Utrecht University Library
Partner in Science
Universiteit Utrecht

Zuurstofgebrek in den grond in verband met wortelrot

https://hdl.handle.net/1874/288458

A. 4°. 192. 1927.

ZUURSTOFGEBREK IN DEN GROND IN VERBAND MET WORTELROT

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

Diss.
Utrecht
1927

J. W. M. ROODENBURG

ALLUVIUM OF GEBREK IN DEN GROND

IN VERBAND MET WORTELROT

ZUURSTOFGEBREK IN DEN GROND IN VERBAND MET WORTELROT

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK UTRECHT
3969 3332

Diss. Utrecht 1927

ZUURSTOFGEBREK IN DEN GROND IN VERBAND MET WORTELROT

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT, OP GEZAG VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS Dr. A. NOORDTZIJ, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER GODGELEERDHEID, VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAT DER UNIVERSITEIT TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE TE VERDEDIGEN, OP MAANDAG 7 FEBRUARI 1927, DES NAMIDDAGS VIER UUR DOOR

JAN WILLEM MARIUS ROODENBURG

GEBOREN TE SCHAGEN

BAARN — HOLLANDIA-DRUKKERIJ — 1927

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

Van de feiten op te klimmen tot een helder inzicht in de algemeene wetten der natuur, om daardoor de feiten zelven beter te leeren begrijpen, — zietdaar het doel der wetenschap.

HUGO DE VRIES, 1878.
„De ademhaling der planten".

In het besef, dat de grondslag voor mijn latere, biologische studie, reeds in mijn jeugd gelegd werd, wil ik hier in de eerste plaats dank brengen aan mijn Ouders, die mij niet alleen in staat stelden mijn natuurlijken aanleg te volgen, maar tevens mijn belangstelling wisten te wekken voor het leven in al zijn verscheidenheid. De lust tot het kweeken van planten erfde ik zeker wel van mijn Moeder, terwijl de arbeid van mijn Vader mijn gedachten leidde in de richting van de „plantenhygiëne"!

Zeer erkentelijk ben ik het Nederlandsche Lyceum, vooral voor de bijzondere zorg, welke daar aan het onderwijs in de Natuurwetenschappen gewijd wordt. De lessen van Professor Reinders hadden voor mij groote beteekenis en legden een stevige basis voor mijn biologische kennis.

De ruime mate, waarin aan de Utrechtsche Hoogeschool biologisch onderricht wordt gegeven, bood de gelegenheid mij in velerlei richting te oriënteeren en maakte de keuze van een speciaal onderdeel gemakkelijk.

Professor Went breng ik hier mijn oprechten dank voor de uitstekende, Botanische opleiding, welke ik van hem mocht ontvangen en waardoor ik heb leeren begrijpen, welke geest een onderzoeker moet bezielen om wetenschappelijk werk te kunnen verrichten. Bovendien zou ik gaarne op deze plaats mijn dankbaarheid toonen voor de groote welwillendheid, waarmee Professor Went het beoordeelen van het laatste hoofdstuk van dit proefschrift op zich heeft willen nemen.

Professor Pulle wist mijn oude liefhebberij, de floristiek, een diepe beteekenis te geven, vooral door de belangwekkende plantengeographische colleges en excursies.

Professor Nierstrasz toonde mij, hoe wenschelijk het is door scherpe kritiek den stand van de wetenschap tot op zijn ware hoogte terug te brengen. Uit een phytopathologisch oogpunt werd voor mij van veel belang, dat mijn aandacht door practische werkzaamheden, blijvend gevestigd is geworden op de kennis omtrent insecten.

Professor Jordan heeft mij geleerd, hoe uit de afzonderlijke physiologische verschijnselen een inzicht in de verrichtingen van de levende wezens opgebouwd kan worden, terwijl ik met ge-

noegen terugdenk aan het physiologisch onderzoek, dat ik in het Zoölogisch Laboratorium mocht verrichten.

Professor Westerdijk, mijn hooggeachte Promotrix, ben ik bijzonder dankbaar voor alles wat zij voor mijn studie en mij persoonlijk geweest is. De buitengewone omstandigheden, waaronder deze dissertatie tot stand moest komen, hebben er toe geleid, dat ik veel van haar toewijding en hulpvaardigheid vergde. De moreele steun, steeds van haar ondervonden, heeft niet weinig bijgedragen tot het in opgewektheid volbrengen van de mij gestelde taak. De gastvrijheid, welke mijn Vrouw en mij steeds op villa Java te beurt mag vallen, wordt door ons beiden op hoogen prijs gesteld.

In de phytopathologie is de combinatie te vinden van de verschillende richtingen in de biologie. Dit was voor mij de groote aantrekkelijkheid van de ziekteleer van de planten.

Gedurende het verrichten van mijn onderzoek ondervond ik telkens, hoezeer de kennis van de physiologie het inzicht verdiept in de ziekteverschijnselen van de planten, terwijl omgekeerd de levensfuncties eerst recht duidelijk aan den dag treden, wanneer ze verstoord worden.

Het laboratorium Willie Commelin Scholten en het Cantonspark boden ruime gelegenheid tot experimenteeren in deze richting, waarvan een dankbaar gebruik is gemaakt.

Den heer van Luyk ben ik zeer erkentelijk voor de hulp, welke hij steeds zoo van harte bereid was te geven. Zeer dankbaar ben ik hem, dat hij ook het nazien van de drukproeven op zich heeft willen nemen.

Ook assistenten en laboranten van het laboratorium hebben er het hunne toe bijgedragen, het verblijf te Baarn recht aangenaam te maken.

De hortulanus van Cantonspark, de heer Goossen, heeft op welwillende wijze zijn hulp verleend voor het verkrijgen van verschillend materiaal.

De heer A. de Bouter verdient alle lof voor de keurige afwerking van de teekeningen, waardoor ze in de tekst zoo duidelijk tot haar recht zijn gekomen.

Ten slotte mijn diepgemeenden dank aan mijn Vrouw, die met liefdevolle toewijding en oneindig geduld dit boekje voor mij op schrift stelde. Onder de gegeven omstandigheden had mijn dissertatie onmogelijk zonder haar tot stand kunnen komen. Niemand kan beseffen, hoe groot haar aandeel in dit werk is en hoezeer haar volharding tot het bereiken van het doel heeft bijgedragen.

INHOUD.

blz.

Hoofdstuk 1. INLEIDING EN LITTERATUUR.

1. Algemeene beschouwingen 1
Ademhaling van de wortels. — Schadelijke gassen. — Koolzuur. — CO_2- productie. — Eigen bepalingen. — Bodemventilatie. — Grondstructuur. — Physische eigenschappen. — Ongunstige bodemfactoren.

2. Gegevens uit de praktijk 10
Rijst (Oryza sativa). — Suikerriet (Saccharum officinarum). — Boomsoorten. — Bolgewassen.

3. Proefnemingen met gewijzigde samenstelling van de bodemlucht 22

4. Conclusies uit de „Wortelrot"litteratuur . . . 25
Ziektebeeld. — Uitgangspunt voor het eigen onderzoek. — Beteekenis van een ziektebeeld. — Doel van dit onderzoek.

Hoofdstuk 2. DE INVLOED VAN GEWIJZIGDE SAMENSTELLING VAN DE BODEMLUCHT.

1. Methode en materiaal 29
Het kweeken van de proefplanten in lampeglazen. — Gegevens omtrent de proefplanten. — De opstelling van de proeven.

2. Koolzuur 35
De behandeling van de wortels met koolzuur. — De verschijnselen door koolzuur teweeg gebracht bij: de Stamboon (ziektebeeld, Thielavia), de Roode Biet (ziektebeeld), Bolgewassen en Houtgewassen. — Samenvatting van de koolzuurbeschadigingen.

3. Waterstof 50
De behandeling van de wortels met waterstof. — De verschijnselen door waterstof teweeg gebracht. — Conclusie over de werking van waterstof.

4. Zwavelwaterstof 54
De behandeling van de wortels met zwavelwaterstof. — De verschijnselen door zwavelwaterstof teweeg gebracht.

blz.

5. Ammoniak en Zoutzuur 55
Het bindend vermogen van den bladgrond.

6. Zuurstofgebrek 56
Afsluiting van den grond met paraffine. — Stagneerend water in den grond.

7. Algemeene conclusies 61
Vergelijking van de schadelijke factoren onderling. — De verschillen in gevoeligheid bij de planten.

8. Tabel van de proeven met lampeglazen . . . 63

Hoofdstuk 3. HET GASTRANSPORT BIJ NYMPHAEA.

1. Inleiding 65
Verband tusschen luchtkanalen en milieu. — Nymphaea. — Anatomische bijzonderheden.

2. Proeven over de doorlaatbaarheid voor gassen . . 71
Zuigen van lucht door een blad. — Persen van lucht door een blad. — Andere waterplanten. — Geheele planten.

3. Proeven over de drukveranderingen in luchtkanalen . 76
Zelfregistreerende kwikmanometer. — Waarnemingen aan geheele planten. — Conclusies uit deze proeven.

4. Slot 90
Gevolgen voor de gaswisseling. — De beteekenis voor de zuurstofvoorziening van plantenwortels.

ALGEMEENE CONCLUSIES 94
Ziektebeeld. — Resistentie. — Parasieten. — Definitie van Wortelrot. — Beteekenis van ruime luchtbanen. —
Schema voor het ontstaan van Wortelrot in zuurstofarme gronden.

ALPHABETISCHE LITTERATUUROPGAVE . . 99

HOOFDSTUK I.

INLEIDING EN LITTERATUUR.

1. *Algemeene beschouwingen.*

In een gezonden bodem is de doorlaatbaarheid voor gassen zoo groot, dat de luchtzuurstof er vrij in kan binnentreden en de plantenwortels bereiken. In bepaalde gevallen echter is deze doorlaatbaarheid belangrijk kleiner, zoodat de toevoer van zuurstof uit de atmosfeer belemmerd wordt, evenals het ontwijken van andere gassen. Daardoor wijzigen zich de omzettingen in den grond en verandert de samenstelling van de bodemlucht. Er heeft dan ophooping plaats van gassen, welke schadelijk kunnen inwerken op de plantenwortels.

Verschillende factoren nu hebben geleid tot het ondernemen van een studie omtrent de gevoeligheid van planten voor deze abnormale toestanden in den grond. De voornaamste aanleiding is wel geweest een reeks van proeven over de gaswisseling bij waterlelies, welke reeds eenige jaren geleden werd aangevangen. Deze proeven geven o.a. een inzicht in de wijze waarop zuurstof uit bovengrondsche deelen kan worden toegevoerd aan wortels, welke onder anaërobe omstandigheden moeten leven.

Het is immers de inwendige organisatie van de wortels, welke voornamelijk bepaalt in hoeverre planten in staat zijn te groeien op een bodem, waarin weinig of geen zuurstof uit de atmosfeer kan doordringen. Reeds lang zijn er b.v. tusschen land- en moerasplanten verschillen in structuur bekend, welke oorzaak zijn, dat de laatste veel beter hun wortels kunnen ontwikkelen in een zuur-

stofarm milieu, dan de landplanten. Maar van de physiologische verschillen, welke zich in dit opzicht voordoen, is men nog niet voldoende op de hoogte. Wel weet men reeds, dat de ademhaling van de wortels niet bij alle planten gelijk is. Zoo zal de gevoeligheid voor zuurstofgebrek, behalve door aanvoer van zuurstof uit bovengrondsche deelen, aanmerkelijk verminderd worden door een geringe ademintensiteit of door het vermogen tot anaërobe ademhaling.

De verschillende factoren, welke deze gevoeligheid bepalen en die, welke tot zuurstofgebrek in den grond leiden, zullen hier in het kort aan de hand van gegevens uit de litteratuur en enkele eigen waarnemingen, besproken worden.

Ademhaling van de wortels.

Gaat men de ademintensiteit van de wortels van verschillende plantensoorten na, dan blijkt deze in overeenstemming te zijn met levenswijze en standplaats. Zeer duidelijk toonen de desbetreffende cijfers van Freyberg (1879) dit aan:

Wortels van:	Ademhaling in 24 uur per 1 Gr. drooggewicht	temperatuur (afgerond)
Tarwe, oudere	82,8 ccm. O_2	bij 16—18° C.
„ , zeer jonge . .	67,9 „ „	„ 15—18° „
Lamium album	62,5 „ „	„ 18—19° „
Rijst, oudere	55,1 „ „	„ 17—18° „
„ , zeer jonge . . .	44,4 „ „	„ 14—17° „
Mentha aquatica . . .	37,2 „ „	„ 18—19° „
Caltha palustris	19,1 „ „	„ 18—20° „

Men ziet hieruit hoe de wortels van de moerasplanten minder zuurstof noodig hebben dan die van de landplanten in deze tabel. De Rijst, welke eveneens als moerasplant beschouwd kan worden, heeft naar verhouding een groote ademintensiteit. Wanneer dus bij deze plant niet op bijzondere wijze in de groote zuurstofbehoefte wordt voorzien, zal de Rijst zich niet normaal kunnen ontwikkelen. Verder geven de jonge tegenover de oudere wortels een opvallend verschil te zien in zuurstofverbruik, een omstandigheid, welke aan jonge wortels zeer te pas komt bij het doordringen in diepere grondlagen.

De anaërobe ademhaling kan alleen dan met succes dienst doen, wanneer er voldoende ademhalingsmateriaal ter beschikking is. De anaërobe omzettingen zijn n.l. zeer oneconomisch wat betreft de verhouding van verbruikte hoeveelheid stof tot hoeveelheid geproduceerde energie. Zoo vermeldt Kostytschew (1924) in zijn „Pflanzenatmung", dat daarbij aan druivensuiker 25 maal zooveel noodig is om dezelfde hoeveelheid energie te produceeren als bij normale ademhaling. Het reservevoedsel, dat door de wortels verbruikt wordt, moet òf in de ondergrondsche deelen aanwezig zijn òf aangevoerd worden uit andere plantendeelen.

Schadelijke stoffen.

In zuurstofarme gronden hebben de wortels echter niet met zuurstofgebrek alléén te kampen. De afsluiting van de lucht leidt, z.a. reeds gezegd is, op den duur tot vorming en ophooping van gassen, waarvan schadelijke inwerking op de wortels te duchten is. Zoo blijft de productie van koolzuur in den grond, zij het dan in mindere mate, ook onder anaërobe omstandigheden voortgaan en hoopt het gas zich op, omdat het niet kan worden afgevoerd. Daarnaast zijn er andere gassen, b.v. zwavelwaterstof en ook vaste verbindingen, welke optreden doordat de omzettingen in den bodem in andere richting verloopen ten gevolge van de afwezigheid van zuurstof. Chemisch gesproken gaat het hier om reductieverschijnselen, welke aanleiding geven tot vorming van ferro-verbindingen, „zure humus", enz.

De vraag is nu, welken invloed de planten van dezen ongunstigen toestand in den grond ondervinden. Experimenteel is daarover weinig onderzocht. De gegevens, welke ter beschikking staan, zijn voornamelijk ontleend aan de praktijk van land-, tuin- en boschbouw. In het handboek van Sorauer is b.v. een heel hoofdstuk gewijd aan de luchtarmoede van den grond. Maar hierin worden allerlei ziekten behandeld, waarvan dikwijls volstrekt niet is bewezen of nu strikt genomen deze luchtarmoede en hare gevolgen de werkelijke oorzaak zijn van de beschreven ziekteverschijnselen. Een nader onderzoek is daarom ondernomen over de werking van diverse bodemgassen op verschillende cultuurplanten.

Koolzuur.

Het koolzuur komt hier in de eerste plaats in aanmerking, omdat het altijd en overal in den grond ontstaat. In kleine hoeveelheden is het natuurlijk niet schadelijk voor plantenwortels, aangezien het als ademhalingsproduct door deze zelf wordt afgescheiden. Toch moet het in voldoende mate uit de wortels weggevoerd worden ten einde een normale gaswisseling te verkrijgen. Uit den bodem moet het dan op zijn beurt verwijderd, om door nieuwe zuurstof vervangen te worden. Onder normale omstandigheden heeft deze afvoer dan ook genoegzaam plaats. Ten eerste kan dit geschieden in gasvorm, door ontwijken in de atmosfeer en ten tweede in opgelosten toestand met het wegzakkende regenwater. Zijn nu deze voorwaarden niet vervuld, dan zal de concentratie van het koolzuur in de omgeving van de wortels zoo hoog kunnen worden, dat de normale wortelwerkzaamheid wordt verstoord.

Koolzuurproductie.

De productie van koolzuur in den bodem is vrij aanzienlijk. Naast de plantenwortels en de dierlijke bevolking, zijn het vooral microorganismen, welke koolzuur afgeven. Staat geen zuurstof ter beschikking, dan wordt er toch nog koolzuur gevormd, maar de productie is niet zoo groot, daar de benoodigde zuurstof dan eerst vrij gemaakt moet worden uit de organische stoffen of, door reductie, uit de minerale bestanddeelen. Vooral Wollny (1880, 1881) heeft onderzocht van welke factoren de koolzuurproductie in den grond afhangt. Deze is grooter naarmate de hoeveelheid organische stof, het watergehalte, de zuurstofhoeveelheid of de temperatuur hooger zijn.

Men verwarre evenwel de CO_2 productie niet met het CO_2 gehalte van den grond. Het hangt van de doorlaatbaarheid van den grond af, welk koolzuurgehalte de bodem ten slotte krijgt, want deze beslist of het koolzuur al of niet zal worden weggevoerd.

Eigen bepalingen.

Eigen bepalingen van de CO_2 productie zijn uitgevoerd voor bladgrond, denzelfden, welke later bij de proeven met behulp van gaslampeglazen dienst heeft gedaan. De CO_2 hoeveelheid is daarbij

bepaald op de gebruikelijke wijze, door neerslaan in barytwater uit een door den grond geleiden luchtstroom. De vochtige bladgrond bevindt zich in een lampeglas, waarvan het grondvolume 280 ccm. bedraagt en heeft een gewicht van 305 Gr. Bij een temperatuur van ong. 18° C. geeft deze hoeveelheid *39,6 m.Gr.* koolzuur in 24 uur. (Voor 1 kilogram vochtigen grond wordt dit dus 130,7 m.Gr. CO_2 per 24 uur).

Een globale berekening kan van dit cijfer een duidelijker voorstelling geven. Rekent men uit, hoeveel zuurstof verbruikt moet zijn voor de vorming van deze 39,6 m.Gr. CO_2, dan blijkt dit ong. 20 ccM. te bedragen. Immers, het volume van de hoeveelheid CO_2 is bij 18° C. en 760 m.M. kwikdruk $\frac{\text{gewicht } CO_2}{\text{gew. van 1 ccm. } CO_2} = \frac{39,6}{1,853} =$ 21,4 ccm. Veronderstelt men, dat er evenveel zuurstof opgenomen is als er koolzuur is afgegeven, dan is dus ook het volume verbruikte zuurstof 21,4 ccm.

De hoeveelheid lucht, welke de grond in een lampeglas bevat, bedraagt gem. 100 ccm. Daarvan is $^1/_5$ deel, dus 20 ccm., zuurstof. Dit getal is ongeveer gelijk aan de hoeveelheid zuurstof, welke in 24 uur in den grond verbruikt wordt.

De zuurstofvoorraad uit bladgrond kan dus bij 18 gr. C. in 24 uur geheel in koolzuur omgezet zijn.

Kamerling (1903) heeft van suikerrietgronden op Java bepaald, welke hoeveelheid koolzuur daarin gevormd wordt. Wanneer men ter vergelijking zijn cijfers omrekent voor 1 Kilogram grond, bedraagt de CO_2 productie per 24 uur van:

gewonen grond	9 mGr. CO_2
zwaar bemesten grond	50 mGr. CO_2

Het overeenkomstige cijfer uit de eigen waarnemingen is, z.a. hier boven vermeld werd voor:

bladgrond	130,7 mGr. CO_2

De getallen van Kamerling zijn dus opvallend laag. De bladgrond moet vergeleken worden met den zwaar bemesten suikerrietgrond en zelfs daarbij is het verschil van 130 tegenover 50 enorm. Een groote hoeveelheid organische stof is dus wel duidelijk de belangrijkste voorwaarde voor een overvloedige koolzuurvorming.

Bodemventilatie.

In een gezonden grond ontstaat geen ophooping van CO_2 of van andere gassen omdat, hoeveel er ook geproduceerd wordt, de afvoer regelmatig plaats heeft. Een eerste voorwaarde is daarbij, dat de doorlaatbaarheid èn voor lucht èn voor water gunstig is. Een goede bodemventilatie is dan mogelijk.

Romell (1923) noemt als factoren waardoor deze ventilatie tot stand kan komen: *temperatuurswisseling, luchtdrukschommeling, regenval, wind en diffusie.* De laatste wordt als de belangrijkste beschouwd, omdat zij ten allen tijde en overal werkzaam is en er belangrijke hoeveelheden gas door verplaatst kunnen worden. Toch moeten de overige factoren niet over het hoofd gezien worden. Zoo hebben Bouyoucos en Mc. Cool (1924) b.v. den invloed aangetoond van schommelingen in atmosferischen druk op de bodemventilatie en gevonden, dat deze vooral werkzaam is in droge streken met lagen grondwaterstand. Hooge grondwaterstand belemmert in sterke mate de ventilatie en dit is ook de reden waarom drainage in vele gevallen gewenscht is.

Grondstructuur.

Een gunstige structuur van den grond bevordert in hooge mate de zoo noodige doorlaatbaarheid. Het is gebleken, dat de meeste gronden welke in dit opzicht goede eigenschappen bezitten, een z.g. kruimelstructuur vertoonen. Daarbij zijn de afzonderlijke deeltjes niet los van elkaar, maar in grooter of kleiner aantal tot kruimels samengekleefd. Deze kruimels hangen op hun beurt weer onderling samen, terwijl daartusschen luchtruimten open blijven. Daardoor zijn en blijven de bodemdeeltjes veel luchtiger op elkaar gestapeld dan bij een structuur met losse deeltjes, welke op den duur compact op elkander gaan liggen. Het samenkleven tot kruimels kan op verschillende wijze tot stand komen. Kamerling (1903, 1916) onderscheidt de vier volgende mogelijkheden, waardoor de deeltjes tot kruimels vereenigd kunnen worden:

1. samenkleven door humusstoffen,
2. dito door ferri-hydroxyde en ferri-silicaten,
3. coagulatie van kleideeltjes door calcium carbonaat,
4. samenbakken van kleideeltjes bij hooge temperatuur.

Daarin zijn dus tevens de middelen tot kunstmatige structuurverbetering gelegen.

Berkmann (1913) spreekt van „Selbstlockerung", d.i. het optreden van een kruimelstructuur door vorst, wisseling in vochtigheid en temperatuur, enz. Daarbij ontstaan verschuivingen in den onderlingen samenhang van de deeltjes en komt een zekere gelaagdheid tot stand. Dit geldt vooral voor die grondsoorten, welke kleihoudend zijn.

Een andere losmakende werking ontstaat volgens Berkmann door de werkzaamheid van de wortels. De doorlaatbaarheid voor water is grooter bij door planten begroeide, dan bij kale bodems. Een blijvend plantendek, z.a. weidegras, houdt een goede structuur in stand. Toch meent hij, dat de kanalen van de àfgestorven wortels geen groote beteekenis voor de physische eigenschappen van den bodem zouden hebben. Niet begroeide grond gaat achteruit door onmiddellijke blootstelling aan regens e.d., waardoor de kruimelstructuur verloren gaat. Een plantendek en ook een laag blad of stroo kunnen den grond tegen deze atmosferische invloeden beschermen.

Physische eigenschappen.

De physische eigenschappen van den grond, welke in dit verband sterk op den voorgrond treden zijn: *de poreusheid, de watercapaciteit, de luchtcapaciteit, en de doorlaatbaarheid voor water.* De poreusheid geeft aan hoeveel open ruimte er tusschen de vaste deeltjes besloten is, het z.g. „Porenvolume". Het gedeelte daarvan, dat capillair water vast kan houden, bepaalt de watercapaciteit. Onder de luchtcapaciteit verstaat men de ruimte, welke na volledige verzadiging van den grond met water, nog altijd met lucht gevuld blijft. De doorlaatbaarheid voor water wordt bepaald door het volume aan niet capillair werkende poriën, waarlangs dus het water weg kan zakken. Kopecky (1914) geeft voor verschillende soorten grasland cijfers van deze grootheden:

	water capaciteit	poreusheid	lucht capaciteit
weidegrond met goede grassoorten	40,2 %	51,0 %	10,8 %
dito, maar met mosvegetatie	46,0 %	53,0 %	7,9 %
zure weidegrond met slechte grassoorten	46,8 %	50,2 %	3,4 %

Hieruit blijkt duidelijk, dat de luchtcapaciteit den doorslag geeft voor het al of niet overheerschen van mos en slechte grassoorten. Deze hooren op moerassige gronden thuis, hun wortels zijn met de weinige zuurstof daarin tevreden. (Freyberg, 1879).

Burger (1922) heeft voor beboschte gronden en voor niet beboschte terreinen de verschillen in physische eigenschappen nagegaan. Hij vermeldt daarvan in de eerste plaats, dat de doorlaatbaarheid van een kunstmatig bewerkten bodem (geploegd land) over het algemeen kleiner is dan die van een niet bewerkten bodem, welke van een permanente vegetatie voorzien is (b.v. bosch). Dit lijkt tegenstrijdig, want met ploegen beoogt men juist het losmaken van den grond. Maar de luchtigmakende invloed van de bodemfauna en -flora wordt door het ploegen telkens weer te niet gedaan. De wortelkanalen en wormgangen worden daarbij samengedrukt en bovendien slaat de onbeschermde bovenste grondlaag dicht door den regen. De natuurlijke, onveranderde boschbodem daarentegen heeft wijde kanalen en luchtkamers in een tamelijk vaste grondmassa, zoodat hij voorzien is van een luchtkanalenstelsel, waarvan de openingen niet dichtslaan.

De fatale werking van het ineens kappen van bosch (z.g. Kahlschlag) berust op bovengenoemde verschijnselen. Deze wordt nog verergerd door uit landhuishoudkundige overwegingen toegepasten tusschenlandbouw. Door kaalkappen kan de luchtcapaciteit tot op een derde verminderen. Na 2 jaar tusschenbouw is er reeds schadelijke werking merkbaar bij een nieuwe boschaanplant.

Nu is Burger's onderzoek wel verricht over de Zwitsersche, kleiachtige bodems, maar zijn resultaten hebben toch ook groote waarde voor andere gronden, z.a. Houtzagers (1924) voor de Nederlandsche gronden heeft betoogd in zijn bespreking van Burger's werk.

Uit het voorgaande volgt, van hoe groote beteekenis de luchtcapaciteit van den bodem is voor den plantengroei. Bij het beoordeelen of een bodem gezond is, zal men dus steeds ook aan de luchtcapaciteit de aandacht moeten schenken.

Ongunstige bodemfactoren.

Verschillende omstandigheden zullen dus de doorlaatbaarheid en de ventilatie van den grond ongunstig beïnvloeden, n.l.:

1. het ontbreken of verloren gaan van een kruimelstructuur b.v. na een zeewateroverstrooming;
2. het dichtslaan van de bovenste grondlaag door atmosferische invloeden, z.a. regen en sneeuw;
3. het samenvallen van de luchtholten in boschgrond door ploegen;
4. stagneerend water, tengevolge van hoogen grondwaterstand, aanhoudende regens en overstrooming;
5. stagneerend water bij potcultures, tengevolge van te sterke begieting en onvoldoende drainage;
6. een bestrating, welke te weinig poreus is voor een stadsbeplanting.

Men zal er dus naar streven, deze invloeden zooveel mogelijk te vermijden bij de cultuur van gewassen. Toch valt uit de litteratuur op te maken, dat men hierin helaas niet altijd slaagt, zoodat men te kampen heeft met ziekten, welke optreden als gevolg van den slechten bodemtoestand. Het is te verwachten, dat daarbij de wortels te lijden hebben van de zuurstofarmoede in den grond en wat daarmede samenhangt. De mogelijkheid bestaat, dat dan parasieten een kans krijgen zich op de verzwakte wortels te vestigen en hun ontwikkeling kan zoo sterk worden, dat men meent zuiver en alleen met een infectieziekte te doen te hebben. De primaire oorzaken worden in dit stadium gemakkelijk over het hoofd gezien. Immers, aan den ziekelijken toestand van de bovengrondsche deelen van de plant wordt het eerst het optreden van de ziekte ontdekt, omdat haar oorsprong gelegen is in de verstoorde wortelwerkzaamheid, welke voor de waarneming moeilijk toegankelijk is.

In de litteratuur over plantenziekten vindt men daardoor slechts een betrekkelijk klein aantal publicaties, welke met eenige zekerheid den slechten stand van de betreffende gewassen toeschrijven aan zuurstofgebrek in den grond en de gevolgen daarvan. Deze publicaties handelen over ziekteverschijnselen van: *Rijst, Suikerriet* en eenige *boomsoorten*, terwijl er ook over *bolgewassen* een enkele aanduiding in die richting te vinden is. Naast deze gegevens uit de praktijk zijn er eenige feiten bekend, waargenomen bij proeven met kunstmatige toevoer van lucht, koolzuur, of beide, in den bodem.

2. *Gegevens uit de praktijk.*

R ij s t (Oryza sativa).

De ziekte van de Rijst, welke in Italië onder den naam van *Brusone* en in Ned.-Indië als *Omo mentek* bekend staat, uit zich in roestroode verkleuring en verdroging van de bladen, slechte uitgroeiïng van de stengels en blijven steken van de aar, terwijl de wortels voor een deel vaalbruin of zwart zijn.

Oorspronkelijk weet men deze ziekte aan wortelparasieten. Zoo meent Garovaglio (1874) schimmels als oorzaak te moeten aanzien, Voglino (1902) echter geeft de schuld aan bacteriën. Dit wat betreft de Ital. Brusone; de Omo mentek daarentegen wordt door van Breda de Haan (1902) aan een aantasting door aaltjes geweten. Latere onderzoekers, n.l. Brizi (1905) en van der Elst (1912), vinden als primaire oorzaak van de ziekte een gebrek aan zuurstof in den grond. De parasieten zijn slechts secundair optredend op de reeds ziekelijke wortels.

V a n B r e d a d e H a a n (1902) vindt in de zieke wortels van de door Omo mentek aangetaste planten, aaltjes, Tylenchus Oryzae, welke leven in het parenchym rondom de centrale cilinder. De luchtvoerende ruimten gaan daarbij verloren, doordat de bastweefsels ineen vallen. Door niet geheel overtuigende infectieproeven meent hij aangetoond te hebben, dat de ziekte besmettelijk is en dat het Rijstaaltje zich door den grond kan verspreiden.

Uitvoerig beschrijft hij de ziekteverschijnselen, daarbij de verschillende détails zoo nauwkeurig vermeldend, dat v. d. Elst het niet noodig acht zelf een beschrijving te geven van het ziektebeeld en volstaat met te verwijzen naar genoemde publicatie. Terloops echter noemt van Breda de Haan nog het z.g. Wortelrot, dat in uitwendig ziektebeeld overeenstemt met de Omo mentek, maar waarschijnlijk aan den bodemtoestand geweten moet worden (te drassigen grond). Hij vindt dit somtijds ook bij de door hem onderzochte planten. De mogelijkheid is dus niet uitgesloten, dat onder den naam Omo mentek twee of meer verschillende rijstziekten vereenigd zijn, zoodat de parasitaire ziekte naast de niet-parasitaire voorkomt. Dit is heel begrijpelijk wanneer men bedenkt, dat de ziekte neerkomt op een slechte functionneering van het wortel-

stelsel. Hoe deze ook tot stand moge komen, de bovengrondsche verschijnselen zullen toch steeds veel op elkaar gelijken.

Van Breda de Haan neemt waar, dat bij de planten door Omo mentek aangetast, meestentijds een sterker optreden van bladschimmels en van verschillende boorders voorkomt. Merkwaardig in dit verband is, dat hij nooit overweegt of het Rijstaaltje zelf niet secundair kan zijn, te meer daar hij voor een indirecte bestrijding van de aaltjesziekte maatregelen aanbeveelt ter verkrijging van een sterker en beter ontwikkeld wortelstelsel.

Brizi (1905) is de eerste, die door kweekproeven en wel met behulp van watercultures, de kwestie nader onderzocht en langs kunstmatigen weg de ziekteverschijnselen teweeg heeft weten te brengen. Hij toont hiermee aan, dat zuurstofgebrek van de wortels alleen reeds voldoende is om de Brusoneverschijnselen op te wekken, terwijl de op de wortels gevonden bacteriën slechts toevallig daarop aanwezig zijn. Brizi kweekt rijstplanten in watercultuur, bij één gedeelte wordt de vloeistof uitgekookt en zooveel mogelijk van de lucht afgesloten, bij een ander gedeelte wordt de vloeistof geventileerd door een luchtstroom. Bij hooge temperatuur krijgen de planten, waarvan de wortels zuurstofgebrek hebben geleden, de typische Brusoneverschijnselen. Luchttoevoer herstelt de planten. Op de zieke wortels worden door Brizi geen parasieten gevonden, die schuld kunnen hebben aan het zwart worden en afsterven van de wortels. Een reeks planten, waarbij de cultuurvloeistof niet geventileerd is, maar zich een krachtige hoeveelheid wieren ontwikkeld heeft, vertoont geen Brusone. De wieren leveren dus hier, dank zij hun koolzuurassimilatie, de benoodigde zuurstof aan de wortels. Bovendien doet Brizi nog proeven met kiemplanten, welke hij in een thermostaat met en zonder zuurstof laat ontwikkelen. Bij 28° C., maar vooral bij 30° tot 33° C., verkleuren de wortels die zuurstofgebrek lijden, al spoedig bruin.

Deze waarnemingen komen geheel overeen met die uit de praktijk, men ziet Brusone optreden bij plotseling hooge temperatuur. Ook in Japan wordt de ziekte waargenomen bij sterke bodemverwarming van zware, ondoorlatende gronden.

Valeton (1909) verricht een uitvoerig onderzoek naar het voorkomen van aaltjes in gezonde en mentekzieke rijstplanten, met den uitslag, dat in 19 gezonde planten gem. per plant 2 maal zoo-

veel Rijstaaltjes gevonden worden als in 34 mentekzieke planten; dat in 9 dezer mentekzieke planten in het geheel geen aaltjes worden aangetroffen en een gezonde plant in 20 wortels ong. 400 Rijstaaltjes bevat. Deze cijfers spreken duidelijk tegen de meening, dat aaltjes Omo mentek zouden teweeg brengen.

Van der Elst (1912) werkt voort in de lijn van Brizi, maar spreekt zich minder positief uit ten opzichte van het zuurstofgebrek als ziekteoorzaak. Hij herhaalt de watercultuurproeven in gewijzigden vorm. Daarbij blijkt hem, dat zuurstofgebrek alleen een niet geheel typisch ziektebeeld te voorschijn kan brengen, terwijl toevoeging van ferrosultaat als gereduceerde stof voldoende is om het volkomen juiste ziektebeeld te verkrijgen. v. d. Elst veronderstelt, dat Brizi in zijn cultuurvloeistoffen gereduceerde stoffen heeft doen ontstaan en zoodoende toch de echte ziekteverschijnselen verkregen.

Tegen v. Breda de Haan voert v. d. Elst aan, dat de afsterving van de wortels geheel anders verloopt dan men bij een aaltjesaantasting zou verwachten. De beschadiging van de wortels begint n.l. bij de wortelharen en bij de haarwortels en worteltoppen, in welke wegens het ontbreken van de schorsgangen geen aaltjes voorkomen. Bovendien is er een vrij scherpe horizontale afscheiding waar te nemen tusschen de bovenste, gezonde of lichtgekleurde zône en het onderste, zieke of afstervende deel van het wortelstelsel.

Dit laatste is begrijpelijk wanneer men bedenkt, dat zuurstofgebrek zich in de diepere lagen van den bodem het sterkst doet gelden, in de bovenste laag zal steeds nog wel voldoende zuurstof voor de wortels ter beschikking zijn. Van een besmettelijk zijn van de Omo mentek neemt v. d. Elst niets waar, terwijl hem uit andere rijstlanden geen mededeelingen bekend zijn over het voorkomen van rijstaaltjes. Volgens hem bestaat er geen twijfel, of de Italiaansche Brusone en de Japansche Imoci zijn identiek met mentek, evenals de Britsch Indische Ufra en de Noord-Amerikaansche Rust. Deze algemeene rijstziekte is een gevolg van de bevloeiïng van de rijstvelden. De directe oorzaak van deze ziekte, die men volgens v. d. Elst het best den naam van „padi-wortelrot" zou kunnen geven, is een onthouding en vooral een onttrekking van zuurstof aan het wortelstelsel door reduceerende stoffen, welke in zich onder water bevindende gronden optreden. Ook de Italianen

Bérenger en Gera en de Japanner Tanaka schrijven de ziekte toe aan de reduceerende werkingen in den bodem.

Harrison en Aiyer (1913) hebben een onderzoek ingesteld naar het voorkomen van verschillende bodemgassen en de omzettingen daarvan. Zij meenen, dat, waar de methoden van grondbewerking van de rijstvelden in de verschillende deelen van Britsch-Indië zoo uiteen loopen, door een onderzoek van de bodemgassen er toch wel algemeene regels te vinden zullen zijn voor den natten rijstbouw. In verband met de rijstziekte zijn vooral belangrijk hun mededeelingen betreffende de mate van irrigatie, welke vereischt wordt om de Rijst gezond te doen opgroeien. In aansluiting met Brizi's werk hechten zij groote beteekenis aan de ontwikkeling van groene algen, welke een vlies vormen op de oppervlakte van het water van de rijstvelden. Deze wieren leveren belangrijke hoeveelheden zuurstof dankzij hun werkzaamheid in het assimileeren van koolzuur. Bovendien worden de gasbellen door het oppervlaktevlies van wieren vastgehouden. Het is dus van belang, dat deze wierenlaag behouden blijft.

Volkomen stilstaand water kan schadelijk worden voor de rijstwortels, wanneer er bij groote hitte zuurstofgebrek in den bodem optreedt en dientengevolge deze anaërobe omstandigheden het optreden van giftige stoffen in de hand werken door reductieverschijnselen.

Het irrigatiewater dient dus stroomend gehouden te worden ten einde van een regelmatigen toevoer van zuurstof verzekerd te zijn en de giftige verbindingen met het water mee weg te voeren.

Maakt men evenwel deze irrigatiestroom zeer sterk, dan bereikt men juist het tegenovergestelde van wat beoogd werd, de zoo kostbare wierenlaag wordt weggespoeld en de zuurstofvoorziening wordt slechter in plaats van beter.

Zoo blijkt er dus een optimum te bestaan voor de snelheid van het irrigatiewater, een tamelijk langzame stroom geeft de beste zuurstofvoorziening en voorkomt het optreden van ziekte.

Bij de drainageproeven wordt, wanneer om de drie dagen het water ververscht wordt, een hoogere opbrengst aan rijstkorrels en stroo waargenomen, dan wanneer er niet gedraineerd wordt. Wat de wortels betreft, hierbij is geen verschil in drooggewicht geconstateerd. Bij de ongedraineerde planten hebben de wortels zich al-

leen in de bovenste laag sterk ontwikkeld, bij de gedraineerde daarentegen heeft een ontwikkeling van de wortels door de geheele pot gelijkmatig plaats.

Bepaald ongunstig werkt een sterke, dagelijksche drainage, waardoor ook het drooggewicht van de wortels lager wordt (11,7 tegenover 19,75).

Bij deze laatste planten is de algenontwikkeling belangrijk geringer. Zoo treedt dus duidelijk aan het licht, de belangrijke rol, welke de wieren vervullen bij de zuurstofvoorziening van de rijstwortels.

Suikerriet (Saccharum officinarum).

Het *Wortelrot* van het Suikerriet is een veelbesproken ziekte, waarvan de oorzaken in zeer verschillende richtingen gezocht zijn. Wel is men het er over eens, dat de oorzaak in den bodem te zoeken is, maar ook hier vindt men weer voorstanders van de parasitaire en niet-parasitaire aard van de ziekte tegenover elkaar.

De verschijnselen van het Wortelrot op Java zijn de volgende: (aangehaald uit Kuyper, 1923).

Het wortelstelsel verkeert in slechten toestand, de wortels zijn ten deele dood, ten deele vaak kort, krom, gezwollen, terwijl oppervlakkig vaak jonge, gezondere wortels optreden, die na eenigen tijd ook weer een ongezond voorkomen krijgen.

De plant zelf vertoont een uiterlijk, dat geheel overeenstemt met de aanwezigheid van een slecht functionneerend wortelstelsel; de spruiten zien er ziekelijk uit, de ontwikkeling blijft staan, de bladeren sterven aan de punten en langs de randen af, vaak komen onregelmatige, afgestorven weefselplekken voor, de kleur der bladeren is geelachtig, tenminste niet normaal, de bladeren rollen zich op als door droogte, ook als er water genoeg in den grond aanwezig is; de moederspruit steekt ver boven de zijspruiten uit, daar deze zich wel in grooten getale ontwikkelen, maar niet door kunnen groeien en een ziekelijk uiterlijk krijgen, waarbij vaak een moeilijke ontplooiïng der poepoesbladeren is waar te nemen [1]). De tuin heeft dus een te geringe uitstoeling; inwendig vertoonen de spruiten in het ondereinde grauwe of roode verkleuringen, in ergere

[1]) Poepoesbladeren zijn de bladeren van de jonge spruit aan den top van de rietstengel (Geerts).

gevallen roodbruine vaatbundels, soms afgestorven weefselplekken, lichte voosheid en sterker gekleurde vegetatiepunten. De knoppen hebben veelal een neiging tot uitloopen... Het beeld van wortelrotte tuinen vertoont oneindig veel variaties. Van de hevigheid van den aanval hangt ook de mogelijkheid van herstel af.

De betrekkelijke vaagheid van dit ziektebeeld is aanleiding geweest tot een zekere verwarring. Want aangezien de bovengrondsche verschijnselen, die van een plant met slecht functionneerende wortels zijn, kan de oorzaak van dit slecht functionneeren nog zeer verschillend wezen. Een mechanische of chemische beschadiging of een aantasting door parasieten van de wortels kunnen aan de zieke plant een zelfde uiterlijk geven. Oorspronkelijk bestempelde men deze ziekte, waaraan dergelijke rietplanten lijden, met den naam van Dongkellanziekte [2]). De door Wakker (1895) onderzochte planten blijken hem aangetast te zijn door een wortelschimmel, Marasmius Sacchari. Raciborsky (1897) laat evenwel zien, dat er naast de Marasmiusziekte van Wakker nog een andere vorm van Dongkellanziekte bestaat. Deze noemt hij „ontijdig afsterven", om verwarring te voorkomen met de Dongkellanziekte in engeren zin, z.a. die door Wakker beschreven is. Het „ontijdig afsterven" kent men tegenwoordig als Wortelrot, waarnaar door Kamerling een speciaal onderzoek is ingesteld.

Raciborsky plant zwaarzieke rietstokken over in gezonden rietgrond en verkrijgt daaruit weer gezonde rietplanten. De overplanting geschiedt met flinke kluit van den zieken grond, terwijl de stengels op een paar decimeters boven den grond zijn afgesneden. Hetzelfde resultaat verkrijgt ook Kobus; terwijl men ook door tijdig afsnijden van het riet in zieke tuinen de in den grond gebleven oogen van den bijna dooden dongkellan weer krachtig ziet uitloopen, hetgeen niet geschiedt, wanneer het verdroogde riet nog eenigen tijd op het veld is blijven staan. Door deze werkwijze wordt de plant tegen algeheele uitdroging beschermd en in staat gesteld zich opnieuw te ontwikkelen. Raciborsky concludeert uit dit alles, dat het ontijdig afsterven niet door parasieten veroorzaakt kan worden, want deze zouden met het overplanten méé overge-

---

[1]) De Dongkellan is dat gedeelte van den rietstengel, dat zich in den grond bevindt en bij vergevorderde stadia van aantasting een ziek uiterlijk verkrijgt.

bracht zijn; en de zich nieuw ontwikkelende wortels dadelijk hebben aangetast. Toch zullen deze resultaten ook nog wel bij een parasitairen aard van de ziekte te verklaren zijn, want door verbetering van de groeicondities voor de plant, wordt de gelegenheid tot infectie door de parasiet geringer.

Reeds in 1893 heeft Kramers het vermoeden uitgesproken, dat het afsterven van het riet op zware gronden geheel of gedeeltelijk veroorzaakt wordt door gebrek aan zuurstof in den bodem. Hij komt tot die meening door zijn onderzoekingen over grond, waarbij hij constateert, dat bij verzadiging met water, de grond steeds nog een hoeveelheid lucht vasthoudt. Deze beperkte hoeveelheid zuurstof is voor slechts korten tijd voldoende om in de zuurstofbehoefte van de wortels te voorzien, te meer daar ook de organische resten bij hun ontleding zuurstof gebruiken. Voor een hernieuwd toetreden van zuurstof is noodig, dat de grond uitdroogt, blootstelling aan de lucht alleen is niet voldoende om een goede uitzuring te verkrijgen. Is aan deze voorwaarde niet voldaan, dan kwijnen de wortels, hetzij door zuurstofgebrek of door het ontstaan van organische stoffen, welke vergiftigend werken.

Toch kan wateroverviloed in sommige gevallen ook nog eenige redding brengen aan riet, dat aan Wortelrot lijdt. Zoo heeft van Hoorn (1897, 1900) door onder water zetten van den tuin, de planten frisch weten te houden totdat de tijd voor het vermalen van het riet gekomen was. Het water wordt daarbij stroomende gehouden, zoodat de wortels toch nog eenige zuurstof toegevoerd krijgen, maar tegelijkertijd het uitdrogen van de planten verhinderd wordt. Toch valt er geen verdere groei van het riet waar te nemen. Men moet dezen maatregel dus als een laatste redmiddel beschouwen.

Kamerling (1903) heeft uitvoerig onderzocht de verschillende factoren in den bodem, die aanleiding zouden kunnen zijn tot het optreden van Wortelrot. Blijkbaar heeft hij wel begrepen in welke richting de oorsprong van de kwaal te zoeken is, maar helaas tracht hij de gegevens uit de praktijk met zijn theoretische beschouwingen in overeenstemming te brengen, in plaats van rekening te houden met de omstandigheden, die de theoretisch te verwachten resultaten juist omgekeerd doen uitkomen, zooals uit de bespreking van Kamerling's „Wortelrotonderzoek", door Kobus, blijkt. Kamer-

ling's werk toont duidelijk hoe voorzichtig men moet zijn met het toepassen van in Europa gewonnen resultaten van bodemkundige onderzoekingen bij kwesties in de tropen.

Kamerling onderzoekt dan grondmonsters van velden waar Wortelrot wel en waar dit niet optreedt. Het blijkt hem, dat er een duidelijk verschil in structuur waar te nemen valt, de goede grond heeft een uitstekende kruimelstructuur, de wortelrotgrond daarentegen niet. De wortelrotgrond sluit zich daardoor veel sneller en is veel minder doorlaatbaar. Kamerling concludeert dus terecht, dat grondverbetering een eerste eisch is ter bestrijding van de ziekte, maar zijn raadgevingen in deze, welke in gematigde streken uitstekend zouden zijn, blijken in de tropen veelal niet de gewenschte resultaten op te leveren. Hij raadt dan o.a. aan losmaken van den bodem door ploegen en structuur verbeteren door humustoevoer. Onder deze omstandigheden werkt ploegen eer ongunstig, omdat de luchtcapaciteit daardoor verminderd kan worden (vergelijk Burger). Kuyper merkt voorts op, dat bij anaëroob Wortelrot de aanwezigheid van veel organische stof ongunstig is voor de plant. Blijkbaar is het niet onverschillig op welke wijze de kruimelstructuur tot stand komt. Kamerling zegt zelf, dat een binding van de bodemdeeltjes of door humus of door ferriverbindingen verkregen kan worden en daar nu in de tropen humus zeer snel ontleedt, kan slechts een duurzame kruimelstructuur door ferri tot stand komen. Bovendien zal toevoer van organische resten het zuurstofverbruik en de koolzuurproductie in den grond slechts verhoogen, hetgeen schadelijk is voor de toch reeds kwijnende plantenwortels.

De eigenlijke oorzaak van het Wortelrot zoekt Kamerling in misvorming en kortblijven van de wortels, teweeg gebracht door een ongunstige structuur van de wortelrotgronden. Door de afwezigheid van een goede kruimelstructuur liggen de bodemdeeltjes veel te vast opeen en is het wortelstelsel niet in staat zich ver daarin uit te breiden. De wortels kunnen dan in den natten tijd nog voldoende water opnemen, valt echter de droge tijd in, dan zijn de planten niet in staat in de zooveel grooter geworden waterbehoefte te voorzien. Dan treden dus de acute wortelrotverschijnselen aan den dag. Bovendien neemt Kamerling misvormingen waar aan worteltoppen en wortelharen, welke hij ook toeschrijft aan te dichte

grondstructuur. De in den bodem doordringende wortels zouden stuiten op de te vaste bodemdeeltjes, waardoor de toppen beschadigd worden en sterke wortelvertakking plaats heeft. Zoo wordt het wortelstelsel een dicht warnet van korte wortels. Werkelijk bewezen heeft Kamerling het tot stand komen van deze misvormingen door mechanische beschadiging evenwel niet.

Ook worden door Kamerling een aantal organismen, o.a. Pythium, en aaltjes besproken, welke op de rietwortels gevonden zijn. Hij merkt daarbij evenwel het volgende op: het aantal parasieten, dat ziekelijke of zich onder abnormale groeicondities bevindende rietwortels aantasten kan, is tamelijk aanzienlijk, het aantal parasieten, dat werkelijk gezonde rietwortels onder normale groeicondities aantasten kan, is zeer beperkt; parasieten, die een gezond wortelstelsel van een rietplant onder normale groeicondities in zijn geheel tot afsterven kunnen brengen, werden nog niet waargenomen.

De parasieten, welke op de wortels van de wortelrotte plant gevonden worden, beschouwt Kamerling dus geheel als secundair optredend op de door andere invloeden verzwakte planten.

Kobus en Marr (1903) concludeeren uit analyses van de lucht in den bodem van rietaanplantingen, dat de luchtcirculatie en zuurstoftoevoer tijdens de rietcultuur, niet in die mate vermindert, als men geneigd is aan te nemen. De bodemlucht in de nabijheid van aan Wortelrot gestorven planten, verschilt in geen enkel opzicht van die bij gezond riet. De som van de hoeveelheden koolzuur en zuurstof is gelijk aan het zuurstofgehalte van atmosferische lucht, dus vindt er normale oxydatie in den grond plaats. Misschien hebben Kobus en Marr te maken gehad met den aëroben vorm van Wortelrot, waarvan ook Kuyper spreekt. Maar ook is mogelijk van invloed geweest het tijdstip, waarop de analyses verricht zijn. De samenstelling van de bodemlucht bij het *begin* van de rietontwikkeling, welke juist van invloed kan zijn op een eventueel later optreden van Wortelrot, behoeft niet gelijk te zijn aan die, waarbij het riet reeds door Wortelrot is afgestorven.

Carpenter (1919) heeft op Hawai onderzocht de z.g. „Lahaina disease", een ziekte van het Lahaina Suikerriet, dat overeenkomt met het Bourbonriet op Java. Deze ziekte vertoont veel gelijkenis met het Wortelrot, z.a. dat in Ned.-Indië bij het Suikerriet bekend is. Carpenter gelooft dat de ziekte van parasitairen

aard is, hoewel er zeer speciale condities noodig zijn voor het actief optreden van de parasiet.

Carpenter isoleert van de zieke wortels een groot aantal schimmels, waarvan slechts één, n.l. een Pythium, bij zijn infectieproeven de planten ziek maakt. Ook overeenkomstige ziekten: Verwelkingsziekte van de Ananas, Bladnecrose van Bananen en Wortelrot van Rijst, wijt hij aan het optreden van een Pythium.

De omstandigheden van bodemgesteldheid, welke het optreden van de Pythium in de hand werken, zijn evenwel geheel van physischen aard, n.l. stagneerend water, hooge bodemtemperatuur en groote vochtigheid. De cultuurmaatregelen, welke Carpenter noemt, zijn dan ook: laten uitdrogen, braakliggen en luchten van den zieken bodem, evenals het toedienen van kalk. Hij meent, dat door deze en dergelijke maatregelen de structuur van den grond verbeterd en de ziekte bestreden kan worden.

Kuyper (1923) geeft een heldere uiteenzetting over den stand van het wortelrotvraagstuk in een publicatie over het verband tusschen het optreden van deze ziekte en de aanplant van de rietvariëteit EK 28. Hij meent, dat hooge grondwaterstand en sterk wisselende waterverhoudingen in den bodem de belangrijkste factoren zijn voor het optreden van Wortelrot. Toch kan men naast elkaar onderscheiden een anaëroob Wortelrot, ontstaan door verzadiging in den bodem met stilstaand, zuurstofarm water en een aëroob Wortelrot, dat op lichtere gronden waargenomen wordt. Maar ook deze laatste gronden zijn zeer vochtig en broeierig, als van een broeikastype. Kuyper vindt overeenstemming tusschen die gevallen van Wortelrot, waarbij op geenerlei wijze iets van zuurstofarmoede of reductie aan te toonen is en de Veenkoloniale haverziekte. Zelfs heeft hij geprobeerd of mangaansulfaat ook hier als geneesmiddel dienst kon doen, maar zonder resultaat.

Dat een of andere parasiet oorzaak van Wortelrot zou zijn, acht Kuyper niet bewezen. EK 28 is een rietvariëteit, welke een goede productie oplevert en daardoor veel is aangeplant, ook op voor haar minder passende gronden, want het blijkt wel, dat EK 28 gevoelig is voor een hoogen grondwaterstand en zoo ook voor wortelrot.

Geerts (1923) deelt daaromtrent nog mede, dat EK 28 op gemengden grond gevoelig is voor Wortelrot en dat de ziekte meestal

optreedt bij 2 à 3 maands riet, wanneer het wortelstelsel sterke wisselingen in het watergehalte doorstaan heeft.

Uit dit overzicht blijkt dus wel, dat hoe het ook zij, het Wortelrot van het Suikerriet in nauw verband staat met den toestand waarin zich de bouwgrond bevindt.

Boomsoorten.

In de litteratuur vindt men voorts besproken een aantal ziekten van verschillende boomsoorten, welke waarschijnlijk eveneens aan zuurstofgebrek in den bodem te wijten zijn. Ook hier is onvoldoende doorlatendheid van den grond de aanleiding van dit gebrekkig toetreden van zuurstof tot de wortels en zijn de ziekteverschijnselen, die van een plant met een slecht wortelstelsel, waartoe dus in de eerste plaats geremde groei van de bovengrondsche deelen behoort.

De, in dit verband, belangrijkste publicaties worden hieronder vermeld:

Mangin (1895, 1896) heeft onderzocht de oorzaak van het slechte gedijen van sommige boomen in de straten en parken van Parijs. Verscheidene rijen boomen blijven n.l. in het voorjaar bij het uitloopen sterk achter in vergelijking met de overige, gezonde boomen. Om dit na te gaan analyseert Mangin de bodemlucht uit de omgeving van de wortels van de zieke en gezonde boomen. Hierbij is reeds op een diepte van 50 cM. een duidelijk verschil waar te nemen in zuurstof- en koolzuurgehalte. Zoo vindt hij bij gezonde exemplaren van *Ailanthus* een normale hoeveelheid zuurstof en koolzuur en bij niet goed uitgeloopen boomen ongeveer 5 % minder O_2 en tot aan 22 % meer CO_2. Ook bij *Iepen* is een dergelijk verschil waar te nemen tusschen normaal uitgeloopen exemplaren en die, welke 15 à 20 dagen te laat uitloopen. De hier volgende tabel toont de waargenomen verschillen.

	zuurstof	koolzuur
Ailanthus		
gezond	± 20,— %	0,9 % — 2,45 %
ziek	13,4 % — 15,75 %	4,30 % — 24,84 %
Iepen		
gezond	± 20,— %	0,78 % — 2,12 %
ziek	14,87 % — 17,72 %	2,83 % — 5,60 %

Mangin concludeert hieruit, dat er een tamelijk belangrijke zuurstofarmoede in den bodem heerscht, waardoor reductieverschijnselen vermoedelijk aanleiding zijn tot het optreden van sulfiden. Deze laatste zouden volgens Mangin den groei van de boomen ongunstig beïnvloeden.

Ewert (1902) bestudeert de oorzaken van den slechten toestand, waarin de kersenboomen op sommige gronden van Opper-Silezië zich bevinden. De boomen hebben een veel zwakkeren groei en geringe diktetoename van den stam, de lange loten zijn slecht ontwikkeld, daarbij komt nog taksterven, scheuren in den bast, onmacht om deze te overwallen en gomvloed. In het voorjaar is het blad matgroen en in het najaar valt het eerder af.

De Zoete Kers (Prunus avium L.), waarom het hier gaat, doet het heel goed op lichten, diepbewerkten grond, maar op zwaren, kleirijken niet. Toevoer van kalk werkt gunstig, niet omdat de boomen aan kalkgebrek lijden, maar omdat de bodem structuurverbetering noodig heeft.

Te hoogen waterstand, ook al stroomt het water, kan de Zoete Kers niet verdragen.

Dit alles wijst ook weer op anaërobe toestanden in den grond van de zieke boomen.

Von Tubeuf (1912) beschrijft de beschadiging van de boomen van de bosschen langs den Rijn, welke in den zomer van 1910 zijn overstroomd. Deze zoetwateroverstrooming bij warm weer, midden in de volle vegetatieperiode, veroorzaakt beschadigingen aan de stambasis. Onder deze omstandigheden kan natuurlijk zuurstofgebrek zich gemakkelijk doen gelden, blijkbaar is plaatselijk het cambium van de ondereinden van de boomen beschadigd.

Bolgewassen.

Een mededeeling in het Weekblad voor Bloembollencultuur geeft aanduidingen omtrent den schadelijken invloed van onvoldoenden luchttoevoer in gronden, waarop bolgewassen geteeld worden.

De Wit (1924) schrijft hierin n.l. over het „van den wortel gaan" van Hyacinthen en Narcissen, hetgeen hij wijt aan de aanwezigheid van sulfiden in den grond. Deze ontstaan door rotting onder afsluiting van de lucht, waarbij zwavelwaterstof ontstaat, dat zich bindt met de zouten uit den bodem. In de slechte plekken

toont hij H_2S aan in den ondergrond, welke ook de typische, slechte kleur heeft. Aan Hyacinthen op water geeft hij één gedeelte wat sulfide, waardoor bij hoogere temperatuur de wortels glazig beginnen te worden, de uiteinden het eerste. Mogelijk is dus hierin de oorzaak van een van den wortel gaan te zoeken.

3. *Proefnemingen met gewijzigde samenstelling van de bodemlucht.*

Over den invloed van het percentage zuurstof en koolzuur in de bodemlucht op de plantenwortels, zijn tot nu toe slechts enkele proeven gedaan, welke zich in hoofdzaak beperken tot het bepalen van verschillen in opbrengst van de betreffende gewassen.

Jentys (1892) voert lucht en lucht met verschillende hoeveelheden koolzuur door den grond, waarin zijn proefplanten gezet zijn. Deze staan in glazen potten, waarin zich in den bodem een gat bevindt, dat een glazen buis doorlaat als toevoerleiding van de gasmengsels. Zijn proefplanten zijn Boonen, Tarwe, Rogge en Lupine. In het algemeen valt er een geringere groei waar te nemen, ook van de wortels, bij de planten, welke met koolzuur (4 en 12 %) behandeld zijn. Het minst gevoelig is de Tarwe.

De bepalingen van het drooggewicht leveren verschillen op. Zoo is bij de Boonen met een percentage van 4 en 5 % geen duidelijk verschil waar te nemen in vergelijking met die, welke zuivere lucht doorgevoerd krijgen, maar bij 12 % koolzuur is het drooggewicht lager. Ook het gewicht van de versche plantendeelen is hier kleiner. De Boonen, aan welke zuivere lucht is toegevoerd, hebben bovendien een grooter watergehalte, dus wordt het vermogen tot water opnemen door koolzuurovervloed geringer.

Onderstaand staatje geeft een overzicht van deze resultaten:

duur van de proef 31 dagen	met lucht	met CO_2 (12 %)
gewicht versche bovengr. plantendeelen	2,935 gr.	2,0681 gr.
drooggewicht van idem	0,3030 ,,	0,2165 ,,
wortels, natgewicht	1,0943 ,,	0,2165 ,,
,, , drooggewicht	0,0626 ,,	0,0396 ,,

De verschillen zijn duidelijk, hoewel de waarde van de (overdreven nauwkeurig opgegeven) cijfers in de derde en vierde decimaal wel niet groot zal zijn.

Jentys meent, dat de door hem waargenomen invloed van een hoog koolzuurgehalte van de bodemlucht, beteekenis heeft bij een te sterke dierlijke bemesting, waarbij zich veel CO_2 ontwikkelt.

Kosaroff (1897) heeft in een publicatie over wateropname van planten o.a. nagegaan welken invloed bodemgassen hebben op de wateropname door de wortels. Hierbij onderzoekt hij de werking van koolzuur, zuurstof en waterstof in verband met de verwelkingsverschijnselen. Verwelking komt door deze invloeden bij de meest uiteenloopende gewassen tot stand. Wolf (1870—72) constateert verwelking bij Gerst en Boonen, wanneer koolzuur in de cultuurvloeistof geleid wordt, terwijl Kossowitsch (1892) hetzelfde vindt bij grondcultures van Erwten, waarbij de wortels in een atmosfeer van 80 % koolzuur gehouden worden.

Beide vinden, dat de planten weer opstijven, wanneer het koolzuur van de wortels verwijderd wordt.

Kosaroff verkrijgt de volgende resultaten:

100 %	koolzuur			geeft verwelking	na	¾—1 uur,
90 %	„	en 10 %	zuurstof	„	„	„ 1—2 uur,
80¾ %	„	en 20 %	„	„	„	„ 2—3 uur,

Dit geldt voor de Boon, Phaseolus multiflorus, terwijl de Tuinboon, Vicia Faba minder gevoelig is en niet zoo vlug verwelkt, n.l. na 3 à 4 uur in plaats van na 1 uur.

De werking van CO_2 berust dus op verminderde wateropname door de wortels en kan door O_2 beperkt worden, maar niet geheel opgeheven. Steeds geeft een dergelijk hoog percentage koolzuur verwelking, ook al is daarbij de normale hoeveelheid zuurstof aanwezig, z.a. die altijd in de atmosfeer voorkomt (20 %).

Zuivere waterstof veroorzaakt geen verwelking, maar beperkt de verdamping door de bladen, waarschijnlijk doordat het met de sapstroom mee omhoog gevoerd wordt en aan de bladweefsels zuurstof onttrekt. Ook koolzuur heeft dezen invloed, maar in een wat sterkere mate. Wat betreft de wortels, heeft zuivere waterstof slechts een zuurstof onttrekkenden invloed. Zoo is dus de verwelkende werking van zuiver koolzuur op de wortels een tweeledige, n.l. belemmering van de wateropname en zuurstofonttrekking aan de wortels.

In 1921 is aan het „Experimental and Research

Station, Cheshunt" een proef genomen met kunstmatige ventilatie van den grond bij Tomaten, welke in een kas gekweekt worden. Daarbij wordt gebruik gemaakt van een stel buizen in den grond, waardoorheen dagelijks twee maal lucht geblazen wordt gedurende telkens een kwartier. Er zijn duidelijk verschillen waar te nemen tusschen deze planten en die, welke niet geventileerd worden. Het blad is beter van consistentie, de bloemen verschijnen eerder en de vruchten zijn een week vroeger rijp. Bovendien zijn de toppen van de planten sterker, en beter resistent tegen de aantasting van Cladosporium fulvum. De opbrengst is 10 % hooger dan van de contrôleplanten.

Ongeveer hetzelfde resultaat levert evenwel een cultuur van Tomaten op, waarbij een buizenstelsel in den grond is aangebracht, dat in open communicatie met de buitenlucht staat. Dit zou dus mogelijk in de praktijk toegepast kunnen worden.

De grootere resistentie tegen schimmelaantasting is vooral een belangrijk resultaat van deze proefneming.

Knight (1924) komt tot overeenkomstige conclusies als Jentys en constateert een hooger drooggewicht bij Maïs, Muurbloem en Chenopodium, wanneer de bodem geventileerd is. In watercultures verkrijgt hij een dergelijk resultaat wanneer hij Elodea als zuurstofbron in de cultuurvloeistof brengt, de koolzuurassimilatie van deze waterplant houdt het zuurstofgehalte op peil.

Dit resultaat stemt geheel overeen met dat van Brizi en Harrison en Aiyer in betrekking tot de wieren van de rijstvelden.

Knight bepaalt verder het CO_2 gehalte van den grond (loam) bij afsluiting van de lucht. Dit stijgt snel en wel tot 1 % in 2 uur en 34 % in 23 dagen. In verband hiermee gaat hij na in hoeverre koolzuur schadelijk werkt en vindt, dat zuiver koolzuur verwelking kan veroorzaken bij Maïs binnen twee dagen. Lagere concentraties geven geen verwelking. Tusschen de lage concentraties van koolzuur 1,8 % en 0,3 % valt geen verschil waar te nemen in het drooggewicht, wel echter wanneer het percentage tot 0,1 verminderd wordt, z.a. bij ventilatie geschiedt.

Uit dit alles blijkt, dat het koolzuur als de schadelijke factor moet worden aangemerkt.

4. *Conclusies uit de „Wortelrot"litteratuur.*

Ziektebeeld.

Het hier gegeven litteratuuroverzicht laat ten duidelijkste zien, hoe in alle publicaties, van welk standpunt uit ook geschreven, steeds een abnormale bodemtoestand aanleiding geeft tot het optreden van een bepaalde combinatie van ziekteverschijnselen.

Het ontijdig afsterven of de te late ontplooiïng van stengel en bladen, vindt zijn oorzaak in een slecht functionneeren van het wortelstelsel, dat door een aantal bodemfactoren ongunstig beinvloed is. Deze factoren zijn: zware, ondoorlatende grond, slechte bodemstructuur, stilstaand water, hooge grondwaterstand, en hooge bodemtemperatuur. Zij kunnen leiden tot zuurstofgebrek en dientengevolge tot reductie van de bodembestanddeelen, terwijl tegelijkertijd het koolzuurgehalte sterk stijgt.

De hierbij optredende gevolgen voor de planten zijn:

wortels:	blijven kort of sterven af, nieuwe wortels ontwikkelen zich dicht onder de oppervlakte, wortelparasieten tasten de ziekelijke wortels aan;
stengels:	groeien niet of onvoldoende, de bloemen blijven steken;
bladen:	verkleuren of sterven plaatselijk af, verwelken, verdrogen of vallen af, naar de soort van bladen, bladschimmels, etc. treden sterker op;
geheele plant:	drooggewicht van alle deelen kleiner, herstel bij gunstiger bodemtoestand.

De verschillende mate, waarin zich deze verschijnselen voordoen, hangt af van hevigheid en duur van den abnormalen bodemtoestand en van de gevoeligheid van soorten of variëteiten.

Uitgangspunt voor het eigen onderzoek.

In praktijk-onderzoekingen is gewoonlijk uitgegaan van een bepaald ziektegeval bij de een of andere cultuurplant, waarna een analyse uitmaakte, welke oorzaken verantwoordelijk gesteld moeten worden voor het optreden van de betreffende ziekte. Men komt

echter beter op de hoogte van de physiologie van de ziekteverschijnselen, wanneer de omgekeerde, synthetische methode wordt toegepast. Volgens deze wordt langs experimenteelen weg de werking van de ziekteoorzaken elk afzonderlijk nagegaan en bepaald op welke wijze de pathologische veranderingen in de plant tot stand komen. Een stelselmatig onderzoek naar de physiologische verschijnselen, welke de besproken abnormale bodemfactoren bij de planten teweeg brengen, ontbrak tot nu toe nog.

Een dergelijk onderzoek is hier ondernomen en daarbij is de vraag gesteld of het ziektebeeld, dat in de practische onderzoekingen beschreven is, ook experimenteel te voorschijn geroepen kan worden door een gewijzigde samenstelling van de bodemlucht. Wanneer het gelukt door den een of anderen invloed, dergelijke ziekteverschijnselen te doen optreden, mag daaruit evenwel nog niet geconcludeerd worden, dat ook in de praktijk deze invloed de werkelijke en eenige oorzaak is van de onvoldoende groei en het ontijdig afsterven. Men moet daarbij niet uit het oog verliezen, dat de zieke plant bovengronds eenzelfde uiterlijk kan vertoonen, onverschillig of de beschadiging veroorzaakt wordt door een aantasting van parasieten of door een chemischen of physischen invloed.

Beteekenis van een ziektebeeld.

De keuze van een bestrijdingsmiddel kan dus niet alleen berusten op conclusies, afgeleid uit het uiterlijk ziektebeeld. Hierin is b.v. de oorzaak van de negatieve uitkomst gelegen van de behandeling met mangaansulfaat van den bodem, door Kuyper (1923) bij de aan aëroob Wortelrot lijdende suikerrietplanten toegepast. De overeenkomst van dit Wortelrot met de Veenkoloniale haverziekte heeft hem n.l. tot deze proefneming gebracht. Deze gelijkenis in uiterlijk ziektebeeld behoeft echter nog niet haar oorsprong te vinden in eenzelfde ziekteoorzaak. Wel moeten de inwendige verstoringen van de processen in de plant voor beide ziekten als gelijksoortig beschouwd worden, waardoor de overeenstemming in ziektebeeld tot stand komt.

E. Hiltner (1924) heeft een inzicht gegeven in het verband tusschen het optreden van de Veenkoloniale haverziekte (Dörrfleckenkrankheit) en de abnormale wortelwerkzaamheid, tengevolge van den ongunstigen bodemtoestand. Volgens hem is de

oorzaak van de haverziekte gelegen in het opnemen van een te groote hoeveelheid minerale voedingszouten door de wortels in vergelijking tot de hoeveelheid koolhydraten, welke door het blad gevormd wordt. De werking van het mangaan berust n.l. op het herstellen van het evenwicht tusschen zout-opname en koolzuurassimilatie, want het is gebleken, dat de mangaanbehandeling vervangen kan worden door een kunstmatige verhooging van de koolzuurassimilatie. Toevoer van meer CO_2 of van meer licht kan de haverziekte doen verdwijnen. Wanneer de assimilatie maar sterk genoeg is, is de mangaan-behandeling geheel overbodig. Hiltner meent, dat de regel van het evenwicht tusschen koolzuurassimilatie en opname van minerale stoffen van algemeene geldigheid is en spreekt van een „Kohlensäure-Minerallstoff-Gesetz".

Het aëroob Wortelrot, waarbij de planten een slecht wortelstelsel hebben, zal volgens Hiltner's theorie veroorzaakt worden door een te geringe opname van voedingszouten en een daaraan onevenredig hooge koolhydraatvorming. Hier wordt het evenwicht dus juist in omgekeerden zin verstoord als bij de Veenkoloniale haverziekte. Maar omdat het in beide gevallen toch berust op de verstoring van het zèlfde evenwicht, kunnen de gevolgen in soortgelijke ziekteverschijnselen tot uiting komen.

De zoutopname is bij het Wortelrot reeds minimaal en mag dus niet nog sterker verminderd worden door mangaan.

Volgens deze overwegingen is dus van het toepassen van mangaan ter bestrijding van aëroob Wortelrot bij het Suikerriet geen succes te verwachten.

De Ontginningsziekte (Hudig en Meijer, 1926), welke voorkomt op gronden met zure humus, geeft echter veel méér den indruk een ziekte te zijn van overeenkomstigen oorsprong als aëroob Wortelrot. Daarbij ondervinden de wortels een schadelijken invloed van zwart heideveen en zal, volgens Hiltner's theorie, ook hier een te geringe zoutopname tot het optreden van de ziekte leiden. De bestrijdingsmiddelen van Hudig wijzen in deze richting, n.l. het in den grond brengen van $CuSO_4$ en van huisvuil. Dit werkt vermoedelijk gunstige bacterieele omzettingen in de hand, waardoor de wortels weer in de gelegenheid gesteld worden normaal te functionneeren. Bij nauwkeuriger vergelijking blijkt zelfs, dat de ziektebeelden van Ontginningsziekte en Wortelrot het meest op

elkaar gelijken en dat de Veenkoloniale haverziekte tegenover deze beide gesteld kan worden.

Het is dus niet gerechtvaardigd enkel en alleen uit een gelijkenis tusschen ziektebeelden tot een zelfde ziekteoorzaak te besluiten.

Doel van dit onderzoek.

Het hier ten doel gestelde onderzoek zal nu moeten gaan over den invloed van de gewijzigde bodemlucht op de plantendeelen. Daarbij sluit zich aan het nagaan van de verschillen in gevoeligheid van soorten of variëteiten voor deze schadelijke werkingen.

Voor de resistente gewassen, waartoe de meeste moerasplanten behooren, moet de vraag beantwoord worden op welke wijze zij in staat zijn hun wortels van zuurstof te voorzien.

HOOFDSTUK II.

DE INVLOED VAN GEWIJZIGDE SAMENSTELLING VAN DE BODEMLUCHT.

1. *Methode en Materiaal.*

Het kweeken van de proefplanten in lampeglazen.

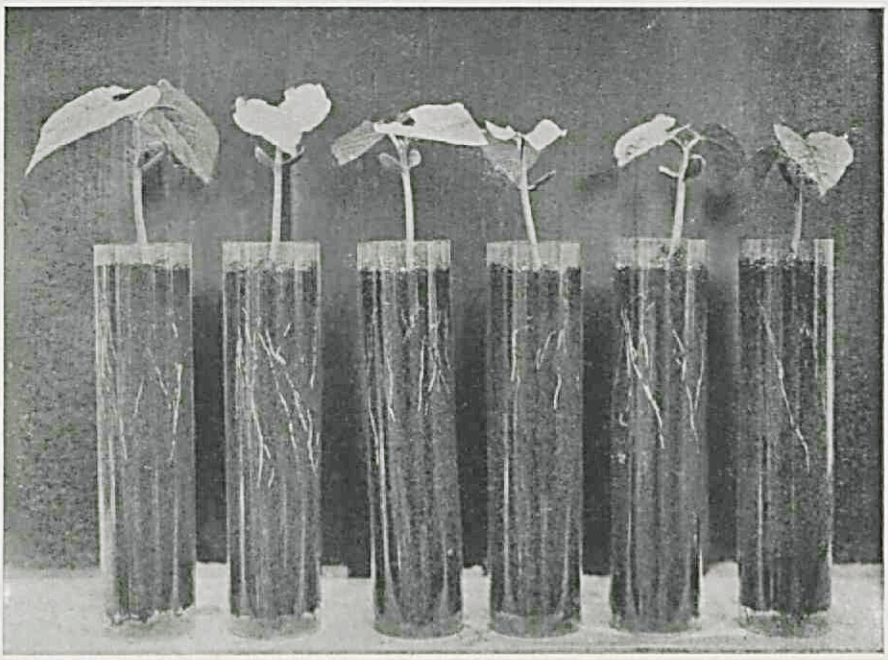
De bestudeering van wortels en wortelziekten in grond levert bezwaren op wanneer men daartoe de wortels uit moet graven, omdat de fijnste détails dan meestal verloren gaan. Laat men echter de wortels langs een glazen wand groeien, zoo kan men gedurende de geheele ontwikkeling zonder verder ingrijpen tal van waarnemingen doen. Reeds Sachs (1860—'93) paste deze methode toe door gebruik te maken van bakken, waarvan twee wanden uit glas bestonden en een schuin voorover hellenden stand hadden. De wortels kwamen daardoor van zelf tegen het glas te groeien, dankzij hun vertikaal gerichte ontwikkeling. Deze methode is vooral geschikt tot het nagaan van hoofd- en zijwortels van kiemplanten, waartoe Sachs haar ook gebruikte. Voor het kunstmatig teweeg brengen van wortelziekten zijn deze bakken echter minder geschikt. Ze zijn te omvangrijk en te onhandelbaar om in groot aantal gebruikt te worden, terwijl het in den grond brengen van ziekteverwekkende agentia niet gemakkelijk uit te voeren is. Ook heeft men zich wel bediend, bij wijze van bloempotten, van glazen vaten van uiteenloopenden vorm. Maar deze missen alle voordeelen, welke een gewone aarden pot voor de gunstige ontwikkeling van een

plant biedt. Overtollig water kan niet wegvloeien en blijft op den bodem tusschen de gronddeeltjes staan, zoodat toetreding van zuurstof in het onderste gedeelte van het vat bemoeilijkt wordt en ongewenschte omzettingen de plantenwortels schade toebrengen. Om dit te voorkomen, maakte Sachs onder in de door hem gebruikte glazen potten een opening. Beter nog en vooral eenvoudiger kan men zich bedienen van glazen cilinders, welke van onderen open zijn. Doelmatig zijn als zoodanig te gebruiken rechte lampeglazen voor gasgloeilicht, welke een hoogte hebben van 20 c.M. en 5 c.M. wijd zijn. (Zie figuur 1 en 2).

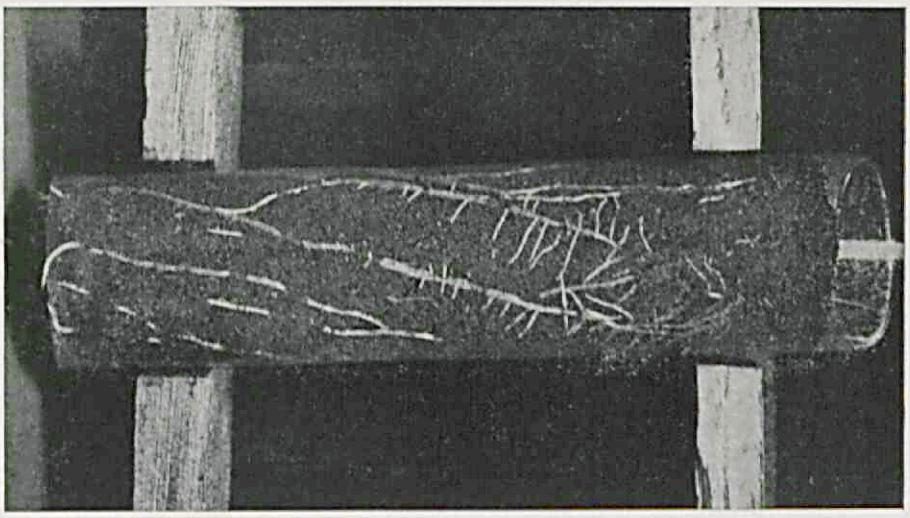
De lengte van 20 c.M. verschaft aan de planten een zeer geschikte gronddiepte, terwijl de betrekkelijk geringe wijdte een spoedig verschijnen van de wortels tegen den glazen wand mogelijk maakt. De grondsoort, welke zich het best leent tot het vullen van deze glazen, is de fijnste soort zwarte bladgrond, zooals die voor potcultures gebruikt wordt. Bij een middelmatige vochtigheid van dezen grond kan men door licht aandrukken een zekere adhaesie aan het glas doen ontstaan, zoodat de grond niet meer uit de cilinder valt. Zoo kan gedurende het opkweeken van de proefplanten het ondereinde van de glazen open blijven, hetgeen een belangrijk voordeel beteekent boven het gebruik van glazen potten, welke van onderen gesloten zijn. Hierdoor is een uitstekende ventilatie en drainage van den bodem verzekerd, temeer daar de bladgrond een goede kruimelstructuur bezit. Wanneer per glas één plant van middelmatige grootte gekweekt wordt, dan geeft het zoo geboden volume bladgrond voldoende voedsel aan de plant om deze tot volledige ontwikkeling te doen komen.

Dankzij deze methode is men in de gelegenheid op elk gewenscht oogenblik den toestand van het wortelstelsel na te gaan en door de gemakkelijke hanteerbaarheid van de glazen zelfs in staat de wortels en de wortelharen te bekijken onder een preparreermicroscoop. Niet alleen het wortelstelsel, maar ook de toestand van den grond is goed te contrôleeren, zoo kan men b.v. aan de kleur van de aarde constateeren of deze nog voldoende vocht bevat.

Een voordeel, waarvan bij deze proefnemingen vooral profijt getrokken is, is ten slotte de gemakkelijke wijze waarop gassen in den grond geleid kunnen worden. Op de ondereinden van de glazen kunnen daartoe rubberkurken gezet worden, welke doorboord zijn



Figuur 1.
Boonen in lampeglazen gekweekt.
(14 dagen oud).



Figuur 2.
Lampeglas van nabij gezien, met wortels van een Boon.
(1 maand oud).

en glazen buisjes doorlaten. Deze buisjes doen dienst als toevoerleiding van de gassen, waaraan de wortels blootgesteld worden en zijn daarvoor door middel van caoutchouc slangen met de gasontwikkelingstoestellen verbonden (figuur 3).

Alle planten, voor deze proefnemingen gebruikt, zijn op deze wijze gekweekt. Tijdens het opkweeken van de planten staan de glazen in partijen van ong. 30 stuks in kisten van 20 c.M. hoogte, op rijen, welke door houten tusschenschotten van elkaar gescheiden zijn. De wortels zijn zoodoende tegen direct zonlicht beschermd, ze staan evenwel niet in volkomen duisternis, wat geen bezwaar oplevert, aangezien niet één van de proefplanten negatieve phototropie van de wortels vertoont. Steeds ontwikkelen de wortels zich in sterke mate tegen den glazen wand, zelfs opvallend sterker dan binnen in de cilinder.

Gegevens omtrent de proefplanten.

De planten, welke zijn gebruikt voor de proeven met lampeglazen, zijn de volgende:

Phaseolus vulgaris nanus L. ...	Stamboon, var. Heinrichs reuzen bonte.
Beta vulgaris Rapa Dum.	Roode Biet, var. Non plus ultra (kroot).
Crocus vernus All.	Crocus, var. Albion.
Tulipa Gesneriana L.	Tulp, var. Duc. van Tholl, Cochenille.
Hyacinthus orientalis L.	Hyacinth, var. La Grandesse.
Mahonia aquifolium Nutt.	Hulstberberis.
Ligustrum vulgaris L.	Liguster.
Pinus silvestris L.	Grove Den.
Ulmus campestris L.	Iep.

Alle planten zijn opgekweekt in de experimenteerkas van Cantonspark te Baarn, bij een temperatuur, welke dagelijks schommelt om de 20° C. In het stadium van ontwikkeling, waarbij een flink aantal jonge wortels tegen het glas te zien komt, worden de planten gebruikt voor de proefnemingen. Daarvoor worden die planten uitgezocht, welke een goedgezond en krachtig wortelstelsel heb-

ben gevormd. Voor zoover de planten uit zaad worden opgekweekt, worden zij eerst in bloempotten met zwarten bladgrond uitgezaaid en pas daarna in de lampeglazen geplant. Dit is het geval met de Boon, Roode Biet en Den. Alle overige planten komen direct in de glazen, en wel Crocus, Tulp en Hyacinth als bol, terwijl Mahonia, Liguster en Iep in den vorm van uiterst kleine struikjes geplant worden. De laatsten zijn van kweekers betrokken, Mahonia en Liguster als tweejarige zaailingen en de Iepjes als kleine afleggers.

Over de verschillende planten afzonderlijk moge hier nog een enkele opmerking volgen.

De *Boonen* worden ongeveer een week na de uitzaaiïng in de lampeglazen overgebracht, daarvoor worden uitgezocht de goedgezonde en krachtig ontkiemde exemplaren. Omstreeks 14 dagen later zijn de wortels zoo ver ontwikkeld, dat ze voor de proefnemingen geschikt zijn. Het wortelstelsel ontwikkelt zich op de volgende wijze: in de eerste week groeit de kiemwortel zonder vertakking sterk in de lengte, daarna verschijnen de zijwortels, welke door hun schuin omlaag gerichte groei al spoedig de glazen wand bereiken. De hoofdwortel doorloopt gewoonlijk den bladgrond van het lampeglas zonder tegen het glas zichtbaar te worden. In dit stadium ontplooien zich ook de bovengrondsche deelen van de plant. De zijwortels zijn over hun geheele lengte bezet met wortelharen, welke in het leven blijven zoolang de zijwortels nog onvertakt zijn. Deze laatste dringen vrijwel even diep in den grond als de hoofdwortel, zij krijgen ongeveer de lengte van de grondzuil van het glas, dus ± 15 c.M. Weer omstreeks een week later, dus 3 weken na de uitzaaiïng, verschijnen de zijwortels van de tweede orde. Dit is het stadium, waarin de planten worden gebruikt voor de proefnemingen.

De planten van de *Roode Biet* worden op dezelfde wijze behandeld als de Boonen. In 3 à 4 weken zijn zij zoo ver gegroeid, dat er een behoorlijke hoeveelheid wortels tegen het glas zichtbaar is. Ook hier is dan de hoofdwortel midden door het lampeglas gegroeid, terwijl de zijwortels en hun vertakkingen een fijn netwerk tegen den glazen wand vormen. De wortels zijn in jongen toestand paarsrood van kleur, op lateren leeftijd verbleekt deze heldere kleur tot meer wijnrood. De bietenwortels zijn veel dunner dan die van de Boonen, maar de wortelharen zijn duidelijk langer. De

uiterste worteltoppen en de wortelharen zijn ongekleurd en eenigszins doorschijnend.

De *bolgewassen* leenen zich zeer goed voor een cultuur in lampeglazen. Na het planten van de bollen in de glazen worden zij in het donker gehouden, totdat de wortels goed zichtbaar zijn. Daarna krijgt de plant gelegenheid om in het licht haar blad gedeeltelijk te ontwikkelen om vervolgens bij de proeven dienst te doen. De wortels blijven steeds onvertakt; *Crocus* en *Tulp* maken dunne wortels zonder wortelharen, terwijl de *Hyacinth* dikke wortels krijgt, welke bezet zijn met korte wortelharen. De wortels van de Crocus bereiken geen groote lengte, zij komen gewoonlijk niet veel verder dan het midden van de grondzuil. Tulp en Hyacinth daarentegen vormen veel langere wortels, welke de geheele lengte van het lampeglas beslaan. De kleur van de wortels dezer bolgewassen loopt eenigszins uiteen, die van de Tulp zijn glazig, bij Crocus en Hyacinth zijn ze ondoorschijnend wit, de hyacinthenwortels maken door hun dikte en door de wortelharen evenwel een nog witter indruk dan die van de Crocus, maar ook bij deze beide zijn de uiterste topjes eenigszins glazig.

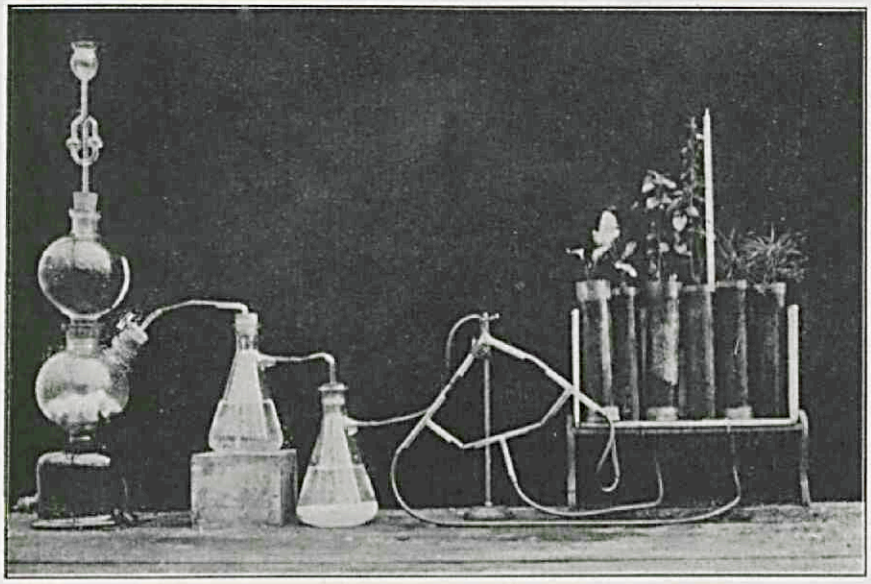
Van de *houtgewassen* maakt de *Liguster* het dichtste wortelnet, dat bestaat uit witte wortels met weinig wortelharen. *Mahonia* ontwikkelt helder gele, doorschijnende wortels, welke zich niet zoo sterk vertakken. De *Grove Den* heeft veel tijd noodig voor het verkrijgen van een eenigszins rijk vertakt wortelstelsel, zoodat de zaailingen eerst na een jaar voor proefnemingen in aanmerking komen. Het grootste gedeelte van de wortels is donkerbruin van kleur, alleen de worteltoppen, welke in groeiende toestand verkeeren, zijn wit. Op de korte zijworteltjes vindt men in dat stadium wortelharen, later, in de rustperiode worden deze wortels dikwijls door mykorrhiza-mycelium omsponnen. De proeven zijn alleen beperkt gebleven tot die planten, welke nog geen mykorrhiza-ontwikkeling vertoonden. Wat de *Iep* betreft, deze maakt een middelmatige hoeveelheid witgekleurde wortels met korte wortelharen. Het uitloopen van het blad begint niet voor dat de wortels zich ontwikkeld hebben.

De opstelling van de proeven.

Tijdens de proefnemingen worden de lampeglazen naast elkaar

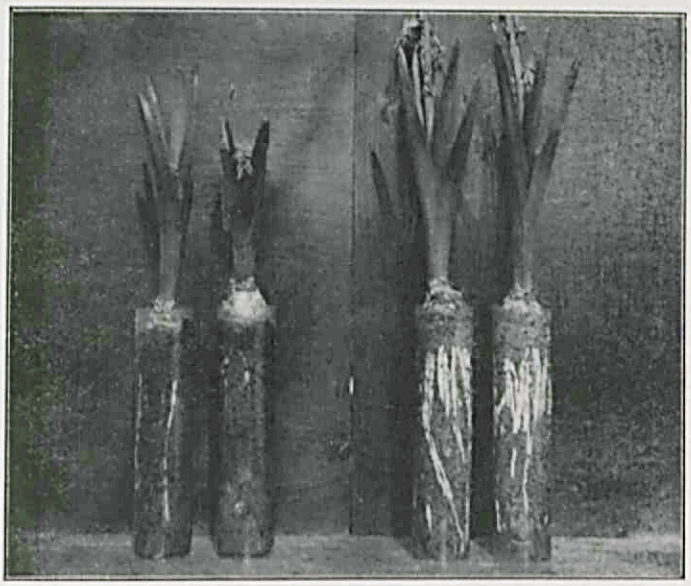
geplaatst op houten rekjes, welke 6 glazen kunnen bevatten (zie figuur 3 en 8). De proefplanten staan om en om met de contrôleplanten, teneinde ze zooveel mogelijk aan gelijke omstandigheden bloot te stellen. De rekjes zijn van een bijzonderen, uitermate geschikten vorm, waarin de glazen worden omsloten door 4 houten wandjes, waarvan de voorste weggenomen kan worden ter bezichtiging van de wortels. Zoodoende zijn ook hier de glazen tegen direct zonlicht beschermd. Onder elk glas is een opening in het rekje, waardoor de toevoerleiding voor het toe te dienen gas gestoken kan worden.

De gassen, waarmee geëxperimenteerd is, zijn: CO_2, H_2, H_2S, HCl en NH_3. Koolzuur, waterstof en ook zwavelwaterstof worden bereid in Kipp-toestellen, door daarin zoutzuur in aanraking te brengen met resp. wit marmer, zink en zwavelijzer. Vóór deze gassen in de lampeglazen geleid worden, passeeren zij eenige waschfleschjes ter zuivering. Ammoniak, zoutzuur en in sommige gevallen zwavelwaterstof, worden toegediend door een luchtstroom uit een aspirator te leiden door een waschfleschje met een sterke oplossing van een van deze gassen. Deze waschfleschjes doen tevens dienst bij de regeling van de snelheid, waarmee de gassen door de glazen gevoerd worden. Door het aantal gasbellen, dat per minuut passeert, te tellen, kan de snelheid van de gasstroom gecontrôleerd worden. Daarbij wordt gezorgd, dat de lange buis van het waschfleschje steeds uit glazen buis van dezelfde binnenwijdte (0,5 cM.) vervaardigd wordt, terwijl het vloeistofniveau steeds op dezelfde hoogte boven het ondereinde van deze buis gehouden wordt. De gasbellen zijn op deze wijze gelijkmatig van grootte en hun aantal geeft een voldoende maatstaf voor de doorgeleide hoeveelheid gas. Met een klemkraan op het slangetje, dat naar een lampeglas voert, wordt de snelheid van het gas geregeld, welke b.v. op 30, 60 of 120 gasbellen per minuut gesteld wordt. Rekent men één gasbel op $\frac{1}{8}$ c.M., terwijl uit bepalingen is gebleken, dat het luchtvolume in den grond van 1 lampeglas $\pm$ 100 c. c.M. bedraagt, dan zijn er dus 800 gasbellen noodig om een glas met het gas te verzadigen. Bij een snelheid van 30 gasbellen per min., is dit dus bereikt in $^{800}/_{30}$ of $26^2/_3$ minuut. In een half uur tijds kan dan de in den bodem aanwezige hoeveelheid gas vervangen zijn door het versch toegevoerde gas.



Figuur 3.

Wijze waarop koolzuur uit het Kipp-toestel naar de lampeglazen wordt geleid. (De voorwand van het rekje is voor het maken van de foto weggenomen).



Figuur 4.

De uitwerking van koolzuur op Hyacinthen, links twee behandelde, rechts twee onbehandelde exemplaren.

2. *Koolzuur.*

De behandeling van de wortels met koolzuur.

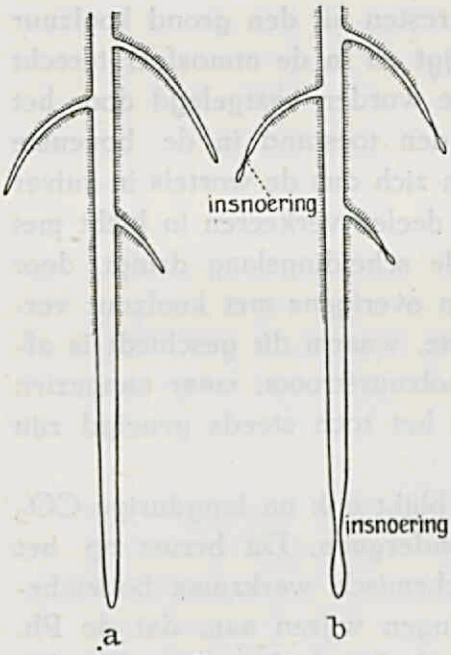
Het koolzuur, dat zich in het Kipp-toestel ontwikkelt uit wit marmer en zoutzuur, wordt geleid door twee waschfleschjes met een sterke soda-oplossing. Hierin wordt het koolzuur gezuiverd van meegevoerd zoutzuur, dat uit de soda ook nog koolzuur vrij maakt. De aldus gereinigde koolzuurstroom komt nu onder in het lampeglas en gaat door den bladgrond langs de holten tusschen de bodemdeeltjes om ten slotte uit het open boveneinde te ontwijken. Het koolzuur verspreidt zich dan in de atmosfeer en kan daar nog van nut zijn voor de assimilatie van de groene deelen van de plant. Op deze wijze is eenigszins geïmiteerd de natuurlijke toestand, waarbij uit de organische resten uit den grond koolzuur wordt ontwikkeld, wat daaruit opstijgt en in de atmosfeer terecht komt om weer als organische stof te worden vastgelegd door het groene plantendek. Afgezien van den toestand in de bovenste grondlaag in het lampeglas, bevinden zich dus de wortels in zuiver koolzuur, terwijl de bovengrondsche deelen verkeeren in lucht met een klein percentage koolzuur. In de scheidingslaag dringt door diffusie lucht en dus zuurstof in den overigens met koolzuur verzadigden grond naar binnen. De mate, waarin dit geschiedt is afhankelijk van de snelheid van de koolzuurstroom, maar aangezien koolzuur zwaarder is dan lucht, zal het toch steeds geneigd zijn in het glas te blijven hangen.

De zuurgraad van den bladgrond blijkt ook na langdurige CO_2 doorleiding weinig verandering te ondergaan. Dit berust op het sterk bufferend vermogen van de chemisch werkzame bodembestanddeelen. Colorimetrische bepalingen wijzen aan, dat de Ph. nabij het neutrale punt blijft en hier slechts daalt tot een Ph. 6,8. De normale, onbehandelde bladgrond is steeds neutraal, gemiddelde Ph. 7,0. Aan een schadelijke werking op de plantenwortels van een dergelijke afwijking in Ph. (0,2), kan niet gedacht worden, want reeds in gezonden tuingrond zijn zulke verschillen waar te nemen.

De verschijnselen door koolzuur teweeg gebracht.

De eerste waarnemingen omtrent de inwerking van koolzuur op de wortels zijn gedaan bij de *Boon* (Stamboon, var. Heinrichs reuzen bonte). De behandelde exemplaren vertoonen de volgende ziekteverschijnselen:

a. na doorleiding van koolzuur gedurende ca. 12 uur wordt een *beschadiging van de worteluiteinden* waargenomen. Hiervoor is een snelle stroom noodzakelijk, d.w.z. de bodematmosfeer moet ca. 100 % koolzuur bevatten om een uiterlijk zichtbare beschadiging teweeg te brengen (figuur 5).



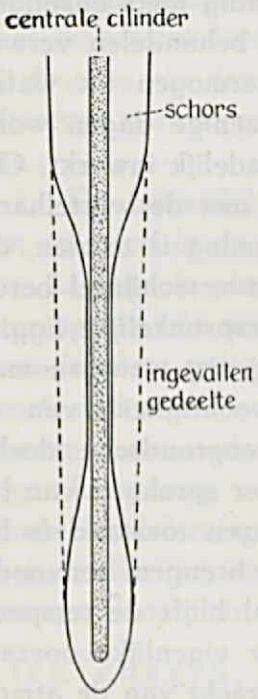
Figuur 5.
Schema van de worteltop-insterving, veroorzaakt door Koolzuur. (Boon)
a. gezonde wortel,
b. beschadigde wortel.

Ook een stilstaande koolzuuratmosfeer, welke verkregen wordt door afsluiting van het lampeglas met paraffine, veroorzaakt eenzelfde worteltopbeschadiging. Hier wordt ook waargenomen, dat de opnieuw uitloopende wortels eveneens beschadigd worden. Van een aanpassing aan de veranderde omstandigheden is dus geen sprake.

De beschadiging van de worteluiteinden bestaat in een geleidelijke insnoering vlak achter de worteltop, waardoor deze een knotsvormig uiterlijk verkrijgt. (Zie fig. 6). Tevens treedt er een melkwitte verkleuring op van de onder normale omstandigheden meer doorschijnend witte worteluiteinden. Het ingesnoerde gedeelte is juist de zône, waarvan bekend is, dat zij de grootste lengtegroei heeft. Dientengevolge vertoont zich deze zône als een ineengevallen gedeelte, hetwelk anatomisch neerkomt op een ineenvallen van de schors, zoodat de

wortel op deze plaats een dikte verkrijgt, welke weinig grooter is dan die van de centrale cilinder.

Het oudere, meer basale gedeelte en de uiterste top groeien niet zoo sterk en worden dan ook nog niet beschadigd. Deze deelen zijn tevens chemisch-physiologisch verschillend. Went (1896) heeft dit aan de wortels van Suikerriet onderzocht en vindt een duidelijk onderscheid tusschen deze zônes, wat betreft de verdeeling van eiwit (uiterste top) en glucose (sterkst groeiende deel). Waarschijnlijk zal men bij een boonenwortel iets dergelijks kunnen verwachten, zoodat de beschreven insterving uit de physiologische gesteldheid van de wortel begrijpelijk wordt. Het sterkst groeiende gedeelte verschilt in dit opzicht van de uiterste top en van de oudere zônes, waardoor het 't gevoeligst is voor koolzuur. De plaats, waar celstrekking tot stand komt en waar vooral koolhydraten opgehoopt zijn, heeft het meest van koolzuur te lijden. De uiterste top, waar celdeeling plaats vindt en eiwitten gevormd worden voor den opbouw van nieuwe cellen, blijkt, evenals het rustende wortelgedeelte, eerst na eenigen tijd de schadelijke gevolgen van het koolzuur te ondervinden.



Figuur 6.
Wijze waarop de worteltop-insterving tot stand komt. (De oude wortelvorm is door stippellijnen aangegeven).

Naarmate de behandeling voortgaat, wordt ook het overige deel van de wortels beschadigd: de schors valt ineen en verdroging volgt. Dit proces verloopt van de jongere naar de oudere deelen. De dunne wortels verdrogen het eerst, de dikke houden het het langst uit. Wanneer men de koolzuurbehandeling staakt, komen er uit deze dikke wortels weer nieuwe te voorschijn, en wel meer speciaal aan de basale gedeelten. Laat men op deze wijze de plant zich weer herstellen, dan ontstaat er een wortelstelsel, dat het typische wortelrotbeeld vertoont, n.l. een oppervlakkig stel met nog gezonde wortels en een kwijnend of afgestorven stel in de diepere gedeelten. De worteluiteinden herstellen zich nooit.

De gevoeligheid van de wortels voor koolzuur is grooter naarmate de temperatuur hooger is, voor de worteltopbeschadiging is een temperatuur van gemiddeld 20° C. noodig. Bij lager temperatuur vindt geen worteltopbeschadiging plaats. Dit is zeer begrijpelijk, daar vooral de Boon voor haar ontwikkeling een hooge temperatuur noodig heeft en de beschadiging er juist een is van de sterkst groeiende deelen van de worteltop. De invloed van de temperatuur is evenwel niet verder onderzocht.

b. Gelijktijdig met het afsterven van de overige wortelgedeelten, hetgeen plaats heeft nà de worteltopbeschadiging, wordt ook het *te gronde gaan van de wortelharen* waargenomen. In de eerste dagen van de koolzuurbehandeling is er uitwendig niets bijzonders aan de wortelharen te zien. Uit de hierna te behandelen verwelkingsverschijnselen blijkt evenwel, dat hun vermogen tot wateropnemen al spoedig toch verloren gaat. Na eenige dagen wordt ook uitwendig zichtbaar, dat het koolzuur schadelijk inwerkt. Oppervlakkig beschouwd lijkt er niets bijzonders met de wortelharen gebeurd te zijn, maar bij nauwkeurige waarneming is te zien, dat ze tot dunne draadjes inéén gevallen zijn. Het verschijnsel berust op verdroging, waarbij de wortelharen hun oorspronkelijke ligging behouden. Aantasting door parasieten is hierbij niet waargenomen.

c. Bij hooge temperatuur en bij geringe vochtigheid van de kas-atmosfeer wordt *verwelking* van de bovengrondsche deelen waargenomen. Deze treedt reeds op nog voor er sprake is van beschadiging van wortels of wortelharen. In dezen toestand is het dan ook mogelijk de plant geheel tot herstel te brengen, eenvoudig door de koolzuurbehandeling te staken, ook al blijft de temperatuur hoog. Hieruit blijkt, dat het koolzuur de eigenlijke oorzaak van de verwelking is en niet de uitdrogende kracht van de atmosfeer. Het vermogen tot wateropnemen door de wortelharen is tijdelijk opgeheven door de hooge koolzuurconcentratie van de bodemlucht. Hoewel de verwelking niet aan een bepaalde temperatuur gebonden is, bedraagt deze hièr gewoonlijk tijdens de verwelking omstreeks 30° C., terwijl de daaraan tegengesteld loopende vochtigheidsgraad laag is.

De verwelking heeft zeer vlug plaats, hetgeen afhankelijk is van de snelheid waarmee het koolzuur doorgeleid wordt. Bij een snelheid van 30 gasbellen per minuut heeft de verwelking plaats in

één uur en bij 120 per minuut in een half uur. In het laatste geval kan het koolzuurgehalte van de bodemlucht op 100 % gesteld worden.

d. Is de wateropname maar iets geringer dan de transpiratie, dan kan midden op den dag de zoo bekende *slaapstand* van de Boon verkregen worden door de koolzuurbehandeling van de wortels. Ook na herstel van een verwelking blijven dikwijls de bladen in dezen hangenden stand.

e. Bij voortgezette behandeling van de wortels met koolzuur na de worteltopbeschadiging, wordt het *eerste bladpaar geel* en valt na eenigen tijd af. De slechte functionneering van de wortels is hiervan de oorzaak. Het verschijnsel doet zich eveneens voor, wanneer de toestand van den grond op andere wijze ongunstig is, b.v. bij droogte van den bodem. Het geheel komt neer op een vervroegd afsterven van de oudere bladeren, welke het verst in ontwikkeling zijn.

f. De behandeling met koolzuur heeft niet alleen tot gevolg een *stilstand in de groei* van de wortels, doch ook één in de groei van de geheele plant. Zoolang er koolzuur doorgeleid wordt is er geen sprake van een belangrijke groei van stengel en bladen. Geeft men de plant gelegenheid tot herstel, dan zet de groei zich weer voort, nadat er nieuwe wortels gevormd zijn uit de nog niet afgestorven boveneinden van de oude wortels.

g. Langdurig voortgezette behandeling veroorzaakt ten slotte *algeheele afsterving*. Het langst in leven blijven stengel- en wortelbasis, welke nog na een zeer sterke beschadiging van de plant tot nieuw uitloopen in staat zijn.

Ziektebeeld van de Boon.

Indien men nu veronderstelt, dat in een bouwgrond de ventilatie onvoldoende is, b.v. wanneer ten gevolge van dichtslaan van den bodem de uitwisseling van gassen met de atmosfeer verhinderd wordt, dan zal daarin een ophooping plaats hebben van koolzuur, dat uit de organische resten vrij komt.

Waren nu op zulk een grond stamboonen geplant, dan zullen de wortels onder een acute beschadiging door koolzuur gaan lijden, waarbij zich naar de voorafgaande gegevens, in het kort, het volgende ziektebeeld zal vertoonen:

De planten hebben een neiging tot spoedig verwelken. Voor zoover er geen verwelking plaats heeft, kunnen de bladen over dag reeds den slaapstand aannemen. De groei van de planten staat vrijwel stil, en de kleur is niet heldergroen, maar gelig, doordat de eerste bladparen zich vroegtijdig geel kleuren. Later vallen deze bladen af.

Haalt men de planten uit den grond, dan blijken de wortels, althans aan de uiteinden, afgestorven te zijn. Gezonde worteltoppen zijn niet of nauwlijks aanwezig. De wortelharen verkeeren in slechte conditie.

Wanneer de toestand van den grond niet verbeterd wordt, zullen de planten ten slotte geheel te gronde gaan, te meer daar parasieten dan een goede kans krijgen zich op de ziekelijke deelen te ontwikkelen, z.a. blad- en wortelschimmels (zie hieronder, bij de Thielavia-infectie).

Wordt de grond echter bijtijds losgemaakt, zoodat ventilatie opnieuw mogelijk is en toetreding van lucht weer plaats kan vinden, dan kunnen de planten zich herstellen. Zij ontwikkelen in den los gemaakten grond een nieuw wortelstelsel uit de nog niet gestorven basale gedeelten van de oude wortels. De bovengrondsche deelen kunnen dan hun groei weer voortzetten. Toch blijven zulke planten, tenminste in den eersten tijd, gevoelig voor sterke wisselingen in de weersgesteldheid. Plotseling invallende droogte kunnen zij slecht doorstaan, omdat het wortelstelsel nog klein is en weinig diep gaat.

Verminderde resistentie tegen Thielavia-infectie.

Afzonderlijk moet nog besproken worden een geval van infectie door *Thielavia basicola Zopf.* op de wordtels van Stamboonen.

Van 5 planten worden 2 exemplaren voor contrôle onbehandeld gelaten en de 3 overige op verschillende wijze met koolzuur bewerkt. Van deze 3 planten wordt het eerste lampeglas gevuld met koolzuur en daarna afgesloten door paraffine. Het tweede exemplaar ontvangt een langzame koolzuurstroom en het laatste een stroom van een mengsel lucht en koolzuur in de verhouding van 3 : 2, toegevoerd uit een aspirator. Doordat de proef in het najaar genomen wordt en de temperatuur gemiddeld slechts 15 graden

bedraagt, is de groei van de wortels langzaam. Wortelbeschadiging treedt dientengevolge niet op en daarom worden na een week de koolzuurbehandelingen gestaakt. Toch blijkt, weer een week later, bij het nogmaals bekijken van de wortels, dat er wel degelijk verschil is ontstaan tusschen deze wortels en die van de contrôleplanten. Op de oude wortels hebben zich aantastingen van Thielavia ontwikkeld, waarvan bij de contrôleplanten niets te bespeuren valt. De resistentie van de met koolzuur behandelde wortels is dus sterk verminderd, zoodat de schimmel kans heeft gezien parasitair te worden. In gelijke mate heeft zich de Thielavia ontwikkeld op de verschillend behandelde boonenwortels. Blijkbaar is de wijze van behandeling niet van grooten invloed. De Thielavia ontwikkelt zich speciaal op de oude wortelgedeelten, waarvan de groei reeds is opgehouden. De in rust verkeerende wortels, die van koolzuurbeschadiging het minst te lijden hebben, zijn dus juist voor Thielavia-infectie extra vatbaar.

Omtrent de Thielavia kan nog worden opgemerkt, dat deze schimmel waarschijnlijk steeds in den bladgrond van Cantonspark aanwezig is. Toch heeft zij in geen van de andere gevallen de boonenwortels weten aan te tasten. Alleen bij oude of ziekelijke boonen, welke reeds afgedankt zijn voor de proeven, ziet men soms de met het bloote oog duidelijk waarneembare, bruine plekken op de wortels. Een sterke parasiet is de Thielavia dus niet voor de Boon, en de vraag rijst nu of zij misschien bijzonder goed in staat is in een koolzuuratmosfeer te blijven leven en zelfs verder te groeien, waardoor ze een voorsprong op de wortels zou krijgen. Daarom is een reincultuur van Thielavia, in een speciale kolf op kers-agar gekweekt, blootgesteld aan de inwerking van een koolzuurstroom. Deze behandeling is drie weken lang voortgezet en de Thielavia blijft zich in dien tijd langzaam uitbreiden. Bij opening van de kolf verraadt zich door de geur een sterke alcoholvorming, hetgeen op een anaërobe groei wijst. De schimmel heeft een dikke laag gevormd, wit aan de oppervlakte en inwendig donkerbruin, met tallooze chlamydosporen en schuifconidiën. De sporenvorming is onder deze omstandigheden bijzonder sterk en men zou zich dus kunnen voorstellen, dat de Thielavia-aanval op de wortels na zoo'n koolzuurbehandeling extra krachtig moet zijn.

Naast de primaire ziekteverschijnselen, welke direct ontstaan

door inwerking van koolzuur, moet dus de Thielavia-aantasting als secundair verschijnsel aangemerkt worden. Voor het tot stand komen van de infectie is noodig, dat de wortels verzwakt zijn en de schimmel onder bijzonder gunstige omstandigheden leeft.

Roode Biet.

Vervolgens zijn proeven genomen met jonge planten van de *Roode Biet* (var. Non plus ultra, kroot). Bij de behandeling met koolzuur doen zich de volgende verschijnselen voor:

a. De wortels vertoonen een veel geringere gevoeligheid voor koolzuur dan bij de Boon wordt waargenomen. Worteltopinsterving doet zich hierbij niet voor. Daarentegen heeft er *ontkleuring* plaats van de roode wortelgedeelten, maar ook dit wordt pas waarneembaar na een dagenlange behandeling met een sterken koolzuurstroom. Een hooge temperatuur is daarvoor niet noodzakelijk. De ontkleuring geschiedt na 4 à 7 dagen en hierna volgt het *afsterven van de wortels*. De dunne wortels zijn niet in staat tot herstel, staakt men de koolzuurstroom, dan komen de nieuwe uit de dikke wortels, maar vooral uit de vleezige hoofdwortel, de eigenlijke biet, te voorschijn.

b. De *wortelharen* beginnen reeds af te sterven voor het te gronde gaan van de wortels zelf. Na 5 à 6 dagen is het inéénvallen duidelijk zichtbaar, de wortelharen blijven als dunne draadjes in hun oorspronkelijke ligging. Evenals bij de Boon heeft men hier te doen met een verdroging, waarbij parasieten geen rol spelen.

c. Ook de *verwelking* van de bladen treedt veel later in dan bij de Boon. Terwijl de Boon in een half tot één uur verwelkt, is er bij de Biet wel een dag noodig. Verder is de Biet in staat zich te herstellen, ook zonder dat de koolzuurstroom gestaakt wordt. Blijkbaar kunnen dus de wortelharen van de Roode Biet in een koolzuuratmosfeer beter water opnemen dan die van de Boon. Temperatuur en vochtigheid van de lucht hebben een beperkten invloed op de verwelkingsverschijnselen, wat toegeschreven moet worden aan de bouw van de plant: de bladen zijn n.l. direct ingeplant op de vleezige, peenvormige hoofdwortel, welke als waterreservoir dienst doet.

Ook bij deze verwelking is een volledige verzadiging van den grond met koolzuur noodzakelijk.

d. De jonge bladen zijn na een verwelking steeds nog in staat zich te herstellen, de oudste, buitenste bladen daarentegen niet. Zij vertoonen het verschijnsel, dat onder normale omstandigheden altijd wel eenigszins plaats heeft, n.l. het tot lichtrose verkleuren, afsterven en verdrogen. Het komt dus weer neer op een *ontijdig afsterven van de oudste bladen,* die reeds het verst in hun ontwikkelingsgang zijn gevorderd.

e. Het koolzuur veroorzaakt ook hier een *stilstand in groei* van wortels en bladen. De jonge bladen blijven klein, groen en met opgerolden bladrand. Deze allerjongste, die gewoonlijk niet aan verwelking toe komen, vormen na herstel de nieuwe bladrozet. De nieuwe wortels komen vooral uit het basale gedeelte van de hoofdwortel te voorschijn. De Biet verkrijgt op deze wijze het typische uiterlijk van een aan Wortelrot lijdende plant (vergelijk figuur 10).

f. Het is bijna niet mogelijk de Roode Biet tot *volledige afsterving* te brengen, ook niet bij langdurig aangehouden koolzuur doorleiden. De bouw van de plant verleent deze een taai uithoudingsvermogen.

Een proef, aanvangende 1 Juli 1924, geeft een goed beeld van het verloop van de ziekteverschijnselen, teweeg gebracht door een koolzuurbehandeling. Hieronder volgt daarom een overzicht van den gang van de proefneming:

Overdag bedraagt de hoogste temperatuur gemiddeld 27,3° C., terwijl de laagste temperatuur 's nachts gemiddeld 12,7° C. is.

1ste dag — Om 11 u. 30 v.m. wordt een lampeglas met een Roode Biet aangesloten op het gasontwikkelings-toestel. Het koolzuur wordt met een snelheid van 60 gasbellen per minuut doorgeleid.
Er vallen nog geen bijzondere verschijnselen waar te nemen.

2de dag — Het aantal gasbellen is verminderd tot op 40 per minuut.
De plant begint te verwelken, maar aan de wortels is nog geen beschadiging waar te nemen.

3de dag — Gedurende den nacht is de plant weer opgestijfd. Twee bladen zijn echter slap gebleven, welke later afsterven.

5de dag — Thans verwelkt ook het 3de blad voor goed.

De wortels gaan nu ook een uiterlijke beschadiging vertoonen, doordat de wortelharen insterven.

7de dag — De geheele plant wordt slap, de wortels verliezen grootendeels haar roode kleur en sterven naderhand af.

8ste dag — De koolzuurstroom wordt stopgezet, teneinde de plant gelegenheid te geven zich te herstellen.

9de dag — De Roode Biet herstelt zich door het vormen van nieuwe wortels.

Ziektebeeld van de Roode Biet.

Evenals hierboven voor Stamboonen is geschied, kan men het te verwachten ziektebeeld ontwerpen voor te velde staande Roode Bieten, welke aan koolzuurvergiftiging van de wortels lijden.

Vergeleken met Boonen zijn de Bieten tamelijk ongevoelig, zoodat het vrij lang duren zal eer de ongunstige invloed van het koolzuur uitwendig zichtbaar wordt. Toch zullen na verloop van tijd de volgende verschijnselen aan den dag treden:

Het bietenloof verwelkt, maar herstelt zich toch weer spoedig, wanneer de atmosferische omstandigheden beter worden. Alleen de oudste, buitenste bladen komen de verwelking niet te boven, zij verkleuren tot lichtroze en sterven af. De groei van de overige deelen staat stil. Het binnenste blad weet zich nog lang frisch te houden, maar gaat op den duur toch ook door verwelking te gronde.

Bekijkt men de wortels in het begin van de aantasting, dan valt er niets bijzonders waar te nemen. In een later stadium blijken ze echter geheel of gedeeltelijk ontkleurd òf reeds geheel afgestorven. Frissche wortelharen zijn dan niet meer te vinden.

Herstel van de planten is mogelijk, wanneer de grond tijdig wordt verbeterd. De vleezige hoofdwortel maakt dan weer nieuwe wortels en het loof ontwikkelt zich uit de kleine, nog overgebleven centrale bladbeginsels.

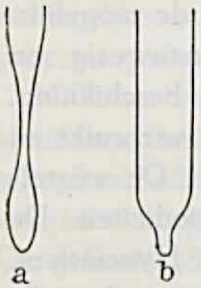
Bolgewassen.

Onder de overige proefplanten nemen de *bolgewassen* een aparte plaats in. Zij blijken in vele opzichten onafhankelijker van den bodemtoestand, dankzij de als „windketel" fungeerende bol, die behalve een reserve aan voedsel, ook een aan water oplevert. Dientengevolge zijn de bladen in staat zonder eigenlijke bescha-

digingen te blijven tijdens de behandeling met koolzuur. Daartegenover staat echter, dat het wortelstel zich veel moeilijker regenereert dan bij Boon, Biet, enz., doordat de wortels slechts met hun top verder groeien en gewoonlijk niet in staat zijn zich te vertakken.

De bewerking met koolzuur heeft ten gevolge:

a. *Beschadiging van de worteluiteinden,* welke hetzelfde uiterlijk beeld vertoont als die bij de Boon, dus een inéénvallen van de schors even voorbij de top. Alleen bij de Hyacinth is het een weinig anders, hier is n.l. het geheele uiterste topje versmald en ingestorven (zie figuur 7). Blijkbaar is deze uiterste top het gevoeligste. De snelheid, waarmee de worteltopinsterving tot stand komt, is afhankelijk van den ouderdom en dus van de lengte van de betreffende wortel, hetgeen in verband staat met het verschil in groeisnelheid tusschen jonge en oude wortels. Is de wortel in het begin van haar ontwikkeling en dus nog slechts eenige centimeters lang, dan heeft de beschadiging reeds in één enkelen dag plaats, is ze daarentegen reeds bijna op haar volle lengte gekomen, dan treedt het verschijnsel eerst na langen tijd op. Dit laatste moet dus hieraan toegeschreven worden, dat dan de lengtegroei vrijwel beëindigd is en de reactie op den schadelijken invloed veel langzamer tot stand komt. De beschadigingen zijn ook hier waargenomen bij een gemiddelde temperatuur van 20° C.



Figuur 7.
Worteltop-beschadiging bij bolgewassen.
a. Tulp en Crocus.
b. Hyacinth.

b. De *groei* van wortels, bladen en bloemen wordt *geremd.* Het duidelijkst treedt dat verschijnsel aan den dag bij de ontwikkeling van bloemsteel en bloem. Bij Tulp en Crocus komen de bloemen in het geheel niet te voorschijn, tengevolge van de verstoorde wortelwerking. Bij de Hyacinth daarentegen blijft de algemeene bloemsteel in ontwikkeling bij de bladen achter, terwijl de bloemen, in plaats van zich volledig te ontplooien, in groei stil blijven staan en verdrogen, nadat zij aanvankelijk den indruk gaven zich normaal te zullen ontwikkelen. Dit blijven steken is goed op de betreffende foto te zien (figuur 4). De ontwikkeling van de bladen vertoont geen duidelijke remming in de groei ten gevolge van de koolzuur-

behandeling van de wortels. Dit houdt verband met de aanwezigheid van de bol, die als voedsel- en watervoorraadschuur, de bladen in staat stelt zich te blijven ontwikkelen. Dit is trouwens een algemeen voorkomend verschijnsel bij bollen, die te lang droog bewaard zijn; de bladpunt loopt dan uit. Bij Crocussen, waarvan het lampeglas van boven afgesloten is door een laag paraffine, is de groei van de bladen nog zoo krachtig, dat zij de paraffine omhoog drukken.

In de koolzuuratmosfeer staat de groei van de wortels geheel stil. Doordat de toppen beschadigd zijn, is verdere lengtegroei uitgesloten, terwijl vorming van nieuwe wortels niet of nauwlijks meer plaats vindt. In dit opzicht zijn de bolgewassen dus veel minder tot herstel in staat dan Boon of Biet, want de mogelijkheid tot vorming van nieuwe wortels is hier niet aanwezig en nieuwe wortels van uit de bol zijn niet direct ter beschikking. Vermoedelijk worden dus alle wortelbeginsels ineens verbruikt en is er een zekere tijd noodig tot vorming van nieuwe. De wortelontwikkeling vertoont hierdoor een uitgesproken periodiciteit. De natuurlijke gang van zaken toont dit duidelijk aan. Bij Hyacinthen, welke een vol jaar in lampeglazen zijn blijven staan en gedurende den zomer in de kas een droge periode doormaakten, sterft het geheele wortelstel af en komt in het najaar een geheel nieuwe generatie van wortels te voorschijn, waarna de planten opnieuw gaan bloeien. Het uitkomen van de bloemen vertoont dus een sterke afhankelijkheid van krachtig werkzame wortels.

c. *Algeheele afsterving* wordt in de meeste gevallen niet bereikt, ook al weer dank zij de reguleerende werking van de bol. Hoewel de planten soms uiterlijk den schijn geven van dood te zijn, zoo blijkt dit meer een toestand van „noodrijpheid" van de bollen te wezen. Zoo is binnen het ontijdig afgestorven gedeelte van de plant bij Crocussen en Tulpen een volkomen gezonde, nieuwe bol gevonden, waarin al het ongebruikte reservevoedsel is verzameld. De planten vinden hierin dus een middel zichzelf tot het volgend jaar in stand te houden. Dit zelfde zal zich dus waarschijnlijk ook voordoen bij bollen, welke te diep in den grond geraakt zijn op plaatsen waar zuurstofgebrek heerscht.

Houtgewassen.

Over de werking van koolzuur op verschillende *houtgewassen* zijn slechts enkele gegevens beschikbaar, doordat het onderzoek onverwachts gestaakt moest worden.

Wel bleek alreeds de zeer uitéénloopende gevoeligheid voor koolzuur, die bij verschillende boomen en heesters aanwezig is. Natuurlijk hangt dit ook af van den toestand, waarin zich het wortelstelsel bevindt. Zoo ziet men, dat wortelstelsels, welke in rust verkeeren, betrekkelijk weinig of in het geheel niet gevoelig zijn voor koolzuur. Is het wortelstelsel daarentegen in een toestand van krachtige groei, dan kan een koolzuuratmosfeer in den grond belangrijke schade toebrengen. In dit stadium zijn dan ook de proeven gedaan en wel met Mahonia, Ligustrum en Pinus.

Mahonia vertoont de sterkste beschadiging. De heldergeel gekleurde *wortels* worden door het koolzuur geheel *ontkleurd*. Worteltopbeschadiging wordt echter niet waargenomen. De bladschijven krijgen een gele *verkleuring*, terwijl de bladstelen zwart worden. De geheele plant gaat ten slotte aan de behandeling te gronde.

Ligustrum is minder gevoelig, maar geeft toch de volgende verschijnselen te zien: de wortels vertoonen geen duidelijke beschadiging, wat misschien te wijten is aan het reeds ver gevorderde stadium van ontwikkeling, waarin zij tijdens de proeven verkeeren. Alleen verandert hun kleur van helder wit in meer vuil wit. Het *blad* verkleurt geel en *valt af*. Dit komt dus neer op een ontijdigen wintertoestand van de plant, want de dood treedt niet in en de knoppen in de oksels van de afgevallen bladen zien er frisch uit. Nadat het koolzuur-doorleiden gestaakt is, loopt de plant dan ook weer opnieuw uit.

Pinus reageert, dankzij zijn trage groei, slechts in geringe mate op koolzuur.

De witgekleurde, in een toestand van groei verkeerende, worteluiteinden worden door het koolzuur op de gewone manier beschadigd, d.w.z. de top wordt knotsvormig, hoewel eerst na zeer langen tijd, daar de groei traag is. Het overige gedeelte van de wortels, dat reeds bruingekleurd is, vertoont geen veranderingen. De groei van het wortelstelsel staat dus geheel stil. Dit is voor een Den echter niet zoo'n overwegend bezwaar, aangezien de

wortels zich onder normale omstandigheden gedurende eenigen tijd van het jaar (in den zomer), in een dergelijken toestand van rust bevinden. Een tijdelijke beschadiging door koolzuur behoeft dus niet fataal voor de plant te zijn.

De bovengrondsche deelen van de Den worden niet beschadigd, maar in hun groei belemmerd. De knoppen, welke reeds in aanleg aanwezig zijn, groeien niet uit en de vorming van nieuwe loten blijft achterwege, terwijl de contrôleplanten groene spruiten krijgen.

Samenvatting van de koolzuurbeschadigingen.

Hoewel bij de verschillende planten de aard van de ziekteverschijnselen en de gevoeligheid voor koolzuur nog eenigszins uiteen loopen, valt uit deze waarnemingen omtrent de werking van koolzuur op de wortels, het volgende samen te vatten.

Afsterving van de wortels.

Bij de meerderheid van de behandelde proefplanten treedt als een der eerste verschijnselen op, een eigenaardige beschadiging van de worteltoppen. Daarbij wordt niet zoozeer de uiterste top als wel het direct daaraan grenzende gedeelte het eerst door het koolzuur beschadigd, juist het stuk, waarvan bekend is, dat het het sterkst in de lengte groeit. De schors is daar in elkaar gevallen en de geheele worteltop krijgt een typischen, duidelijk kenbaren vorm. Bij de overige worteldeelen schrijdt de afsterving voort van de jonge, dunnere naar de oude en dikkere gedeelten. Zij vallen daarbij ineen en verdrogen. Nieuwgevormde wortels gaan evenzeer te gronde, van aanpassing aan de veranderde omstandigheden is dus geen sprake. Herstel heeft eerst plaats na beëindiging van de CO_2 behandeling. De nieuwe wortels komen dan aan de basale gedeelten te voorschijn, hetgeen aan 't nieuwe wortelstelsel een uiterlijk geeft, dat veel overeenkomst vertoont met dat van een aan wortelrot lijdende plant.

Te gronde gaan van de wortelharen.

In het algemeen houden de wortelharen het merkwaardig lang uit in zuiver koolzuur. Toch treedt na eenigen tijd ook hier afsterving in, maar eigenlijk pas wanneer ook de wortels zelf in hun

geheel te gronde gaan. Waarschijnlijk hangt dit samen met hun directe verbinding met de waterbanen van de wortels, want hun afsterven berust op een verdroging. Toch moet ook al dadelijk het koolzuur een schadelijken invloed hebben op de wortelharen, want in vele gevallen komt door verwelking aan den dag, dat hun vermogen tot wateropnemen geringer is geworden.

Ontkleuring van gekleurde wortels.

Bij de *rood*gekleurde wortels van de Roode Biet en de *geel*gekleurde van Mahonia wordt een ontkleuring waargenomen onder invloed van het koolzuur. Dit berust waarschijnlijk op een verstoring van de normale stofwisseling, welke aan de afsterving vooraf gaat.

Verwelking.

Door de behandeling met koolzuur wordt het vermogen tot wateropnemen verminderd. Dit komt niet bij alle proeven tot uiting, maar wel onder bepaalde omstandigheden van temperatuur en vochtigheid, wanneer de wateropname geringer wordt dan de transpiratie en dus verwelking intreedt. Het vindt reeds plaats nog voor er iets van wortelbeschadiging te zien is. Is het evenwicht niet zoo sterk verstoord, dan kan men een hangenden stand van de bladen waarnemen, zooals den slaapstand van de boon. In dat geval is de wateropname nog juist voldoende om in de tamelijk geringe behoefte te voorzien.

Ontijdig afsterven van de oudste bladen.

De oudere bladen, die reeds het verst in hun ontwikkelingsgang zijn gevorderd, worden door de koolzuurbehandeling gedwongen tot een vervroegd afsterven. Bij de Boon wordt het eerste bladpaar geel en valt af, bij de Roode Biet herstellen de buitenste bladen zich niet meer na een verwelking, worden lichtroze en sterven af door verdroging. Zoo wordt, door vermindering van het bladoppervlak, automatisch de transpiratie beperkt en in overeenstemming gebracht met de geringere wateropname door de wortels.

Geremde groei.

De koolzuurbehandeling veroorzaakt een stilstand of althans een

remming van de groei van de geheele plant. Er zijn echter verschillen in de mate van gevoeligheid bij de diverse plantendeelen. Zoo is het bij de bolgewassen vooral de bloem, die in haar ontwikkeling geremd wordt.

Algeheele afsterving.

De meeste planten blijken een taai uithoudingsvermogen te bezitten, na wekenlange behandeling is pas volledige afsterving te verkrijgen. Het vermogen tot herstel is groot; staakt men het koolzuur-doorleiden, dan herstelt de plant zich in den regel. De vorming van nieuwe wortels heeft dikwijls in het begin van de behandeling nog plaats, ook deze worden dan door het koolzuur beschadigd.

3. *Waterstof.*

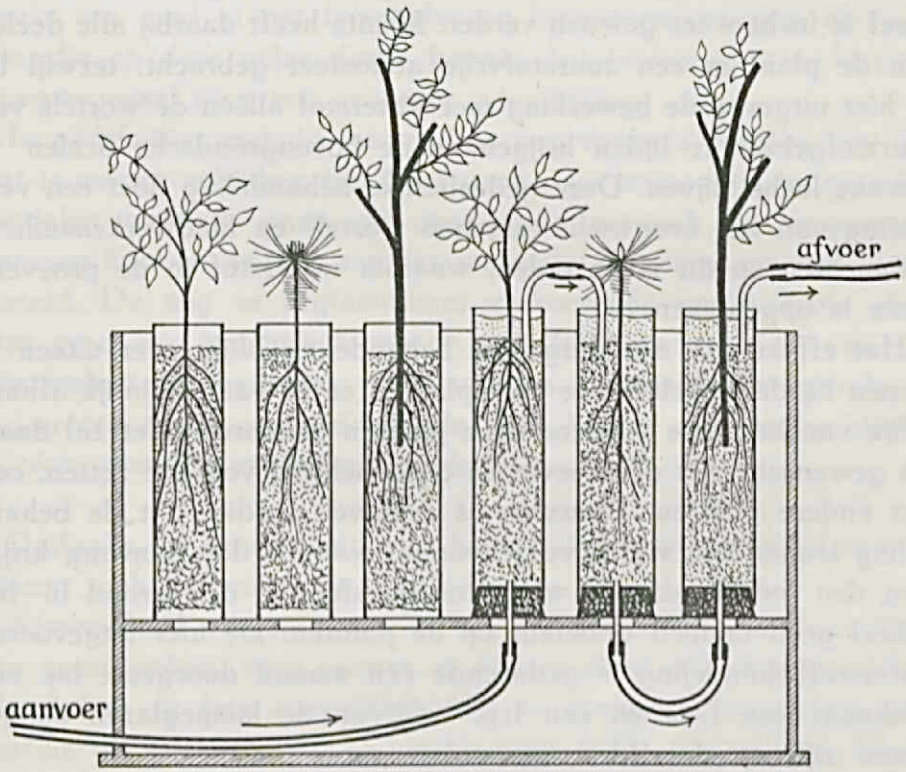
De behandeling van de wortels met waterstof.

Een enkele proef is genomen om na te gaan welk aandeel de afwezigheid van zuurstof heeft in de schadelijke werking van het koolzuur. Daarvoor is gebruik gemaakt van waterstofgas, dat de eigenschap heeft, op zichzelf niet schadelijk te zijn voor plantendeelen. Worden dus wortels blootgesteld aan een waterstofatmosfeer, dan treedt hier aan den dag welke werking zuurstofgebrek in den grond alléén op de geheele plant uitoefent.

De behandeling moet op eenigszins andere wijze uitgevoerd worden dan bij koolzuur, want men kan de waterstof niet zóó maar uit de lampeglazen laten ontwijken. Ten eerste zou men niet zeker zijn een absoluut zuurstofvrije H-atmosfeer in de lampeglazen te behouden en ten tweede zou de vrij ontwijkende waterstof gevaar opleveren voor ontploffing. Daarom zijn de lampeglazen van boven afgesloten met een laag paraffine, terwijl daarin een rechthoekig omgebogen, glazen buisje is ingesmolten, dat onder de paraffine in den grond uitkomt. Aan het andere einde van het buisje is een stuk caoutchouc-slang bevestigd, waarlangs de waterstof wordt weggeleid naar een aspirator. Op deze wijze kan men ook dezelfde waterstofstroom voor meer dan één lampeglas gebruiken, door de glazen met caoutchouc-slang aan elkaar te koppelen, zoodat de

waterstofstroom in het eerste glas binnengeleid wordt en uit het laatste glas afgevoerd naar de aspirator (zie figuur 8). Het waterstofgas, dat bereid wordt in een Kipp-toestel uit zink en zoutzuur, wordt gezuiverd in twee waschfleschjes, één met kaliloog en een ander met een alkalische pyrogaloplossing. De kaliloog neemt de resten zoutzuur weg en de pyrogal bindt nog aanwezige sporen zuurstof.

De proefplanten, welke zich het best leenen voor de afsluiting met paraffine, zijn de houtgewassen. De kruidachtige planten zijn niet zoo geschikt, ze geven een minder zekere afsluiting rondom den stengel. Toch moet steeds, ook bij de houtgewassen de paraffine nagekeken worden op lekkage.



Figuur 8.
Behandeling van de wortels met waterstof.
Links drie lampeglazen met contrôleplanten, daarnaast drie aaneengekoppelde glazen, waardoor de waterstofstroom geleid wordt.

De verschijnselen door waterstof teweeg gebracht.

Oppervlakkig beschouwd lijkt het eenigszins overbodig nog proeven te doen over de gevolgen van de afwezigheid van zuurstof op de ontwikkeling van plantendeelen. Want reeds meermalen is aangetoond door vroegere onderzoekers, dat de groei tegengehouden wordt door zuurstofgebrek en dat, na hernieuwde toetreding van zuurstof, de planten onbeschadigd hun ontwikkeling voortzetten. Zoo heeft Müntz (1878) proeven gedaan over de inwerking van een stikstofatmosfeer. Hij bracht geheele potplanten in zuivere stikstof, waarna zij een stilstand in groei vertoonden. De planten bleven echter gezond en groeiden na de proef in lucht weer gewoon verder. Müntz heeft daarbij alle deelen van de plant in een zuurstofvrije atmosfeer gebracht, terwijl bij de hier uitgevoerde bewerking met waterstof alléén de wortels van zuurstofgebrek te lijden krijgen en de bovengrondsche deelen in gewone lucht blijven. Deze gedeeltelijke behandeling doet een verstoring van het evenwicht tusschen wortel- en bladwerkzaamheid verwachten en dit is de reden, waarom waterstof in de proevenreeks is opgenomen.

Het effekt van een dergelijke behandeling blijkt zeer uiteen te loopen bij de verschillende proefplanten en is waarschijnlijk afhankelijk van het type waartoe deze planten behooren. Het zal daarom gewenscht zijn de proeven in deze richting voort te zetten, ook met andere planten. Daarvoor is evenwel noodig, dat de behandeling langen tijd wordt volgehouden, want in den aanvang krijgt men den indruk, dat de waterstofatmosfeer in den grond in het geheel geen invloed uitoefent op de planten. De hier uitgevoerde waterstofbehandeling is gedurende één maand doorgezet bij een Mahonia, een Den en een Iep, waarvan de lampeglazen aangesloten zijn op dezelfde waterstofstroom.

De *Mahonia* vertoont enkel een stilstand in de groei van wortels en spruiten. De wortels blijven gezond en zonder instervingen en hun kleur blijft heldergeel. De bladen hebben een sterke, roode verkleuring, maar zien er overigens heel gezond uit en hebben niet de minste neiging tot afsterven. Deze verkleuring moet als een begeleidingsverschijnsel opgevat worden van den algemeenen stil-

stand van de groei. Men denke slechts aan de roode kleur van het Mahoniablad in het najaar.

De *Den* geeft geen zeer duidelijken invloed te zien. De geheele groei staat stil, maar dit is op het tijdstip van de proef ook met de contrôleplant het geval. De naalden zien er goedgezond uit, maar jonge worteltoppen zijn niet tegen het glas zichtbaar.

De *Iep* geeft een geheel ander beeld. Hoewel minder krachtig dan bij de contrôleplant, gaat hier de ontwikkeling van het jonge blad voort en groeien de wortels verder. De oorzaak hiervan zal gezocht moeten worden in het feit, dat het geheele proces van nieuw uitloopen van spruiten en wortels geschiedt ten koste van den revervevoorraad, welke in den betrekkelijk dikken stam van de iepenaflegger aanwezig is. Een deel van deze voormalige iepetak steekt een eind in het lampeglas en hieruit ontspringen de wortels, die op deze wijze direct kunnen beschikken over voldoende reservevoedsel voor een anaërobe ademhaling.

In aansluiting met dit laatste kan nog vermeld worden, dat het niet is mogen gelukken een *Crocus* op deze wijze langdurig te behandelen, want de groei van deze plant laat zich niet stopzetten, wanneer knol en wortels aan een waterstofatmosfeer worden blootgesteld. De nog in beginstadium verkeerende spruit drukt door haar groei zoo krachtig tegen de paraffinelaag, dat deze van het glas loslaat en toetreding van lucht onvermijdelijk het gevolg is. De groote reservevoorraad in de knol brengt dus waarschijnlijk de plant door de anaërobe periode heen.

Ondanks de beperktheid van bovenstaande gegevens, kan men daaruit toch het volgende concludeeren.

Afwezigheid van zuurstof bij de wortels doet deze hoogstens hun groei staken, voor zoover ze niet in staat zijn door anaërobe ademhaling in hun energiebehoefte te voorzien. Insterving van wortels of worteltoppen en ontkleuring heeft niet plaats. Evenmin is bovengronds iets van afsterving waar te nemen. Al deze ziekteverschijnselen, welke met koolzuur zijn waargenomen, moeten dus aan de giftige werking daarvan geweten worden. De *stilstand in groei* is het eenige verschijnsel, dat op rekening van het zuurstofgebrek gesteld kan worden, hoewel de geremde groei van bovengrondsche deelen ten gevolge van afsterving van de wortels

toch ook een indirect gevolg is van de giftige werking van het koolzuur.

4. *Zwavelwaterstof.*

De behandeling van de wortels met zwavelwaterstof.

Naast koolzuur komt zwavelwaterstof in de eerste plaats in aanmerking als gas, dat bij ongunstigen bodemtoestand schadelijk op de wortels kan inwerken. Er zijn daarom ook met dit gas eenige proeven genomen. De zwavelwaterstof, in een Kipp-toestel bereid uit zwavelijzer met zoutzuur, is aanvankelijk toegediend op dezelfde wijze als de waterstof. Maar al wordt het gas ook in een aspirator opgevangen, toch blijft de kasatmosfeer niet vrij van de onaangename lucht ervan, hetgeen ook voor de planten niet gewenscht is. Daarom is later de zwavelwaterstof buiten de kas bereid en opgelost in water voor de proeven gebruikt. Het aldus verkregen zwavelwaterstofwater wordt in afgesloten waschfleschjes naar de kas gebracht. Daar wordt een luchtstroom door zoo'n waschfleschje naar het lampeglas geleid, zoodat de lucht in het glas steeds eenige zwavelwaterstof bevat. De paraffine-afsluiting wordt hier niet toegepast, omdat de luchtstroom na het passeeren van het lampeglas reeds bevrijd is van de zwavelwaterstof en dus zonder bezwaar in de kas kan ontwijken. Regelmatig wordt een versch waschfleschje ingeschakeld, wanneer de zwavelwaterstofhoeveelheid uitgeput raakt.

De verschijnselen door zwavelwaterstof teweeg gebracht.

Het eerste verschijnsel, dat men bij een krachtige doorleiding van H_2S ziet optreden, is een *loodgrijze verkleuring* van den zwarten bladgrond. Voor deze verkleuring zichtbaar wordt, is er geen sprake van beschadiging van wortels. Het blijkt, dat de grond groote hoeveelheden H_2S kan opnemen en vasthouden. Eerst wanneer de gronddeeltjes er mee verzadigd zijn en het zwavelwaterstof in gasvorm er tusschen blijft hangen, krijgt het gelegenheid schadelijk in te werken op de wortels. Is dit punt bereikt, dan is

de giftigheid belangrijk grooter dan die van koolzuur. De verschijnselen komen veel met elkaar overeen.

Bij de *Iep* worden eerst de worteluiteinden op de gewone manier beschadigd: de zône achter de top valt dus inéén. Spoedig daarop volgt het afsterven van de overige deelen der wortels. Het uitloopen van de jonge spruiten wordt geremd, de bladen ontwikkelen zich niet verder, ze blijven klein en verdrogen op den duur.

Van de *Hyacinth* worden de wortels glazig van uiterlijk. Dit geschiedt op overeenkomstige wijze als bij Hyacinthen, welke op bollenglazen gekweekt zijn, waarin het water bedorven is. Van de bovengrondsche deelen groeit het blad niet meer zoo sterk, de bloemtros blijft heelemaal steken, de bloemen openen zich niet en verdrogen ontijdig.

5. *Ammoniak en Zoutzuur.*

Het bindend vermogen van den bladgrond.

Op dezelfde wijze als zwavelwaterstof worden ammoniak en zoutzuur aan de wortels toegevoerd, dus met een luchtstroom, welke door een waschfleschje geleid wordt, waarin zich een geconcentreerde oplossing van deze gassen bevindt. Een proef is genomen met drie *Crocussen*, waarvan gelijktijdig één exemplaar met een stroom gewone lucht, één met lucht en NH_3, en één met lucht en HCl behandeld worden. In de eerste dagen is er geen enkel verschil waar te nemen tusschen deze drie planten. Zij zien er alle gezond uit. Na ongeveer een week worden de wortels van de met ammoniak behandelde Crocus glazig en sterven deze af; de bovengrondsche organen ontwikkelen zich niet verder. Daarentegen is er tusschen de zoutzuur-plant en de contrôleplant geen enkel verschil te zien. De wortels zijn door het zoutzuur in het geheel niet beschadigd. Dit kan alleen verklaard worden door het feit, dat de bladgrond in hooge mate zoutzuur bindt, nog belangrijk meer dan met ammoniak het geval is. Daaruit verklaart zich dan tevens het uitblijven van eenige beschadiging in de eerste dagen. Net als met zwavelwaterstof moeten eerst de gronddeeltjes er mee verzadigd zijn, alvorens deze gassen hun schadelijke werking kunnen uitoefenen.

Het zoutzuur is bij de proeven betrokken om uit te maken of

eventueel, tijdens de koolzuurbehandeling, geen sporen van HCl uit het Kipp-toestel een rol spelen bij het veroorzaken van de ziekteverschijnselen, welke aan het koolzuur geweten worden. Maar uit het bovenstaande blijkt wel, dat zelfs wanneer er eenig zoutzuur door de waschfleschjes mocht passeeren, de waargenomen beschadigingen alleen door het koolzuur veroorzaakt kunnen worden.

6. *Zuurstofgebrek.*

Afsluiting van den grond met paraffine.

Teneinde de gevolgen na te gaan van het z.g. dichtslaan van den grond, is geprobeerd den grond in de lampeglazen geheel van de buitenlucht af te sluiten. De glazen zijn daartoe van onderen voorzien van een rubberkurk, welke in dit geval niet doorboord is. Aan den bovenkant is over de oppervlakte van de aarde een laag paraffine aangebracht, welke de basis van de plant volkomen omsluit en zich luchtdicht aan den glazen wand heeft vastgehecht. In een, op zoodanige wijze afgesloten grondvolume, zal de daarin aanwezige hoeveelheid zuurstof door wortels en bodemorganismen worden opgebruikt, terwijl koolzuur daarvoor in de plaats treedt. Uit reeds vroeger besproken metingen is gebleken, dat de bodemorganismen uit den bladgrond alléén al in staat zijn het volume zuurstof van een lampeglas in ongeveer 24 uur te verbruiken. Maar tevens blijft de koolzuurproductie voortgaan, zij het dan in mindere mate, wanneer de anaërobe toestand is ingetreden. Het gevolg hiervan is, dat er CO_2-ophooping in het lampeglas plaats vindt. Dit zuurstofgebrek kan bovendien op den duur aanleiding geven tot het optreden van voor plantenwortels schadelijke stoffen. Deze feiten in aanmerking genomen, is het te verwachten, dat de planten ziekteverschijnselen zullen vertoonen tengevolge van de afsluiting. Toch is er in hoofdzaak slechts negatief resultaat bereikt en wel om de volgende reden. Het in het lampeglas opgesloten volume lucht wordt door de temperatuurwisselingen van dag en nacht regelmatig gedwongen tot uitzetten en weer inkrimpen. De paraffine-afsluiting kan de hierdoor optredende drukveranderingen niet doorstaan en laat los van den glazen wand. Langs dezen toegangsweg kan opnieuw eenige lucht binnen komen, terwijl de afwisselende inkrimpingen en uitzettingen van de bodem-

lucht een regelmatige verversching daarvan kunnen bewerkstelligen. Het zal dus noodig zijn bij voortzetting van deze proeven hiermede rekening te houden. Misschien is het voldoende in de rubberkurk een stijgbuis te steken, welke in een bakje met water uitkomt, waardoor de lucht gelegenheid krijgt tot uitzetten en inkrimpen. Van een dergelijke, verbeterde methode is nog geen gebruik gemaakt. Maar de onderstaande, voorloopige resultaten doen wel zien, dat het toetreden van zuurstof toch eenigszins belemmerd wordt door de afsluiting.

Van een *Den*, welke op boven aangegeven wijze verzegeld is, worden de naalden geel en verdrogen. Van de wortels is in het stadium, waarin de nog jeugdige zaailing verkeert, niets te zien, ook niet bij de contrôleplant. Het behandelde exemplaar sterft na één maand ten slotte geheel af. De contrôleplant maakt in dien tijd wortels tegen het glas en ontwikkelt een nieuwen scheut.

Dat hier het afsluiten ondanks de onvoldoende verzegeling resultaat heeft, kan misschien geweten worden aan het feit, dat de grond zeer vochtig is en zoodoende de aanvoer van zuurstof toch sterk wordt bemoeilijkt.

Bij een verzegelde *Tulp* wordt de *lengtegroei geremd*. Het blad blijft belangrijk korter dan bij de contrôleplanten, evenals de bloemsteel, zoodat de bloem niet boven het blad uitkomt. De maten van blad en bloemsteel gemeten van af de bovenzijde van de bol, zijn gemiddeld:

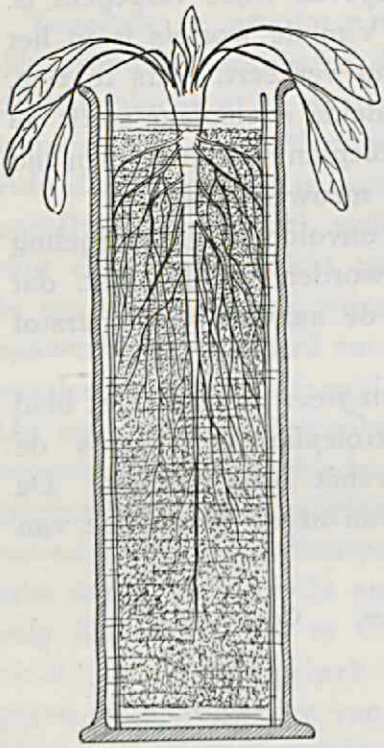
	Verzegelde plant.	Contrôleplant.
bladen	9 c.M.	13 c.M.
bloemsteel . . .	8 ,,	16 ,,

Geen van de andere proefplanten, noch de *Boon*, noch de *Biet*, reageerde overigens op de paraffine-afsluiting. Waarschijnlijk zijn deze ongevoelig voor gering zuurstofgebrek.

Stagneerend water in den grond.

Meer resultaat kan verkregen worden door het geheele lampeglas in water te dompelen. De grond wordt volkomen daarmede verzadigd en de luchtruimten worden grootendeels met water opgevuld. De betrekkelijk geringe hoeveelheid zuurstof, welke dan nog in den grond in opgelosten toestand of in gasvorm aanwezig

is, wordt spoedig opgebruikt. Aanvoer van nieuwe zuurstof uit de lucht kan slechts uiterst langzaam plaats vinden, omdat de diffusie in gasvorm totaal onmogelijk is geworden en de aanvoer in opgelosten toestand ook zeer gering is, daar het water niet in beweging is. Zet men deze proeven slechts enkele dagen achtereen voort, dan heeft men nog weinig te maken met andere schadelijke stoffen, welke ontstaan bij langdurig zuurstofgebrek, z.g. verzuring, en behoeft men alleen rekening te houden met de directe gevolgen, z.a. een opeenhooping van koolzuur.



Figuur 9.
Onder water zetten van de wortels bij een Roode Biet. (De plant is na één dag verwelkt).

Gemakkelijk is het onder water zetten uit te voeren in cilinderglazen, waarin de lampeglazen in hun volle lengte juist kunnen staan. Wordt nu van te voren zoo'n cilinderglas voor de helft met water gevuld en het lampeglas langzaam daarin neergelaten, dan stijgt het water regelmatig in den grond omhoog, zoodat de lucht daaruit verdreven wordt (zie figuur 9).

De ziekteverschijnselen, welke tengevolge van stagneerend water in den grond, aan den dag komen, zijn nagegaan bij de Boon en de Roode Biet.

De *Boon* geeft *verwelking* te zien, wanneer de wortels één dag in stilstaand water verblijven, tenminste indien de toestand van de atmosfeer zoodanig is, dat verwelking tot stand kan komen. Het is een merkwaardig gezicht, zoo'n plant, welke volop over water kan beschikken, slap te zien hangen.

Een weer-opstijven kan plaats hebben zonder dat de schadelijke werking van het stagneerend water wordt opgeheven, wanneer de uitdrogende kracht van de lucht geringer wordt. Dit is dus een verschil met de werking van koolzuur op de Boon, waarbij weder opstijven slechts mogelijk is door staking van de CO_2 stroom.

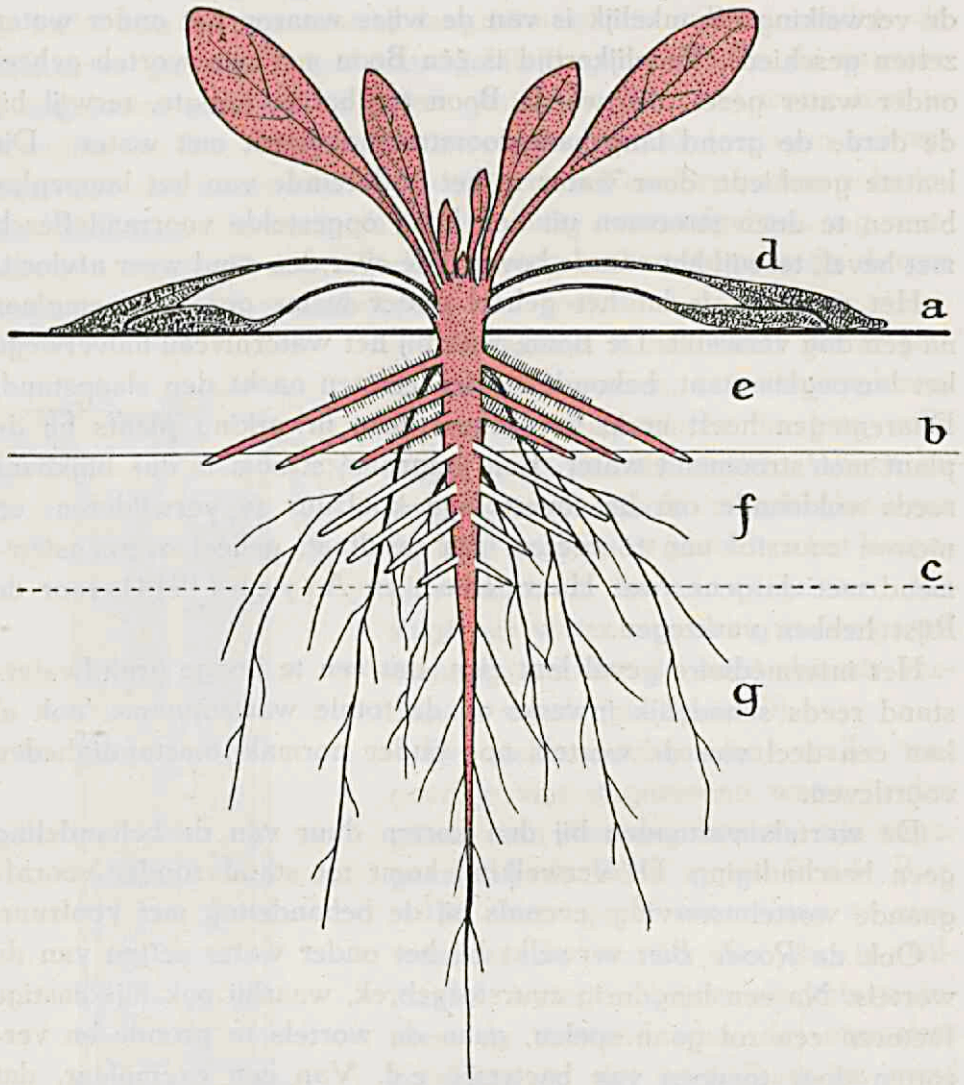
Een proef met een drietal *Boonen* laat treffend zien, hoe zeer de verwelking afhankelijk is van de wijze waarop het onder water zetten geschiedt. Tegelijkertijd is één Boon met zijn wortels geheel onder water gezet, de tweede Boon ter halver hoogte, terwijl bij de derde de grond langzaam doorstroomd wordt met water. Dit laatste geschiedt, door water in het ondereinde van het lampeglas binnen te doen stroomen uit een hoog opgestelde voorraadsflesch met hevel, terwijl het aan de bovenzijde over den rand weer afvloeit.

Het resultaat is,dat het geheel onder water gezette exemplaar na één dag verwelkt. De Boon, waarbij het waterniveau halverwege het lampeglas staat, behoudt na den eersten nacht den slaapstand. Daarentegen heeft er in het geheel geen inwerking plaats bij de plant met stroomend water. Een langzame stroom is dus blijkbaar reeds voldoende om het overtollige koolzuur te verwijderen en nieuwe zuurstof aan te voeren, een resultaat, geheel overeenstemmend met datgene, wat Harrison en Aiyer (1913) voor de Rijst hebben verkregen.

Het intermédiaire geval laat zien, dat een te hooge grondwaterstand reeds schadelijk inwerkt op de totale wateropname, ook al kan een deel van de wortels nog onder normale omstandigheden voortleven.

De wortels vertoonen bij den korten duur van de behandeling geen beschadiging. De verwelking komt tot stand zonder voorafgaande wortelinsterving, evenals bij de behandeling met koolzuur.

Ook de *Roode Biet* verwelkt bij het onder water zetten van de wortels. Na een langdurig zuurstofgebrek, waarbij ook bijkomstige factoren een rol gaan spelen, gaan de wortels te gronde en verrotten door toedoen van bacteriën e.d. Van een exemplaar, dat een maand lang zoo is blijven staan, zijn de groote bladen totaal verdroogd en de wortels ontkleurd en afgestorven. Er zijn in den grond schadelijke stoffen ontstaan, welke de wortels gedood hebben. Het waterniveau is in dien tijd wat gedaald door verdamping en de Biet herstelt zich door, uit de nog levende penwortel, nieuwe wortels te vormen in de bovenste lagen van het lampeglas. In den vochtigen grond boven den waterspiegel, ontwikkelen zich helderroode wortels met normaal witte toppen en bezet met wortelharen. In de zône daarbeneden, dus onder water, komen geheel witte wortels te voorschijn, welke geen wortelharen dragen. De kleine,



Figuur 10.

Schema van een Roode Biet, waarvan de wortels onder water gezet zijn en welke zich hersteld heeft na daling van het waterniveau. (Eén maand na het begin van de proef).

a. bodemoppervlak.
b. waterniveau.
c. niveau tot waarop de zuurstof nog kan doordringen.
d. afgestorven bladen.
e. nieuwe wortels, rood.
f. nieuwe wortels, wit.
g. afgestorven wortels.

nog niet afgestorven bladen groeien nu weer uit en vormen een nieuwe bladrozet (zie figuur 10).

De plant heeft zich weten te herstellen door een nieuw wortelstelsel te vormen dicht onder de oppervlakte, in de grondlagen waarin weer voldoende zuurstof is kunnen binnentreden. In de zône, direct onder den waterspiegel zijn de omstandigheden evenwel nog zóó, dat de wortels niet tot vorming van roode kleurstof kunnen komen.

Vergelijkt men deze verschijnselen met de in de litteratuur gevonden beschrijvingen van wortelrotte planten, dan komen de ziektebeelden in vele opzichten met elkaar overeen, al is er ook sprake van zeer verschillende plantensoorten. Vooral het ontwikkelen van een oppervlakkig wortelstelsel vindt men steeds vermeld.

7. *Algemeene conclusies.*

Vergelijking van de schadelijke factoren onderling.

Beschouwt men naast elkaar de uitwerking van waterstof, koolzuur, ammoniak en zwavelwaterstof, dan blijkt de hevigheid van inwerking in de hier gegeven volgorde steeds grooter te worden.

Waterstof is op zichzelf niet schadelijk, maar doet alleen zuurstofgebrek ontstaan. De groei van de planten staat stil, er is echter geen sprake van beschadiging.

Koolzuur is in staat beschadigingen te veroorzaken, maar moet daarbij van hooge concentratie zijn. Zuurstofonttrekking alléén is niet de eenige werking, daarnaast moet gifwerking in het spel zijn. De giftigheid is tamelijk groot, tenminste bij hooge temperatuur.

Ammoniak en zwavelwaterstof zijn zeer nadeelig voor de plantenwortels en daardoor, zelfs in lucht bijgemengd, reeds sterk giftig. Een bijzondere omstandigheid geeft evenwel den indruk, of deze gassen slechts een geringe schadelijkheid zouden bezitten. De bodemdeeltjes binden hen zeer intensief, zoodat de nadeelige werking eerst na verzadiging van den grond tot uiting kan komen. Maar deze gunstige bijkomstigheid treedt niet in werking in gronden met een gering bindend vermogen.

Stagneerend water doorloopt successievelijk deze phasen van schadelijkheid. Bij hooge temperatuur wordt reeds de eerste uren de nog in den grond aanwezige zuurstof verbruikt, dus treedt zuur-

stofgebrek op. Direct daarmee samen gaat een begin van ophooping van koolzuur. In dit stadium is verwelking het eenige gevolg. Bij het voortduren van de zuurstofafsluiting, hoopt zich het CO_2 in de eerste dagen meer en meer op en beschadigt de wortels. Blijft de stagnatie van water wekenlang bestendigd, dan geeft het zuurstofgebrek aanleiding tot de vorming van gereduceerde stoffen in den bodem, z.a. zwavelwaterstof. Nadat in den grond voor zoover mogelijk deze stoffen door de bodemdeeltjes gebonden zijn, nemen de schadelijke werkingen ervan een aanvang. De wortels worden beschadigd en gaan te niet door rottingsbacteriën.

Een tegenstrijdige ervaring, welke men opgedaan heeft met watercultures, is het feit, dat kunstmatige ventilatie daarbij onnoodig is. In een watercultuur kan de zuurstof echter toch wel doordringen in de vloeistof, omdat daarin strooming kan plaats hebben. Dit is bij stagneerend water in een grondmassa onmogelijk. Bovendien vormt een plant, welke in watercultuur gebracht wordt, ook een geheel nieuw wortelstelsel, dat zich instelt op de gewijzigde omstandigheden.

De verschillen in gevoeligheid bij de planten.

De gevoeligheid van de planten hangt af van zeer uiteenloopende factoren. Bouw en normale levenswijze hebben hierop een belangrijken invloed.

Die planten, welke beschikken over een reservoir voor water en voedingsstoffen kunnen het langst stand houden tegen de ongunstige bodemfactoren. Boomen en bolgewassen zijn hiervan een goed voorbeeld. Zij doorstaan de gevaarlijke periode door noodgedwongen een vervroegden rusttoestand in te gaan. Maar planten met een geringe waterbehoefte zijn evenzeer in staat, althans tijdelijk, zulk een periode te doorstaan (b.v. de Den). Het vermogen tot wateropnemen uit een slechten bodem is nog zeer verschillend. Dit is b.v. grooter bij de Roode Biet dan bij de Boon.

De intensiteit van de groei is tevens van veel belang voor de gevoeligheid van de planten. Een plant, welke in toestand van maximale groei van haar deelen verkeert, is veel gevoeliger dan een, welke geheel of gedeeltelijk in rust is. Het optreden van de worteltopinsterving is daarvan direct afhankelijk.

Maar ook wanneer de wortels ongevoelig schijnen te zijn voor de inwerking van schadelijke stoffen, kan het gevolg zijn een verzwakking van de plant, welke niet uitwendig is waar te nemen. Later blijkt dan uit een sterker optreden van parasieten, dat de plant wel degelijk verzwakt was (b.v. Thielavia-infectie op de wortels, zie blz. 40).

Ten opzichte van de Stamboon is geconstateerd, dat de parasitaire aantasting vooral bij lage temperatuur tot stand komt en de niet parasitaire beschadiging bij hooge temperatuur. Boonen groeien vlugger en krachtiger bij een hooge temperatuur (Reddick, 1917). Onder deze omstandigheden hebben de wortels het meest van vergiftiging te lijden, maar krijgen de parasieten geen gelegenheid tot aantasten.

Lundegårdh (1923) heeft geconstateerd, dat ook Fusarien door ophooping van koolzuur in den grond een voorsprong op de wortels krijgen. De schimmel is tamelijk ongevoelig voor CO_2 en groeit zelfs sterker bij een matige koolzuurconcentratie. De wortels daarentegen ondervinden nadeel van het koolzuur en worden zoo vatbaar voor infectie.

De oudste wortels zijn vooral gevoelig voor parasitaire aantasting, terwijl ze juist het minst gevoelig zijn voor anorganische beschadigingen. Dit vindt zijn oorzaak in het feit, dat deze oude wortels hun groei gestaakt hebben. De parasiet tast het eerst die deelen aan, welke in toestand van rust verkeeren. Zooals reeds gezegd, werken vergiften daarentegen het sterkst op jonge, groeiende deelen in.

De beschadiging door de gevolgen van zuurstofgebrek heeft vooral plaats bij hooge temperatuur, hetgeen zeer begrijpelijk is, omdat dan het zuurstofverbruik, de koolzuurproductie en de reduceerende werkingen zeer sterk zijn.

8. *Tabel van de proeven met lampeglazen.*

Hierachter volgen nogmaals de resultaten, welke met behulp van lampeglazen zijn verkregen, samengevat in een tabel. De cijfers duiden aan het aantal malen, dat een verschijnsel is waargenomen. De cijfers in de laatste kolom geven aan hoeveel proeven met één bepaald agens zijn verricht.

	wortel-top-in-sterv.	wortel-afster-ving.	wortel-haren inst.	wortel-ont-kleur.	ver-wel-king.	(oudste) bladen afst.	groei geremd	vol-ledige afst.	totaal aantal proe-ven.
BOON.									
koolzuur [1])	8	8	8	—	4 [2])	3 [3])	8	3 [3])	11.
stagn. water	—	—	—	—	2	—	—	—	2.
afsluiting	—	—	—	—	—	—	—	—	2.
ROODE BIET.									
koolzuur	—	3	3	3	3	3	3	—	3.
stagn. water	—	1	1	1	1	1	1	—	1.
afsluiting	—	—	—	—	—	—	—	—	2.
CROCUS.									
koolzuur	1	1	—	—	—	—	1	—	1.
waterstof	—	—	—	—	—	—	—	—	1.
ammoniak	—	1	—	—	—	—	1	—	1.
zoutzuur	—	—	—	—	—	—	—	—	1.
TULP.									
koolzuur	1	1	—	—	—	—	1	—	1.
afsluiting	—	—	—	—	—	—	1	—	1.
HYACINTH.									
koolzuur	2	2	2	—	—	—	2	—	2.
zwavelw. stof	—	1	1	—	—	—	1	—	1.
MAHONIA.									
koolzuur	—	1	—	1	—	1	1	1	1.
waterstof	—	—	—	—	—	—	1	—	1.
LIGUSTER.									
koolzuur	—	1	—	—	—	1	1	1	1.
DEN.									
koolzuur	1	—	—	—	—	—	1	—	1.
waterstof	—	—	—	—	—	—	1	—	1.
afsluiting	—	—	—	—	—	1	1	1	1.
IEP.									
waterstof	—	—	—	—	—	—	—	—	1.
zwavelw. stof	1	1	1	—	—	1	1	1	1.

[1]) Thielavia basicola Zopf. 3 maal waargenomen bij die planten, welke geen wortelbeschadiging krijgen.

[2]) afhankelijk van de uitdrogende werking van de lucht.

[3]) bij voortgezette behandeling.

HOOFDSTUK III.

HET GASTRANSPORT BIJ NYMPHAEA,

in verband met de zuurstofvoorziening van plantenwortels.

1. *Inleiding.*

Het is noodzakelijk, dat planten, waarvan de wortels in een zuurstofarme omgeving moeten groeien, deze op een of andere wijze voorzien van de benoodigde zuurstof, willen zij tot een goede ontwikkeling geraken. Wel kunnen, zooals reeds gezegd is, sommige wortels met weinig zuurstof volstaan, doordat hun ademintensiteit klein is of anaërobe ademhaling tijdelijk de normale ademhaling vervangt, maar toch is er steeds een bepaalde hoeveelheid zuurstof noodig om op den duur een gezonde ontwikkeling van het wortelstelsel te verzekeren. De meeste moeras- en waterplanten beschikken over een systeem van luchtruimten, dat zich zonder onderbreking over de geheele plant uitstrekt en waardoor zij in staat zijn zuurstof aan hun wortels toe te voeren. Maar ook een aantal landplanten vertoont zulk een inrichting en wel die planten, welke gewoonlijk op vochtige plaatsen groeien. Hiertoe behooren eveneens eenige cultuurplanten, b.v. Vicia Faba. Van het ventilatiesysteem van deze plant heeft Hunter (1915) een beschrijving gegeven, waaruit blijkt, dat in elk geval de oudere gedeelten der wortels lucht aangevoerd kunnen krijgen van uit den stengel. In dit verband is merkwaardig het verschil, dat door Kosaroff (1897) opgemerkt is tusschen Vicia Faba en Phaseolus multiflorus bij behandeling van de wortels met koolzuur. De

verwelking, die als gevolg hiervan optreedt, komt bij Phaseolus in 1 uur tot stand en bij Vicia in 3 à 4 uur. Waarschijnlijk speelt hierbij een rol de toevoer van zuurstof uit de bovengrondsche deelen.

Een cultuurplant, welke tot de moerasplanten gerekend kan worden, is de natgekweekte Rijst (Oryza sativa), waarbij men ook een systeem van luchtkanalen vindt. Evenals bij Vicia Faba hebben hier de jonge worteluiteinden nog geen luchtkanalen (van Breda de Haan, 1911), zoodat de zuurstoftoevoer van uit het bovengrondsche gedeelte van de plant in de eerste plaats aan de oudere wortels ten goede zal komen. De jonge wortels hebben een geringere ademintensiteit dan de oude, z.a. uit de cijfers daaromtrent van Freyberg (1879) blijkt [1]), de luchtkanalen in de oudere wortels voorzien dus in de grootere zuurstofbehoefte van deze wortelgedeelten. Bovendien kunnen zich waarschijnlijk de jonge worteluiteinden door anaërobe ademhaling ten koste van reservevoedsel uit de oudere gedeelten verder ontwikkelen. Toch zullen deze ook nog voor een gedeelte zuurstof uit den bodem moeten betrekken, waarbij de vergrooting van oppervlakte door de ontwikkeling van wortelharen nog een belangrijke factor is. Dat het niet geheel zonder zuurstof uit den bodem gaat, blijkt wel uit de gegevens omtrent het rijstwortelrot. Bij de rijstcultuur spelen de groene wieren van de sawahs immers ook een groote rol in de zuurstofvoorziening van de wortels.

Verband tusschen luchtkanalen en milieu.

Naast de planten, welke normaal steeds van luchttoevoerende holten voorzien zijn, is er nog een reeks planten bekend, welke onder invloed van het milieu waarin zij groeien, deze holten ontwikkelen naarmate zuurstofgebrek zich gelden doet. Deze luchtvoerende ruimten kunnen nog verschillend van oorsprong zijn al naar de plaats van hun ontstaan, n.l. in het schorsparenchym of in het periderm. In het schorsparenchym ontstaan de eigenlijke luchtkanalen, terwijl in het periderm zich luchthoudend weefsel ontwikkelt uit het phellogeen, dat door Schenck (1889) aërenchym genoemd is.

Vooral Costantin (1884) heeft zich bezig gehouden met

[1]) Zie voor deze cijfers de tabel op blz. 2.

den invloed, dien het leven in water op de ontwikkeling van ruime luchtkanalen in den stengel uitoefent. Verscheidene landplanten, welke in water gekweekt worden, krijgen wijdere luchtholten, terwijl de vaatbundels zich minder krachtig ontwikkelen. Voorbeelden hiervan geven Phaseolus vulgaris en Vicia sativa. Gelijke waarnemingen doet hij bij planten, waarvan een en dezelfde stengel voor een deel in water en voor een deel in lucht gegroeid is. Deze resultaten komen geheel overeen met wat Costantin bij echte waterplanten waarneemt. Ook daar sterk ontwikkelde luchtkanalen en weinig ontwikkelde vaatbundels. Worden zij echter in droge omstandigheden opgekweekt, dan zijn er minder luchtholten en meer vaten.

Bij Maïs heeft Norris eveneens waargenomen, dat in de schors van de wortels luchtruimten kunnen optreden, wanneer de lucht rondom de wortels geen zuurstof bevat.

Den zelfden invloed van het omgevende milieu neemt Schenck (1889) waar ten opzichte van de ontwikkeling van aërenchym. Dit luchtweefsel, dat in zijn ontstaan homoloog is met kurk en het eerst is waargenomen bij Jussiaea, blijkt op te treden bij een heele reeks van planten, bij Epilobium spec. en Phaseolus multiflorus. Volgens Schenck doet het aërenchym vooral dienst bij de zuurstofverzorging, terwijl het daarnaast ook nog als drijforgaan fungeert. Waar geen gewoon aërenchym ontstaat, kan onder water nog woekering van lenticellen plaats grijpen, z.a. bij Salix viminalis, waar een wit sponsweefsel uit de lenticellen te voorschijn komt. Dit is dus volkomen vergelijkbaar met de normale aërenchymvorming.

Zooals bij Jussiaea een aantal wortels naar het wateroppervlak omhoog groeit, zoogenaamde aërotrope wortels, zoo vindt men dergelijke ademwortels o.a. bij de Mangroven (Goebel, 1886), en bij Palmen (Jost, 1887). De luchtkanalen van deze ademwortels vormen hier den weg waarlangs de luchtzuurstof de overige wortels kan bereiken.

De hier gegeven voorbeelden van planten met aanpassingen aan het leven in zuurstofarme gronden zouden nog met vele vermeerderd kunnen worden, waaruit blijkt, dat een groot aantal planten in staat is met behulp van luchtvoerende ruimten, zuurstof aan de ondergrondsche deelen te verschaffen.

Nymphaea.

Zeer sterk ontwikkeld is wel het luchtkanalenstelsel bij waterplanten van het type, dat *Nymphaea* het duidelijkst vertoont. Planten dus, waarvan gewoonlijk alleen de bladschijven boven water uitkomen, terwijl het rhizoom met de wortels zich in den zuurstofarmen bodem bevindt. Deze planten leenen zich het beste voor een onderzoek naar de wijze waarop de gaswisseling in de luchtkanalen tot stand komt en de zuurstoftoevoer naar de wortels plaats heeft. Wel is, z.a. algemeen bekend geacht mag worden, de gewone diffusie een belangrijke factor bij den aanvoer van zuurstof naar de intercellulaire holten van de plant. Maar in gevallen zooals deze, waarbij de wortels in een zuurstofarmen bodem moeten groeien, komen bijzondere omstandigheden te hulp bij de moeilijke zuurstofvoorziening van de wortels.

In de litteratuur heeft over het gastransport in deze planten eenige verwarring geheerscht. De uitscheiding van gasbellen n.l., welke door Dutrochet (1837) het eerst is waargenomen, kan op zeer uiteenloopende wijze tot stand komen en nu zijn er belangrijke meeningsverschillen ontstaan, slechts hierop berustend, dat de betreffende auteurs niet hetzelfde verschijnsel onder oogen hebben gehad. Van deze geheele kwestie heeft Ursprung (1912) een uitgebreide bespreking gegeven, zoodat voor de bijzonderheden daarheen verwezen mag worden.

Ten einde een helder inzicht te verkrijgen in de doorlaatbaarheid voor gassen bij Nymphaea, was het gewenscht de proeven daaromtrent, welke Ursprung en zijn voorgangers gedaan hebben, wat uitgebreider te nemen, hetgeen in het Botanisch laboratorium te Utrecht is uitgevoerd.

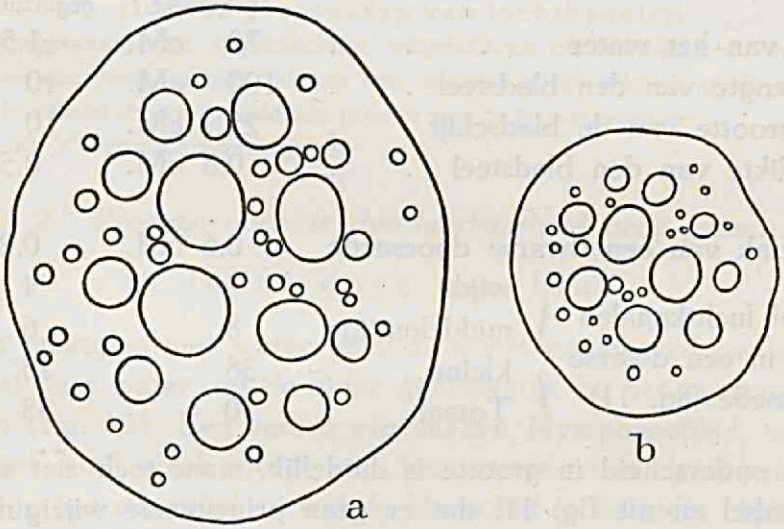
Daarnaast is met behulp van een zelfregistreerenden manometer nagegaan, welke drukverschillen er in Nymphaea kunnen optreden en waardoor deze veroorzaakt worden.

Langs dezen weg is een oordeel gevormd over de wijze waarop planten, voorzien van een luchtkanalenstelsel, in staat zijn aan hun ondergrondsche deelen zuurstof toe te voeren.

Anatomische bijzonderheden.

Een enkele opmerking dient er nog gemaakt te worden over den

bouw van Nymphaea. Zooals bekend is, vindt men alleen stomata aan de bovenzijde van het blad, dus kan een drijvend blad lucht opnemen uit de atmosfeer, niettegenstaande de onderzijde door water afgesloten is. Het aantal stomata is belangrijk; Weiss (1865) vermeldt er voor Nymphaea alba 460 per mM². De bladoppervlakte is wat vetachtig, zoodat deze spoedig droog aan de lucht komt wanneer het blad boven water verschijnt. De stomata staan in verbinding met een doorloopend systeem van luchtholten, dat zich door het geheele blad uitstrekt. De luchtholten van de bladschijf communiceeren met de luchtkanalen in den bladsteel, welke in groote getale daarin aanwezig zijn. Met het bloote oog zijn daarvan aan het afgesneden steeluiteinde reeds 4 wijde kanalen duidelijk te zien.



Figuur 11.
Schema van de verdeeling van de luchtkanalen in bladstelen van Nymphaea Marliacea carnea.
a. in diep water,
b. in zeer ondiep water gekweekt.
± 6 × vergroot voorgesteld.

Een dwarse doorsnede van het midden van een bladsteel toont verder onder het microscoop rondom deze 4 wijde , een kring luchtkanalen van gemiddelde grootte en verspreid daartusschen vele kleinere (figuur 11a). Hun aantal is tamelijk regelmatig, maar kan door uitwendige omstandigheden gewijzigd worden. In zeer

ondiep water gekweekt (gem. 1,5 cM.) blijven de bladen klein, de veel dunnere bladsteel geeft echter ook dan eenzelfde verdeeling van luchtkanalen te zien. De 4 wijde luchtkanalen en de kring van gemiddeld groote zijn steeds te vinden, maar het aantal kleinere is belangrijk geringer (figuur 11b). Ook het totale oppervlak is in doorsnede kleiner, zoodat de weerstand in den steel bij doorstrooming van gassen grooter zal zijn. Op de geheele lengte van de vergeleken bladstelen geeft dit evenwel niet veel verschil, daar de in diep water gekweekte planten wel 10 maal langere stelen vormen. In de volgende tabel zijn de verschillen vermeld, welke men waarneemt tusschen de beide bladvormen.

Nymphaea Marliacea carnea

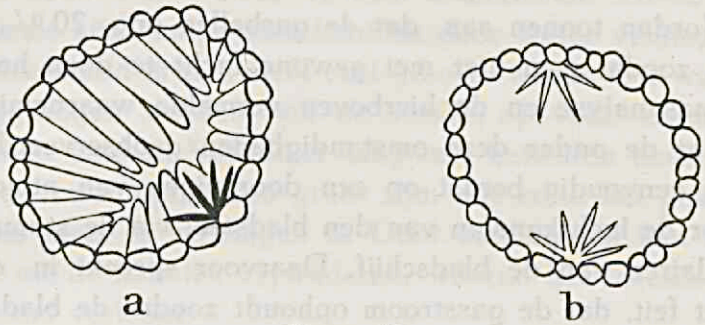
		in een bassin gekweekt.	in een geglazuurde pot.
diepte van het water		70 cM.	1,5 cM.
gem. lengte van den bladsteel		100 cM.	10 cM.
gem. grootte van de bladschijf		25 cM.	10 cM.
gem. dikte van den bladsteel		0,8 cM.	0,5 cM.
oppervlak van een dwarse doorsnede		0,6 cM.²	0,2 cM.²
aantal luchtkanalen geteld in een dwarse doorsnede (fig. 11)	wijde	4	4
	middelmatige	8	6
	kleine	38	23
	Totaal	50	33

Het onderscheid in grootte is duidelijk, maar toch ziet men uit deze tabel en uit fig. 11, dat er geen principieele wijzigingen in den bouw van het blad hebben plaats gehad door de veranderde levenswijze.

De luchtkanalen kunnen na verwonding het volloopen met water verhinderen, doordat zij thyllenachtige uitgroeiïngen van den wand naar binnen ontwikkelen, welke een afsluiting van de luchtbanen tot stand brengen (figuur 12a). Bovendien zijn de wanden hier en daar met sterharen bezet, welke mogelijk dienst kunnen doen om reeds direct bij verwonding het binnendringen van water te beletten (figuur 12b).

Op hun beurt vormen de luchtkanalen van de bladstelen weer een samenhangend geheel met die van het rhizoom en van de wor-

tels, zoodat alle deelen van de plant onderling door luchtbanen met elkaar verbonden zijn. De bladen geven dus sterk den indruk als „trechters" tot het opvangen van lucht voor de plant dienst te doen.



Figuur 12.

Dwarse doorsneden van luchtkanalen.

a. luchtkanaal met thyllenachtige uitgroeïngen (in een bladsteel, welke, na een proef, langen tijd aan den manometer bevestigd is gebleven).

b. luchtkanaal van gemiddelde grootte met twee sterharen.

± 50 × vergroot weergegeven.

2. *Proeven over de doorlaatbaarheid voor gassen.*

Zuigen van lucht door een blad.

Een maatglas met water gevuld, wordt omgekeerd geplaatst in een bak met water, op de wijze gebruikelijk bij het opvangen van gassen (fig. 13). Een versch afgesneden Nymphaeablad, waaraan een flink eind steel, wordt met het uiteinde van dezen steel gebracht in het maatglas, terwijl de bladschijf in de lucht blijft boven het water in de bak. Op het oogenblik, dat het uiteinde van den steel eenige centimeters (in dit geval 13 c.M.) boven het waterniveau in de bak uitkomt, begint een stroom van gasbellen uit de sneevlakte in het maatglas op te stijgen.

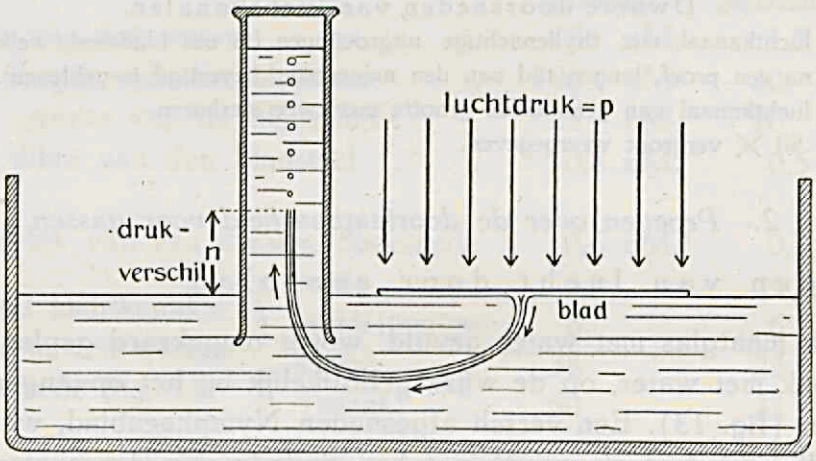
Brengt men den steel hooger in het maatglas, dan wordt de gasstroom sterker en in weinige oogenblikken is het glas geheel er mee gevuld.

Haalt men daarentegen den steel naar omlaag, zoo houdt de gasstroom op, echter eerst wanneer het uiteinde op een lager niveau gekomen is, dan waarop bij het begin van de proef de stroom begon.

Wanneer men de bladschijf onder water dompelt, staat de stroom onmiddellijk stil. Brengt men daarna ook maar een klein gedeelte van de bladschijf weer boven, dan gaat de luchtstroom direct verder door.

Analysen van het uitgescheiden kas, gedaan met de gaspipet volgens Jordan toonen aan, dat de gasbellen ong. 20 % zuurstof bevatten, zoodat men hier met gewone lucht te doen heeft.

Deze gasanalyse en de hierboven vermelde waarnemingen bewijzen, dat de onder deze omstandigheden geobserveerde gasuitscheiding eenvoudig berust op een doorzuigen van atmosferische lucht door de luchtkanalen van den bladsteel via de stomata en de intercellulairen van de bladschijf. Daarvoor spreekt in de eerste plaats het feit, dat de gasstroom ophoudt zoodra de bladschijf ge-



Figuur 13.
Zuigen van lucht door een Waterlelie-blad.

heel onder gedompeld wordt. De stomata zijn dan door water afgesloten. Dat het boven water uitsteken van een klein deel van de bladschijf voldoende is om weer gasbellen te doen opstijgen, bewijst welk een enorme doorlaatbaarheid de bladschijf heeft. Zoo'n luchtstroom levert dan ook een verbluffend gezicht op wanneer men zich daarbij realiseert, hoe zulke geweldige hoeveelheden gas door een, voor het oog geheel gesloten vlak, naar binnen moeten dringen.

Verder is er een bepaald niveauverschil noodig om gasuitscheiding te verkrijgen. Daardoor ontstaat ongelijkheid in den lucht-

druk boven de bladschijf en den druk in het uiteinde van den steel, hetgeen een luchtstroom veroorzaakt van bladschijf naar steel. Het ophouden van de luchtstroom op een lager niveau dan waarop deze kan aanvangen, moet daaraan geweten worden, dat éérst eenige weerstand overwonnen moet worden, alvorens de stroom kan beginnen. Soms zijn eenige luchtkanalen door water verstopt, waardoor de weerstand in den steel veel grooter wordt. Dit water moet eerst weggezogen worden, wil de stroom op volle kracht voortgang kunnen vinden. Wordt er lang met hetzelfde blad gewerkt, dan kan de verstopping zoo groot zijn, dat er in het geheel geen luchtstroom meer te verkrijgen is. Door uitslingeren kan men dan het water uit de kanalen verwijderen, waarna het luchtdoorzuigen weer normaal verloopt.

Het vereischte niveauverschil is dus afhankelijk van de toevallige doorlaatbaarheid van stomata en intercellulaire holten. De druk d op het uiteinde van den steel is kleiner dan de luchtdruk p van de atmosfeer en hangt af van de hoogte n, waarop het steeluiteinde zich bevindt boven het wateroppervlak in de bak. Hij bedraagt dan:

$$d = p - n \text{ c.M. waterdruk,}$$

wanneer ook p in centimeters waterdruk gemeten wordt. Het drukverschil bedraagt n c.M. water en waar dit in het besproken geval 13 c.M. was, is hier dus de overdruk, welke de gasstroom deed ontstaan, ongeveer *1 c.M.* kwik geweest (s.g. kwik 13,6).

Ook met den bladsteel alleen kan men het verschijnsel teweeg brengen, evenals met een slang met capillaire glazen uiteinden; men behoeft slechts te zorgen, dat de steel of buis niet vol water loopt.

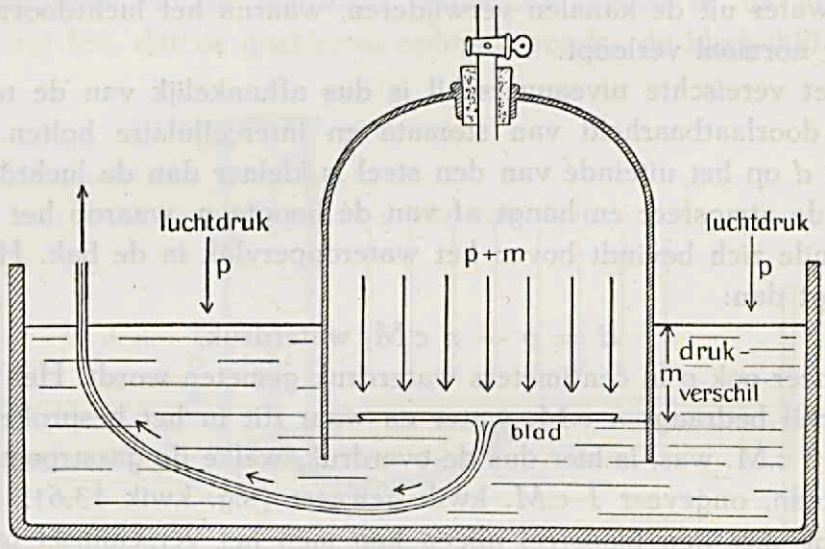
Het is een zuiver physische kwestie, direct vergelijkbaar met het verschijnsel, dat de flesch van Mariotte vertoont. Er is dus geen sprake van een gasuitscheiding, ten gevolge van physiologische processen.

Persen van lucht door een blad.

Het omgekeerde verschijnsel krijgt men te zien, wanneer men een blad laat drijven in water en het uiteinde van den steel boven water houdt. Door nu een glazen klok, waaraan zich bovenaan een kraan bevindt, over de bladschijf heen te stolpen en neer te

drukken, kan men de lucht uit de klok door het blad naar buiten persen. Men ziet dan na eenigen tijd de waterniveaux binnen en buiten de klok weer gelijk worden (fig. 14).

In tegengestelde richting verkrijgt men een luchtstroom door bij het omlaag drukken van de klok de lucht door de kraan te laten ontsnappen en daarna de klok weer omhoog te heffen. Het water staat dan in de klok hooger dan daar buiten, maar door toestrooming van lucht door het blad, wordt in eenigen tijd het verschil weer opgeheven. Het blad van Nymphaea is dus in staat in beide richtingen lucht door te laten.



Figuur 14.
Doorpersen van lucht met behulp van een glazen klok.

Andere waterplanten.

Ook door bladen van andere waterplanten, welke van hetzelfde type zijn als Nymphaea, kan men lucht zuigen of persen. De sterkte van de gasstroom kan evenwel zeer verschillend zijn en hangt af van de doorlaatbaarheid van de plantensoort, welke bij de proef dienst doet. Rangschikt men de planten naar hun doorlaatbaarheid voor lucht, te beginnen met diegene, welke de grootste doorlaatbaarheid bezitten, dan komt men ongeveer tot de volgende reeks: *Nelumbo, Limnanthemum, Nymphaea, Nuphar* en *Sagittaria*.

De grootere doorlaatbaarheid van Nymphaea ten opzichte van

Nuphar is reeds te verwachten, wanneer men de doorgesneden bladstelen met elkander vergelijkt. Nuphar heeft een groot aantal nauwe luchtkanalen, terwijl Nymphaea behalve deze de reeds genoemde 4 wijde luchtkanalen vertoont. Ook bij de overige planten is ongelijkheid in anatomischen bouw oorzaak van de verschillende doorlaatbaarheid, zoo heeft Sagittaria tusschenschotten in haar luchtkanalen.

Bij alle bladen houdt de stroom onmiddellijk op, wanneer de bladschijf geheel onder water gedompeld is, behalve bij Nelumbo, waar de gasstroom nog een oogenblik na het onderdompelen voortgaat. Dit vindt zijn oorzaak in het feit, dat het bladoppervlak zeer vetachtig is aan de bovenzijde, waardoor het onmogelijk is, het blad ook maar eenigszins nat te maken. Bij het onderdompelen gaat een zilverachtig laagje lucht mee. Deze luchtvoorraad nu wordt eerst nog via het blad uit den steel naar buiten geperst en pas wanneer ook deze lucht grootendeels verdwenen is, staat de gasstroom stil. Duidelijk is dan te zien hoe de luchtlaag uiterst dun is geworden.

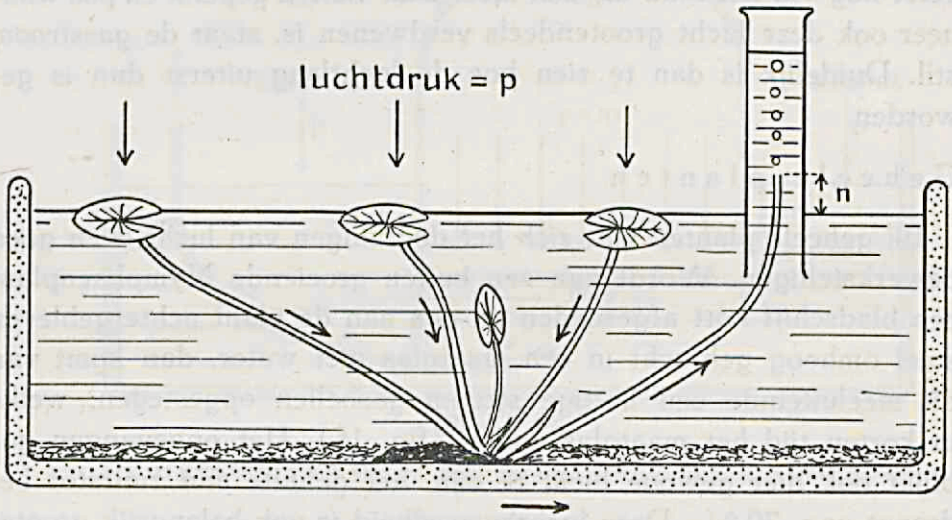
Geheele planten.

Bij geheele planten laat zich het doorzuigen van lucht even goed bewerkstelligen. Wordt van een buiten groeiende Nymphaeaplant een bladschijf kort afgesneden en den aan de plant achtergebleven steel omhoog gebracht in een maatglas met water, dan komt van dit steeluiteinde een heftige stroom gasbellen opgestegen, welke in korten tijd het maatglas vullen (fig. 15). Het opgevangen gas blijkt ook hier gewone lucht te zijn, het gehalte aan zuurstof bedraagt ong. 20 $^0/_0$. Deze luchthoeveelheid is ook belangrijk grooter dan de voorraad gas uit de intercellulairen, zoodat de samenstelling daarvan geen noemenswaardigen invloed op de analyse van het opgevangen gas kan hebben uitgeoefend. Dus wordt ten gevolge van de drukvermindering in het betreffende steeluiteinde de atmosferische lucht geperst door de stomata van de drijvende bladen van de plant, langs de kanalen in bladschijven en -stelen naar het rhizoom en vandaar door de opengesneden bladsteel in het maatglas.

Nog opvallender is het verschijnsel bij Nelumbo, waar het zich aan een volkomen intacte plant laat demonstreeren. Wordt een

blad in een groot maatglas met water omhoog gestoken, dan wordt de zilverachtige luchtlaag op de bovenzijde van het blad dikker en beginnen daaruit groote luchtbellen op te stijgen, hetgeen een merkwaardigen aanblik oplevert.

Uit deze proefnemingen blijkt ten duidelijkste, dat plaatselijk optredende drukverschillen, strooming van de gassen in de luchtkanalen kan veroorzaken. Daardoor kunnen gassen dus verplaatst worden van uit het eene deel der plant naar het andere. Om nu beter op de hoogte te komen van de drukveranderingen, welke te dien opzichte een rol spelen in het leven van de plant, zijn vervolgens drukmetingen uitgevoerd, welke door middel van een registreerinrichting geruimen tijd achtereen konden worden opgeteekend.



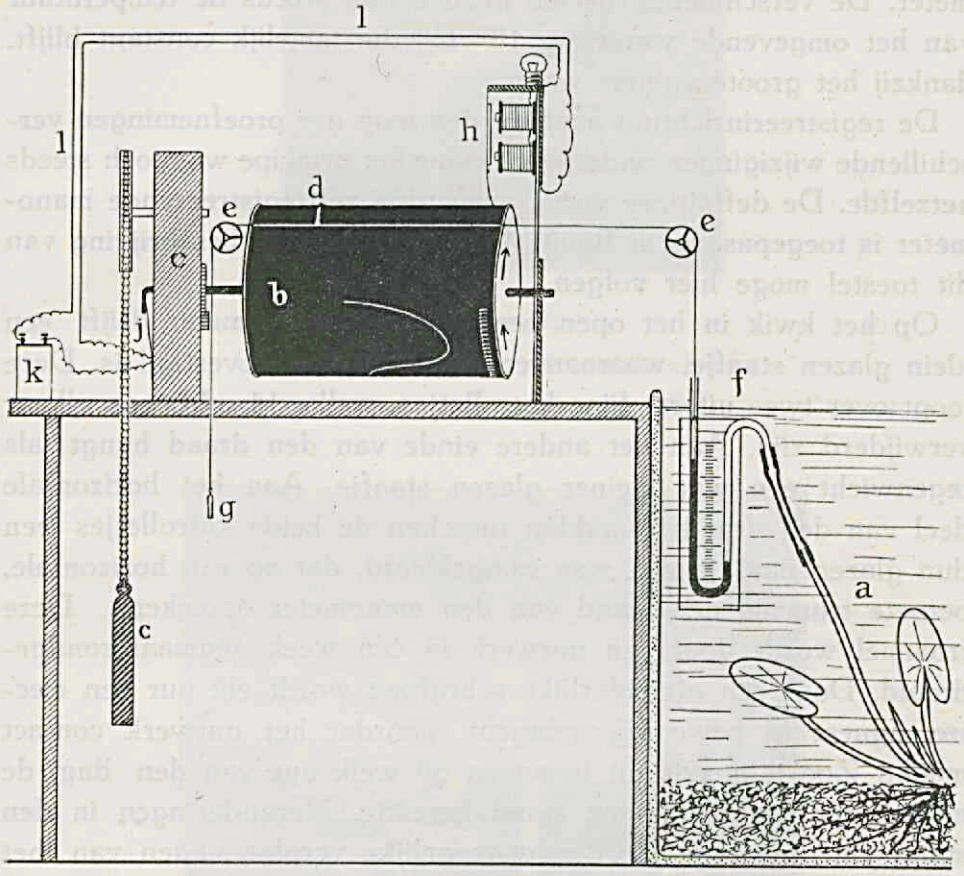
Figuur 15.
Doorzuigen van lucht bij een geheele plant van Nymphaea.

3. *Proeven over de drukveranderingen in luchtkanalen.*

Zelfregistreerende kwikmanometer.

Het meest geschikt voor de meting van deze drukverschillen blijkt te zijn een open kwikmanometer, vervaardigd uit nauwe glazen buis (binnenwijdte 2 m.M.). Aan het gesloten been van dezen manometer wordt met een caoutchouc slang de bladsteel van Nymphaea bevestigd, welke zich hiertoe uitermate goed leent

wegens haar bruikbare dikte en rolronde gedaante. Bovendien is van te voren duidelijk te zien of de vier wijdere luchtkanalen niet door water verstopt zijn. Een blad van Nymphaea blijft lang frisch, ook al is het met den manometer verbonden. De manometer is in



Figuur 16.

Toestel tot het bepalen van den druk in de luchtkanalen van Nymphaea.

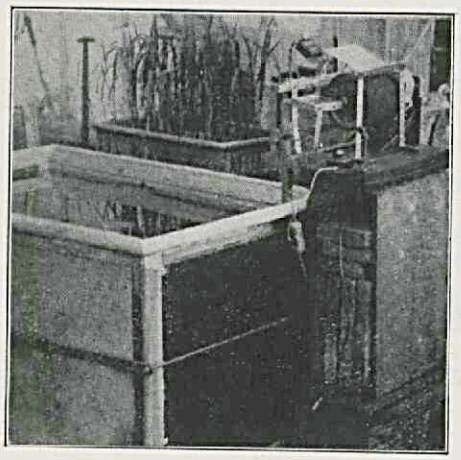
a. bassin met Nymphaea-plant, (waaraan manometer).
b. registreertrommel.
c. uurwerk met ketting en gewicht.
d. registreernaald.
e. katrolletjes.
f. kwikmanometer met glazen drijvertje.
g. glazen tegenwichtje.
h. magneet met schrijfnaald } voor de registreering van de uren.
j. electrisch contact }
k. batterij.
l. geleiddraden.

het water geplaatst, waarin zich ook het blad of de plant van Nymphaea bevindt. Slechts het langere, open been steekt boven water uit. Dit alles om te voorkomen, dat plotselinge temperatuurwijzigingen invloed zouden hebben op den stand van den manometer. De verschillende deelen hebben dan steeds de temperatuur van het omgevende water, ± 18° C., die tamelijk constant blijft, dankzij het groote volume water.

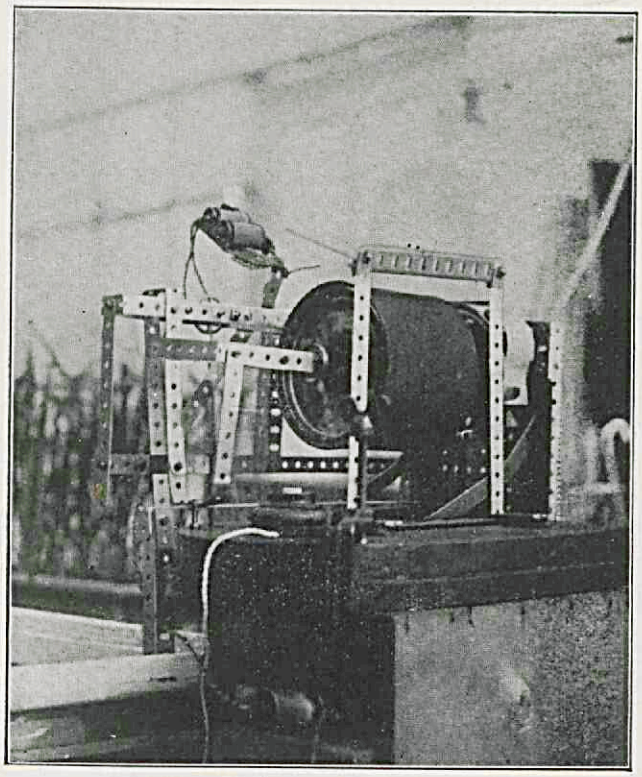
De registreerinrichting heeft in den loop der proefnemingen verschillende wijzigingen ondergaan, maar het principe was toch steeds hetzelfde. De definitieve vorm, waarin de zelfregistreerende manometer is toegepast, is in figuur 16 afgebeeld. Een beschrijving van dit toestel moge hier volgen.

Op het kwik in het open been van den manometer drijft een klein glazen staafje, waaraan een zijden draad bevestigd is. Deze loopt over twee uiterst fijne katrolletjes, welke 14 c.M. van elkaar verwijderd zijn. Aan het andere einde van den draad hangt als tegenwicht een wat kleiner glazen staafje. Aan het horizontale deel van den draad is midden tusschen de beide katrolletjes een dun glazen naaldje met was vastgekleefd, dat op een horizontale, beroete trommel den stand van den manometer opteekent. Deze trommel wordt door een uurwerk in één week éénmaal rondgedraaid. Door een afzonderlijke schrijfpen wordt elk uur een electromagneet in beweging gebracht, doordat het uurwerk contact maakt. Zoo is steeds uit te meten op welk uur van den dag de manometer een bepaalden stand bereikte. Veranderingen in den stand van het kwik worden door gelijke verplaatsingen van het glazen naaldje gevolgd. Men kan dus aan de kromme direct uitmeten welken stand de manometer heeft aangewezen. De lichte gang van de beide katrolletjes, welke elk uit een onrust van een wekker gemaakt zijn, het geringe gewicht van de glazen staafjes en de schrijfnaald verzekeren een uiterst nauwkeurige registreering van den manometerstand.

Alvorens over te gaan tot de besprekingen van de proeven met dit toestel, dient er nog even op gewezen te worden, dat waar over positieve en negatieve drukkingen gesproken wordt, dit gerekend is naar den dampkringsdruk van 1 atmosfeer als nulpunt. Een positieve druk is dus grooter, een negatieve kleiner dan 1 atmosfeer. Dit zal in het vervolg niet verder worden aangegeven.



Figuur 17.
Opstelling in de experimenteer-kas.



Figuur 18.
Registreertoestel.

Aan den manometer is nog bevestigd een schaalverdeeling in centimeters met onderverdeeling in millimeters. De druk kan daarmee direct in centimeters kwik worden afgelezen ter controleering van de geregistreerde kromme.

In de hier gegeven figuren is het gedeelte van den nacht geharceerd voorgesteld. Onder invloed van de weersgesteldheid komt echter het invallen van de duisternis en het weer licht worden niet steeds overeen met de werkelijke tijden van zonsop- en ondergang.

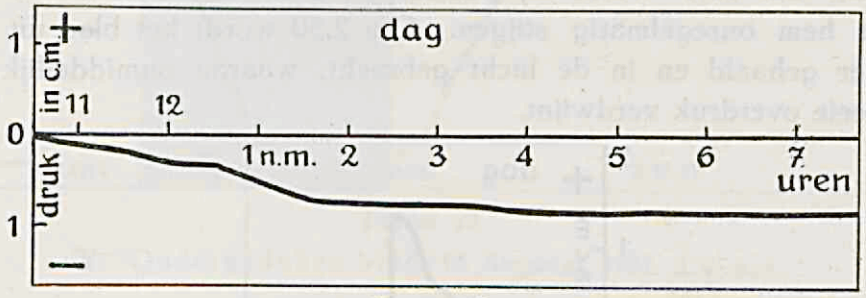
Waarnemingen aan afgesneden bladen van Nymphaea alba L.

De volgende metingen zijn verricht te Utrecht in het Botanisch laboratorium, aan afgesneden bladen in een groot aquarium.

De druk is op ware grootte weergegeven in centimeters kwik, terwijl één uur wordt voorgesteld door één c.M.

I.

12—13 Augustus 1922. De proef wordt aangevangen des morgens om 10.30, bij zeer donker weer. Het blad *drijft* op het water. De kromme laat zien hoe de druk negatief is geworden en verder zoo gebleven is. Ook den volgenden morgen is hij nog negatief.



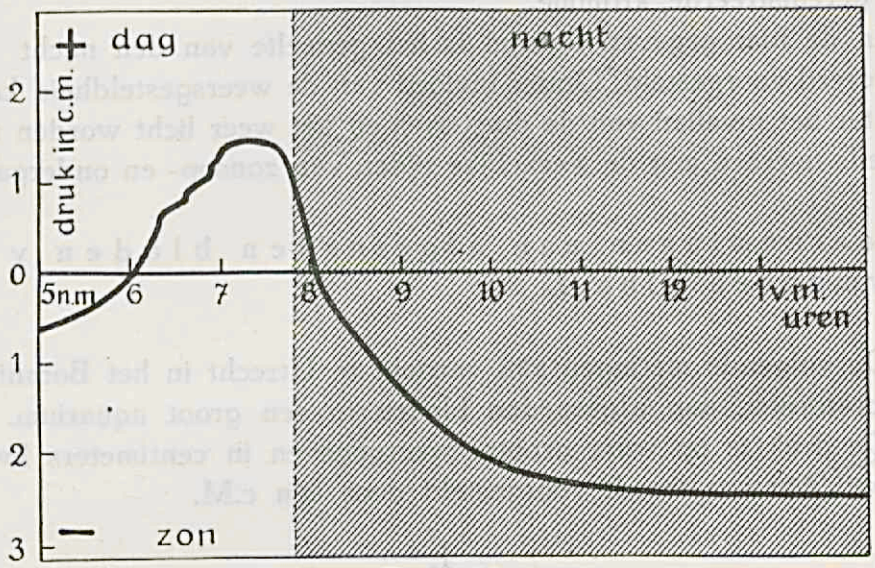
Figuur 19.

I. Drijvend blad, 12 Augustus 1922, 10.30 v.m.

II.

16 Aug. '22. Begonnen wordt om 5 uur des namiddags, terwijl de zon schijnt. Het blad wordt *onder water* gehouden. Zoolang er zon is, ontstaat er een positieve druk, welke met sterke zonneschijn

sneller toeneemt dan bij zwakkere bestraling. Om 7.45 gaat de zon onder en wordt de druk lager, om 8 uur wordt hij negatief en gedurende den nacht blijft dit zoo.

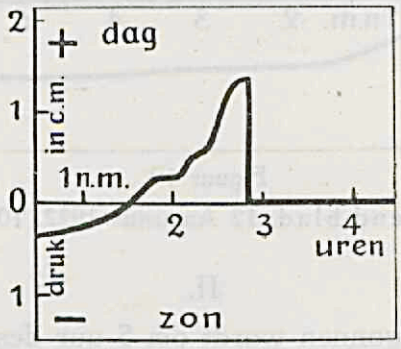


Figuur 20.

II. Ondergedoken blad, 16 Augustus 1922, 5 u. n.m.

III.

17 Aug. '22. Het toestel wordt om 12.30 n.m. wederom in werking gesteld, de zon schijnt. Het blad is nog steeds onder water, de negatieve druk van den afgeloopen nacht wordt weer opgeheven, om 1.30 wordt hij positief. De afwisselende bewolking doet hem onregelmatig stijgen. Om 2.50 wordt het blad uit het water gehaald en in de lucht gebracht, waarna onmiddellijk de geheele overdruk verdwijnt.

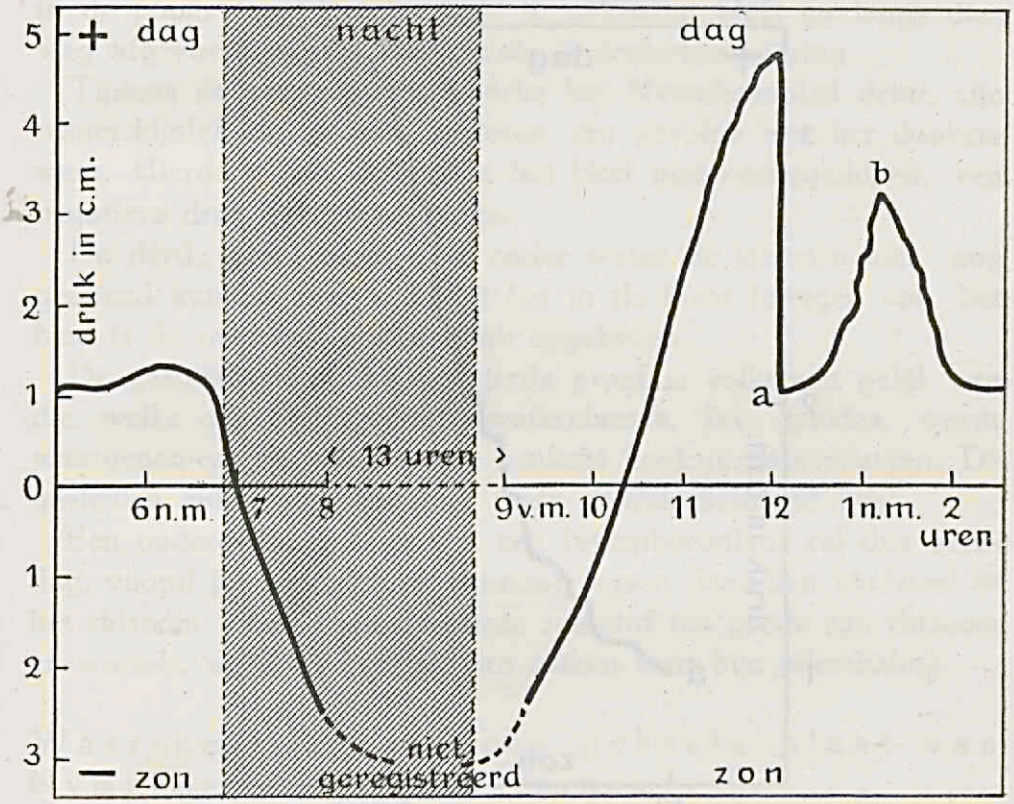


Figuur 21.

III. Ondergedoken blad, 17 Augustus 1922, 12.30 n.m., boven water gebracht om 2.50 n.m.

IV.

18—19 Aug. '22. De proef begint om 5 n.m., bij zonneschijn met hetzelfde blad thans weer onder water. Er heerscht een positieve druk zoolang de zon nog schijnt. Om 7 uur, als de zon uit het lokaal verdwenen is, wordt hij snel negatief, hetgeen gedurende den nacht zoo blijft, om in den morgen weer omhoog te loopen en vanaf 10.15 v.m. positief te worden. De zonneschijn wordt nu zoo sterk, dat de druk in het inwendige van het blad te groot



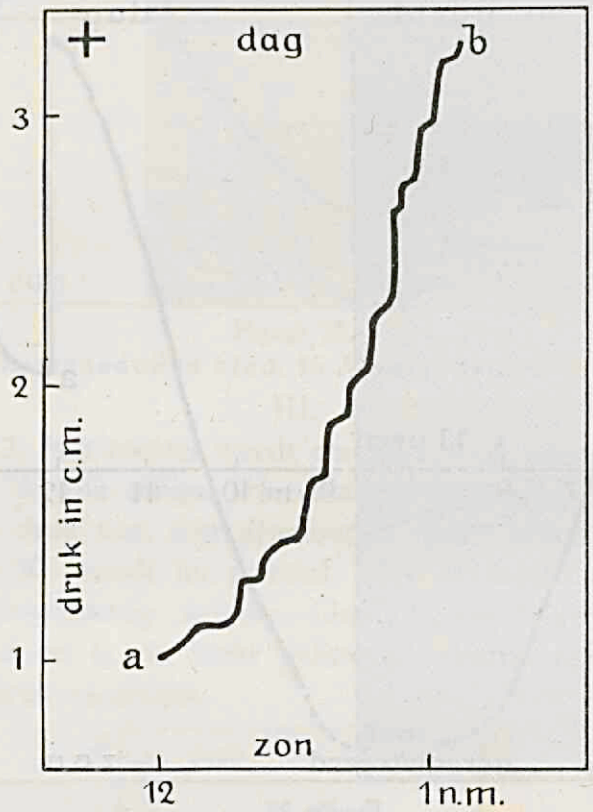
Figuur 22.

IV. Ondergedoken blad, 18 Augustus 1922, 5 u. n.m.

wordt om zoo te blijven bestaan en een uitscheiding van gasbellen het gevolg is. Deze komen te voorschijn uit het hoogste punt van de bovenzijde van het blad. Zoo is om 12 uur de positieve druk plotseling zeer sterk verminderd, waarna opnieuw drukverhooging optreedt, totdat om 1 uur n.m. hernieuwde gasuitscheiding den druk doet dalen. Om 2 uur bedraagt hij nog 1 c.M. kwik. De hoeveelheid

gas, welke de tweede maal, dus in één uur tijds wordt uitgescheiden, bedraagt 1¾ ccM. Door omstandigheden kan helaas de samenstelling van het uitgescheiden gas niet opgegeven worden.

Op het stuk a b van de kromme is nog weer extra duidelijk te zien, hoe het verschijnen en weer verdwijnen van de zon, afwisselend snelle en langzame drukvermeerderingen doen ontstaan. Een bijna vertikaal gedeelte komt overeen met sterke zonneschijn, een ongeveer horizontaal stuk van de kromme met door wolken bedekte zon. Dit is in figuur 23 vergroot weergegeven.



Figuur 23.
Gedeelte a b van fig. 22, driemaal vergroot.

Uit de voorafgaande waarnemingen blijkt, dat hier de drukveranderingen in de luchtholten van een Nymphaeablad onder invloed staan van het zonlicht. Temperatuurveranderingen komen daarbij niet in aanmerking, want in de groote bak met water blijft de temperatuur tamelijk constant. De snelle wisselingen in druk volgen nauwkeurig de veranderingen in de intensiteit van het zonlicht.

De drukvermeerdering onder invloed van het zonlicht wordt dus veroorzaakt door de koolzuurassimilatie. Immers hierbij heeft een volumevergrooting plaats, doordat het sterk in water oplosbare koolzuur omgezet wordt in minder oplosbare zuurstof, welke zich dus in de luchtkanalen ophoopt. Dit veroorzaakt een overdruk.

Bij donker weer en gedurende den nacht, wanneer dit proces stilstaat, doet zich het omgekeerde gelden. De ademhaling veroorzaakt een volumevermindering van de gassen in de luchtkanalen, omdat de zuurstof verbruikt wordt en het koolzuur, dat er voor in de plaats komt grootendeels in oplossing blijft en langs dien weg afgevoerd wordt. Het gevolg is drukvermindering.

Tijdens de eerste proef, waarbij het Nymphaeablad drijft, zijn waarschijnlijk de stomata gesloten, ten gevolge van het donkere weer. Hierdoor kan, ook al is het blad niet ondergedoken, een negatieve druk gevormd worden.

De derde proef toont, hoe onder water de stomata toch nog geopend kunnen zijn, want bij het in de lucht brengen van het blad is de overdruk onmiddellijk opgeheven.

De gasuitscheiding bij de vierde proef is volkomen gelijk aan die, welke aan ondergedoken waterplanten, b.v. Elodea, wordt waargenomen, als deze in het zonlicht koolzuur assimileeren. De gasbellen zullen dus ook hier sterk zuurstofhoudend zijn.

Een ondergedoken blad van een Nymphaeaplant zal dus overdag, vooral bij zonneschijn, zuurstof persen door den bladsteel in het rhizoom. Zoo komt dan deze zuurstof ten goede aan rhizoom en wortels, welke er gebruik van maken voor hun ademhaling.

Waarnemingen aan een geheele plant van Nymphaea Marliacea carnea.

Deze proeven zijn uitgevoerd te Baarn in de experimenteerkas van Cantonspark aan planten, gekweekt in een bassin. Van een plant wordt een bladschijf kort afgesneden en het achtergebleven gedeelte van den bladsteel met den manometer verbonden.

De druk is op $^5/_{12}$ van de ware grootte afgebeeld, de tijdlijn is nu verdeeld in stukken van één uur, terwijl een gedeelte van 12 uren $2^1/_4$ c.M. lang is.

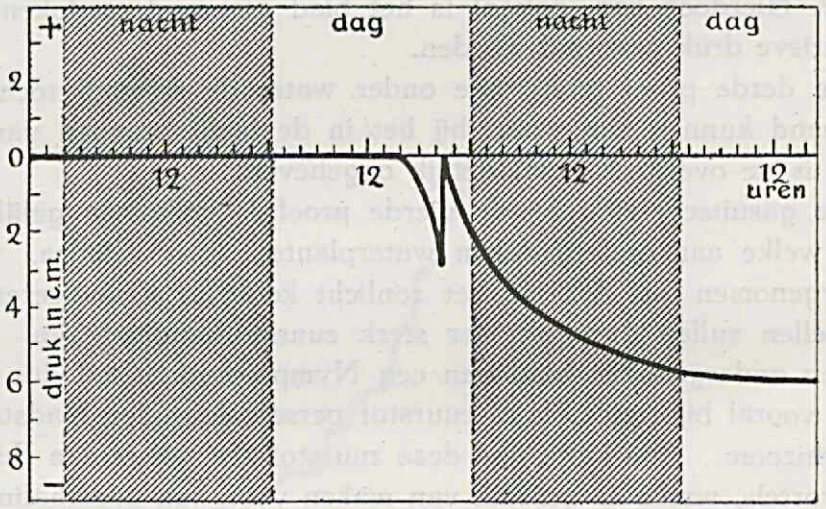
V.

12 Maart 1925. De proef begint om 4 uur n.m. bij bedekte lucht. De 6 bladen van de plant drijven op het water. De druk verandert niet en blijft tot den volgenden dag constant op 1 atmosfeer.

13 Maart '25. Om 2 uur n.m. worden alle bladen ondergedompeld, door hun steel te bezwaren met een klemkraan. Nog steeds geen zon. De druk wordt spoedig negatief.

Om 4.30 n.m. wordt één blad boven water gebracht, waardoor het drukverschil onmiddellijk wordt opgeheven. Nu wordt het blad wéér ondergedompeld en opnieuw gaat de druk snel omlaag. Na een uur is de druk reeds 1 c.M. kwik lager geworden.

14 Maart '25. Om 1 uur n.m. is de negatieve druk tot op 6 c.M. gedaald.

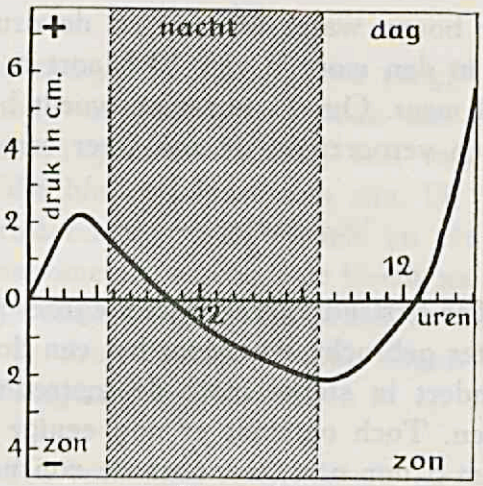


Figuur 24.
V. Geheele plant, 12 Maart 1925, 4 u. n.m.
Tot 13 Maart 2 u. drijven de bladen, daarna ondergedompeld, 4.30 één blad even boven water gehouden.

VI.

16 Maart '25. Om 2 uur n.m. is de aansluiting met den manometer vernieuwd, de bladen zijn nog ondergedoken. De zon schijnt. De druk wordt positief, daalt daarna weer bij zonsondergang, om in den nacht negatief te worden.

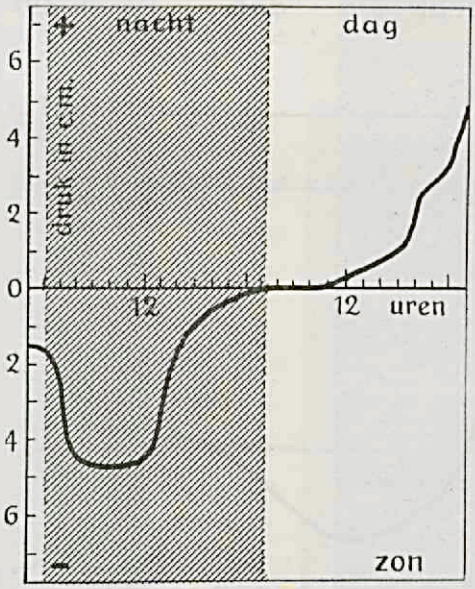
17 Maart '25. 's Morgens wordt de negatieve druk weer opheven tot er om 10.50 geen drukverschil meer bestaat. Daarna wordt de druk snel positief, doordat de zon grooter kracht krijgt. Om 4 uur bedraagt de overdruk 5,4 c.M.



Figuur 25.
VI. Geheele plant, 16 Maart 1925, 2 u. n.m.
De bladen zijn ondergedompeld.

VII.

19—20 Maart '25. 's Middags, 5 uur, wordt begonnen terwijl de zon schijnt. Alle bladen zijn nog onder water. Tot 6 uur blijft de druk gelijk om dan snel te dalen, wanneer de zon verdwenen is. Tot 1 uur 's nachts is de druk negatief, dan is een blad zoover



Figuur 26.
VII. Geheele plant, 19 Maart 1925, 5 u. n.m.
Bladen ondergedompeld, 's nachts één blad boven gekomen, dat 11 u. v.m. weer ondergedompeld wordt.

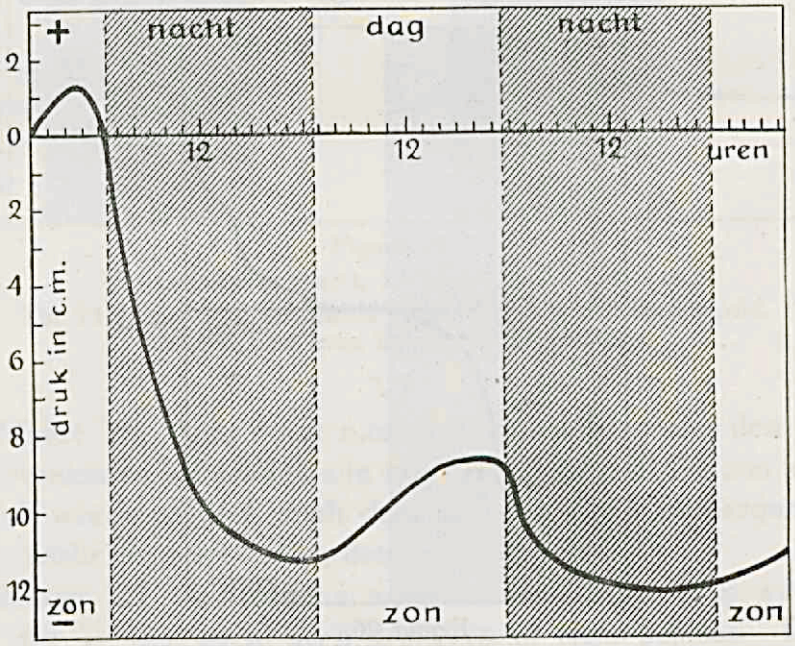
gegroeid, dat het boven water uitkomt en de druk weer omhoog loopt. Om 6 uur in den morgen van 20 Maart is er in het geheel geen drukverschil meer. Om 11 uur v.m. wordt het blad opnieuw ondergedompeld en veroorzaakt de zon weer een positieven druk.

VIII.

7 April '25. Ter bestrijding van bacteriegroei is kaliumpermanganaat in het water gebracht, waardoor het een donkerbruine kleur verkrijgt. Dit hindert in sterke mate de toetreding van het zonlicht tot de bladen. Toch ontstaat er nog eenige drukverhooging, maar al vroeg, om 5 uur n.m., wanneer de zon nog niet onder is, komt er al weer drukvermindering, welke in den nacht zeer belangrijk wordt.

8 April '25. 's Ochtends om 10 uur bedraagt de druk nog min 10 c.M. kwik. Gedurende den dag volgt een geringe drukverhooging van slechts 1,5 c.M., als gevolg van de donkere kleur van het water.

9 April '25. Om 10.30 v.m. is de druk zelfs nog — 11 c.M.



Figuur 27.
VIII. Geheele plant, 7 April 1925, 2 u. n.m.
Bladen ondergedompeld, water donker gekleurd.

IX.

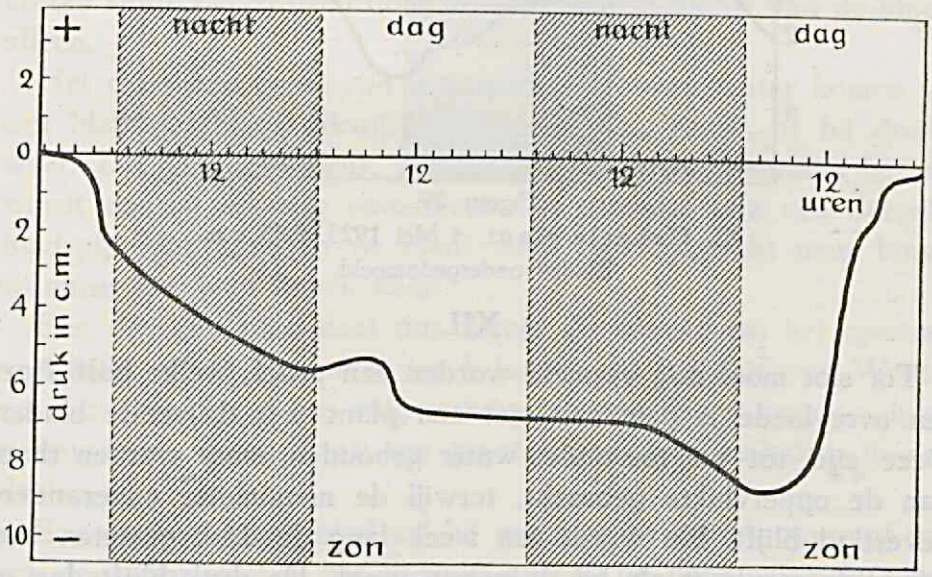
Ongeveer gelijktijdig met deze laatste proef, n.l. van 6 tot 11 April, worden nog waarnemingen gedaan met een kleinen kwikmanometer zonder registreerinrichting aan een oude Nymphaeaplant, waarvan alle bladen afgesneden zijn. De plant bestaat dus slechts uit een rhizoom met wat wortels en één bladsteel, waaraan een aparte manometer bevestigd is. Reeds na één dag is er een negatieve druk gevormd van 9 c.M. Dezen en den volgenden dag (8 April) blijkt de druk constant, in de dagen daarna wordt hij langzaam aan eenigszins opgeheven en is op 11 April nog min 3,5 c.M.

Deze proef is dus volkomen vergelijkbaar met de voorafgaande, waarbij eveneens een negatieve druk van dergelijke grootte ontstaat.

X.

21 April '25. Een nieuwe plant met slechts twee, ondergedoken, roodgekleurde bladen wordt om 1.45 n.m. aan het toestel bevestigd. Het water is weer ververscht en dus helder. Er ontstaat een negatieve druk.

22 April '25. 's Morgens komt er eerst een kleine positieve



Figuur 28.

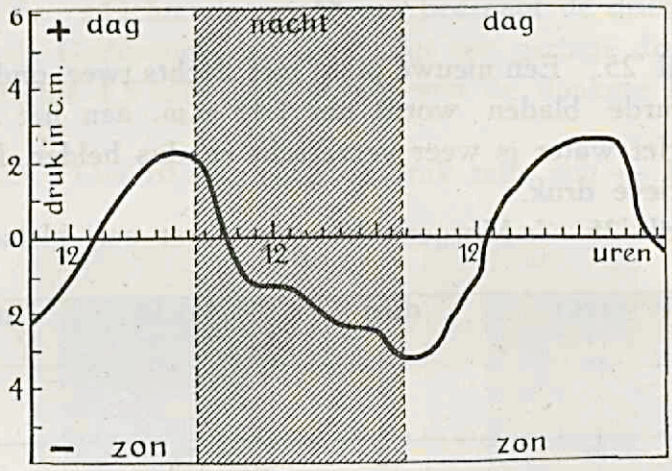
X. Geheele plant, 21 April 1925, 1.45 n.m.
Exemplaar met slechts twee bladen, welke nog ondergedoken zijn.

druk, die daarna weer negatief wordt, om gedurende den nacht nog meer te zinken.

23 April '25. De manometerstand is 's morgens — 9 c.M. Nu is één van de bladen zoo ver gegroeid, dat de punt van de bladschijf boven water uitkomt, waarna in ongeveer 4 uur tijds het geheele drukverschil wordt opgeheven.

XI.

4 Mei '25. Om 9.45 v.m. wordt met dezelfde plant, waaraan zich nu meer bladen (in het geheel 5) ontwikkeld hebben, voortgegaan bij zonnig weer. Alle bladen zijn ondergedoken. De negatieve druk, welke in den nacht geheerscht heeft, wordt opgeheven, waarop volgt een regelmatige afwisseling van een positieven druk overdag en een negatieven 's nachts.



Figuur 29.
XI. Geheele plant, 4 Mei 1925, 9.45 v.m.
Bladen ondergedompeld.

XII.

Tot slot moet nog vermeld worden een proef, welke half April ten overvloede is genomen met een plant met drijvende bladen. Deze zijn tot nu toe onder water gehouden, maar worden thans aan de oppervlakte gebracht, terwijl de manometer onveranderd bevestigd blijft. Nu wordt een week lang de druk gemeten met hetzelfde resultaat als bij de eerste proef. De druk blijft dag en nacht gelijk, zoodat er slechts een rechte lijn geregistreerd wordt, welke samenvalt met de lijn van 1 atmosfeer.

Conclusies uit deze proeven.

De proeven met geheele planten bevestigen de resultaten, welke met afgesneden bladen zijn verkregen. Een plant met ondergedoken bladen krijgt in haar luchtkanalen een positieven druk wanneer de bladen genoeg assimileeren. De druk kan daarbij een hoogte van + 5 c.M. kwik bereiken. Dit heeft plaats overdag, indien het licht tenminste voldoende tot de bladen kan doordringen. Daarentegen 's nachts, bij donker weer of wanneer het water te weinig licht doorlaat, ontstaat er een negatieve druk, welke zeer groot, tot — 12 c.M. kan worden. Een plant, waarvan alle bladen verwijderd zijn, of welke er nog maar één of twee ontwikkeld heeft, krijgt èn overdag èn 's nachts een negatieven druk. In het tweede geval is de druk overdag wel iets hooger, maar toch nog belangrijk negatief.

Dat de negatieve druk in een bebladerde plant grooter kan worden dan een door dezelfde plant gevormde positieve druk, is zeer begrijpelijk. Men bedenke slechts, dat de negatieve druk het resultaat is van de ademhaling van alle deelen van de plant te samen en dat om een positieven druk te verkrijgen, de ademhaling van wortels, rhizoom en bladen eerst dient te worden gecompenseerd en ten slotte overtroffen door de koolzuurassimilatie van de bladen alleen.

Het door den groei van den bladsteel boven water komen van een blad geschiedt dikwijls gedurende den nacht, of bij donker weer. De negatieve druk, welke dan in de luchtkanalen bestaat, wordt daarbij spoedig opgeheven. De stomata van een dergelijk blad zijn dus open en de plant zuigt dadelijk lucht naar binnen wanneer het blad boven komt.

Een drijvend blad doet dus dienst als orgaan tot het opnemen van lucht uit de atmosfeer ten behoeve van het rhizoom. Wortels en rhizoom oefenen een zuigwerking uit, doordat er steeds volumevermindering plaats heeft ten gevolge van de ademhaling in deze deelen.

Een ondergedoken blad zal bij gunstige belichting zuurstof persen door den steel in het rhizoom en ook op deze wijze de ademhaling en den groei van rhizoom en wortels bevorderen. Dit is van veel belang in het vroege voorjaar, wanneer zich reeds bladen

onder water hebben ontwikkeld en met zonnig weer zoo het rhizoom van zuurstof wordt voorzien. Waarschijnlijk is deze levering van zuurstof aan de wortels mede oorzaak van de vroege ontwikkeling van deze planten, wanneer het water nog zeer koud is. Bij lage temperatuur wordt de koolzuurassimilatie niet zoo sterk geremd als de ademhaling (Zuntz, 1900).

Een plant met drijvende bladen geeft onder de omstandigheden waarbij gewerkt is, géén afwijking van den druk van 1 atmosfeer. Ook metingen aan een plant in den vijver van Cantonspark, verricht in Mei 1924, gaven hetzelfde resultaat, een week lang achtereen. Toch heeft Goebel (1891) in den herfst bij donker weer negatieve drukkingen waargenomen, aan Nymphaeaplanten in een kas. Waarschijnlijk zijn in dit geval de stomata gesloten geweest; daarbij was de temperatuur van het water in het bassin hoog (25° C.), zoodat een groote ademintensiteit tot de vorming van een belangrijken negatieven druk leiden kon. Dit resultaat komt dus overeen met de eigen waarnemingen aan een drijvend blad, bij de proeven met afgesneden bladen. Toch zijn meestal de stomata geopend, zooals blijkt uit het onmiddellijk compenseeren van den druk, wanneer een blad boven water komt of kunstmatig er boven gebracht wordt en uit de waargenomen onveranderlijkheid van den druk in een plant met drijvende bladen.

4. *Slot.*

Gevolgen voor de gaswisseling.

De drukvariaties onder invloed van ademhaling en koolzuurassimilatie hebben dus groote gevolgen voor de gaswisseling in de luchtkanalen. Zij blijken van veel beteekenis te zijn voor het leven van de plant en in het bijzonder voor de niet groene deelen.

Men kan nu voor 3 stadia eenigszins aangeven, hoe de zuurstoftoevoer aan rhizoom en wortels tot stand komt:

1. Zijn alle bladen nog ondergedoken, dan heeft er over dag persing van zuurstof uit de bladen naar de wortels plaats.
2. Komt het eerste blad boven water gedurende den nacht, dan wordt er lucht en dus ook zuurstof door de stomata van dit blad naar binnen gezogen.
3. Indien de meeste bladen drijven, oefent het rhizoom een zuig-

werking uit en wordt er als bij 2 lucht ingezogen, welke bovendien overdag nog extra van zuurstof wordt voorzien door de assimilatie van de bladen. De nog niet bovengekomen bladen gaan voort met overdag zuurstof aan de wortels te leveren.

Natuurlijk zijn dit niet de eenige drukveranderingen, welke strooming van gassen teweeg kunnen brengen, vooral omdat slechts kleine verschillen van omstreeks 1 c.M. kwik, reeds voldoende zijn om stroomingen op te wekken. Daarbij moet gedacht worden aan veranderingen in den luchtdruk, aan wind en aan temperatuurverschillen tusschen de ver uiteen liggende deelen van de plant.

Bovendien kunnen er drukverhoogingen in de bladen optreden ten gevolge van de z.g. hygrometrische diffusie. Deze is het beste te constateeren aan bladen van Nelumbo (Ohno, 1910), waar lucht uit het midden van de bladschijf naar buiten wordt geperst in den vorm van gasbellen, wanneer zich op het blad water bevindt. Maar ook bij Nymphaea (Ursprung, 1912) laat zich het verschijnsel waarnemen, de door het blad binnen gestroomde lucht, komt daar uit het steeleinde weer te voorschijn. Het verschijnsel treedt op wanneer de lucht boven een blad warm en droog of een van beide is, zoodat er voortdurend door diffusie via de stomata droge lucht naar binnen en waterdamp naar buiten komt. Deze diffusiestroom gaat gepaard aan de vorming van een positieven druk, waardoor belangrijke hoeveelheden lucht door het blad naar binnen stroomen. Ook op deze wijze kan het rhizoom zuurstof toegevoerd krijgen, mits de lucht boven de bladen droog gehouden wordt door zonnewarmte of wind. De kwestie is evenwel niet geheel opgehelderd. De tegenwoordige stand van het vraagstuk vindt men bij Ursprung uitvoerig besproken.

Naast strooming ten gevolge van drukverschillen kan natuurlijk ook gewòne diffusie zuurstof in het inwendige van de plant brengen, al gaat dit niet zoo snel. Daartegenover staat echter, dat gewone diffusie ten allen tijde plaats heeft, tenminste wanneer de stomata geopend zijn.

Wat betreft den afvoer van het overtollige koolzuur, dus voor zoover het niet bij de koolzuurassimilatie weer verbruikt wordt, kan gezegd worden, dat het voor een groot gedeelte in opgelosten

toestand verdwijnt en in het water terecht komt. Het overige deel komt door diffusie of strooming uit de stomata naar buiten.

De beteekenis voor de zuurstofvoorziening van plantenwortels.

Terugkeerende tot het punt van uitgang kan nu het volgende opgemerkt worden omtrent de gaswisseling van planten met een luchtkanalenstelsel. Waar de onderzochte verschijnselen alleen afhankelijk zijn van de aanwezigheid van een goed ontwikkeld luchtkanalensysteem en van de, bij alle groene planten voorkomende, zuurstofademhaling en koolzuurassimilatie, is het geoorloofd hier te generaliseeren.

Daarbij komt, dat veel planten onder invloed van zuurstofgebrek in het omgevende medium, in staat zijn tot het vormen van extra ruime intercellulaire holten, z.a. in het begin is besproken. De mogelijkheid van strooming van de gassen door het inwendige van de plant wordt daardoor zeer vergroot.

Bij moeras- en landplanten zullen de wortels lucht uit de atmosfeer opnemen door de zuigende werking in hun luchtkanalen, ten gevolge van de ademhaling. De lucht zal daarbij door de stomata van de stengelbasis binnen treden (Vicia Faba). Zuurstoftoevoer van uit de bladen kan alleen plaats hebben bij planten, waarvan de bladen ineenloopende intercellulaire holten bezitten, z.g. homobarische bladen (Neger, 1912). De luchtstroom naar de wortels zal dan zuurstof kunnen meevoeren, maar van persing kan gewoonlijk geen sprake zijn zoolang de stomata niet zijn gesloten. Alleen kiemplanten, welke zich onder water ontwikkelen kunnen, z.a. die van de Rijst, profiteeren van de zuurstof, welke door de groene spruit in de wortels geperst wordt.

De zuigwerking van de wortels zal ook goede diensten bewijzen bij die planten, welke ademwortels ontwikkelen. Deze kunnen dan onafhankelijk van de bovengrondsche deelen, lucht aanzuigen door de omhoog gestoken ademwortels.

Voor die gewassen, z.a. Rijst en Suikerriet, welke somtijds in een zuurstofarmen grond van een Wortelrot te lijden hebben, kan het van belang zijn bij het zoeken naar resistente variëteiten te letten op de uitgebreidheid van de luchtkanalen. Misschien zijn er tus-

schen de variëteiten, welke reeds als resistent bekend staan en die welke juist gevoelig voor Wortelrot zijn, verschillen in die richting te vinden. Resistentie tegen giftige verbindingen, welke door de anaëroben toestand in den bodem ontstaan, geeft dit alles niet, maar een ruime voorziening met zuurstof van de wortels is toch ook daarbij in het voordeel van de plant.

ALGEMEENE CONCLUSIES.

Een methode is uitgewerkt, met het doel de wortels in natuurlijken en onverstoorden toestand te kunnen waarnemen gedurende de geheele ontwikkeling en te behandelen met ziekte-verwekkende agentia.

Volgens deze methode zijn oriënteerende proeven verricht, welke nu reeds hebben doen zien, dat langs dien weg inderdaad inzicht te verkrijgen is in de groeistoornissen van de planten.

Ziektebeeld.

Experimenteel is het ziektebeeld vastgesteld voor planten, waarvan de wortels blootgesteld zijn aan een koolzuuratmosfeer. Dit is vooral uitvoerig geschied voor de Stamboon en voor de Roode Biet, waarbij de laatste zich het minst gevoelig toont.

Ook van andere schadelijke invloeden is de werking nagegaan en daardoor is aan den dag getreden, dat zuurstofgebrek alléén slechts een remmenden invloed op de groei heeft, doch geen beschadigingen veroorzaakt, maar dat *vergiftiging* van de wortels door koolzuur, zwavelwaterstof, ammoniak enz., de ziekteverschijnselen te voorschijn roept.

Deze verschijnselen zijn overeenkomstig aan die, welke in de litteratuur gevonden zijn. Vooral het ziektebeeld, dat voor *Wortelrot* van Suikerriet en Rijst vermeld wordt, gelijkt veel op het zelf waargenomene.

De bijzonderheden van het experimenteele ziektebeeld zijn voornamelijk verwelking, verkleuring en afsterving van de oudste bladen, algemeen geremde groei, blijven steken van de bloem, slecht wortelstelsel door successievelijk insterven van worteltoppen, overige wortelgedeelten en wortelharen, en soms ontkleuring bij gekleurde wortels.

De dikke wortels blijven het langst in leven en vormen bij herstel nieuwe zijwortels, waaruit een oppervlakkig wortelstelsel ontstaat.

Het te gronde gaan van de wortels gaat niet gepaard met een optreden van parasieten, maar berust op verdroging. Alleen wanneer de grond zeer vochtig is, worden de wortels secundair door rottingsbacteriën en dergelijke verteerd. Dit is hier echter alleen het geval bij *stagneerend water.*

De gelijkenis met de wortelrotverschijnselen doet vermoeden, dat in vele gevallen zuurstofgebrek en zijn gevolgen de oorzaak ervan kunnen zijn, hoewel geenszins een aëroob Wortelrot is uitgesloten. Een vergiftiging van de wortels onder aanwezigheid van zuurstof, kan daarbij tot dergelijke verschijnselen leiden.

De optredende afwijkingen zijn eenigszins te verklaren uit de verstoring van het evenwicht, dat er, volgens Hiltner, behoort te bestaan tusschen opname van voedingszouten en vorming van koolhydraten.

Door de verstoorde wortelwerkzaamheid worden niet genoeg zouten aangevoerd in verhouding tot de overvloedige koolhydraatproductie. Dit zal b.v. de oorzaak zijn van het verkleuren en afsterven van de oudste bladen, want het tekort aan opgenomen zouten wordt aangevuld door onttrekking aan deze bladen. Tevens is echter de geringere wateropname, ten gevolge van de wortelinsterving, mede schuldig aan het te gronde gaan van de oudste bladen, waardoor het bladoppervlak en dus de transpiratie in gelijke mate verminderd wordt.

Resistentie.

De verschillen in gevoeligheid van de diverse gewassen ontstaan uit het onderscheid in bouw of levenswijze van de planten. De plant, welke het best in staat is tot het afwachten van gunstiger omstandigheden, heeft de meeste kans op herstel. De bijzondere inrichtingen, waarover moerasplanten beschikken, geven deze volledige resistentie.

Parasieten.

De ongunstige bodemfactoren kunnen, afgezien van het veroorzaken van beschadigingen, de wortels verzwakken en ontvankelijk

maken voor infectie door parasieten, hetgeen uit de proeven voor Thielavia is gebleken.

Het is dus duidelijk, dat in elk geval in een slechten, ondoorlatenden grond, zuurstofgebrek en ophooping van schadelijke stoffen primair directe beschadigingen kunnen veroorzaken en secundair de planten verzwakken en vatbaar maken voor parasitaire aantasting. Goed en krachtig groeiende plantenwortels worden in den grond gewoonlijk niet door parasieten aangetast. Alleen streng parasitaire organismen zijn in staat ook gezonde wortels schade toe te brengen, maar deze zijn niet altijd en overal in den grond aanwezig.

Definitie van Wortelrot.

Het lijkt gewenscht, de benaming *Wortelrot* voortaan algemeen te gebruiken voor al die ziekten, welke bestaan in een beschadiging van de wortels en een daarmee gepaard gaande ziekelijken toestand van de overige deelen.

Dit is vooral in de praktijk van belang, omdat dan de moeilijk uit elkaar te houden ziekten onder één naam vereenigd kunnen worden. Bij een nauwkeuriger kennis omtrent de oorzaken, moeten dan onderscheiden worden:

anaëroob tegenover aëroob Wortelrot,
niet-parasitair tegenover parasitair Wortelrot,
en welke onderscheidingen zich nog overigens voordoen.

Natuurlijk mag daarbij niet vergeten worden, dat de genoemde vormen van wortelrot uitersten vertegenwoordigen. Daartusschen bestaan alle overgangen, welke combinaties zijn daarvan en welke in de praktijk het meest zullen worden aangetroffen. De benaming, die men een of ander Wortelrot geven zal, hangt geheel dáár van af, welke schadelijke factor overheerschend is.

De Ontginningsziekte, z.a. Hudig die beschrijft, is waarschijnlijk ook een ziekte, welke tot deze categorie gerekend kan worden.

Beteekenis van ruime luchtbanen.

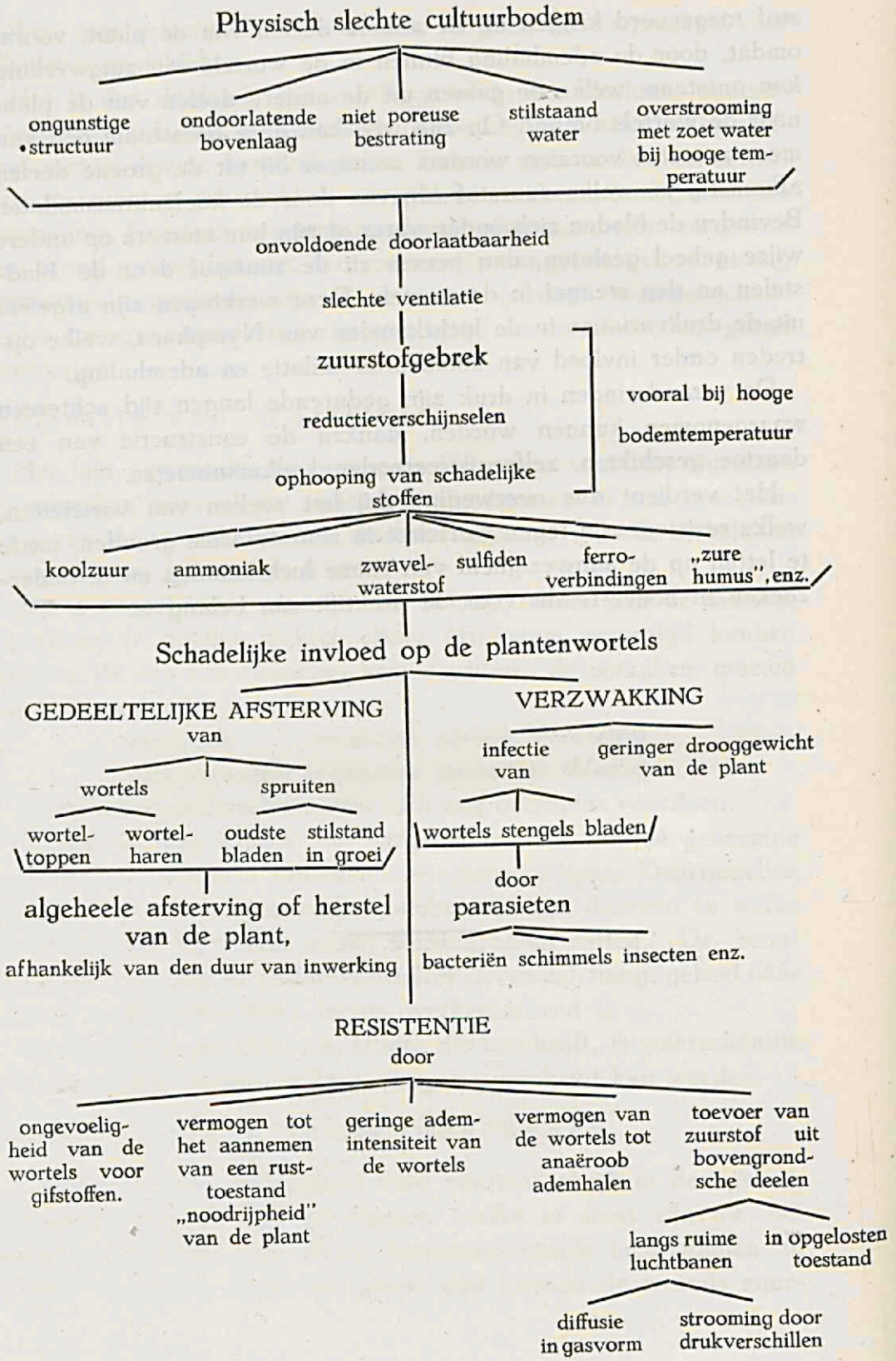
Verder kan de gevoeligheid voor zuurstofgebrek in den grond, belangrijk geringer zijn bij planten, welke in staat zijn tot het vormen van wijde, met elkaar communiceerende luchtkanalen in stengel en wortel. Is dit het geval, dan kunnen de wortels zuur-

stof toegevoerd krijgen uit de andere deelen van de plant, vooral omdat, door de ademhaling binnen in de wortels een zuigwerking kan ontstaan, welke de gassen uit de andere deelen van de plant naar de wortels brengt. Op zijn weg kan deze gasstroom nog van meer zuurstof voorzien worden, wanneer hij uit de groene deelen afkomstig is, welke zuurstof afgeven door de koolzuurassimilatie. Bevinden de bladen zich onder water of zijn hun stomata op andere wijze geheel gesloten, dan persen zij de zuurstof door de bladstelen en den stengel in de wortels. Deze werkingen zijn afgeleid uit de drukvariaties in de luchtkanalen van Nymphaea, welke optreden onder invloed van koolzuurassimilatie en ademhaling.

De veranderingen in druk zijn gedurende langen tijd achtereen waargenomen kunnen worden, dankzij de constructie van een daartoe geschikten, zelfregistreerenden kwikmanometer.

Het verdient dus overweging, bij het zoeken van variëteiten, welke resistent zijn tegen wortelrot in zuurstofarme gronden, mede te letten op de aanwezigheid van ruime luchtkanalen en te onderzoeken in hoeverre dit voor de praktijk van belang is.

SCHEMA VOOR HET ONTSTAAN VAN WORTELROT IN ZUURSTOFARME GRONDEN.



ALPHABETISCHE LITTERATUUROPGAVE.

ARBER, A. Waterplants.
1920, Cambridge.

BERKMANN, M. Untersuchungen ü. d. Einflusz der Pflanzenwurzeln auf die Struktur des Bodens.
1913, Dissertatie T. H. München. Haag, Melle i. H.

BOUYOUCOS, G. J. & Mc. COOL, M. M. The aeration of soils as influenced by air-barometric pressure changes.
1924, Soil Science vol. 18, N°. 1, blz. 53, Juli afl.

BREDA DE HAAN, J. VAN, Een aaltjesziekte van de rijst. „Omo mentek" of „omo bambang".
1902, Mededeelingen uit 's Lands Plantentuin LIII. Kolff, Batavia.

BREDA DE HAAN, J. VAN, Een anatomische beschrijving der rijstplant.
1911, De Rijstplant. I. Mededeelingen Departement van Landbouw, N°. 15. Kolff, Batavia.

BRIZI, U. Ricerche sulla malattia del riso detta „brusone" (zie Zeitschrift f. Pfl. krankh. 1906).
1905, Ann. Instituto Agrario Ponti, Milano.

BURGER, H. Physikalische Eigenschaften der Wald- und Freilandböden.
1922, Mitteilungen der Schweizerischen Centralanstalt für das Versuchswesen. Band 13, Heft 1.

CARPENTER, Pythium in relation to Lahaina disease and pineapple wilt.
1920, Hawaiian Planters' Record, vol. 23, blz. 142, geciteerd uit Kuyper (1923).

„Cheshunt". Aeration Experiment. (Tomatoes).
1921, Experimental & Research Station. Turners Hill, Cheshunt, Herts. Seventh Annual Report, p. 10—13.

CLEMENTS, F. C. Aeration and aircontent. (The rôle of oxygen in root activity).
1921, Carnegie Institution of Washington, Publication 315.

CONARD, H. & HUS, H. Waterlilies, and how to grow them.
1907, London, Heinemann.

COSTANTIN, J. Recherches sur le structure de la tige des plantes aquatiques.
1884, Annales de Sciences Naturelles, sér. 6, Bot. tome, 19, 287.

DUTROCHET, Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux.
1837, Bruxelles.

ELST, P. VAN DER, De padioogstmislukking in de Residentie Madioen in 1910.
1912, Mededeelingen van het Proefstation voor Rijst, Batavia.

EWERT, Das Gedeihen der Süsskirsche auf einigen in Oberschlesien häufigen Bodenarten.
1902, Landwirtschaftliche Jahrbücher, 31, blz. 129.

FREYBERG, E. Ueber die Athmungsgrösse bei Sumpf- und Wasserpflanzen.
1879, Landwirtschaftliche Versuchsstationen, Bd. 23, blz. 463.

GEERTS, J. M. Plantkunde van het Suikerriet.
1916, Uitgegeven door het proefstation voor de Javasuikerindustrie.

GEERTS, J. M. Enkele gegevens over wortelrot bij EK 28.
1923, Archief voor de Suikerindustrie in Nederlandsch-Indië, N°. 29.

GOEBEL, K. Ueber die Luftwurzeln von Sonneratia.
1886, Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, vol. 4, blz. 249.

GOEBEL, K. Pflanzenbiologische Schilderungen 2.
1893, deel 2, blz. 251, Elwert, Marburg.

HARRISON, W. H. & AIYER, P. A. S. The gases of swamp rice soils.
1913 tot 1916, Memoirs of the Department of Agriculture in India, vol. 3, 4, 5 (Agr. Res. Inst., Pusa).

HILTNER, E. Die Dörrfleckenkrankheit des Hafers und ihre Heilung durch Mangan.
1924, Landwirtschaftliche Jahrbücher, Heft 6, Band 60.

HOORN, VAN, Over de Dongkellanziekte.
1897, Archief voor de Suikerindustrie in Ned. Indië, 98, blz. 70 en 99, blz. 1139.

HOUTZAGERS, G. De physische eigenschappen van beboschte en niet beboschte terreinen.
1924, Tijdschrift der Ned. Heidemaatschappij, afl. 5, 1 Mei.

HUDIG, J. & MEYER, C. (en GOODYK, J.) Ueber die sog. „Urbarmachungskrankheit", enz. („Ontginningsziekte").
1926, Sonderabdruck a/d Zeitschr. f. Pflanzenernährung und Düngung, Teil A, 8. Bd., Heft 1, Leipzig.

HUNTER, C. The aerating system of Vicia Faba.
1915, Annals of Botany, 29, blz. 627.
JENTYS, S. Sur l'influence de la pression partiale de l'acide carbonique dans l'air souterrain sur la végétation.
1892, Bulletin Intern. de l'Académie des Sciences de Cracovie, Comptes rendus, afl. 7 (Juli), N°. 66, blz. 306.
JOST, L. Ein Beitrag zur Kenntniss der Athmungsorgane der Pflanzen.
1887, Botanische Zeitung 45, blz. 601.
KAMERLING, Z. Verslag van het wortelrotonderzoek.
1903, H. van Ingen, Soerabaia.
KAMERLING, Z. Verschillende publicaties in het archief van de Javasuikerindustrie.
1903, afl. 24: physisch onderzoek van den bouwgrond.
1904, afl. 11: absorptie van bouwgrond.
afl. 15: ademhaling van de rietplant.
KAMERLING, Z. De struktuur van den grond.
1916, Mededeelingen uit het laboratorium voor Hooglandcultures der R. H. L. T. & B. School te Wageningen. Overdruk Indische Mercuur 25 Augustus 1916.
KAMERLING, Z. & SURINGAR, H. Onderzoekingen over onvoldoenden groei en ontijdig afsterven van het riet als gevolg van wortelziekten.
1900, Archief van de Javasuikerindustrie, afl. 18 en 24.
KOBUS, J. D. & MARR, TH. Onderzoek van bodemlucht.
1903, Archief van de Javasuikerindustrie, N°. 19.
KOPECKY, J. Die physikalischen Eigenschaften des Bodens.
1914, Sonderabdruck aus den internationalen Mitteilungen für Bodenkunde, 2. Auflage. (gecit. uit Burger. H. 1922).
KNIGHT, R. C. The responce of plants in soil- and in water-culture to aeration of the roots.
1924, Annals of Botany, CL., N°. 38, April-aflevering.
KOSAROFF, P. Einfluss verschiedener äusseren Factoren auf die Wasseraufnahme der Pflanzen.
1897, Dissertatie, Leipzig.
KOSSOWITSCH, P. Durch welche Organe nehmen die Leguminosen den freien Stickstoff auf?
1892, Botanische Zeitung, blz. 702, N°. 43.
KOSTYTSCHEW, S. Pflanzenatmung.
1924, 8. Bd. v/d Monographiën a/d Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen u. der Tiere, Berlin, J. Springer.
KRAMERS, Onderzoekingen over grond.
1893, Mededeeling van het Proefstation Oost-Java, N°. 49.
KUYPER, J. Het wortelrot op Java, speciaal in verband met de rietsoort EK 28.

1923, Archief voor de Suikerindustrie in Ned. Indië, N°. 4.
LUNDEGARDH, H.
1923, Botaniska Notiser, Lund, blz. 25.
LUNDEGARDH, H. Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur.
1924, Gustav Fischer, Jena.
MANGIN, L. Sur l'aeration du sol dans les promenades et plantations de Paris.
1895, Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 70, II, blz. 1065.
MANGIN, L. Sur la végétation dans une atmosphère viciée par la respiration.
1896, Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 72, blz. 747.
MITSCHERLICH, E. A. Bodenkunde, für Land- und Forstwirte.
1920, 3. Auflage, Berlin, Paul Parey.
MUENTZ, M. A. Recherches sur la fermentation alcoolique intracellulaire des végétaux.
1878, Ann. de Chim. et de Physique, sér. 5, Tome 13, blz. 543.
NEGER, F. W. Spaltöffnungsschluss und künstliche Turgorsteigerung.
1912, Ber. der Deutschen Bot. Gesellschaft, 30, blz. 190; geciteerd uit Hunter, C., 1915.
NORRIS, Proceedings Bristol Naturalists Society, sér. 4, vol. 3, blz. 134.
OHNO, N. Ueber lebhafte Gasausscheidung aus den Blättern von Nelumbo nucifera Gaertn.
1910, Zeitschrift für Botanik, 2. Jahrg., blz. 641.
PFEFFER, W. Pflanzenphysiologie.
1897, 2de druk, Bd. 1, blz. 158 e.v., Engelmann, Leipzig.
RACIBORSKI, Eenige observaties over de zgn. Dongkellanziekte.
1897, Mededeelingen van het Proefstation voor Suikerriet in West-Java te Kagok-Tegal. N°. 30.
REDDICK, D. Effect of Soil Temperature on the Growth of Bean Plants and on their susceptibility to a root parasite.
1917, American Journal of Botany. Vol. IV, blz. 513.
ROMELL, L. G. l'Aeration du sol.
1923, Revue Internationale de Renseignements Agricoles, Nouvelle Série vol. 1, N°. 2, blz. 299.
RUSSELL, E. J.. — BREHM, H. Boden und Pflanze.
1914, Dresden—Leipzig, Theodor Steinkopf.
SACHS, J. Bericht ü. die physiol. Thätigkeit an der Versuchsstation in Tharandt. 2. Wurzelstudien.
1860, Die landwirtschaftl. Versuchsstationen, Bd. 2, blz. 1.
SACHS, J. Gesammelte Abhandlungen über Pflanzen-Physiologie.
1893, Band 2, blz. 773, Engelmann, Leipzig.

SCHENCK, H. Ueber das Aërenchym, ein dem Kork homologen Gewebe bei Sumpfpflanzen.
1889, Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik, Bd. 20, blz. 526.

SORAUER, P. Handbuch der Pflanzenkrankheiten.
1921, 4. Aufl. Berlin, Paul Parey, 1. Teil, blz. 89.

TUBEUF, C. VON, Hochwasserschäden i/d Auwaldungen des Rheins nach der Ueberschwemmung im Sommer 1910.
1912, Naturw. Zeitschr. f .Forst- und Landwirtschaft, 10, Heft 1, Januari-afl. blz. 1.

URSPRUNG, A. Zur Kenntnis der Gasdiffusion in Pflanzen.
1912, Flora, Bd. 104 (N. F. Bd. 4), blz. 129.

VALETON, TH. Jr. Onderzoek naar het optreden van het rijstaaltje in mentekzieke planten.
1909, Jaarboek van het Departement van Landbouw.

VRIES, H. DE De ademhaling der planten.
1878, Inaugureele rede, 15 October 1878.

WAKKER, J. H. De ziekte der kweekbeddingen enz. — Marasmius Sacchari n. sp.
1895, Archief van de Javasuikerindustrie, afl. 13, blz. 569.

WEISS, A. Untersuchungen über die Zahlen und Grössenverhältnisse der Spaltöffnungen.
1865, Jahrbücher f. Wissenschaftl. Botanik, Bd. 4, 1865—66, blz. 125.

WENT, F. A. F. C. Onderzoekingen omtrent de chemische physiologie van het suikerriet.
1896, Handelingen v/h Eerste Congres v/h Alg. Synd. van Suikerfabrikanten op Java, blz. 137, (152 en plaat 2).

WIT, DE Over het van den wortel gaan van Hyacinthen en Narcissen.
1924, Weekbl. v. bloembollencultuur, Jg. 34, N°. 59, 25 Jan. 1924.

WOLF, W. Geciteerd uit Kosaroff, P., 1897.
1870, Jahresbericht der Agriculturchemie, 72, blz. 134.

WOLLNY, E. Untersuchungen über den Kohlensäuregehalt der Bodenluft.
1880, Landwirtschaftliche Versuchsstationen, Bd. 25, blz. 373.

WOLLNY, E. Untersuchungen über den Einfluss d. Phys. Eigensch. d. Bodens auf dessen Gehalt an freier Kohlensäure.
1881, Forschungen a/d Gebiete der Agrikulturphysik, Heft 4.

ZUNTZ, N. Ueber den Kreislauf der Gase im Wasser.
1900, Verhandl. d. Berl. Physiol. Ges., Archiv für (Anat. und) Physiologie, Supplement, blz. 311.

h. 7824.

STELLINGEN

I.

De verschijnselen, welke de planten in herfst en winter vertoonen, zijn vergelijkbaar met die van aan „Wortelrot" lijdende planten.

II.

Woekeringen, zooals intumescentiën, tumoren en gallen, treden dàn op, wanneer de natuurlijke remmingen, welke een normale cel- of weefselvorming waarborgen, plaatselijk opgeheven zijn.

III.

Alleen doordat er steeds eenige tijd noodig is voor het aanleggen en ontplooien van nieuwe spruiten, ontstaat een inwendige periodiciteit bij de knopontwikkeling.

IV.

De invloed van het licht op het vormen van bloemen, bestaat in een overheersching van de zoutopname door de koolzuur-assimilatie van de plant.

V.

Het verloop van vaatbundels mag niet als argument gebruikt worden bij de phylogenetische afleiding van plantendeelen.

VI.

Ondanks het feit, dat de luchtvoorraad van Nepa cinerea L. als physische kieuw kàn dienst doen, is dit insect door zijn bijzonderen bouw genoodzaakt dicht bij het wateroppervlak te leven.

VII.

Het onderwijs in de Biologie aan Middelbare Scholen behoort in de eerste plaats de leerlingen een helder begrip te geven van den Mensch als lévend wezen en zijn verhouding tot de overige levende en levenlooze natuur.

STELLINGEN

I.

De verschijnselen, welke de planten in bezit-en winter vertoonen, zijn verpelijkbaar met die van „Winterslaf" bijzondere planten.

II.

Woekeringen, zooals tumorvormingen, tuberen en galles, bedelen dan op, wanneer de natuurlijke remmingen, welke een normale of-of weefselvorming voorkomen, plaatselijk opgeheven zijn.

III.

Alleen doordat er steeds eenige vrij mobiele cellen voor het neuleggen en ontplooien van nieuwe spruiten, zorgen zou bewuldige periodiciteit bij de knopontwikkeling.

IV.

De invloed van het licht op het vormen van bloemen, berust in een overbrenkeling van de spanningen door de kortstond-assimilatie van de plant.

V.

Het synlogen van vruchtmodels mag niet als argument gebruikt worden bij de physiogenetische afstamming van planteordenen.

VI.

Onduidelijk lot, dat zij bebivoormaal van Zijne dienen I. als physische kiemen kan dienst doen, b. dit tuoor dom zijn bijzondere bouw geoodeaakt dient bij het waarnemen bij te leeftij.

VII.

Ter onderzoeg in de Biologie aan Middelbaar Scholen behoort in de eerste plaats de kenlingen een beeldes bezigt te geeng van den Mensch als levend wezen en zijn verhouding tot de overige levende en levenloze natuur.