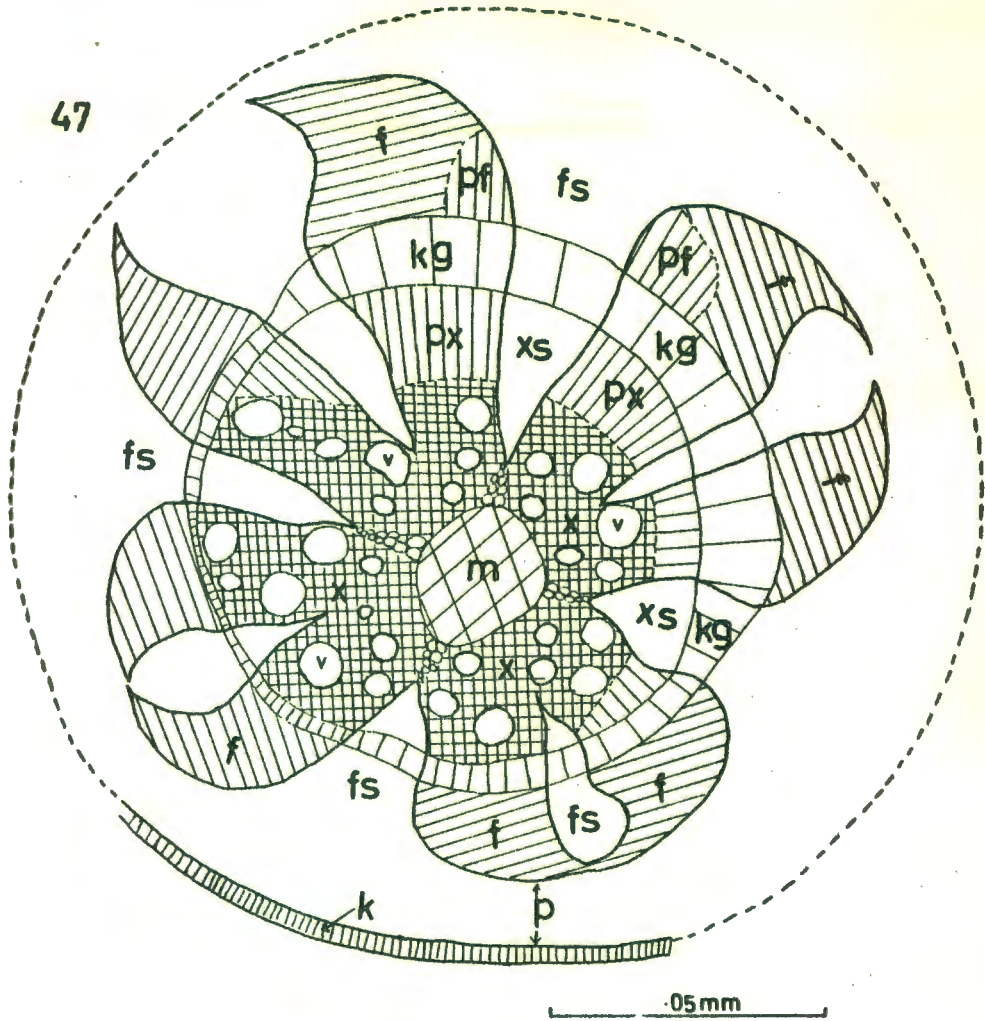


gw

Fig. 47 Diagram van 'n dwarsnee van 'n wortel met 'n tuberositeit by Fransdruif, op 'n vroeë stadium van sekondêre verdikking, x 740.

Fig. 48 Diagram van 'n dwarsnee van 'n tuberositeit van 'n eenjarige wortel van Jacquez, x 180.

(bk, beskermingsfelleem (-kurk); f, sekondêre floëemstringe; fs, floëemstrale; fv, floëemvesels; k, felleem (kurk); kg, kambiumgordel; m, murg; n1 oudste nekrotiese weefsel; n2, jongste nekrotiese weefsel; ok, oorspronklike eerste felleem; op, onbesmette parenchimatiese weefsel; p, oorspronklike perisikelbreedte; pf, parenchimatiese ongedifferensieerde floëem; px, parenchimatiese ongedifferensieerde xileem; v, sekondêre xileemvate; x, sekondêre xileemweefsel; xs, xileemstrale.)



soorte wat breë perisikels en vaatstrale het. Volgens hom is die tuberositeite van vinifera-variëteite dus groter as by die meeste Amerikaanse soorte, hoewel hy wel soorte onder laasgenoemde groep gevind het wat ook, a.g.v. 'n breë basweefsel en breë vaatstrale, groot tuberositeite vorm.

Behalwe die galweefsel wat deur 'n definitiewe galmeristeem gevorm word, bestaan 'n tuberositeit ook tot 'n groot mate uit galweefsel wat a.g.v. 'n hiperplasie van die meer perifere perisikelselle aan die buitekant van die galmeristeem ontstaan het. Ongeordende seldelings kom oor die hele breedte van die perisikel voor en geen afgebakende seldelingstreek word waargeneem nie. Hoewel seldeling in alle rigtings geskied, vind die selvermeerdering hoofsaaklik in 'n radiale rigting plaas regoor die diepergeleë galmeristeem. Die perifere selle toon in baie gevalle hoofsaaklik periklinale delings wat radiale selrye veroorsaak. Die selle wat aldus hoofsaaklik in 'n sentrifugale rigting gevorm word, stem in voorkoms ooreen met dié wat uit die galmeristeem ontstaan. Hierdie hiperplasie vind skynbaar plaas as reaksie op 'n prikkel tot abnormale felleenvorming (sien hieronder, bl. 127).

In sekere gevalle, veral in wortels wat op 'n vroeër sekondêre groeistadium aangeval word, bestaan tuberositeite wat reeds makroskopies sigbaar is, slegs uit galweefsel wat op bogenoemde „diffuse" wyse gevorm is sonder 'n bepaalde galmeristeem. By enkele gevalle by die dikker wortels het tuberositeite ontstaan uit beide die werking van 'n galmeristeem wat ongeveer in die

middel van die perisikel ontstaan het, en die verspreide soldelings in die perisikel aan die buite- en binnekante van die galmeristeen (fig. 46).

In die omgewing van die tuberositeite verbreed die perisikel ook oor 'n relatief groot afstand. Waar baie tuberositeite dig opmekaar voorkom, word 'n abnormale breë perisikel amper rondom die vaatweefsel aangetref.

Die galweefsel sonder nekrose vertoon in die meeste gevalle in vergelyking met gesonde wortels nie 'n erg verhoogde opeenhoping van tannien nie. Die tannien van die tuberositeite is hoofsaaklik homogeen van tekstuur. Ook aan die gesonde kant van die wortel kom deurgaans homogene tannien voor. Enkele verspreide selle in die galweefsel bevat egter ook tannienkorrels of 'n lamelagtige tannien. Die tannienbevattende selle wat uit die galmeristeen ontwikkel, kom in radiale reekse voor, hoewel daar ook enkele selle verspreid voorkom. Die tannien van hierdie selle kleur helderblou met safranien en vastegroen. Die galweefsel wat d.m.v. 'n hiperplasie van die perisikel ontstaan het, vertoon ook radiale tannienbevattende selrye grotendeels donkerrooi gekleur.

Oor die algemeen word minder stysel in die besmette wortels aangetref, meestal as klein ylverspreide korrels. In die meeste gevalle was daar meer stysel aan die gesonde kant van die wortel as naby en in die galweefsel. Wat die tannien- en styselinhoud van die tuberositeite betref, stem die bevindinge ooreen met dié van Huklowitz (1955). Breider en Husfeld (1938) maak

ook melding van 'n abnormale styselvermindering by besmette sekondêr-verdikte wortels.

4.4.2.4 Periderm

Tydens tuberositeitvorming verloor die fellogeen gewoonlik sy aktiwiteit. Die felleemselle aan die oppervlakte van die tuberositeit word aan die begin van die galvorming radiaal gestrek totdat hulle skeur en daar barse in die felleem kom. Met verdere galontwikkeling word die felleemlae afgewerp. By baie gevalle word die perifere lae van die tuberositeit tot 'n abnormale felleemvorming geprikkel. Soms word min of meer afgeronde selle na buite gevorm wat van normale felleemselle verskil in vorm, inhoud en grootte. Hierdie selle het gewoonlik 'n ryke homogene of korrelrige tannieninhoud. Dikwels kom sulke selle net oer klein dele van die oppervlakte van die tuberositeite voor.

In een geval by 1202 is 'n abnormaal breë felleem van ongeveer 10 tot 14 sellae aangetref waar die filloksera die wortel besuig. Hier was slegs 'n geringe mate van galvorming aanwesig. Die filloksera het daarin geslaag om veertien felleemlae te deurboor en ook nog 'n aantal perisikellae.

'n Fellogeenvorming, in die diepergeleë galweefsel om as beskerming vir die sentrale gedeelte van die wortel te dien, vind hoofsaaklik plaas as reaksie op die nekrose wat in die tuberositeite ontstaan. In sekere gevalle word 'n fellogeen ook aan die binnekant van „gesonde“ d.w.s. nog nie nekrotiese galweefsel gevorm. Die felleem deur hierdie fellogeens gevorm, verskil dikwels van die felleem van gesonde wortels. Die selle van hierdie

sekondêre felleem is soms abnormaal radiaal verbreed en oor die algemeen groter as normale felleemselle (fig. 49). In party gevalle word selle gevorm wat glad nie ooreenstem met normale felleem nie en 'n meer parenchimatiese voorkoms het.

In dwarsnede vertoon die bg. "afweringsfelleem" of beskermingsfelleem dikwels abnormaal kronkelend (fig. 48, 50). Dit word dikwels, veral waar diep nekrose voorkom, teenaan die sekondêre floëenstringe gevorm. In die meeste gevalle word fellogone stuksgewyse aangê (fig. 48). Die oorvleueling van hierdie fellogene herinner aan skubkurkvorning (vgl. Esau 1965a). By sekere tuberositeite het twee of meer fellogene na mekaar op verskillende wefseldieptes ontstaan (fig. 48).

Uit die huidige ondersoek blyk dat Jacquez oor 'n groter vermoë beskik om beskermingsfelleem te vorm as Fransdruif. By eersgenoemde lyk die beskermingsfelleem soms normaal soos dié by gesonde wortels. Dit blyk ook meer doeltreffend te wees om die verspreiding van nekrose te keer as dié van Fransdruif. By 1202 (uit 'n wingerd verkry) was daar by die meeste tuberositeite 'n dik felleem aan die oppervlakte aanwesig. Die vermoede is dat hierdie felleem reeds "sekondêre" felleem is, en dat die eerste tuberositeite reeds afgewerp is. Volgens Niklowitz (1955), Börner (1942) en Petri (1909) word tuberositeite by die vinifera-groep selde afgewerp, terwyl die Amerikaanse soorte 'n groter vermoë hiertoe het.

Volgens Esau (1960, bl. 151) word weerstandbiedende van nie-weerstandbiedende plante in die algemeen onderskei deur hul ver-

Fig. 49 Dwarssnee van 'n tuberositeit by Fransdruif veroorsaak op 'n vroeë stadium van sekondêre verdikking, x 22.

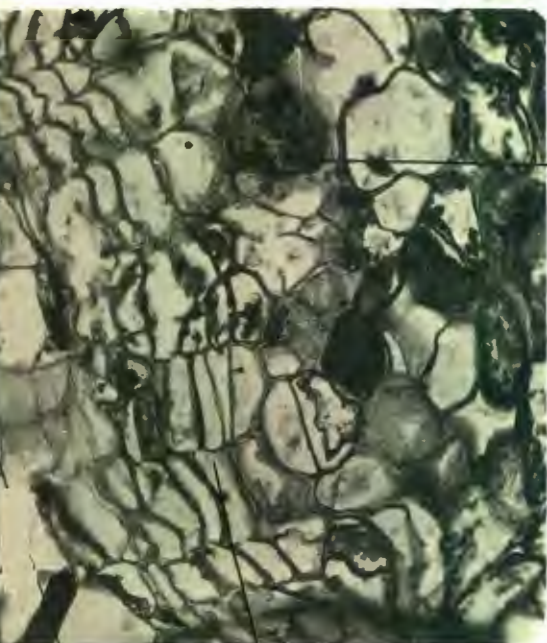
Fig. 50 Dwarssnee van 'n tuberositeit van Fransdruif x 18.

Fig. 51 Deel van 'n dwarssnee van 'n tuberositeit van Jacquez, x 45.

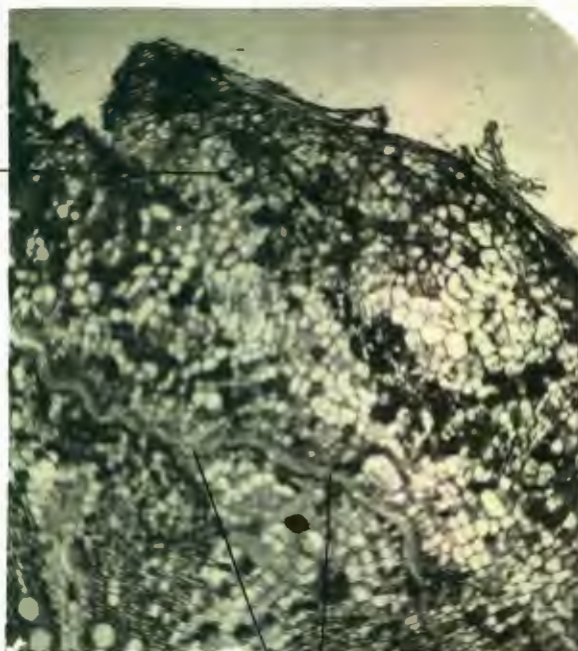
Fig. 52 Dwarssnee van nekrotiese selle en 'n beskermingsfel-
leem in 'n tuberositeit van Fransdruif, x 350.
(middel van wortel na regs).

(ak, felleemselle van die tuberositeit met abnormale vorm;
bk, beskermingsfelleem; nst, nekrotiese selle met donker
tannieninhoud; nw, nekrotiese weefsel; op, onbesmette paren-
chimatiese weefsel; xs, breë xileemstraal.)

52



51

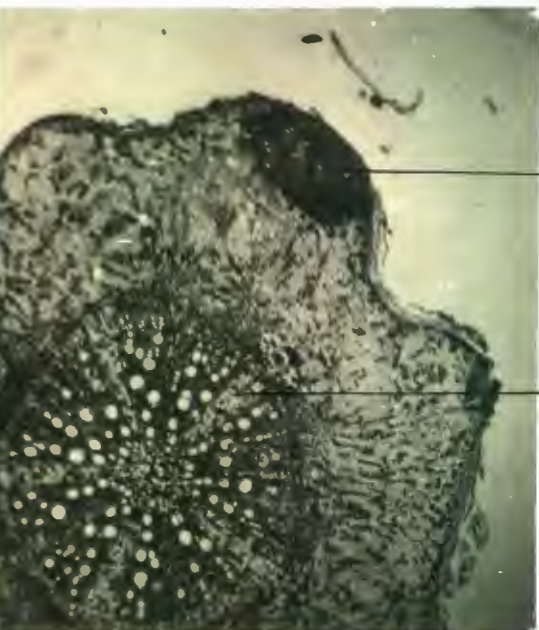


op

ak

bk

50



nst

x6

49



nw

nst

op

moë om wondperidern te vorm in reaksie op die indringing van parasiete.

4.4.3 Sekondêre invloed van die filloksera

Tuberositeite met lowende galweefsel en ander met opvallende nekrotiese verskynsels kom langsmekaar op die wortel voor. Selfs in dieselfde dwarsnee kan beide waargeneem word. Volgens Niklowitz (1955) gaan tuberositeite skielik tot ontbinding oor. Wat hierdie skielike verandering te weegbring kon nie vasgestel word nie.

Die hoë aktiwiteit van swamme in die nekrotiese dele van die tuberositeite kon afgelei word uit die groot hoeveelheid swammycelia wat in die degenererende selle aangetref is. Behalwe die mikroorganismes wat reeds by die nodositeite vermeld is, het Petri (1909) ook twee Penicillium-soorte en 'n Rhizoglyphus-soort by tuberositeite aangetref.

Die nekrose van die tuberositeite veroorsaak talle abnormale verskynsels in die selle. 'n Ryke tannienopeenhoping word algeneem in die nekrotiese gebiede aangetref. Dikwels word die selle van klein stukkies weefsel hier en daar aan die periferie van die tuberositeit met 'n donkerbruin, donkerrooi of swart tannienmassa opgevol (fig. 50), en by baie tuberositeite word 'n hoër tannienopeenhoping op die grens tussen nekrotiese en gesonde weefsel gevorm (fig. 49). Die galweefsel wat uit 'n galmeristeam ontwikkel het, toon in die meeste gevalle 'n laer tannienophoping as die galweefsel wat deur hiperplasie van die perisikelselle ontstaan het. Hoewel verskeie navorsers meen dat tannien 'n in-

hiberende invloed op mikroorganismes het (vgl. Van Fleet, 1961; Swain, 1965), blyk dit dat die tannien by die tuberositeite in hierdie opsig geensins 'n voordelige uitwerking vir die wortel het nie. Volgens Offord (1940; aangehaal deur Harborne, 1964) wissel die tanniene van verskillende plantsoorte in hul hoedanigheid as swaminhibeerders. Volgens Petri (1909) verkies Bacillus vitis 'n groot hoeveelheid tannien vir sy verrottingsaktiwiteite. Hy het gevind dat die wingerdstokke met die meeste tannien die hoogste verrotting na 'n filloksera-aanval getoon het.

By die meeste gevalle van Fransdruif en Jacquez waar die nekrose relatief diep ingedring het, was daar 'n diepergeleë fellogeenvorming sigbaar. Die nekrose het geen addisionele tannienvorming in die gesonde weefsel tot gevolg nie. By die dikker wortels was daar deurgaans 'n felleemweefsel tussen die gesonde weefsel en die nekrose waar laasgenoemde tot naby die floëem ingedring het, terwyl op 'n vroeë stadium van sekondêre groei egter geensins 'n diepergeleë fellogeen geïnduseer word om die nekrose te keer nie.

Tydens die huidige ondersoek het die nekrose nie tot die xileenstrale ingedring nie, maar volgens Foex (1878; aangehaal deur Niklowitz, 1955) versprei mikroorganismes tydens verrotting tot binne in die breë xileenstrale van die Europese wingerdscorte.

5. BESPREKING EN GEVOLGTREKKINGS.

5.1 Primêre bou van die Vitis-wortels

Die huidige ondersoek het aan die lig gebring dat die primêre anatomie en primêre differensiasie van die wortels van 'n suiwer Vitis vinifera-kultivar (Fransdruif), Amerikaanse kultivars (101-14 en Richter 99) en Amerikaanse -vinifera-kruisings (1202 en Jacquez) grotendeels ooreenstem. Die klein verskille wat wel aangetref is, kan nie dien om die verskynsel van fillokserasiebevrediging te verklaar nie. Die huidige bevindinge is, wat sekere aspekte van die anatomie van die jong wortels betref, teenstrydig met dié van ander navorsers wat sekere anatomiese verskille tussen die wortels van Amerikaanse en vinifera-kultivars in verband bring met hulle onderskeidelike bestandheid of vatbaarheid t.o.v. 'n fillokserasiebesmetting.

Die vernaamste verskille wat waargeneem is, is hoofsaaklik in die uiterlike voorkoms en die differensiasiesnelheid van die jong wortels. Indien Esau (1965a, bl. 503) se bevinding dat 'n snelle wortelgroei 'n differensiasie verder vanaf die apikale meristeem tot gevolg het, en omgekeerd, as uitgangspunt aanvaar word, blyk dit dat die huidige bevindings i.v.m. die vinifera- en Amerikaanse variëteite teenstrydig is met dié van Hofmann (1957) en Niklowitz (1955). Die huidige ondersoek toon dat 'n vinnige wortelgroei en gevolglike „stadige” differensiasie, verder weg van die apikale meristeem, 'n vinifera-kenmerk, en 'n stadige wortelgroei, met 'n differensiasie nader aan die apikale meristeem, 'n „Amerikaanse” kenmerk blyk te wees. Volgens Hofmann egter

groeï die wilde (Amerikaanse) soorte en die kruisings met vinifera-variëteite dubbeld so vinnig onder- en begronds as die vinifera-kultivars. Volgens hom kon gevolglik meer wortels hul lengtegroei by die Amerikaanse soorte voortsit ten spyte van nodositeitvorming. Uit die huidige ondersoek blyk egter dat 'n hoë groeikragtigheid 'n groter nodositeitvorming tot gevolg het, en gevolglik groter lewensmoontlikhede vir die filloksera-bied, soos by Fransdruif en Jacquez aangetoon kan word. Hofmann verklaar dat die endodermis by wortels wat vinnig groei nader aan die wortelpunt gedifferensieer word as by stadiggroeiende wortels. Uit die huidige ondersoek blyk die teenoorgestelde hiervan waar te wees.

Niklowitz (1955) het gevind dat die jong wortels van die Amerikaanse stokke oor die algemeen dun is, en dat die wortels van Europese soorte 'n dikker en meer vlesige voorkoms het. Die huidige ondersoek onderskryf ten dele hierdie bevindings van Niklowitz, maar dit is veral by 101-14 en 1202 waar opvallend dunner wortels aangetref is, terwyl die wortels van Richter 99 nie opvallend van dié van Fransdruif en Jacquez verskil nie. Niklowitz skryf die worteldikte toe aan groeisnelheid: die Amerikaanse vinniggroeiende wortels bly dun en stadiggroeiende vinifera-wortels word dik en vlesig.

Breider en Husfeld (1938) beskou 'n goeie wortelvormingsvermoë as 'n faktor wat daartoe bydra dat wortels 'n filloksera-besmetting kan oorleef. Tydens die huidige ondersoek het die Amerikaanse soorte en 1202 se wortelstelsels 'n groter aantal

fyner-vertakte wortels as die ander kultivars getoon. 'n Goeie wortelvormingsvermoë dui dus nie noodwendig op 'n vinnige verlengingsgroei en differensiasie nie.

Wat die grootte van die weefsels en hul onderlinge verhoudings tot mekaar, asook ander meetbare eienskappe, betref, is daar tydens die huidige ondersoek verskille by die wortels van die verskillende kultivars aangetref (sien tabel 2 en 3). Om te bepaal of die verskille enigsins van waarde is, kan die kenmerke van Fransdruif as tipiese vinifera-kenmerke beskou word, en die ander kultivars in volgorde van afnemende vinifera-kenmerke gerangskik word. Die volgende kriteria kan gebruik word om die verskillende kultivars in te deel:

1. Die mate van verskil tussen die wortels wat die aantal primêre xileempole betref;
2. die aantal primêre xileempole;
3. die gemiddelde murgdeursnee;
4. die gemiddelde steledeursnee;
5. die gemiddelde worteldeursnee;
6. die gemiddelde stele- tot murgdeursnee-verhouding;
7. die gemiddelde wortel- tot steledeursnee-verhouding;
8. die hoogte waarop die eerste volwasse protofloëmsifbuis sigbaar is;
9. die hoogte waarop die eerste sekondêre diktegroei plaasvind.

Deur aan die verskillende kultivars waardes toe te ken gelyk aan hul posisie in die rangskikking in volgorde van afne-

mende vinifera-kenmerke, is tabel 4 opgestel. Die totale waardes dui aan in watter volgorde die ondersoekte kultivars „Amerikaans" of „Europees" is.

TABEL 4: Waardes aan die verskillende kultivars toegeken gelyk aan hul posisies in die rangskikking in volgorde van afnemende vinifera-kenmerke.

Kenmerke	Frans- druif	Jacquez	1202	Richter 99	101-14
Wortelverskille t.o.v. xileempole	2	4	1	3	5
Aantal primêre xileempole	2	1	3	4	5
Gemiddelde murgdeursnee	1	2	4	2	5
Gemiddelde steledeursnee	1	2	4	2	5
Gemiddelde worteldeursnee	1	3	4	2	5
Stele - : murgdeursnee	1	2	5	3	4
Wortel- : steledeursnee	2	4	3	5	1
Eerste protofloëmsifbuis	1	2	3	4	5
Eerste sekondêre groei	2	5	3	3	1
TOTAAL	13	25	30	28	36

Uit tabel 4 blyk dit dat die rangskikking van die kultivars in volgorde van afnemende vinifera-kenmerke, of toenemende Amerikaanse eienskappe, as volg daar uitsien: Fransdruif; Jacquez; Richter 99; 1202; 101-14. Hierdie rangskikking stem grotendeels ooreen met die indeling wat volgens hierdie kultivars se oorsprong algemeen verwag word. Die posisie van 1202 behoort egter langs dié van Jacquez te wees, aangesien eersgenoemde ook 'n „basterstok” is.

Bogenoemde rangskikking is egter in ooreenstemming met die besmettingsverskynsels en ander kenmerke wat tydens die huidige ondersoek by die jong wortels waargeneem is.

Volgens bogenoemde indeling blyk uit tabel 4 dat die posisie waarop die eerste volwasse protofloëmsifbuis sigbaar is, die gemiddelde murgdeursnee en die aantal primêre xileempole kenmerke is wat moontlik kan dien om Vitis-soorte t.o.v. hul Europese of Amerikaanse „geaardheid” te klassifiseer. Om bogenoemde indeling te bevestig sal egter baie meer wortels van meer kultivars op dieselfde wyse ontleed moet word as wat tydens die huidige ondersoek behartig is.

Tydens die huidige ondersoek is gevind dat die jong wortels van vatbare en weerstandbiedende kultivars verskillend reageer op die galvormingsprikkel van die filloksera. Hierdie verskille verklaar slegs in 'n geringe mate die verskynsel van filloksera-bestandheid van sekere kultivars.

Hofmann (1957) baseer sy weerstandsteorie t.o.v. die jong wortels op die beskermingsvermoë van die endodermis en die vroeër

differensiasie daarvan by die Amerikaanse soorte as by die vini-fera-variëteite. Volgens hom toon die endodermis in sy sekondêre stadium 'n verkurking wat die sentrale silinder kan beskerm teen infeksie deur mikroörganismes wat van buite af indring, en dien dit ook om die sentrale silinder te isoleer van die galvormingsprikkel wat die filloksera veroorsaak. Volgens VanFleet (1961) kan die endodermis as buffer teen patogene dien. Tydens die huidige ondersoek is egter by al die kultivars vasgestel dat die endodermis nie sodanig verkurk nie, maar dat die veranderings in die endodermis eerder met 'n tanniensintese saamhang. Die huidige ondersoek toon aan dat die tannien in die endodermis nie voldoende as buffer dien teen die indringing van mikroörganismes nie, en dat dit wel die galvormingsprikkel tot die sentrale silinder deurlaat. (Volgens Petri (1909) kan die hoë tannieninhoud van die endodermis die verrottingsaktiwiteite van Bacillus vitis aktiveer). Die vermoë van die wortels van Amerikaanse soorte om ten spyte van nodositeitvorming verder te groei, kan gevolglik nie slegs aan die eienskappe van die endodermis toegeskryf word nie.

Terwyl die nodositeitvorming by Fransdruif en by Jacquez ooreenstem, verskil die nodositeite van Richter 99 van die van eersgenoemde kultivars. Hierdie afwyking van die gewone patroon van nodositeitvorming kan nie uit die normale anatomie van onbesmette jong wortels verklaar word nie. Soos Niklowitz (1955) en Börner (1942) reeds algemeen by Amerikaanse soorte gevind het, reageer Richter 99 op die invloed van die filloksera met 'n pri-

mêre nekrose van die skorsselle. 'n Nodositeitvorming vind wel plaas, maar in 'n kleiner mate as by Jacquez en Fransdruif. Die primêre nekrose by Richter 99 dra daartoe by dat die filloksera nie na wense hier voed nie, en tydens die huidige ondersoek uitgesterf het voordat hulle die sekondêr-verdikte wortels kon aanval. Hierdie nekrose wat tussen die steekplek en die endodermis plaasvind, mag ook die oorsaak wees dat die differensiasie by Richter 99 nie so ernstig gerem word soos by Jacquez en Fransdruif nie.

Die gewysigde reaksie van Richter 99 op die steek van die filloksera het heelwaarskynlik sy oorsaak in die fisiologies-chemiese samestelling van die plant, wat die normale anatomie en differensiasie beïnvloed slegs in dié sin dat die wortels stadiger groei en nader aan die apikale meristeen differensieer. Vermoedelik is die fisiologiese samestelling van Richter 99 as sulks, tesame met die nekrose na 'n filloksera aanval, nadelig en ongewens vir die optimale voedingsvereistes van die filloksera.

Die feit dat die wortels van Richter 99 na nodositeitvorming verder gegroei het en geen sekondêre nekrose soos by Fransdruif en Jacquez getoon het nie, kan aan die lae aktiwiteit en vroeë „verhongering“ van die filloksera toegeskryf word, want volgens Henke (1958) is 'n aanhoudende toevloei van die filloksera-sekreet vir 'n volledige galvorming noodsaaklik.

Behalwe Henke (1958) is navorsers soos bv. Anders (1957b) en Parniewski (1962), asook verskeie navorsers deur hom aangehaal, ook van mening dat die weerstandsverskynsels nie volledig d.m.v.

morfologiese en anatomiese faktore verklaar kan word nie, maar dat die fisiologie en chemie van die plant 'n groot, en waarskynlik die vernaamste, rol speel. Die weerstandsteorieë van bogenoemde navorsers, wat ook op sekondêr-verdikte wortels toegepas word, kom basies daarop neer dat die weerstandbiedende plant sekere verbindings in 'n hoër konsentrasie as by vatbare plante bevat wat die ensieme deur die filloksera in sy speeksel afgeskei, inaktiveer. Hierdeur kan galvorming nie volledig geskied en die filloksera nie die plantproteïene vir sy eie voeding voldoende afbreek nie. Volgens Börner (1942) word 'n hoër wynsuurinhoud by die wortels van Amerikaanse soorte aangetref, wat bydra tot die weerstand van hierdie soorte teen filloksera.

By 101-14 kon die volledige beeld van nodositeitvorming en die sekondêre effek daarvan nie waargeneem word nie, aangesien slegs 'n paar nodositeite vir ontleding beskikbaar was. Hierdie vermoë van 101-14 om nie volledig besmet te raak nie, en die feit dat 1202 glad nie tydens die huidige ondersoek enige besmetting getoon het nie, kan moontlik ook aan fisiologies-chemiese oorsake gekoppel word.

Die weerstandsteorie van Anders (1957b) word deur die bevindinge van die huidige ondersoek, asook deur dié van verskeie ander navorsers, heeltemal weerlê. Volgens Anders is die nodositeitvormingspotensiaal van 'n kultivar belangriker as die potensiaal tot tuberositeitvorming, want die meeste soorte wat aan die wortelpunt 'n hoë weerstand teen filloksera besit, word by die ouer wortels oor die algemeen ook nie deur die filloksera aangeval nie. Volgens hom vertoon die Europese soorte 'n laer mitose-

frequensie by hul wortelpunt as die Amerikaanse soorte soos Vitis rupestris (var. du Lot) en Vitis riparia. Hierdeur word dan kleiner galle by Europese soorte gevorm wat saam met die parasiete vroeg afsterf. Nekrotiese areale veroorsaak hierna die totale vernietiging van die jong wortels. Hy beskou die Amerikaanse variëteite as goeie galvormers wat nodositeite kan vorm sonder dat nekrose intree en gevolglik word die lewensiklus van die filloksera voltooi. 'n „Selreiniging" vind hierna plaas wanneer die bogrondse gevleuelde vorms van die filloksera te voorskyn kom en a.g.v. ongunstige omgewingsfaktore afsterf. Die stokke wat die beste lewensmoontlikhede vir die filloksera bied, kan gevolglik swaar besmettings oorleef.

Die huidige ondersoek het getoon dat die Amerikaanse kultivars, Richter 99 en 101-14, ongewenste gashere vir die druifluis is: min nodositeite word gevorm en skadelike sekondêre nekrose vind nie so gereedelik plaas nie. Die kultivars met meer vinifera-eienskappe, nl. Fransdruif en Jacquez, het groter en meer nodositeite gevorm en hier kom 'n hoër mate van verrotting van die galweefsel voor. 'n Onvermoë tot volledige galvorming werk dus nie noodwendig die verhoogde sekondêre nekrose in die hand nie.

Navorsers soos Fiklowitz (1955), Hofmann (1957) en Petri (1909) vind ook die teenoorgestelde van wat Anders beweer. Dit is ook algemeen in die praktyk bekend dat die vinifera-variëteite groter en meer nodositeite vorm en a.g.v. swaar besmettings met tertyd uitsterf. Oor die algemeen word suiwer Amerikaanse soor-

te nie besmet nie.

Die feit dat 101-14 tydens die huidige ondersoek slegs 'n paar nodositeite gevorm het, en dat 1202 glad nie deur die filloksera aangeval is nie, kan egter nie tot die gevolgtrekking lei dat hierdie twee kultivars as't ware immuun teen filloksera is nie. Indien bogenoemde kultivars naby ander wingerdstokke groei wat 'n hoë besmetting toon, soos bv. Fransdruif en Jacquez, mag galvorming by eersgenoemde twee kultivars moontlik in 'n groter mate voorkom. Die aanwesigheid van groot getalle filloksera by hierdie kultivars sal in so 'n geval nie afhang van die voortplanting van die filloksera op hul eie wortels nie.

In die praktyk word gevind dat 1202-wortels sons 'n hoë filloksera-besmetting en gevolglike beskadiging toon. Ook Millardet (1978; aangehaal deur Parniewski, 1962) beskou 1202 as 'n goeie galvormer. Die moontlikheid bestaan egter dat deur enting van 'n mak stok (vinifera-variëteit) op 1202, laasgenoemde se weerstand a.g.v. 'n bogrondse faktor verlaag word, en dat ongewenste 1202-stokke, soos dié wat by die huidige ondersoek gebruik is, meer „Amerikaanse" eienskappe vertoon. Indien hierdie vermoede bevestig word, sal dit 'n positiewe stap wees in die rigting om te bewys dat fillokserabestandheid hoofsaaklik fisiologiese oorsake het.

5.2. Sekondêre bou

Die vernaamste anatomiese verskille wat tydens die huidige ondersoek tussen die kultivars t.o.v. die normale bou van hul ouer wortels aangetref is, stem grotendeels met die bevindings

van verskeie navorsers ooreen. Hierdie verskille los nie die probleem van fillokserasiektheid op nie, maar is 'n beter aanduiding van die moontlike rol wat die anatomie ten opsigte hiervan speel as wat by die primêre bou aan die lig gekom het.

Net soos Parniewski (1962), Niklovitz (1955) en Petri (1909) reeds aangetoon het, is daar ook tydens die huidige ondersoek vasgestel dat breë vaatstrale 'n vinifera-kenmerk is. Soos by Fransdruif, is hierdie kenmerk in 'n groot mate by Jacquez waargeneem, en hierdie feit sluit aan by die ander vinifera-kenmerke wat tydens die huidige ondersoek by eersgenoemde kultivar aangetref is.

Volgens Parniewski (1962) en Petri (1909) kan 'n beter tuberositeitvorming geskied waar breë vaatstrale voorkom. In ooreenstemming hiermee is tydens die huidige ondersoek vasgestel dat die galmeristeen wat gedeeltelik bydra tot die tuberositeitvorming, hoofsaaklik in die breë floëemstrale naby die steekplek ontwikkel. Hoe breër die floëemstrale, hoe wyer is die gebied waarin die galmeristeen kan ontstaan; gevolglik word groot galle gevorm wat gunstige voedingsomstandighede vir die filloksera bied. Smaller vaatstrale, wat hoofsaaklik 'n kenmerk van die Amerikaanse soorte is, blyk kleiner galmeristene tot gevolg te hê, en gevolglik ondervind die filloksera minder gunstige omstandighede.

Parniewski (1962) en Petri (1909) kon tydens hulle ondersoeke wel tuberositeite by die Amerikaanse soorte aantoon, maar hierdie tuberositeite was in die meeste gevalle kleiner as dié van die vinifera-variëteite. Dat smal vaatstrale 'n meganiese

stremming van galvorming veroorsaak (Foex, 1877; aangehaal deur Parniewski, 1962), is vermoedelik nie die volledige verklaring vir 'n lae galvormingspotensiaal nie. Waarskynlik is dit eerder die lae aantal selle wat tot galvorming geprikkel kan word, te-
samen met 'n meganiese drukking van die omringende weefsel, wat gal-
vorming strem.

Volgens Parniewski (1962) is dit egter 'n breër vaatweefsel tussen twee vaatstrale wat betrekking het op die filloksera-
bestandheid van 'n soort. Uit die huidige ondersoek blyk dat hierdie beskouing slegs op uitsonderlike soorte van toepassing kan wees, aangesien die Amerikaanse weerstandbiedende soorte oor die algemeen 'n groot aantal smal vaatstrale vertoon, waardeur die breedte van die weefsel tussen die vaatstrale ook verklein word.

Tydens die huidige ondersoek kon die tuberositeitvormings-
potensiaal van die Amerikaanse kultivars en 1202 nie vasgestel word nie. Die ouderdom van die tuberositeite wat van 'n 1202-
onderstok uit 'n wingerd versamel is, kon nie bepaal word nie, maar dit blyk dat hierdie tuberositeite nie so groot ontwikkel soos by Fransdruif en Jacquez nie.

Die eenjarige wortels van die Amerikaanse kultivars en 1202 het in die huidige ondersoek smaller perisikels getoon in verge-
lyking met die relatief breë perisikels van Fransdruif en Jacquez (sien tabel 3). 'n Breë perisikel sluit in 'n noue verband by breë vaatstrale aan wat 'n hoë tuberositeitvormingspotensiaal be-
tref. Tydens die huidige ondersoek is vasgestel dat die perisi-
kel se bydrae tot die vorming van galweefsel in baie gevalle net

so groot is soos dié van die galmeristeen. 'n Smal perisikel kan dus saam met smal vaatstrale die oorsaak wees van die klein tuberositeite wat by die Amerikaanse soorte na 'n filloksera-aanval aangetref word.

Farniewski (1962) onderskei nie tussen die perisikel en die floëem van eenjarige wortels nie. Hy maak slegs melding van 'n breë „Rinde“ wat vir tuberositeitvorming bevorderlik is. Met „Rinde“ word deur Farniewski hoofsaaklik die floëembreedte bedoel. Tydens die huidige ondersoek is vasgestel dat 'n smal perisikel nie noodwendig op 'n ooreenstemmende smal floëembreedte dui nie. In watter mate die ondersoekte kultivars van mekaar verskil t.o.v. die verhouding tussen die floëem en die ander weefsels van ouer meerjarige wortels waar die perisikel reeds deur 'n opeenvolgende peridermvorming afgewerp is, is egter nie ondersoek nie.

Volgens Petri (1909), Niklowitz (1955) en Farniewski (1962), asook verskeie navorsers deur laasgenoemde aangehaal, is die vermoë van sekondêr-verdikte wortels om dikwels agtereenvolgende periderms te vorm, die belangrikste faktor vir die filloksera-bestandheid van Vitis-soorte. Volgens hulle veroorsaak hierdie diepergeleë periderms, wat veral by Amerikaanse soorte aangetref word, dat tuberositeite reeds binne die eerste jaar afgewerp word en dat die sentrale silinder nie aan ontbinding blootgestel word nie.

By sommige van Richter 99 en 101-14 se eenjarige wortels vorm reeds 'n tweede periderm in die perisikel teenaan die floëem, terwyl dit by Fransdruif en Jacquez nie by die gesonde wortels

waargeneem is nie. Aangesien geen tuberositeite by Richter 99 en 101-14 gevorm is nie, kon die effek van die filloksera op hierdie tweede peridermvorming nie ondersoek word nie.

Volgens Niklowitz (1955) en Börner (1942) word by die Amerikaanse soorte 'n beskermingsfelleem aan die binnekant van die tuberositeite gevorm wat meer doeltreffend is as tuberositeite af te werp as die beskermingsfelleem van die vinifera-variëteite. Volgens hulle dien hierdie diepergeleë felleme by die vinifera-variëteite slegs om die verspreiding van verrotting na die diepergeleë weefsel te keer, sonder dat die tuberositeit afgewerp word.

By Jacquez en Fransdruif is in die meeste gevalle 'n dieper felleemvorming aan die binnekant van die nekrotiese areale van die tuberositeite waarneembaar. Die natuurlike vermoë van 101-14 en Richter 99 om herhaaldelik 'n nuwe periderm te vorm, sal waarskynlik veroorsaak dat hul beskermingsfelleem die afwerping van nekrotiese sowel as lewende galweefsel kan bewerkstellig. By Fransdruif en Jacquez kon hierdie afweringsfelleem nóg die galvormingsprikkel, nóg die verspreiding van nekrose keer, nóg die tuberositeit afwerp. By die tuberositeite van 1202 was daar aanduidings van 'n meer doeltreffende felleemvorming.

Soos by die jong wortels word die eienskappe, wat by die verskillende kultivars d.m.v. weefselnotings en bepaling van die verhoudings tussen die weefsels van die sekondêr-verdikte wortels aan die lig gekom het, gebruik om die kultivars in volgorde van afnemende vinifera-kenmerke te rangskik. Die gemiddelde waardes van die volgende kenmerke word vir die rangskikking gebruik:

1. Die murgdeursnee;
2. die gemiddelde vatdeursnee;
3. die floëembreedte;
4. die perisikelbreedte;
5. die xileemsilinderdeursnee tot vaatstraalbreedte-verhouding;
6. die xileemsilinderdeursnee tot floëembreedte-verhouding;
7. die xileemsilinderdeursnee tot perisikelbreedte-verhouding .

TABEL 5: Waardes aan die verskillende kultivars toegeken gelyk aan hul posisies in die rangskikking in volgorde van afnemende vinifera-kenmerke t.o.v. die sekondêr-verdikte wortels.

Kenmerke	Kultivars				
	Frans	Jacques	1202	Richter 99	101-14
Murgdeursnee	1	2	5	4	3
Vatdeursnee	2	5	3	1	3
Floëembreedte	3	1	2	4	5
Perisikelbreedte	2	1	3	4	5
Xileem: vatstraal	1	2	3	5	4
Xileem: floëem	2	3	1	5	4
Xileem: perisikel	2	1	3	5	4
Totaal	13	15	20	28	28

Van tabel 5 kan afgelei word dat die ondersoekte kultivars soos volg in volgorde van afnemende vinifera-kenmerke gerangskik kan word: Fransdruif; Jacquez; 1202; Richter 99 en 101-14. Hierdie rangskikking stem ooreen met wat n.a.v. die kultivars se oorsprong verwag word.

Te oordeel na die geringe verskil in totale waarde aan Fransdruif en Jacquez toegeken (vgl. tabel 5), kan hierdie twee kultivars as gelykstaande beskou word wat vinifera-eienskappe betref. Tydens die huidige ondersoek word hierdie gelykstelling in talle opsigte geregverdig.

Volgens tabel 5 blyk die gemiddelde perisikelbreedte, die gemiddelde xileemsilinderdeursnee tot perisikelbreedte-verhouding en die gemiddelde xileemsilinderdeursnee tot vaatstraalbreedte-verhouding van eenjarige wortels die doeltreffendste te wees om die kultivars t.o.v. hul Europese of Amerikaanse „geaardheid” te klassifiseer.

6. SAMEVATTING.

Die histogenese en anatomie van jong en eenjarige, gesonde en filloksera-besmette wortels van vyf wingerdkultivars, Fransdruif, Jacquez, 1202C, Richter 99 en 101-14 Mgt., wat algemeen betrekking het op die Suid-Afrikaanse wingerdbou, is ondersoek met die doel om vas te stel tot watter mate die anatomie die verskille in fillokserabestandheid tussen die kultivars verklaar.

1. Die primêre histogenese en anatomie van die jong wortels van die vyf kultivars stem naastebly ooreen. Opvallende lengtereekse van rafidebevattende reuseselle word in die skors aangetref. Die ontwikkeling van die endodermis hang saam met tanniensintese en -veranderinge in die endodermiselle, eerder as met die neerlegging van suberien soos algemeen by dikotiele die geval is. Die wortels van dieselfde kultivar kan van mekaar verskil t.o.v. die aantal primêre xileempole.

2. T.o.v. die differensiasiesnelheid in die wortelpunt kan die ondersoekte kultivars soos volg in volgorde van toenemende differensiasiesnelheid, wat op afnemende groeisnelheid dui, gerangskik word: Fransdruif; Jacquez; 1202; Richter 99; 101-14.

3. By die jong wortels blyk die volgende kenmerke moontlik geskik te wees om die verskillende Vitis-kultivars t.o.v. hulle Amerikaanse of Europese „geaardheid“ te klassifiseer: die gemiddelde afstand vanaf die apikale meristeem tot waar die eerste volwasse protofloëmsifbuis onderskeibaar is, die gemiddelde murgbreedte en die aantal primêre xileempole. Volgens die kenmerke van die jong wortels kan die kultivars soos volg in volg-

orde van afnemende vinifera-eienskappe gerangskik word: Fransdruif (suiwer vinifera-kultivar); Jacquez (Amerikaans-vinifera-kruising); Richter 99 (Amerikaanse kultivar); 1202 (Amerikaans-vinifera-kruising); 101-14 (Amerikaanse kultivar).

4. Die sekondêre histogenese en weefselbou van eenjarige wortels van die ondersoekte kultivars stem grotendeels ooreen. In Hoë stysel- en tannieninhoud word deurgaans by die verskillende kultivars aangetref. By die suiwer Amerikaanse kultivars is die xileemweefsel meer kompak en bevat meer stysel as by die ander kultivars. Fransdruif, Jacquez en 1202 bevat meer rafidesakke met pektienslym-omhulde rafide as die suiwer Amerikaanse kultivars.

5. Die onderlinge verhoudings tussen die weefselgroottes van die eenjarige wortels verskil by die verskillende kultivars. Jacquez en Fransdruif het breër vaatstrale as Richter 99, 1202 en 101-14. In volgorde van afnemende gemiddelde basbreedte kan die ondersoekte kultivars soos volg gerangskik word: Jacquez; Fransdruif; 1202; Richter 99 en 101-14.

6. By die eenjarige wortels blyk die volgende bepalings moontlik geskik te wees om die verskillende Vitis-kultivars t.o.v. hulle Amerikaanse of Europese "geaardheid" te klassifiseer: die gemiddelde perisikelbreedte, die gemiddelde xileemsilinderdeursnee tot perisikelbreedte-verhouding en die gemiddelde xileemsilinderdeursnee tot vaatstraalbreedte-verhouding. Volgens hierdie bepalings kan die ondersoekte kultivars soos volg in volgorde

van afnemende vinifera-eienskappe gerangskik word: Jacquez; Fransdruif; 1202; Richter 99; en 101-14. Jacquez vertoon deurgaans vinifera-eienskappe en die ander basterstok, 1202, blyk meer Amerikaans te wees.

7. Slegs by Richter 99 en 101-14 word 'n dieper tweede peridermvorming in die perisikel van die gesonde wortels binne die eerste jaar van sekondêre diktegroei aangetref.

8. Fransdruif en Jacquez toon 'n hoë fillokserabesmetting en 'n groot aantal nodositeite by die jong wortels en tuberositeite by ouer wortels word gevorm. By Richter 99 is slegs die jong wortels aangeval en die filloksera sterf uit weens ongewenste voedingsomstandighede voordat hulle die sekondêr-verdikte wortels kon aanval. By 101-14 is slegs 'n paar klein nodositeite gevorm op baie dun jong worteltjies voordat die filloksera uitsterf, en by 1202 is geen besmetting gevind nie.

9. Nodositeitvorming geskied hoofsaaklik deur 'n vertraagde groei van die selle naby die steekplek van die filloksera, asook deur verhoogde selstrekking, en in 'n kleiner mate seldeling, in die weefsel verder weg en aan die teenoorgestelde kant van die steekplek. 'n Verhoogde tannien- en sonsstyselsintese vind in die meeste nodositeite plaas.

10. Tuberositeitvorming geskied deur die ontwikkeling van 'n galmeristeeem met 'n hoë seldelingspotensiaal in die floëomstrale en perisikel en deur verdere verspreide seldelings in die perisikel. 'n Verhoogde seldeling van die vaskulêre kambium naby die

steekplek dra by tot tuberositeitvorming. 'n Verlaagde styselinhoud en 'n verhoogde tannieninhoud, veral wanneer nekrose intree, word in die tuberositeite aangetref. Die beskermingsfelleem in die tuberositeite van Fransdruif en Jacquez blyk ondoeltreffend te wees om die sentrale vaatsilinder van die galvormingsprikkel en die verspreiding van nekrose te isoleer.

11. Die gevolgtrekking is dat anatomiese verskille slegs gedeeltelik die fillokserabestandheid van sekere wingerdkultivars verklaar.

7. LITERATUURVERWYSINGS

- Anders, F. 1955. Zur biologischen Charakterisierung der galleninduzierenden substanz aus dem Speicheldrusensekret der Reblaus (Viteus [Phylloxera] vitifolii Shimer). Verh. dt. zool. Ges. Erlangen. 421-428
- 1957a. Über die gallenerregenden Agenzien der Reblaus (Viteus [Phylloxera vitifolii] Shimer). Vitis 1 : 121-124.
- 1957b. Neuere Auffassungen über die Reblaus-Resistenz. Vitis 1 : 142-152.
- 1958. Das galleninduzierende Prinzip der Reblaus (Viteus vitifolii Shimer). Verh. dt. zool. Ges. Frankfurt. 355-363.
- 1960a. Untersuchungen über das cecidogene Prinzip der Reblaus (Viteus vitifolii Shimer), I. Biol. Zbl. 79 : 47-58.
- 1960b. Untersuchungen über das cecidogene Prinzip der Reblaus (Viteus vitifolii Shimer) II. Biol. Zbl. 79: 679-700.
- 1961. Untersuchungen über das cecidogene Prinzip der Reblaus (Vitis vitifolii Shimer) III. Biol. Zbl. 80 : 199-233.
- Bate-Smith, E.C. en C.R. Metcalfe. 1957. Leuco-anthocyanins. 3. The nature and systematic distribution of tannins in dicotyledonous plants. J. Linn. Soc. Bot. London. 53 : 669-705.

- Börner, Von C. 1942. Die Anfälligkeit der Unterlagsreben gegen die Reblaus. Wein und Rebe 24 : 145-164.
- Breider, H. en B. Husfeld. 1938. Die Schädigung der Rebe durch die radicolare Form der Reblaus (Phylloxera vastatrix). Gartenbauwissenschaft 12 : 41-69.
- Cavers, F. 1915. Practical botany. 2nd Ed. London, Tutorial University Press Ltd.
- Chamberlain, C.J. 1924. Methods in plant histology. 4th Ed. Chicago, University of Chicago Press.
- Cheadle, V.I., E.M. Gifford, Jr. en K. Esau. 1953. A staining combination for phloem and contiguous tissues. Stain Technol. 28:49.
- Clowes, F.A.L. 1961. Apical meristems. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Coombe, B.G. 1963. Phylloxera and its relation to South Australian viticulture. Tech. Bull. Dep. Agric. S. Aust. 31.
- Despeissis, A. 1895. Phylloxera of the vine. J. Dep. Agric. New South Wales.
- Esau, K. 1943. Vascular differentiation in the pear root. Hilgardia 15 : 299-324.
- 1948. Phloem structure in the grapevine, and its seasonal changes. Hilgardia 18 : 217-296.
- 1960. Anatomy of seed plants. New York, John Wiley & Sons, Inc.
- 1961. Plants, viruses and insects. Cambridge Mass., Harvard University Press.

- Esau, K. 1965a. Plant anatomy, 2nd Ed. New York, John Wiley & Sons, Inc.
- 1965b. Anatomy and cytology of Vitis-phloem. Hilgardia 37 : 17-75.
- Foster, A.S. and E.M. Gifford. 1947. Improvements in the paraffin method. Stain Technol. 22 : 129-131.
- Frey-Wyssling, A. 1959. Die pflanzliche Zellwand. Berlin, Springer-Verlag.
- Haberlandt, G. 1914. Physiological plant anatomy (vertaald uit Duits deur M. Drummond). London, MacMillan and Co.
- Hagemann, R. 1957. Anatomische Untersuchungen an Gersten wurzeln. Kulturpflanze 5 : 75-107.
- Harborne, J.B. 1964. Biochemistry of phenolic compounds. London, Academic Press.
- Henke, O. 1958. Untersuchungen über die biochemischen Grundlagen der Reblausresistenz der Reben. Phytopath. Z. 32 : 149-164.
- Hofmann, E.L. 1957. Die histologie der Nodositäten verschiedener Rebensorten bei Reblausbefall. Vitis 1 : 125-141.
- Johansen, D.A. 1940. Plant Microtechnique. New York, McGraw-Hill Book Company, Inc.
- Manzoni, G. 1952. Considerazioni su differenze anatomiche in radici di barbatelle di Vitis vinifera, V. riparia, V. rupestris e V.berlandieri. Anali Sperim. Agraria N.S.6.

- McLean, R.C. en W.R. Ivimey-Cook. 1941. Plant science formulae. London, Macmillan and Co., Ltd.
- en ----- 1952. Textbook of practical Botany. London, Longmans, Green and Co.
- Metcalf, C.R. en L. Chalk. 1950. Anatomy of the Dicotyledons. I. Oxford, University press.
- Niklowitz, W. 1955. Histologische Studien an Reblausgallen und Reblaus Abwehrnekrosen. Phytopath. Z. 24 : 299-340.
- Parniewski, D. 1962. Untersuchungen über den wurzelbau und die Reblaus resistenz von Unterlagsreben. Verh. Inst. Obstbau u. Gemüsebau Landwirtschaftlichen Hochschule Stuttgart-Hohenheim u. Forschungs Inst. f. Reblausbekämpfung u. Wiederaufbau Landes-Lehr u. Forschungsanstalt f. Wein- u. Gartenbau Neustadt.
- Perold, A.I. 1926. Handboek oor wynbou. Stellenbosch, Pro Ecclesia-Drukkery.
- Petri, L. 1909. Über die Wurzelfäule phylloxerierter Wein- stocke. Z. Pflkrankh. 19 : 18-48.
- Priestley, J.H. en E.E. North. 1922. Physiological studies in plant anatomy. III. The structure of the endodermis in relation to its function. New Phytol. 21 : 113-139.
- Reinders, E. 1957. In Koningsberger, V.J. en E. Reinders, Leerboek der algemene plantkunde. Vol. I. Amsterdam, Scheltema en Holkema.
- Rilling, G. en F. Radler. 1960. Die kontrollierbare Aufzucht

der Reblaus auf Gewebekulturen von Reben. Naturwissenschaften 47 : 547-548.

Sass, J.E. 1958. Botanical Microtechnique. 3rd Ed. Ames, Iowa College Press.

Schanderl, H. 1957. Über das Vorkommen und die Bildungsweise der Gerbstoffe und der Anthozyane in den Rebengewächsen. Mitt. Klosterneuburg 7 A/5 : 229-275.

Schüpp, O. 1926. Meristeme. Handb. PflAnat. 4(2).

Shields, L.M. en H.L. Dean. 1949. Microtome compression in plant tissue. Am. J. Bot. 36 : 408-426.

Smith, F.C. 1962. A historical review of Phylloxera and its control in South Africa. (Ongepubliceerd. Stellenbosch, Navorsingsinstituut vir Wynbou en Wynbereiding).

Swain, J. 1965. The tannins. In Bonner, J. en J.E. Varner, Plant Biochemistry. New York, Academic Press.

Van Fleet, D.S. 1961. Histochemistry and function of the endodermis. Bot. Rev. 27 : 165-270.

Van Wisselingh, C. 1926. Beitrag zur Kenntnis der inneren Endodermis. Planta 2 : 27.

Von Guttenberg, H. 1960. Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen. I. Die Angiospermen. Hand. PflAnat. 8(3).

Wardrob, A.B. en J. Gronshaw. 1962. Formation of phenolic substances in the ray parenchyma of angiosperms. Nature 193 : 90-92.