Utrecht University Library
Partner in Science
Universiteit Utrecht

Groeistofproblemen bij wortels

https://hdl.handle.net/1874/308730

Agr. 192, 1932

GROEISTOFPROBLEMEN BIJ WORTELS

CHR. J. GORTER

BIBLIOTHEEK DER RIJKSUNIVERSITEIT UTRECHT

GROEISTOFPROBLEMEN BIJ WORTELS

GROEISTOFPROBLEMEN BIJ WORTELS

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT OP GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS Dr. C. G. N. DE VOOYS, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER LETTEREN EN WIJSBEGEERTE, VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAT DER UNIVERSITEIT TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE TE VERDEDIGEN OP MAANDAG 12 DECEMBER 1932 DES NAMIDDAGS TE VIER UUR DOOR

CHRISTINE JACOBA GORTER
GEBOREN TE SNEEK

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

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

AAN MIJN OUDERS

Het voltooien van dit proefschrift biedt mij een welkome gelegenheid mijn dank te betuigen aan allen, die mij in mijn studietijd hebben geleid.

In de eerste plaats aan U, Hooggeleerde W e n t, Hooggeachte Promotor. Doordat ik zoo langen tijd als Uw hoofdassistente werkzaam mocht zijn, heb ik langer dan vele anderen onder Uw leiding mogen werken, een voorrecht, waarvan ik mij ten volle bewust ben en waarvoor ik U van harte dank. Meer nog dan anderen beseffen Uwe assistenten, hoe Gij ons voortdurend ten voorbeeld zijt in een leven van plichtsbesef en toewijding, hoe Gij steeds al Uw tijd voor Uwe leerlingen beschikbaar stelt en met hoe groote belangstelling Gij hen allen bij hun studie en ook in hun verdere leven volgt. Deze dingen en de groote hartelijkheid, waarmee Mevrouw W e n t en U mij steeds in Uwen familiekring hebben ontvangen, maken dat deze tijd voor mij onvergetelijk zal zijn.

Hooggeleerde P u l l e en W e s t e r d i j k, aangename herinneringen bewaar ik ook aan den tijd, dat ik onder Uwe leiding heb gewerkt. Voor de persoonlijke belangstelling die ik ook daarna van U mocht ondervinden, zeg ik U hartelijk dank.

De tijd, dat ik in Uw laboratorium heb kunnen werken, Hoogeleerde J o r d a n, heeft mij doen beseffen, dat ook voor den plantenphysioloog de kennis der Vergelijkende Physiologie van groot belang is.

Hooggeleerde d e B u s s y en H o n i n g, zeer heb ik Uwe colleges op prijs gesteld. Het is voor ons biologen een groot voorrecht, dat wij hierdoor in de gelegenheid zijn ons in de door U gedoceerde vakken te bekwamen.

U, Hooggeleerde N i e r s t r a s z, K r u y t, v a n R o m b u r g h, Zeergeleerde S t r e n g e r s en M o l l dank ik voor het onderwijs, in mijn eerste studiejaren ontvangen.

Gaarne wil ik hier nog dank brengen aan mijn mede-assistenten van het Botanisch Laboratorium voor de prettige samenwerking en voor het vele, dat zij voor mij hebben gedaan tijdens mijn langdurige afwezigheid in het vorige jaar.

Het is mij niet mogelijk allen, die mij direct of indirect bij het tot stand komen van dit proefschrift hebben geholpen, afzonderlijk te noemen. Hun aller hulpvaardigheid heeft mij mijn werk in groote mate veraangenaamd. Zoo denk ik aan degenen, die mij zoovele malen hebben geholpen bij het afsnijden der honderden worteltoppen, een werk dat ik onmogelijk alleen had kunnen volbrengen.

Twee uitzonderingen wil ik echter maken. U, Zeergeleerde H a a g e n S m i t dank ik voor het zoo bereidwillig afstaan der auxineproducten en voor Uw vele nuttige raadgevingen betreffende een doelmatige behandeling der groeistof en U, Zeergeleerde V a n d e r W e y voor Uwe hulp bij de transportproeven en voor het doorlezen van het desbetreffende deel van het manuscript.

Den meesten dank ben ik wel verschuldigd aan mijn aanstaanden man, die mij voortdurend ter zijde stond bij mijn proeven en later bij het persklaar maken van het manuscript.

Tenslotte is het mij een behoefte dank te brengen aan het geheele personeel van het Botanisch Laboratorium en den Hortus Botanicus.

U, waarde d e B o u t e r en W i l l e m s e n dank ik voor velerlei hulp, die op zoo prettige wijze en met zoo groote bereidwilligheid werd verleend.

U, waarde L o b e l zeg ik dank voor de hulp bij het kweeken der wortels, terwijl ik ook U, waarde A. d e B o u t e r veel dank verschuldigd ben voor de keurige en snelle uitvoering der teekeningen.

INHOUD.

Blz.

INLEIDING 1

HOOFDSTUK I. **De invloed van decapiteeren op den groei en het geotropisch reactie-vermogen van den wortel** . . . 5

§ 1. Literatuurbespreking 5
§ 2. Materiaal en methodiek 21
§ 3. De invloed van decapiteeren op den groei van den wortel 30
Oriënteerende proeven 30
De groei van wortels, waarvan een top van 1 mM. is afgesneden 33
§ 4. De invloed van decapiteeren op het geotropisch reactie-vermogen van den wortel 40

HOOFDSTUK II. **De aanwezigheid van groeistof in het zaad en den wortel** 42

§ 1. De aanwezigheid van groeistof in het zaad 42
Inleiding en methode 42
Het isoleeren van groeistof uit het zaad 45
§ 2. De aanwezigheid van groeistof in de groeizône en overige deelen van den wortel 50

HOOFDSTUK III. **De aanwezigheid van groeistof in den worteltop** 55

§ 1. Worteltoppen eenzijdig op gedecapiteerde Avena-coleoptielen geplaatst 55
§ 2. De invloed van worteltoppen op het geotropisch reactievermogen van Avena-coleoptielen 57
§ 3. Het isoleeren en concentreeren van eventueel in den worteltop aanwezige groeistof 60
Het opvangen in agar 60
Het concentreeren 61

HOOFDSTUK IV. **De invloed van groeistof op den groei van den wortel** 66

§ 1. Inleiding 66
§ 2. De groei van gedecapiteerde wortels, waarbij de top is vervangen door een blokje agar met groeistof 69
§ 3. De groei van wortels, waarbij het zaad is vervangen door een watje met water 72
§ 4. De groei van wortels, waarbij het zaad is vervangen door een blokje agar met groeistof 73

HOOFDSTUK V. **Het transport van groeistof in den wortel** 77

§ 1. Inleiding 77
§ 2. Methodiek 79
§ 3. Het transport in de richting basis—top (normaal) . . 82
§ 4. Het verloop van het normale groeistoftransport . . . 84
§ 5. Het inverse transport 87
§ 6. Het transport van groeistof door geotropisch geprikkelde wortels 91
§ 7. Eenige beschouwingen over de geotropie van wortels in verband met paragraaf 6 94

HOOFDSTUK VI. **Het „verbruik" van groeistof in den wortel** 97

§ 1. Inleiding 97
§ 2. Methodiek 98
§ 3. Experimenten 100
Transport en „verbruik" normaal en invers . . . 101
Het verband tusschen „verbruik" en de lengte der wortelcylinders 104
Het „verbruik" van jonge en oude zônes 106
§ 4. Conclusies 107

SLOTBESCHOUWING 109

SAMENVATTING DER RESULTATEN 113

INLEIDING.

Het vinden en isoleeren der groeistof heeft aanleiding gegeven tot talrijke onderzoekingen, waarbij, uit den aard der zaak, diegene op den voorgrond traden, die zich hoofdzakelijk met den groei bezig hielden. Waar nu reeds voor verschillende plantendeelen, o.a. de coleoptielen van *Avena sativa*, de verhouding tusschen groei en groeistof volkomen bekend is, leek het gewenscht, een nader onderzoek in te stellen naar den groei van den wortel en te onderzoeken in hoeverre eventueel ook hier groeistof een rol speelt.

De bedoeling van dit onderzoek was dus: na te gaan of in eenig deel van den wortel groeistofproductie plaats vindt en of de groeistof, zooals men die uit een coleoptieltop kan isoleeren, mogelijk ook op den groei van den wortel eenigen invloed uitoefent.

Terwijl bij *Avena*-coleoptielen de groeistof in den top geproduceerd wordt, was, naar analogie hiervan, een groeistofvorming in den worteltop, niet onmogelijk. Ware dit juist, dan zouden proeven over wortelgroei, waarbij de invloed van decapitatie op den groei werd nagegaan, nu van belang kunnen zijn. Reeds Darwin, Wiesner en Sachs hebben wortels gedecapiteerd om na te gaan, of de groei daardoor beïnvloed wordt. Later hebben vele onderzoekers hetzelfde gedaan, echter alle met verschillende en dikwijls onderling afwijkende resultaten.

Reeds daarom was een nader onderzoek naar den invloed van den worteltop op de totale- en zône-groei van den wortel gerechtvaardigd.

Wat het tweede punt betreft, namelijk de vraag, of de groeistof uit den coleoptieltop invloed heeft op den groei van den wortel, daarover zijn door Cholodny eenige proeven genomen. Volgens Cholodny zou n.l. dezelfde stof, die versnellend werkt op den groei der coleoptielen, den groei van den wortel vertragen. Het bleek, dat wortels van *Zea mais* hun, na decapitatie verloren, geotropisch krommingsvermogen terugkrijgen, als men den worteltop vervangt door een coleoptieltop. Het behoeft geen betoog, dat

men uit deze proeven geen conclusies mag trekken, zoolang men niet weet, of de groeistof een noodzakelijke factor is voor het ontstaan der geotropische krommingen van wortels. Cholodny is dus niet gerechtigd tot zijn conclusie, dat de geotropische kromming der wortels in dit geval door de groeistof uit de coleoptieltoppen veroorzaakt wordt.

Tevens meende Cholodny te kunnen aantoonen, dat een worteltop den groei van een coleoptiel versnelt en verklaart hij het verschil tusschen positieve en negatieve geotropie daardoor, dat dezelfde stof, die den groei der coleoptielen versnelt, op den groei der wortels een vertragende werking zou uitoefenen.

Toen nu door Went Jr. een methode was uitgewerkt, om de groeistof uit den coleoptieltop te isoleeren, werd het dus mogelijk om ook de vraag naar den invloed der groeistof op den wortelgroei nauwkeuriger na te gaan, terwijl het nu tevens in ons vermogen ligt, om een willekeurig groote hoeveelheid groeistof op den wortel te laten inwerken.

Mijn onderzoek laat zich dus in twee deelen splitsen:

1. de vraag naar het aanwezig zijn van groeistof in den wortel.
2. de invloed van groeistof op den groei van den wortel.

Wanneer het gelukte om, evenals uit den coleoptieltop, uit den top of eenig ander deel van den wortel, groeistof in agar te laten diffundeeren en hiermee *Avena*-coleoptielen te doen krommen, dan was hiermee tevens het bewijs geleverd, dat er zich in den wortel groeistof bevindt. Wanneer dit niet gelukte, dan was het tegendeel echter nog niet bewezen. Want dan blijft altijd nog de mogelijkheid bestaan, dat zich in den wortel wel groeistof bevindt, maar dat deze niet in agar diffundeert. Terwijl bovendien de mogelijkheid overblijft, dat iedere wortelcel zelf de groeistof vormt en bevat, die voor haar eigen groei noodzakelijk is.

Het is mij inderdaad niet gelukt, om op eenige wijze uit den worteltop groeistof op te vangen. Met een dergelijken vorm van groeistof-excretie als bij den coleoptieltop, hebben wij dus bij den wortel zeker niet te doen. Groeistof te isoleeren uit de overige deelen van den wortel, was evenmin mogelijk.

Echter bleek, dat uit het zaad groeistof in den wortel overgaat. Zou deze groeistof van belang zijn voor den groei van den wortel,

dan moest zij dus van het zaad naar de groeizône getransporteerd worden.

In verband hiermee heb ik eenige proeven genomen over het transport der groeistof in den wortel, welke proeven in hoofdstuk V zijn beschreven.

Bij deze proeven werd een eigenaardig verschijnsel geconstateerd, n.l. dat een groote hoeveelheid groeistof door den wortel onwerkzaam wordt gemaakt. Dit verschijnsel werd door mij het „verbruik" der groeistof genoemd. Nadere gegevens hieromtrent zijn te vinden in hoofdstuk VI.

HOOFDSTUK I.

De invloed van decapiteeren op den groei en het geotropisch reactievermogen van den wortel.

§ 1. Literatuurbespreking.

Afgezien van enkele oudere onderzoekers (Ohlert 1837, Münter 1843) is eigenlijk N. J. C. Müller (1869) de eerste, die een nauwkeurig onderzoek instelt naar den groei van den wortel. Met de bedoeling om na te gaan, welke groeiverschijnselen zich voordoen bij een krommenden wortel, ziet hij zich voor de noodzaak geplaatst, om eerst den groei van den normalen wortel te meten. Hij is de eerste, die den wortel in kleine zônes verdeelt en voor iedere zône een groeikromme opstelt, waarbij hij dus een beeld geeft van de verdeeling van den groei over den geheelen wortel. Verder neemt hij waar, dat er nooit een kromming plaats heeft zonder groei, en dat hierbij alleen celstrekking een rol speelt. Behalve dat Sachs hierop terloops heeft gewezen, is Müller dus de eerste, die kromming als een groeiverschijnsel opvat.

In de, nu volgende, tien jaren (1873—1884) ontstaat er een heftige strijd over de vraag of een gedecapiteerde wortel even snel, sneller of minder snel groeit, dan een normale. Het gaat hier niet alleen om de verklaring van een verschijnsel, maar om de feiten. Hetgeen door de verschillende onderzoekers werd gevonden, komt n.l. geenszins overeen, waaruit weer eens duidelijk blijkt, dat men hier niet mag generaliseeren en bijvoorbeeld de resultaten met twee verschillende planten verkregen, niet mag vergelijken. Bovendien blijkt hieruit de absolute noodzakelijkheid, om de omstandigheden, waarbij gewerkt wordt, volkomen constant te houden.

Ten deele hebben de oudere onderzoekers dit wel gedaan. Zoo liet Sachs (1873) zijn wortels groeien in glazen cylinders, die in kisten in een tamelijk constant verwarmde kamer stonden. Hij kreeg zoo schommelingen van niet meer dan 1° C. in 24 uur.

Van nog grooter belang dan een constant zijn der temperatuur is echter de vochtigheid. Op de uitwendige omstandigheden in verband met den groei, kom ik later terug.

Hier wil ik eerst behandelen de vraag, of een gedecapiteerde wortel sneller, even snel of minder snel groeit dan een normale.

De strijd over den gedecapiteerden wortel is ontstaan door de uitspraak van Darwin omtrent „the brain-function of the root-tip". Volgens Darwin zou alleen de worteltop de zwaartekracht en andere prikkels percipieeren; snijdt men deze af, dan zou er geen kromming plaats hebben. Darwin steunt nu deze uitspraak voornamelijk op de proeven van Sachs (1873) en Ciesielski (1875). Ciesielski (1875) vond: „wird von einer, . . . , Wurzel die äusserste (0.5 mM.) Spitze, in deren Bereich der unter dem Schutze der Wurzelhaube befindliche Bildungsherd kommen musz, abgeschnitten, so entwickelt sich eine solche Wurzel weiter, indem die bereits in Form des Urmeristems vorhandenen Zellen sich ausbilden und ausdehnen, wird aber von der Schwerkraft nicht mehr beeinflusst und krümmt sich daher nicht mehr abwärts."

Na eenige dagen wordt een morfologisch nieuwe vegetatietop gevormd en is de wortel weer geotropisch gevoelig.

In verband met zijn voorstelling omtrent de geotropische kromming, die zou berusten op een sterkeren groei der cellen aan den bovenkant, tengevolge van een „naar beneden zakken" der zwaardere sappen, stelt Ciesielski zich voor, dat, wanneer de top afgesneden wordt (en er dus geen protoplasma voor nieuw te vormen cellen meer noodig is), er ook geen bouwstoffen meer uit de cotylen komen, zoodat deze dus ook geen ongelijken groei meer kunnen veroorzaken. Afgezien van deze zeer gewrongen voorstelling, heeft Ciesielski wel ingezien, dat groei en kromming samengaan, want hij heeft proeven genomen bij lage temperatuur (0—5° C.) en geconstateerd, dat er dan noch groei, noch kromming, plaats heeft. Hij vindt verder een maximale groeizône en ziet dat de geotropische kromming in deze zône plaats heeft.

Dat Ciesielski bij gedecapiteerde wortels geen geotropische krommingen gevonden heeft, verklaart Sachs (1873) op andere wijze. Hij vindt n.l. dat gedecapiteerde wortels altijd sterke nutaties vertoonen, zoo sterk zelfs, dat daardoor de geotropische kromming

dikwijls niet tot uiting kan komen. Sachs ziet bij wortels in aarde „meestal" een positief geotropische kromming. Wat betreft den groei van gedecapiteerde wortels: „Abgesehen von den Nutationen verläuft das Wachstum der gekappten Wurzeln ganz ebenso[1]), wie wenn der Vegetationspunkt noch vorhanden wäre." Deze proef is genomen met *Vicia Faba* en hij heeft gedecapiteerd 0.5 mM. vanaf het vegetatiepunt, dat is dus ± 1 mM. vanaf den top der calyptra.

Hij vindt als totale groei: normaal 20.1; gedecapiteerd 19.7.

Het verschil is dus niet grooter dan de individueele verschillen gewoonlijk zijn. Sachs vindt verder, dat gedecapiteerde wortels hun geotropisch krommingsvermogen behouden, ofschoon vaak gestoord door nutaties. „Wenn aus Ciesielski's Mitteilung zu schliessen war, dasz der Vegetationspunkt der Wurzel zwar keinen Einflusz auf das Wachsen, aber doch einen solchen auf die Abwärtskrümmung ausübt (zwei Sätze die einander eigentlich widersprechen), so komme ich vielmehr zu dem Schlusz, dasz das Abschneiden des Vegetationspunktes, indem es Nutationen bewirkt, die Abwärtskrümmung nur stört und daher bei Versuchen über die Letztere zu vermeiden ist".

Een andere opvatting vinden wij bij Prantl (1874). Deze vond bijna geen nutaties. Dit verschil met Sachs, wat de nutaties betreft, schrijft hij daaraan toe, dat Sachs niet altijd volkomen recht decapiteerde. De gedecapiteerde wortels van Prantl groeien bovendien met normale snelheid verder. Wiesner (1881) is het met Darwin en Sachs niet eens wat betreft het feit, dat gedecapiteerde wortels even snel groeien als normale. Hij verwijt Sachs, dat hij slechts één proef met twee wortels hierover heeft gedaan en Darwin, dat hij zijn meening baseert op die proef van Sachs en eenvoudig meedeelt, dat gedecapiteerde wortels even snel groeien als normale. Wiesner herhaalt de proeven met wortels van *Mais, Pisum, Vicia* en *Phaseolus* en vindt: Bij 1 mM. gedecapiteerde wortels van *Zea mais* is de groei in 24 uur:

---

[1]) Spatieering van mij.

	normaal	gedecapiteerd
	77.5 %	41 %
Bij *Pisum:*		(gemiddeld uit telkens 4 wortels)
	42.7 %	9.7 %

Zijn conclusies zijn, dat wortels zonder vegetatietop minder in de lengte groeien dan normale en naar gelang van hun groeicapaciteit zich nog kunnen krommen. Waaruit hij tevens opmaakt, dat de zwaartekracht in de zich krommende deelen van den wortel wordt gepercipieerd en niet in den top alleen.

Op deze berekeningen en conclusies van Wiesner, is door Krabbe (1883) felle critiek uitgeoefend. Krabbe trekt te velde tegen de groeimetingen van Wiesner. Deze geeft n.l. op: de procentueele toename, berekend op de geheele lengte van den wortel, bijv.:

Beginlengte:	lengtetoename in 24 uur:	
17 mM.	58 %	
25 „	69 %	gedecapiteerde wortels.
27 „	3 %	
28 „	34 %	
gemiddeld	41 %	

Terecht wijst Krabbe er op, dat men niet moet berekenen in % van de totale lengte, maar in % der groeizône. Zoo berekend, vindt Krabbe voor den groei van gedecapiteerde wortels (volgens Wiesner)

	98 %
	172 %
	8 %
	95 %
gemiddeld	93 %

Mijns inziens is het niet geoorloofd dergelijke getallen als 172 % en 8 % te middelen, evenmin als 69 % en 3 %.

Op deze wijze berekend, zou hij voor den groei der normale wortels hebben gevonden:

	152 %
	170 %
	223 %
	246 %
gemiddeld	198 %

In ieder geval is dus, na decapitatie, een groeivermindering gevonden. Krabbe is het met de opvatting van Darwin eens en wil nu nagaan, hoe groot het stuk worteltop is, dat den prikkel percipieeren kan. Hij vindt: het gevoelige deel van den worteltop is nooit langer dan 2 mM. Een wortel n.l. waarvan een top van 2 mM. wordt afgesneden, is niet meer geotropisch gevoelig, terwijl de groei nog doorgaat.

In dit verband moet ik nog noemen een onderzoek van Detlefsen (1882), waarin deze Darwin bestrijdt. Darwin sneed den worteltop af of doodde deze en vond dan: „in de meeste gevallen" geen geotropische krommingen. Detlefsen beweert nu, dat de wortels van Darwin abnormaal waren, al was het alleen maar daarom, dat hij bij gedecapiteerde wortels geen nutaties vindt, die Sachs en hijzelf altijd vinden.

Detlefsen deelt maar één proef met 12 wortels mee. Van deze wortels van *Quercus-Robur* wordt een stuk van 2 mM. afgesneden en het resultaat is dan: na geotropische prikkeling gedurende 24 uur: 1 recht — 6 positief geotropisch gekromd — 1 negatief geotropisch naar boven gekromd en 4 zijwaarts. Temperatuur is 12.5—14° C. Dus zelfs bij deze lage temperatuur vinden nog geotropische krommingen plaats. Groei heeft hij niet gemeten.

Een ander onderzoeker, die vindt, dat de groei van normale en gedecapiteerde wortels gelijk is, is Kirchner (1882). Hij vergelijkt telkens twee gelijke wortels van *Pisum* of *Vicia*, een normale en een gedecapiteerde, meet den groei en de lengte der groeizône. Hij geeft den groei op in procenten der groeizône en maakt dus niet de fout van Wiesner en Molisch.

Zoo vindt hij: gemiddelde groei van 22 paar *Pisum*-wortels in 24 uur:

normaal — 12.95 mM., gedecapiteerd (0.5—2 mM.) — 13.93 mM.
„ — 20.56 „ „ „ — 19.32 „

Vicia.

Verder vindt hij geen verband tusschen de sterkte der geotropische kromming en de mate van groei. Evenals alle andere onderzoekers (behalve Ciesielski) vindt hij, dat gedecapiteerde *Pisum*-wortels wel geotropisch krommen, echter onder kleinere hoeken dan normale. Het verschil in de uitkomst van zijn proeven en

die van Wiesner kan hij alleen daardoor verklaren, dat Wiesner dikwijls meer dan 1 mM. heeft afgesneden en hijzelf meest minder (dikwijls 0.6—0.7 mM.). Molisch (1883), de medewerker van Wiesner, is het hierover echter niet met Kirchner eens en schrijft de verschillen toe aan de temperatuur. Hij herhaalt de proeven van Wiesner en vindt weer bij de gedecapiteerde wortels een groeivermindering vergeleken met normale. Hij maakt echter weer dezelfde fout en geeft niet op de lengtetoename, berekend in % der groeizône. Bij de temperatuur, waarbij Kirchner werkt (14—19° C.) vindt Molisch toch een groeivertraging bij gedecapiteerde wortels. Kirchner (1883) merkt dit zeer terecht op in een stuk, waarin hij geen nieuwe feiten geeft, maar alleen de gegevens van Molisch kritiseert. Hij wijst er op, dat de proeven, vroeger door Wiesner en Molisch genomen, niet overeenstemmen met de, later door Molisch genomen, proeven. De verschillen zijn inderdaad groot, maar de vraag is, of men dergelijke proefreeksen mag vergelijken.

In een uitgebreid onderzoek tracht Wiesner (1884a) nog eens zijn stelling te verdedigen, dat bij een wortel niet alleen de top prikkels percipieert. In dit stuk beschrijft hij ook decapitatieproeven. Dat de resultaten van hem en Molisch zoo veel verschillen van die van Krabbe en Kirchner, schrijft hij toe aan individueele verschillen der wortels. Wiesner en Molisch vinden, dat in een vochtige ruimte gedecapiteerde wortels (1mM. of meer) van *Mais, Pisum* en *Vicia* altijd minder groeien dan intacte, zoowel bij 25—27° C. als bij 15° C. Hij vindt nu, dat onder water de gedecapiteerde wortels sneller groeien dan normale. Een dergelijke proef zegt echter over den invloed van den top op den groei niets, omdat de gedecapiteerde wortel door de sneevlakte meer water kan opnemen dan de intacte. Juist de opname van water is zoo belangrijk voor de mate van groei, zoodat een dergelijke proef over den invloed der decapitatie op zichzelf niets leert. Wiesner vindt verder, dat de zône, die op een afstand van 1—3 mM. van den top ligt, zoowel in water als in vochtige lucht een snelleren groei vertoont bij den gedecapiteerden wortel. Hiermee kreeg hij echter ook wel eens afwijkende resultaten; deze gegevens zijn echter over het algemeen te vaag om er veel waarde aan te hechten. Vermeldens-

waard zijn verder nog de proeven van Wiesner, waarbij hij intacte en gedecapiteerde wortels plasmolyseert om de plasmolytische verkorting te meten. Hij vindt dan bijvoorbeeld:

bij een verlenging van 219 %, een plasmolytische verkorting van 7.2 %. Gedecapiteerde wortel.

Bij een verlenging van 145 %, een plasmolytische verkorting van 7.4 %. Intacte wortel.

Bij een verlenging van 240 %, een plasmolytische verkorting van 6.7 %. Gedecapiteerde wortel.

Bij een verlenging van 121 %, een plasmolytische verkorting van 12.6 %. Intacte wortel.

Hieruit maakt hij op, dat de plasmolytische verkorting en dus de elasticiteit der celwanden bij gedecapiteerde wortels minder is, dan bij normale. Mijns inziens is een dergelijke conclusie uit deze getallen niet gerechtvaardigd! De opvatting van Wiesner is, dat de stoffen, die van de cotylen naar den worteltop worden vervoerd en daar in een normaal geval voor nieuwvorming van cellen dienen, bij gedecapiteerde of verwonde wortels voor iets anders worden gebruikt; daardoor zou een verandering in de stofwisseling ontstaan en daardoor weer een verandering in de rekbaarheid der celwanden.

Wat betreft de geotropie van gedecapiteerde wortels, heeft hij al eerder gevonden, dat wortels, waarvan een top van 1 mM. afgesneden wordt, nog geotropisch gevoelig zijn; bij afsnijden van een nog grooter stuk treden geen geotropische krommingen meer op.

Dus oordeelt hij, dat de geotropische gevoeligheid van gedecapiteerde wortels sneller vermindert dan de groei. Brunchorst (1884) vindt, na decapitatie, soms gelijken groei, soms vertraging, soms versnelling. De verschillen liggen echter binnen de foutengrens. Hij decapiteert altijd 1 mM. of meer en meet den groei in 24 uur. Wat betreft de geotropie, vindt hij, dat de wortels slecht krommen (wat niet te verwonderen is, aangezien hij 1.5—2 mM. afsnijdt) en oordeelt dus, dat wortels bij decapitatie hun geotropisch reactievermogen verliezen.

Vatten wij de tot nu toe behandelde feiten kort samen, dan komen wij dus tot het resultaat dat: Ciesielski, Sachs, Darwin, Krabbe, Kirchner hebben gevonden, dat gedecapiteerde wortels even snel groeien als normale, terwijl: Wies-

ner en Molisch vonden, dat gedecapiteerde wortels minder snel groeien dan normale, terwijl in water de gedecapiteerde sneller groeien.

Ook in onderzoekingen over de regeneratie van den worteltop vinden wij eenige gegevens over het verband tusschen decapitatie en lengtegroei. Reeds Prantl (1874) zegt: „Die in dieser Weise behandelten Wurzeln (n.l. gedecapiteerd tot vlak achter het vegetatiepunt) wachsen, wie schon von Sachs gezeigt wurde, in vollkommen unveränderter Weise weiter, sowohl was den Gesammtzuwachs, als die Grösze der Partialzuwachse betrifft". Deze wortels groeiden in vochtig zaagsel.

Ook Simon (1904) constateert, dat een wortel van *Zea mais*, na decapitatie van een stuk van 0.5—0.75 mM., de eerste 24 uur met normale snelheid verder groeit. Bij een dergelijken wortel vindt men een zoogenaamde „echte regeneratie" of „restitutie". Wordt echter zooveel afgesneden, dat er slechts een zoogenaamde „partieele regeneratie" mogelijk is, dan vermindert de groei-intensiteit. Bij *mais* is dit het geval bij decapitatie van 0.75—1 mM.

Němec (1905) vindt, dat de groei van een verwonde of gedecapiteerde wortel in de eerste 24 uur gelijk is aan die van een normale. In de tweede 24 uur neemt de groei bij den verwonden of gedecapiteerden wortel iets af, maar zelfs na 96 uur is er nog groei waar te nemen. Door meting van cellen maakt hij uit, dat: „die Decapitation, wenn durch dieselbe die jüngsten Segmente der Wurzel abgetrennt werden, auf die Wachstumsfähigkeit der übrig gebliebenen Segmente keinen nennenswerten Einflusz hat". Dit geldt voor varenwortels. In dit verband moet ik ook nog noemen een onderzoek van Jost (1932), dat kort geleden is verschenen, en waarin een beschrijving wordt gegeven van het verloop der vaatbundels in een wortel met geregenereerden top. Hoewel de invloed van den top op den lengtegroei dus niet het directe doel van dit onderzoek was, heeft Jost hierover wel eenige proeven genomen. Wortels van *Zea mais* worden gekweekt in vochtig turfstrooisel en iederen dag de lengte gemeten van 10 normale en 10 gedecapiteerde wortels. Gedecapiteerd werd maximaal 0.05—0.1 mM. van het pleroom en dit werd microscopisch gecontroleerd. Het resultaat was: „dasz die Entfernung der Wurzelspitze in der Ausdehnung wie sie

hier geschah, also Haube plus 50 oder 100 μ des eigentlichen Wurzelkörpers o h n e j e d e n E i n f l u s z a u f d a s L ä n g e n w a c h s t u m d e r W u r z e l i s t" [1]).

Geen van de tot nu toe genoemde onderzoekers, heeft dus na decapitatie een groeiversnelling bij den wortel gevonden.

C h o l o d n y (1926) nu is de eerste, die, bij het meten van den groei van gedecapiteerde wortels, een groeiversnelling vond ten opzichte van normale wortels.

Aangezien C h o l o d n y uit zijn proeven vergaande conclusies trekt, zal ik deze hier eenigszins uitgebreid behandelen. Deze conclusies houden ten nauwste verband met zijn opvatting over de geotropische krommingen van wortels en spruiten en zijn grootendeels ook gebaseerd op proeven omtrent het geotropisch reactievermogen. Voorloopig wil ik deze proeven niet behandelen, maar alleen die experimenten noemen, waar de invloed van den top op den lengtegroei is nagegaan.

Volgens C h o l o d n y dan, zou de worteltop den groei van den wortel vertragen. Deze meening baseert hij op de volgende proef: Wortels van *Lupinus albus* groeien, als zij gedecapiteerd worden, zoowel in water, als in vochtige lucht, sneller dan normale. Gemiddeld was de groei in 4—5 uur in lucht 12 % grooter dan van de contrôleplanten. Verder wordt niets opgegeven, ook niet hoeveel gedecapiteerd is. Aangezien C h o l o d n y bij andere experimenten altijd 1—1.5 mM. decapiteert, moeten wij waarschijnlijk aannemen, dat hij ook hier 1—1.5 mM. heeft afgesneden. Aan den anderen kant geeft hij op, dat de groeizône bij de gedecapiteerde wortels 1.5—2 mM. korter is, dan bij de normale, wat zou doen denken, dat hij minstens 1.5—2 mM. heeft gedecapiteerd.

Dit nu is de eenige proef, waarbij C h o l o d n y direct den invloed van decapitatie op den groei heeft nagegaan en een groeiversnelling heeft gevonden. Mijns inziens kan men hieruit niet de conclusie trekken, die C h o l o d n y er uit trekt, n.l.: „So sehen wir, dasz auch in einem intacten Pflanzenorgan die eigenen Hor-

---

[1]) Spatieering van mij.

mone die Wachstumsschnelligkeit derart zu regulieren scheinen, dasz daraus das verschiedene Verhalten von positiv und negativ geotropischen Organen leicht zu erklären ist". Nog afgezien van de moeilijkheden, die het meten van den groei bij *Lupinus* oplevert door het aanwezig zijn van een slijmhuidje, waardoor de merken verschuiven en waardoor ook Porodko (1927, 1928, 1929) oorspronkelijk tot verkeerde conclusies is gekomen.

Bij weer opzetten van den top op gedecapiteerde wortels kreeg Cholodny geen overtuigend resultaat. Wel zegt hij, dat er in dit geval een vermindering van den groei plaats had, maar deze vermindering bedroeg in 8 uur slechts 5 %, welke geringe invloed hij dan daaraan toeschrijft, dat afgesneden worteltoppen snel hun werking verliezen.

Uit deze proeven van Cholodny is dus, mijns inziens, niet te concludeeren, dat de worteltop groeivertragende stoffen vormt. Slechts langs den directen weg der groeimetingen aan gedecapiteerde wortels, zou men tot deze conclusie kunnen komen.

Op dezelfde wijze als men bij coleoptielen in den top een groeiregelende stof heeft gevonden, oorspronkelijk door groeimetingen (literatuuroverzicht bij Söding 1927 en Stark 1927), terwijl men ook door opzetten van den top op een gedecapiteerd coleoptiel de werking van deze stof heeft kunnen bewijzen (Söding 1925, Went 1927) en later zelfs deze stof heeft kunnen isoleeren (Went 1927); op deze wijze mag men ook bij wortels slechts dàn van een groeivertragende stof spreken, als met volkomen zekerheid is aangetoond, dat bij decapitatie de groei van den wortel wordt versneld en bij weer opzetten van den top deze wordt vertraagd.

Hoewel Cholodny dus de aanwezigheid van groeistof in den worteltop niet bewezen heeft, is het toch van belang te weten, door welke proeven hij tot deze voorstelling is gekomen.

Reeds in 1923 stelt Cholodny een hypothese op, waarmee hij meent de geotropie te kunnen verklaren. „Sie stellt den ersten Versuch dar, die geotropischen Erscheinungen vom rein physikalisch-chemischen Gesichtspunkte zu erklären". Deze hypothese komt hierop neer, dat onder invloed der zwaartekracht microsomen zich in de cel verplaatsen, waardoor er een verschuiving van electrische

ladingen plaats heeft. Deze zouden dan invloed uitoefenen op bijvoorbeeld de permeabiliteit en daardoor op den groei.

Wat den wortel betreft, stelt hij zich voor, dat door den top hormonen worden afgescheiden, die „die geotropische Krümmungsfähigkeit der Wachstumszone stimulieren", waarna dan in deze groeizône de bovenbedoelde ionenverschuivingen plaats hebben. Een vrij ingewikkelde hypothese dus, die bovendien het bezwaar heeft, dat zij alleen voor ééncellige organen kan gelden, waarop door Jost en Wiszmann (1924) ook is gewezen.

Na nog eenige theoretische stukken over dit onderwerp te hebben geschreven, (Cholodny 1923a en 1923b) komt Cholodny in 1924 tot experimenten. Van wortels van *Zea mais* wordt een top van 1—1.5 mM. afgesneden, waarna zij met een coleoptieltop worden voorzien. Horizontaal geplaatst, treden er bij deze wortels positief geotropische krommingen op met normale snelheid. Ook Snow (1923) had bij *Vicia Faba* hetzelfde gevonden.

Alleen gedecapiteerde wortels krommen, volgens Cholodny, niet (3—5 uur). Nu is het uit mijn proeven echter gebleken, dat dit laatste niet altijd het geval is. Wortels van *Pisum satinum* krommen, na decapitatie, normaal geotropisch (zie pag. 40).

Ook Sachs (1873), Wiesner (1881, 1884a), Krabbe (1883), Detlefsen (1882), Kirchner (1882), Snow (1923) hebben hetzelfde gevonden bij verschillende soorten wortels. Als dus gedecapiteerde wortels reeds geotropisch krommen, is het niet te verwonderen, dat gedecapiteerde wortels met Avena-coleoptieltop ook op de zwaartekracht reageeren. Ik kom daar later op terug.

Gedecapiteerde wortels, waar de worteltop weer opgezet is, vertoonen slechts een enkele maal een zwakke kromming (volgens Cholodny).

Cholodny geeft nu als zijn meening te kennen, dat: „sämtliche Zellen der Wachstumszone unter normalen Verhältnissen befähigt sind den geotropischen Reiz auf zu nehmen. Der Organspitze selbst ist dabei die Rolle eines Organs der inneren Sekretion zu zuschreiben, dessen Inkrete auf irgend eine, uns zurzeit unbekannte Weise den Mechanismus der geotropischen Reaktion in Gang setzen können". Om uit te maken met welke stoffen wij hier te doen

hebben, doet hij allerlei proeven, waarbij het hem o.a. blijkt, dat een gedecapiteerde wortel met coleoptieltop langzamer groeit, dan een normale (64 : 100). Waaruit Cholodny besluit, dat het wel „Wuchshormone" zullen zijn, die de geotropische kromming veroorzaken. In een referaat over dit stuk van Cholodny, merkt Jost (Zeitschr. f. Bot. J. 17. 1925) op, dat het feit, dat een coleoptieltop den groei van het coleoptiel bevordert en van den wortel remt, wel eens toe te schrijven zou kunnen zijn aan de concentratie der werkzame stof. Dit in verband met de proeven van frl. Seubert (1925) die vindt, dat éénzelfde stof in verschillende concentraties groeibevorderend of -remmend kan werken. Het is echter gebleken, (Gorter 1927) dat men hier niet te doen heeft met een groeiremmende werking.

Om verder inzicht te krijgen in de geotropische reactie, doet Cholodny (1926) zijn bekende proeven met uitgeboorde hypocotylen van *Lupinus*. Ik wil hier niet verder op ingaan, maar alleen vermelden, dat, wanneer hij in de hypocotylen één of meer *Avena*-toppen schuift, deze hun geotropisch reactievermogen, dat ze, na het uitboren, hadden verloren, terug krijgen. Schuift hij echter worteltoppen in de cylinders, dan krijgt hij geen resultaat. Evenals bij andere proeven wordt dit daaraan toegeschreven, dat het wortelmeristeem heel teer is en na afsnijden niet meer normaal kan functioneeren!

Dus: „was die Versuche mit Wurzelspitzen betrifft, so können deren negative Ergebnisse etwas unerwartet erscheinen, da auch die Wurzelspitze unzweifelhaft Wuchshormone ausscheidet"[1]). Dit laatste is, mijns inziens, niet bewezen. Cholodny's opvatting der geotropische kromming is nu als volgt:

Door de inwerking der zwaartekracht worden de cellen van het schorsparenchym (bij stengels en wortels) physiologisch polair (door physisch-chemische veranderingen) en de groeistoffen ongelijk verdeeld. Door de proeven van Dolk (1930) is gebleken, dat dit voor coleoptielen juist is. Voor wortels echter is het nog door niemand bewezen. Ook daarom doet Cholodny nu de groei-

---

[1]) Spatieering van mij.

metingen aan gedecapiteerde wortels, die ik reeds op pag. 13 noemde.

In 1927 geeft Cholodny nog eens een uiteenzetting over zijn opvatting omtrent groei en kromming. Evenals F. W. Went, wiens publicatie in hetzelfde jaar verscheen, is hij van oordeel, dat er bij de krommingen geen zoogenaamde tropohormonen een rol spelen, maar dat alle tropistische krommingen berusten op een ongelijke verdeeling der, in het orgaan normaal geproduceerde, groeistof.

Meer uitgebreid en door experimenten bewezen wordt deze opvatting in 1928. Coleoptieltoppen, op wortels gezet, doen deze geotropisch krommen. Wanneer men worteltoppen van *Zea mais* zet op gedecapiteerde (1.5—2 mM.) *Avena*-coleoptielen, dan vertoonen deze een sterkere kromming dan de alleen gedecapiteerde coleoptielen. Cholodny werkt hier met coleoptielen van slechts 1.5—3 cM. lengte en past een nieuwe decapitatiemethode toe, waarbij slechts 1.5—2 mM. van den top afgesneden wordt. Hoewel dus in dit geval nog een groote hoeveelheid groeistof in de coleoptielen aanwezig moet zijn, reageeren toch de gedecapiteerde coleoptielen pas na 4½—5 uur; de gedecapiteerde met worteltop echter reeds na 2½—3 uur. In hoofdstuk III § 2 heb ik deze proeven herhaald en niet kunnen bevestigen. De meening van Cholodny, dat de worteltop invloed uitoefent op het geotropisch reactievermogen der coleoptielen, kan ik dus niet deelen.

Ook de groei der coleoptielen, meent hij, dat door worteltoppen versneld wordt (bij deze is er een groeitoename van 5—7 %, bij gedecapiteerde van 3—4 % in 6 uur). Na langeren tijd is het omgekeerd, wat volgens Cholodny wel daaraan is toe te schrijven, dat de opgezette worteltop de regeneratie van den nieuwen physiologischen top tegenhoudt.

Cholodny is dus van meening, dat de worteltop van *Zea mais* bij *Avena*-coleoptielen den eigen top kan vervangen, wat betreft de geotropie. Aangezien echter de groei met worteltop minder is, dan met de eigen top (5.8% : 8.5 %) behoeft men hieruit nog niet te besluiten, dat de worteltop groeistof afscheidt. Cholodny doet dit ook niet en concludeert alleen, dat het voldoende is om wortels en stengels met „normale" groeistof te voorzien, opdat zij een geotropische reactie kunnen uitvoeren.

Terwijl Cholodny in eenige, nu volgende, publicaties (1929 en 1929a) aantoont, dat men bij stengels en coleoptielen moet aannemen, dat de geo- en phototropische krommingen berusten op ongelijke verdeeling der groeistof (geheel in overeenstemming met wat door F. W. Went (1927) en Dolk (1930) reeds was gevonden), heeft hij voor wortels niet bewezen, dat ditzelfde het geval is. Zelfs niet, dat er in den worteltop groeiregelende (hetzij groeiversnellende of -vertragende) stoffen aanwezig zijn.

Daartegenover staan eenige proeven van Bünning (1928). Deze komt, op grond daarvan, tot de opvatting: „Wir dürfen nicht annehmen, dasz die Wurzelspitze wachstumshemmende oder wachstumsbeschleunigende Stoffe bildet". Na decapitatie vindt Bünning eerst een groeivertraging, daarna een groeiversnelling van de gedecapiteerde wortels ten opzichte van de normale. *Lupinus albus, Vicia* en *Zea mais* vertoonen dit verschijnsel duidelijker dan *Pisum satirum*. Bij *Pisum* heeft Bünning nooit een groeiversnelling gevonden. Verdere bijzonderheden wil ik later behandelen, in vergelijking met mijn eigen proeven. Alleen wil ik vermelden, dat Bünning vindt, dat de groeiremming het sterkst is in de zônes, dicht bij de wond gelegen, in verder afgelegen zônes neemt zij af. Dit wijst, volgens Bünning, er op, dat men hier te doen heeft met een directen invloed van de wond en niet met een correlatiestoring.

De volgende verklaringen zijn, volgens Bünning, mogelijk voor den, door hem gevonden, invloed van de decapitatie op den groei van den wortel:

1. De worteltop vormt groeiversnellende stoffen. Na decapitatie wordt de groeisnelheid eerst verminderd door het afwezig zijn van deze groeistoffen. Daarna wordt er een nieuwe physiologische top gevormd.

2. De worteltop vormt groeiremmende stoffen. Na decapitatie wordt de groeisnelheid verhoogd. De wond als zoodanig remt tijdelijk den groei, daarom wordt de versnelling pas later merkbaar. Na langeren tijd worden nieuwe groeistoffen gevormd.

3. De worteltop vormt geen groeistoffen. Na de decapitatie volgen slechts wondgroeireacties.

De tweede opvatting komt overeen met die van Cholodny.

„Ich bin der Ansicht, dasz Cholodny aus seinen richtigen Beobachtungen einen falschen Schlusz gezogen hat" zegt Bünning. Want volgens Bünning wordt zoowel door worteltoppen, als door andere stukken van den wortel de groei van een gedecapiteerden wortel iets versneld. Uit zijn tabel 13, p. 647 is dit te zien. Echter moet hier worden opgemerkt, dat de groei van een gedecapiteerden en een normalen wortel in deze tabel niet meer verschilt dan de groei van een gedecapiteerden met dien van een gedecapiteerden wortel met worteltop of wortelring.

	normaal	gedecapiteerd
B.v.: na 2 uur	1.8	1.5
„ „ 5 „	4.6	5.2
„ „ 10 „	9.3	10.4
„ „ 20 „	18.2	21

Dit is de toename der totale lengte in mM. De foutengrens is 18.2 ± 1.0 mM. en 21.0 ± 2.1. Dus moeten wij, mijns inziens, hieruit besluiten, dat de groei van normale en gedecapiteerde wortels gelijk is.

Hoewel het schijnt, dat de verklaring, die Bünning geeft voor de traumatotropische verschijnselen tot nu toe nog niet voldoende experimenteel bewezen is, aangezien uit de gegeven tabellen niet altijd duidelijk een groeivertraging en vooral een groeiversnelling blijkt (alleen in tabel 6, p. 641 is na 1 uur 20 min. in zône 2—5 mM. vanaf den top een groeiversnelling te zien, terwijl bijvoorbeeld bij *Pisum sativum* deze nooit is gevonden), toch heeft Bünning mijns inziens terecht uit zijn proeven de conclusie getrokken:

„Die Wurzelspitze bildet keine Wuchsstoffe".

Cholodny (1929a) zegt, dat deze conclusie van Bünning op te weinig proeven berust. Hij en Bünning vinden, volgens Cholodny, dezelfde groeiverschillen bij normale en gedecapiteerde wortels, n.l. in 6—8 uur een verschil van 12—13 %. Uit tabel 13, p. 647 van Bünning heeft hij dat berekend. Echter moet ik er hier op wijzen, dat de verschillen, in mM. uitgedrukt, heel klein zijn (in 5 uur 0.6 mM.). Aangezien deze proef met 8 wortels werd gedaan, is het de vraag of men na deze eene proef mag zeggen, dat Bünning gevonden heeft, dat de worteltop den groei vertraagt. Echter vond Bünning, na opzetten van worteltoppen op

gedecapiteerde wortels: geringere groei dan normaal en gedecapiteerd, Cholodny vond geringere groei dan bij gedecapiteerde wortels en grootere dan bij normale.

Dus Bünning: groei van een gedecapiteerden wortel + worteltop < normaal en < gedecapiteerd.

Cholodny: groei van een gedecapiteerden wortel + worteltop > normaal en < gedecapiteerd.

Dus ook op dit punt is nog geen overeenstemming bereikt.

Evenmin bereikten Cholodny en Bünning overeenstemming over de vraag, of er in de groeizône van den wortel groeistof aanwezig is. Hierop kom ik later terug.

Nielsen (1930) onderzoekt den invloed van Rhizopine op den groei van allerlei plantendeelen o.a. van wortels. Hij moet daarvoor den groei van gedecapiteerde wortels meten en vindt: „Der Unterschied ist jedoch ziemlich unbedeutend", n.l. tusschen den groei van een normalen en een gedecapiteerden wortel in water. Wel groeit de gedecapiteerde iets sneller, maar dit verschil kan even goed zijn toe te schrijven aan het feit, dat de gedecapiteerde wortel door de sneevlakte meer water kan opnemen dan de normale (aangezien de top in water groeit).

Ook Nielsen (1930) vindt, sprekend over de theorie of de worteltop een groeivertragende stof zou afscheiden: „Die hierüber angestellten [1]) Versuche haben indessen kein ganz sicheres Resultat gegeben". Verder: „Der wachstumshemmende Einflusz, den die Spitze der Avena-Koleoptile auf einen Wurzelstumpf ausübt, beruht vielleicht nicht auf dem Wuchsstoff, der möglicherweise sogar wachstumsbeschleunigend wirken kann, sondern auf einem oder mehreren der zahlreichen anderen Stoffe, die in der Koleoptilspitze vorhanden sind und das Wachstum der Koleoptile nicht beeinflussen". Ik haal deze uitspraak van Nielsen hier aan, omdat ik, om deze reden, gewerkt heb met groeistof in agar, waarbij ik geen groeivertragende werking heb kunnen vinden.

Cholodny (1931) gaat nu den invloed van de groeistof op intacte plantendeelen onderzoeken. Kleeft hij coleoptieltoppen van

---

[1]) Bedoeld worden alle, tot nu toe door de verschillende onderzoekers hierover genomen proeven!

Avena aan den worteltop, dan vindt hij een sterke groeivertraging met opzwelling en wortelhaarvorming. Of men hier echter te doen heeft met een normale werking van de groeistof, zou ik willen betwijfelen. Het verschijnsel van opzwelling der cellen en wortelhaarvorming is een algemeene reactie van den wortel op allerlei prikkels, o.a. ook dikwijls op decapitatie en op het insteken van stekels bij het merken.

Nielsen (1930) vond dezelfde werking van Rhizopine en ook Kögl en Haagen Smit vonden deze werking van zuivere groeistof (naar een mondelinge mededeeling van de onderzoekers).

Aangezien deze invloed voorloopig nog onbekend is, wil ik hier niet verder op ingaan, alleen er op wijzen, dat men op deze wijze niet tot een oplossing komt van het vraagstuk, of in een wortel groeistof aanwezig is en hoe deze eventueel den normalen groei van den wortel beïnvloedt.

Ook Cholodny (1931) meent, dat wij hierover eigenlijk nog niet veel weten en wijst er nog eens op, dat de worteltop „nur geringfügige Mengen von Wuchsstoff" vormt, „ausserdem ist die Wurzelspitze im isolierten Zustand überhaupt sehr kurzlebig und kann deshalb ihre wachstumsregulierende Wirkung nur kurze Zeit ausüben".

Ik heb daarom gemeend, dat de eenige weg, om de oplossing van dit vraagstuk nader te komen, is, om zoo nauwkeurig mogelijk den groei van normale en gedecapiteerde wortels te meten. Slechts wanneer deze metingen onder volkomen gelijke en constante uitwendige omstandigheden zijn verricht, mag men ze onderling vergelijken.

§ 2. Materiaal en methodiek.

Materiaal.

Alle, in de twee eerste hoofdstukken, beschreven proeven, werden uitgevoerd met een soort *Pisum sativum:* „Schokkers XXX" van de firma Mansholt (Westpolder-Groningen). Deze, reeds gedurende vele jaren, geselecteerde soort, bleek van de soorten, die ik onderzocht heb, het regelmatigste te kiemen en te groeien. De zaden werden gedurende 24 uur te weeken gelegd, waarna ik ze in vochtige lucht liet kiemen en groeien, totdat zij de gewenschte lengte

hadden bereikt. Voor de proeven met mais werd gebruik gemaakt van een soort *Zea mais*, ontvangen door de vriendelijke bemiddeling van Dr. I. Boldingh te Buitenzorg. Ook deze zaden werden gedurende 24 uur geweekt en vervolgens, 't zij in vochtige lucht, 't zij in vochtig zaagsel, gekweekt. Deze maissoort bleek zeer regelmatig te reageeren.

Voor zoover proeven werden genomen met coleoptielen van *Avena*, gebruikte ik een zuivere lijn van „Siegeshafer", gekweekt in Svalöv en ons door Dr. Åkermann bereidwillig afgestaan.

Dit materiaal werd op de, in Utrecht gebruikelijke, wijze gekweekt. De zaden, van de kafjes ontdaan, werden 2—3 uur in water geweekt en vervolgens gedurende 24 uur op vochtig filtreerpapier te kiemen gelegd. Daarna werden zij in vochtige aarde of in de, door Went Jr. (1927) beschreven, glazen houdertjes geplant en in de donkere kamer verder gekweekt. De kieming geschiedde het beste in een warme kas (± 27° C.) in diffuus daglicht. Door de hooge temperatuur en de belichting tijdens het kiemen, had ik geen last van uitgroeien van het mesocotyl (du Buy en Nuernbergk (1929), Lange (1929).

Alle proeven werden genomen in een donkere kamer met constante temperatuur en vochtigheid. De inrichting hiervan is door Went Jr. (1927) beschreven.

De proeven werden dus gedaan bij rood of geel (Schott filter O G 2) licht. Over den invloed van licht op den wortelgroei is veel tegenstrijdigs gevonden. Reeds Famintzin (1865) constateerde, dat licht den wortelgroei bevorderde, evenzoo Strehl (1874), die zag, dat de cellen van het schorsparenchym grooter waren in licht dan in donker. Fr. Darwin (1883) zag, dat de groei door licht werd vertraagd (bij negatief heliotropische wortels van *Sinapis*). Kny (1903) vond eveneens een groeivertraging door licht, evenzoo Iltis (1903). Probst (1927) constateerde dat belichting van den wortel den wortelgroei remde.

Voor het gebruikte roode en gele licht, waarvoor *Avena*-coleoptielen ongevoelig zijn, bleken ook de wortels ongevoelig. Nooit heb ik een phototropische kromming voor deze lichtsoorten kunnen constateeren, zelfs niet als de wortels gedurende 24 uur eenzijdig werden belicht.

De temperatuur werd op 23° C. gehouden. Dat het bij groeimetingen aan wortels noodig is, bij absoluut constante temperatuur te werken, is uit vele onderzoekingen gebleken. Reeds Sachs (1860), Köppen (1870), Pedersen (1874), Wiesner (1884a), Askenasy (1890), Popovici (1900) deden proeven, die duidelijk lieten zien, dat de temperatuur constant moet zijn. Een overzicht is te vinden bij Leitch (1916), verder Talma (1918) en Silberschmidt (1925, 1928).

Leitch (1916), die wortels van *Pisum sativum* laat groeien en kiemen in vochtige lucht onder constante omstandigheden, vindt, dat deze het maximum van hun groote periode vertoonen bij 23° C. op den 2en dag. De groei blijft dan minstens nog gedurende den derden dag constant en begint daarna te dalen. Deze omstandigheden komen geheel met de mijne overeen. Ik begon mijn groeimetingen eveneens altijd den tweeden dag na het kiemen, waarna de groei minstens 24 uur constant bleef. Nadere bijzonderheden hierover volgen later.

Het groeien in vochtige lucht.

Aangezien het mijn bedoeling was, den groei der wortels kinematografisch op te nemen, had ik de keuze tusschen water en vochtige lucht als milieu, om de wortels in te laten groeien. Het bleek uit mijn proeven weldra, dat de wortels in vochtige lucht (als deze maar voldoende nat wordt gehouden) sneller groeien dan in water, zoodat ik vochtige lucht als milieu heb gekozen. Wel groeien de wortels in vochtige aarde of zaagsel nog beter, maar voor mijn proeven was het niet mogelijk dit milieu te nemen. Sachs (1873) heeft bijvoorbeeld den groei van wortels van *Vicia Faba* in water, aarde en vochtige lucht vergeleken en gevonden, dat de groei gedurende de eerste 24 uur in water en lucht gelijk is; daarna is in lucht het water beperkende factor, in water het O_2-gehalte en gaat in beide milieus de groei achteruit. Ook Schwartz (1881) denkt, dat de remming van den lengtegroei in water en vochtige lucht ontstaat door een te geringe O_2-toevoer, terwijl dit door Wacker (1898) weer wordt bestreden. Wacker leidt O_2 of lucht door het water, waarin de wortels groeien, en vindt den groei gelijk aan

dien van wortels in gewoon water. Terwijl Schwartz (1881) de opmerking maakt, dat wortels in water bijna niet groeien, vindt Askenasy (1890) daarentegen voor den groei in water enorme getallen n.l.: groei per uur van wortels van *Zea mais:* 2.1—3.8 mM. (beginlengte 23—33 mM.). Waarschijnlijk berusten deze verschillen op verschillen in de samenstelling van het gebruikte water (Hansteen-Cranner 1910, Mevius 1928). Ook om deze reden, is het laten groeien der wortels in water te vermijden!

Zooals ook Kisser (1925) opmerkt, treedt er inderdaad in vochtige lucht na eenige dagen een remming van den groei op. Aangezien ik echter mijn metingen nooit eenige dagen behoefde voort te zetten, heb ik gemeend, er de voorkeur aan te moeten geven, de wortels in vochtige lucht te laten groeien.

Bovendien is deze methode te verkiezen, waar het gaat om decapitatieproeven, omdat men er anders niet zeker van is, dat de sneevlakte, wanneer deze met water in aanraking is, niet meer water opneemt, dan de epidermis van een normalen wortel. Hierdoor zouden belangrijke groeiverschillen kunnen ontstaan. Sachs (1887) vond, dat wortels van *Vicia Faba* in vochtige lucht na 3—4 dagen hun groei staken, Kisser (1925) constateerde hetzelfde voor *Zea mais*. Daarentegen heb ik bij *Pisum* in vochtige lucht dikwijls wortels gehad, die 7 dagen en langer doorgroeiden. Dit verschil is waarschijnlijk daaraan toe te schrijven, dat bij Sachs en ook bij Kisser de ruimte, waarin de wortels groeiden, niet voldoende vochtig was.

In verband met het feit, waarop reeds door Wiesner (1884a) is gewezen, dat juist aanraking van den wortel met water, een geheel anderen invloed heeft op den groei, dan aanraking met vochtige lucht, heb ik, niet alleen tijdens de proef, maar ook tijdens de kieming, steeds vermeden, den wortel met water in aanraking te brengen. De wortels kiemden en groeiden dus geheel in vochtige lucht.

Na het weeken, werden de zaden met spelden op kurk geprikt en geplaatst in een aquariumbak, waarin op de volgende wijze de vochtigheid hoog werd gehouden:

De wand van den bak was aan den binnenkant geheel omgeven met een stuk linnen. Door voortdurend water hierlangs te laten

stroomen, werd dit vochtig gehouden. Van boven is de bak afgesloten met een kurk, waardoor aan vier kanten het water kan binnenstroomen. Onder in den bak is op 2 cM. hoogte van den bodem een opening gemaakt, waardoor het water weer naar buiten stroomt. Een waterlaagje op den bodem van den bak zorgt er tevens voor, dat de linnen lap ook hier nog water kan opzuigen. Het voordeel van deze doorstroommethode is, dat er tevens een O_2-verversching in den bak plaats heeft. Wanneer ik met de aspiratiepsychrometer van A s s m a n n de relatieve vochtigheid in den bak bepaalde, vond ik altijd een bedrag van 100 %. De wortels groeiden dan ook altijd uitstekend in deze bakken; 24 uur na het inzetten, hadden zij een lengte van 0.5—1 cM bereikt.

Deze kiembakken werden gezet in dezelfde donkere kamer, waar de proeven werden uitgevoerd. Dus bleven de wortels vanaf het begin der kieming tot aan het einde van een proef voortdurend onder dezelfde constante omstandigheden.

Tijdens het opnemen van een film groeiden de wortels in een zinken bak, zooals is afgebeeld in figuur 1.

Uit het bakje A, waarin het water op een constant niveau wordt gehouden, kan het water door twee buizen a in de trechters b druppelen. Met de kranen is de snelheid van den stroom te regelen. Vanuit de trechters komt het water in twee afzonderlijke zinken bakjes, c, waarin een los zinken plaatje hangt. Hierover kan men hetzij filtreerpapier, hetzij een lapje, hangen. Op den bodem van den bak zijn weer twee bakjes gemaakt (d) waarin de zinken plaatjes hangen, zoodat het water, dat langs den lap stroomt, hierin druppelt. Vandaar door de buizen naar buiten. De geheele bak is van boven met een deksel, waarin een thermometer, goed afgesloten en aan den voor- en achterkant voorzien met een glazen plaat. In den bak staat een metalen raampje R, waaraan de zaden bevestigd worden. Het bestaat uit een stevig voetstuk van koper, waarop een, in de hoogte verstelbaar, raampje is aangebracht. De bovenkant hiervan is eenigszins breeder en hierop werd een ongeveer 1 cM. dikke laag paraffine aangebracht, waarin de spelden met de zaden werden gestoken. Zoo was het dus mogelijk, de wortels met doorvallend licht te filmen.

Het opnemen der film.

Dit geschiedde met een Zeiss Ikon-camera, die was voorzien van een lens, zooals die door de firma Zeiss voor het filmen met groote

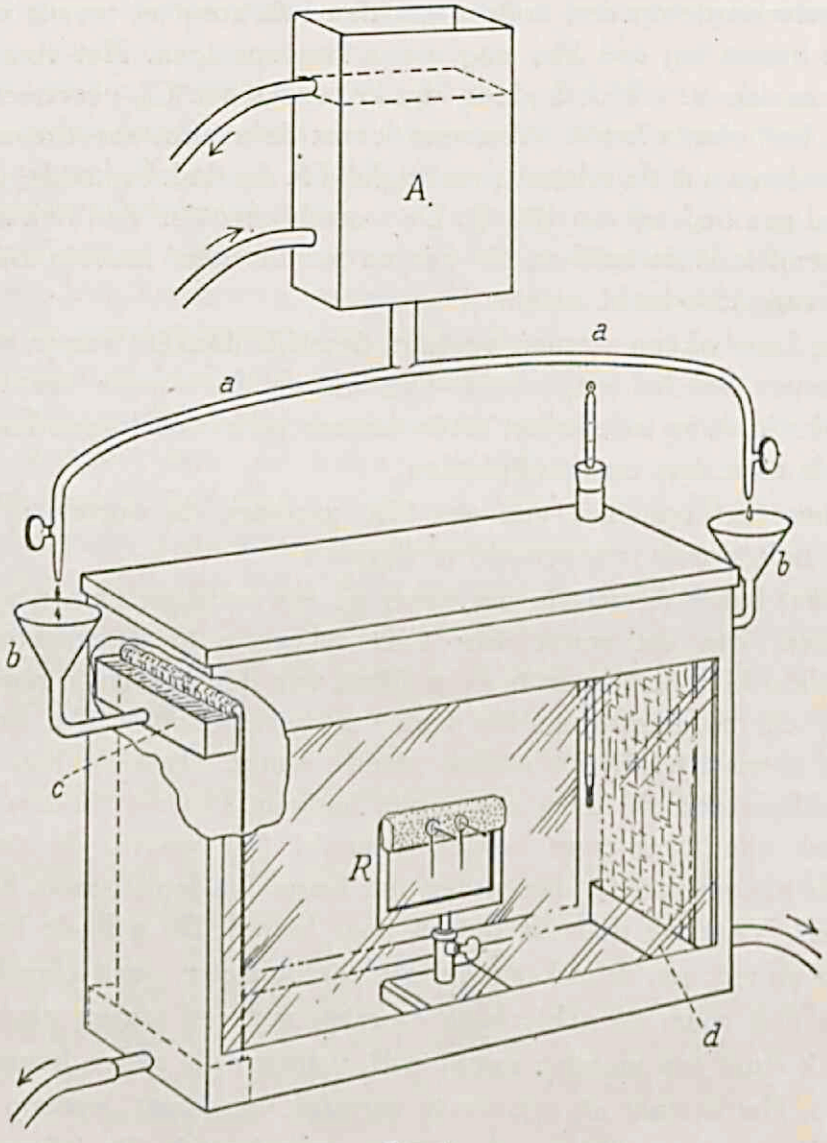


Fig. 1.

vergrootingen speciaal wordt vervaardigd (Zeiss Tele-Tessar 1 : 63 f = 12 cM.). Het apparaat was verbonden met een intermitteerende klinostaat van de Bouter (W e n t 1929). Deze methode om groei te meten is ook door W e n t J r. (1927), D o l k (1930) en H e y n

(1931) gebruikt, terwijl tevens du Buy en Nuernbergk (1930) een dergelijke, meer uitgebreide, apparatuur hebben beschreven. Er werd iedere 10 of 15 minuten een opname gemaakt. Deze opnamen geschiedden met rood licht (Schott filter no. 272) op panchromatische Agfa-film. Alleen tijdens de belichting, die 4 secunden duurde, werd de lamp door een relais ingeschakeld, zoodat de wortels telkens slechts 4 secunden werden belicht. Verder groeiden zij in donker. De opgenomen films werden later op de, door du Buy en Nuernbergk beschreven, wijze vergroot geprojecteerd en gemeten. De metingen geschiedden met een lineaal en de vergrooting was meestal 30 of 50 maal. In de figuren wordt de vergrooting telkens opgegeven. Door tegelijk met de wortels een stuk millimeterpapier te filmen, was het mogelijk, de vergrooting nauwkeurig te bepalen.

Het merken der wortels.

Hierbij werd gebruik gemaakt van kleine stukjes bladtin, die met paraffineolie op de wortels werden geplakt. Door du Buy en Nuernbergk werd deze methode beschreven (1930) voor *Avena*-coleoptielen. Ook voor wortels bleek zij te verkiezen boven het merken op andere wijze. Door vroegere onderzoekers werden meestal merken aangebracht met inkt, maar deze blijken dikwijls schadelijk te werken (zie Jost u. Wiszmann 1924). In het begin heb ik eenige films opgenomen met opvallend licht, waarbij de wortels met Oost-Indische inkt waren gemerkt. Het maken van schaduwbeelden bleek echter een veel grootere nauwkeurigheid mee te brengen; de opnamen zijn scherper en contrastrijker en daardoor wordt de meetfout kleiner. Van een verschuiven der merken heb ik nooit iets kunnen waarnemen.

Aangezien het bij het meten gebleken is, dat ik op een zône van 5 cM. (bij een vergrooting van 50 maal) nooit meer dan 1 mM. fout meet, maak ik dus hier een fout van hoogstens 2 %. Hoe kleiner de zônes zijn, hoe grooter de meetfout wordt. Aangezien ik nooit zônes genomen heb, kleiner dan 1 mM., heb ik dus nooit een grootere fout gemaakt dan 2 %. Bünning (1928), die zônes van 0.5 mM. neemt, maakt een fout van 10 %. De bereikte nauwkeurigheid is dus vrij groot.

Het decapiteeren.

Het decapiteeren moest geschieden in de donkere kamer. De vochtigheid der kamer werd daartoe op 98 % gebracht. Deze is dus iets lager, dan de vochtigheid in de bakken, maar het decapiteeren duurde hoogstens enkele minuten.

Aangezien het was gebleken, dat de lengte van den afgesneden top invloed had op den groei (Sachs 1873, Wiesner 1884a, Bünning 1928) heb ik een toestelletje geconstrueerd om de wortels nauwkeurig te kunnen decapiteeren. Het is afgebeeld in figuur 2.

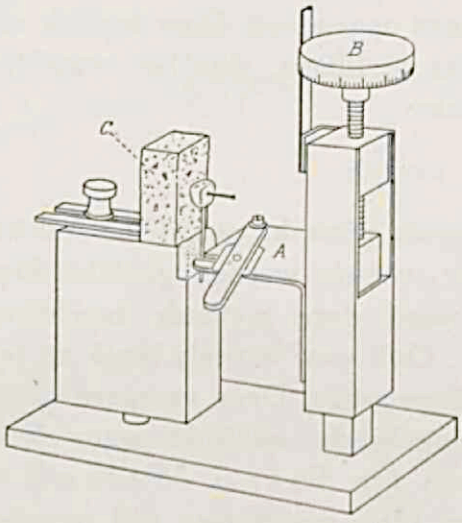


Fig. 2.

Het koperen plaatje A, waarop een gilettemesje wordt vastgemaakt, kan door de schroef B omhoog en omlaag worden geschoven. Eén omdraaiing van B komt overeen met een verschuiving van 1 mM. Op B is een verdeeling aangebracht in honderd, zoodat wij tot op 0.01 mM. nauwkeurig kunnen decapiteeren. Het zaad van den, te decapiteeren, wortel wordt op een stuk kurk C geprikt, terwijl de wortel zelf tegen een blokje gelatine (20 %) steunt. Dit is noodig, omdat anders door den druk van het mes een scheeve snede ontstaat. Voor de gebruikte soort van *Pisum sativum* heb ik microscopisch den afstand bepaald van het einde der calyptra tot het meristeem van den vegetatietop. Deze afstand bleek te zijn:

No. 1	—	0.48
„ 2	—	0.44
„ 3	—	0.48
„ 4	—	0.32
„ 5	—	0.44
„ 6	—	0.40
„ 7	—	0.40
„ 8	—	0.44
„ 9	—	0.48
„ 10	—	0.64
gemiddeld:		0.45 mM.

Het blijkt dus, dat de calyptra niet bij alle exemplaren even groot is. Dus als men 0.5 mM. decapiteert, is men niet altijd zeker, het meristeem te hebben weggenomen. Ook J o s t (1932) wijst op deze individueele verschillen bij *Zea mais* en controleert daarom microscopisch, hoeveel hij heeft afgesneden. Ik heb dit niet gedaan. Waar ik echter 1 mM. heb gedecapiteerd, ben ik er zeker van, het meristeem te hebben weggenomen en een stuk van het pleroom van hoogstens 0.5 mM. Aangezien, volgens S a c h s (1873) en ook volgens mijn eigen proeven, de eerste millimeter van den worteltop niet groeit (zeker niet in de eerste 22 uur), ben ik er dus tevens zeker van, door 1 mM. te decapiteeren, geen cellen te hebben weggenomen, die al een strekkings-groei vertoonen.

Op grond van deze redeneering, heb ik dus meestal 1 mM. gedecapiteerd. Bij decapitatie van een kleiner stuk is men niet zeker, het meristeem te hebben weggenomen; bij decapitatie van een grooter stuk neemt men een deel der groeizône weg.

Op drie wijzen heb ik trachten te onderzoeken, of de worteltop groeistoffen bevat.

1. door decapitatieproeven.
2. door na te gaan of worteltoppen, eenzijdig op gedecapiteerde *Avena*-coleoptielen gezet, deze doen krommen.
3. door te trachten, deze groeistoffen in agar op te vangen en te concentreeren.

§ 3. De invloed van decapiteeren op den groei van den wortel.

Oriënteerende proeven.

Ter oriënteering werden eenige proeven gedaan, waarbij de groei van wortels van *Pisum sativum* met den kathetometer werd ge-

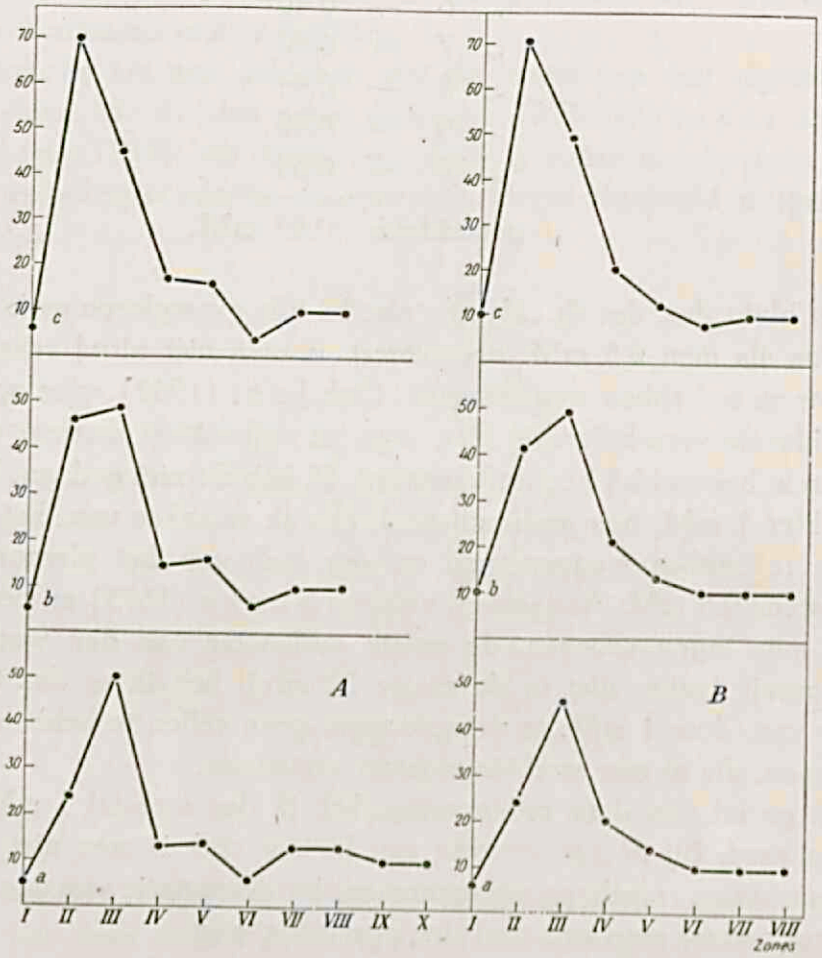


Fig. 3.
Verplaatsing der groeizone naar den top. Verklaring in den tekst.

meten. De wortels werden met O.-I. inkt in zônes van 1 mM. verdeeld en de groei 10 maal vergroot gemeten.

Deze methode is natuurlijk te grof om er eenige conclusie uit te trekken. Alleen wil ik hier twee voorbeelden bij voegen, waaraan duidelijk is te zien, hoe de zône van maximale groei zich langzamerhand naar den top verplaatst (figuur 3). In deze figuur zijn op de

abscis de zônes uitgezet van I (zône 0—1 mM. vanaf den top) tot VIII. Op de ordinaat zijn de totale lengten dezer zônes afgezet in $^1/_{10}$ mM. Beginlengte van wortel A was 17 mM., van B 18 mM.

a is de lengte 24 uur na het aanbrengen der merken.

b „ „ „ „ „ „ a.

c „ „ „ „ „ „ b.

Men ziet duidelijk, dat de maximale groeizône zich naar den top verplaatst. Dit verplaatsen van den groei is al door S a c h s (1874) gevonden. In geen der proeven is de zône I, als deze niet langer dan 1 mM. was, noemenswaard gegroeid. Hieruit volgt dus, dat de cellen pas op een bepaalden afstand van het meristeem, bij ongeveer 0.5 mM., tot strekking overgaan.

Met den kathetometer heb ik ook den groei van gedecapiteerde wortels gemeten. Er werden telkens twee wortels van gelijke lengte uitgezocht, waarbij van de eene een top van 1 mM. werd afgesneden, terwijl de andere normaal en onder dezelfde omstandigheden verder groeide. Het heeft geen zin, de tabellen en krommen van deze proeven hier te reproduceeren, omdat de metingen te onnauwkeurig zijn om conclusies er uit te trekken.

Alleen wil ik hier vermelden, dat in geen van de 24 gevallen, die ik onderzocht heb, bij den gedecapiteerden wortel een groeiversnelling ten opzichte van den normalen is gevonden. Na meer of minder langen tijd trad echter altijd een groeivertraging op. Als voorbeeld geldt de figuur 4, waarin de zônegroei is gegeven van twee wortels van *Pisum sativum* met een beginlengte van 23 mM. A is de normale wortel, B de gedecapiteerde.

a is de groei 6 uur na het merken.

b „ „ „ 18 „ „ a.

c „ „ „ 24 „ „ b.

d „ „ „ 24 „ „ c.

Op de abscis zijn de zônes uitgezet, op de ordinaat de totale lengte der zônes in $^1/_{10}$ mM. Terwijl dus, na de eerste 24 uur, de groei van den normalen en gedecapiteerden wortel nog gelijk is, is na 48 uur de groei van den gedecapiteerden wortel al minder.

Uit deze proeven is tevens te zien, dat de wortels in vochtige lucht goed groeien. Een toename in lengte der tweede zône van

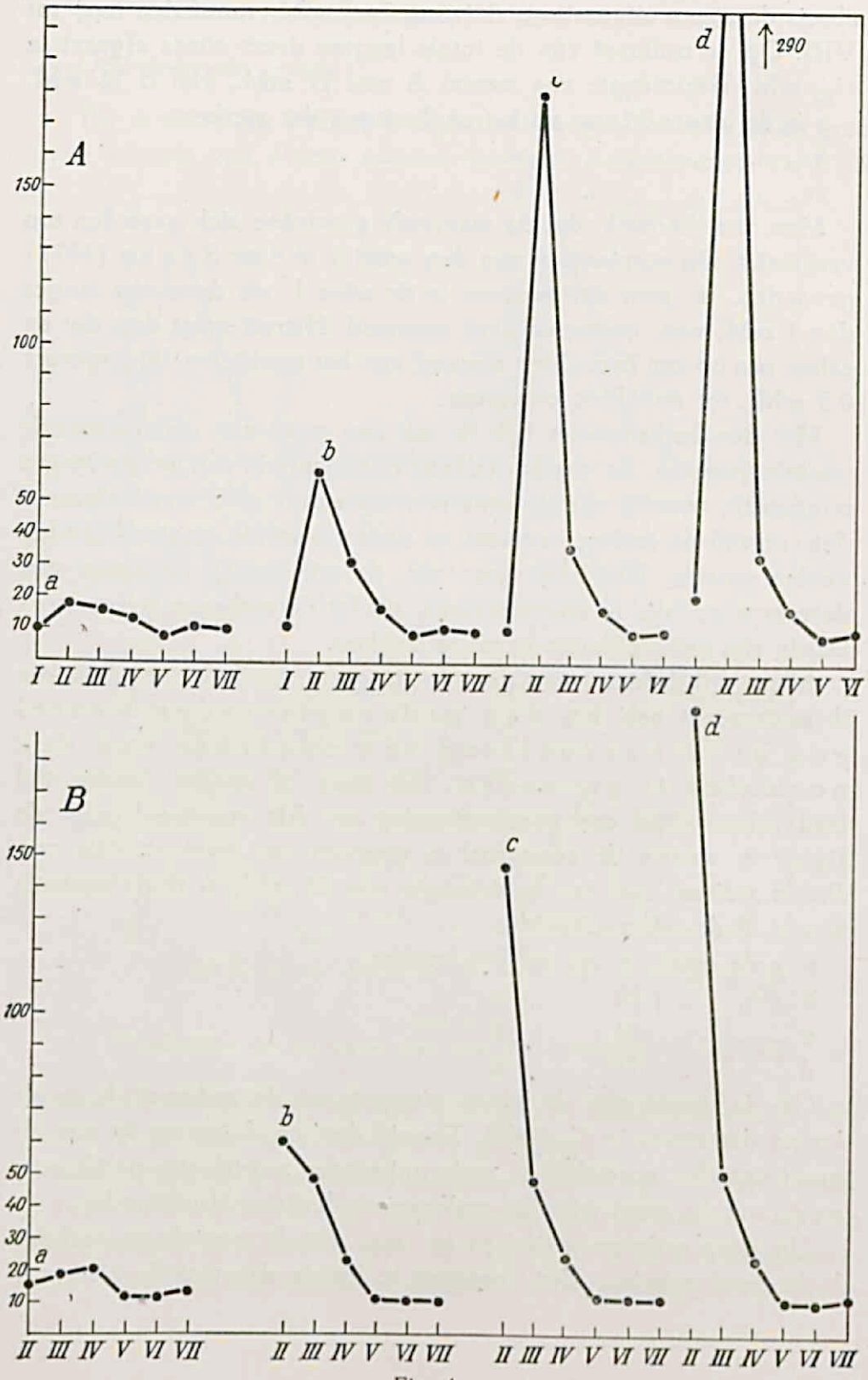


Fig. 4.
Vergelijking van den zone-groei van een normalen (A) en gedecapiteerden (B) wortel.
Verklaring in den tekst.

12 en 15 mM. in 24 uur is een vrij sterke groei. Sachs vond bij *Pisum sativum* in vochtige lucht een groei der tweede zône van gemiddeld 5.6 mM. in 17 uur, hetgeen dus veel minder is (Arb. d. Bot. Inst. Würzburg, Bnd I. H. 3 1873, p. 416). Dit wijst er op, dat de ruimte, waarin Sachs de wortels liet groeien, niet voldoende vochtig was, zooals ik ook al pag. 24 aanduidde.

De groei van wortels, waarvan een top van 1 mM. is afgesneden.

Hoewel het reeds gebleken was, dat na 48 uur een gedecapiteerde wortel minder groeit dan een normale, moest ik dus in de eerste plaats onderzoeken, wat er dadelijk na het decapiteeren gebeurt. Dat op den langen duur de groei minder wordt, was niet te verwonderen, aangezien, bij het afwezig zijn van den vegetatietop, celdeelingen uitblijven. Was er hier echter sprake van groeistof, dan was als waarschijnlijk aan te nemen, dat deze groeistof een invloed uitoefent op de celstrekking, zooals dit bij coleoptielen het geval is (Went 1927, Heyn 1931). In het algemeen: wil men den invloed van een of anderen factor op den groei onderzoeken, dan dient men het verloop van het geheele groeiproces na te gaan en te onderzoeken of deze factor ergens hierop een invloed uitoefent (Silberschmidt 1928).

a. de invloed van decapiteeren op den groei der zônes.

Om dit te onderzoeken heb ik op de in § 2 van dit hoofdstuk beschreven wijze, de wortels in zônes verdeeld en den groei van deze zônes kinematografisch opgenomen. Er werden telkens twee wortels van gelijke lengte gefotografeerd, waarvan dan de eene werd gedecapiteerd, nadat van beide gedurende eenige uren de normale groei was opgenomen. Slechts wanneer het bleek, dat de wortels gelijk groeiden, dus in hetzelfde groeistadium waren, kon de film worden gebruikt. Hiermee ging veel materiaal verloren, aangezien het pas na afloop van het maken der geheele film, bij het uitmeten, kon blijken, of de twee wortels in den aanvang gelijken groei hadden vertoond.

Het bleek nu uit deze proeven, dat na decapitatie in de eerste uren de groei niet veranderde. Pas na vele uren begint de groei van

den gedecapiteerden wortel langzaam af te nemen. Van een groeiversnelling na decapitatie is geen sprake. Als voorbeeld geef ik figuur 5. Deze figuur geeft een beeld van den groei van 1 mM.

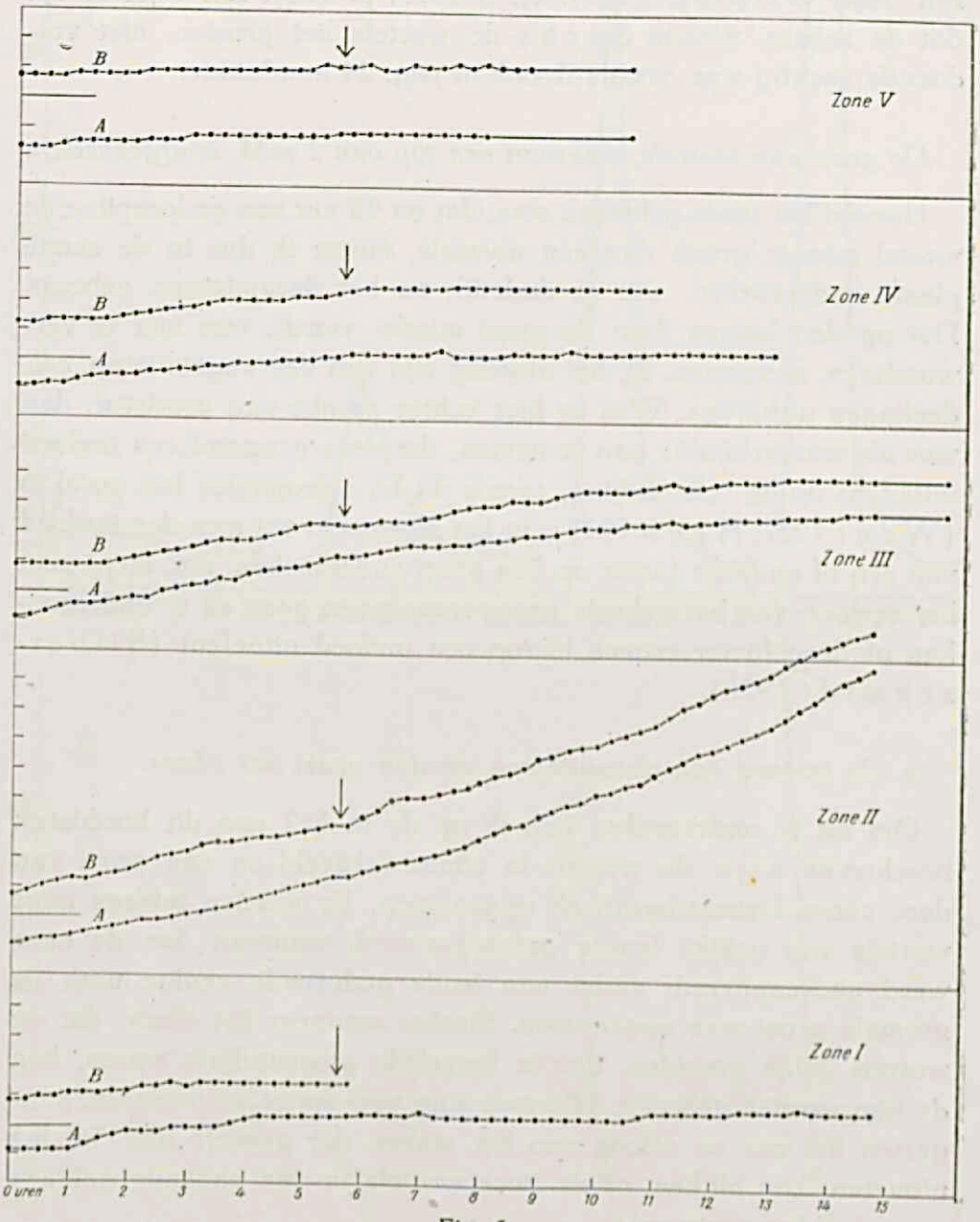


Fig. 5.
Vergelijking van den zone-groei van een normalen en een gedecapiteerden wortel. (Pisum sativum). A is de normale wortel. B de gedecapiteerde (bij ↓ gedecapiteerd). Abscis-tijd. Ordinaat-lengte der zones.

lange zônes van twee wortels van *Pisum sativum*. B werd bij ⊥ gedecapiteerd, A groeide normaal door. Op de abscis is de tijd uitgezet, op de ordinaat de totale lengte der zônes in 0.03 mM. De afstand tusschen 2 streepjes der ordinaat komt overeen met 10 × $^1/_{30}$ mM. De beelden werden opgenomen om de 15 minuten, de groei werd 15 uur lang gemeten. Na 5¾ uur werd de heele zône I van wortel B afgesneden, hetgeen overeenkomt met een decapitatie van 1.00 mM. Het was niet mogelijk zônes van precies 1 mM. aan te brengen. Bij het vergrooten der films kon ik echter altijd nauwkeurig de lengte der zônes meten. Zoo was in figuur 5 de beginlengte der zônes:

van den gedecapiteerden wortel:			van den normalen wortel:		
zône I	—	0.93 mM.	zône I	—	1.06 mM.
„ II	—	0.93 „	„ II	—	1.00 „
„ III	—	0.96 „	„ III	—	1.00 „
„ IV	—	1.06 „	„ IV	—	1.00 „
„ V	—	1.20 „	„ V	—	1.01 „

Men ziet uit de figuur, dat een volkomen gelijke groei plaats heeft. Alle zônes van beide wortels groeien gelijk, de lijnen loopen evenwijdig. Aangezien zône II, die gedurende de geheele 16 uur den sterksten groei vertoont, bij den gedecapiteerden wortel iets kleiner is, dan bij den normalen (0.93 : 1.00) is het hieraan toe te schrijven, dat deze zône bij den gedecapiteerden wortel op den duur iets langzamer gaat groeien, hoewel het verschil niet noemenswaard is. Aan het einde der proef, dus na 16 uur, is de normale wortel slechts 0.23 mM. langer dan de gedecapiteerde, dus slechts 0.16 mM. meer toegenomen. Ik heb deze proef slechts als voorbeeld gegeven, omdat het mij niet mogelijk is, alle krommen te reproduceeren. Andere proeven leverden hetzelfde resultaat op.

Het is hieruit dus gebleken, dat wortels van *Pisum sativum* na decapitatie van 1 mM. in alle zônes denzelfden groei vertoonen als normale wortels.

Voordat ik andere decapitatieproeven behandel, wil ik er even op wijzen, waarom in het algemeen in dit hoofdstuk, de groei-

krommen zoo zijn geteekend, dat de totale lengte van het gemeten deel is uitgezet op de ordinaat, tegen de tijd op de abscis. Ik heb me afgevraagd, op welke wijze ik den groei in een kromme moest uitzetten, opdat het duidelijkste een eventueele invloed der decapitatie op den groei zou blijken.

De „groote periode" van S a c h s, zooals die bij wortels voorkomt, kan op twee wijzen in beeld worden gebracht: Zet men op de ordinaat de vermeerdering in lengte af, dan krijgt men een optimumkromme, zet men de totale lengte van het orgaan uit, dan krijgt men een S-kromme. Waar het er echter om te doen is, den invloed van een factor op den groei na te gaan (in dit geval decapitatie) doet men beter den invloed van dezen factor op de g r o e i s n e l h e i d van het orgaan te onderzoeken. Voor een berekening der groeisnelheid is het noodig, zoowel de grootte der verlenging, als de lengte van het groeiende deel te kennen. Aangezien op een bepaald tijdstip ieder deel van een orgaan een andere groeisnelheid bezit (in een ander stadium der groote periode verkeert) doet men de nauwkeurigste waarnemingen door het orgaan in kleine zônes te verdeelen en de metingen zoo snel mogelijk na elkaar te doen plaats hebben. Om deze reden heeft de kinematografische methode vele voordeelen boven andere meetmethoden.

Het is mij echter gebleken, dat, wanneer ik opnamen maakte bijv. om de 15 minuten van zônes van oorspronkelijk 1 mM. lengte, en ik rekende hiervan de relatieve groeisnelheden uit, dat dan de schommelingen, tengevolge van meetfouten, zeer groot waren. Om dezen invloed der meetfouten uit te schakelen, had ik dus de keuze tusschen: het vergrooten der tijdsintervallen tusschen twee opnamen en het vergrooten der zônes. Aangezien ik wilde onderzoeken, welken invloed het decapiteeren heeft op den groei in de eerste uren na het afsnijden van den top, heb ik het laatste gekozen. Waar ik dus de groeisnelheid heb uitgezet, is dit de groeisnelheid van de geheele groeizône van den wortel geweest.

Meestal heb ik echter de totale lengte uitgezet, aangezien aan deze krommen even goed een eventueele invloed van het decapiteeren is te zien. Als de groei regelmatig is, krijgen wij in dit geval een rechte lijn, een versnellen of vertragen van den groei uit zich in een meer of minder sterk stijgen der lijn. Aan den vorm der ver-

kregen kromme is bovendien te zien, in welk deel der groote periode de wortel verkeert.

b. de invloed van decapiteeren op den groei der geheele groeizône.

Hoewel het dus reeds gebleken was, dat decapitatie van 1 mM. op den groei der verschillende zônes van den wortel geen invloed had, heb ik ook den invloed van decapiteeren op den groei der geheele groeizône onderzocht. Figuur 6 en 7 geven twee van deze proeven weer. Figuur 6 geeft een beeld van de groeisnelheid der

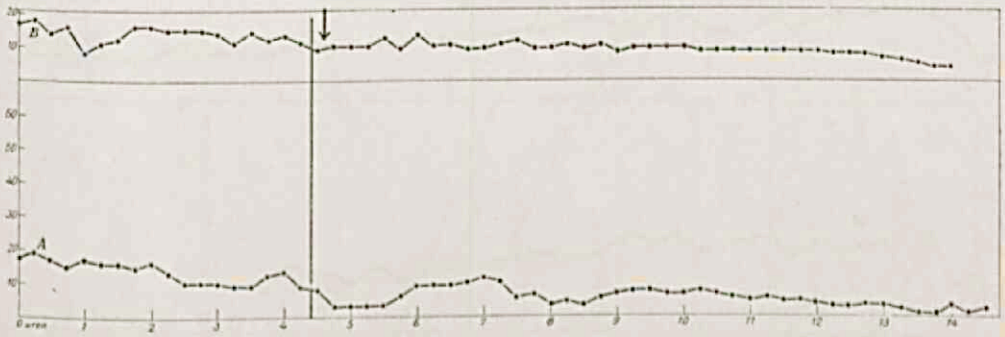


Fig. 6.
Groeisnelheid der groeizones van 2 wortels van Pisum sativum.
A normaal. B gedecapiteerd (1 mm.).
Abscis: tijd. Ordinaat: relatieve groeisnelheid.

groeizônes van twee wortels van *Pisum sativum*, die op de gewone wijze in vochtige lucht werden gefilmd. De beginlengte der wortels bedroeg 30 en 31 mM. Er werd iedere 15 minuten een opname gemaakt. De vergrooting was 40 maal. Op de abscis is de tijd uitgezet, op de ordinaat de relatieve groeisnelheid, berekend volgens de formule:

$$W = \frac{T \times 10.000}{L \times t}$$

T is de toename in lengte der zône, uitgedrukt in mM. der film, dus in werkelijkheid in 0.025 mM.

L is de lengte der zône in mM. der film, dus in werkelijkheid in 0.025 m.M.

t = 15 minuten.

De vermenigvuldiging met 10.000 geschiedt om waarden te krijgen, die in een kromme uit te zetten zijn.

Om de absolute groeisnelheid te vinden, moet men de hier ge-

geven getallen dus deelen door 10.000. Men krijgt dan de toename in mM. per mM. per minuut. Zoo is dan de groeisnelheid van A bij het begin der proef b.v. 0.0017 mM. per mM. per minuut. A is de normale wortel, B de gedecapiteerde. Men ziet dus, dat van beide wortels de groeisnelheid langzaam afneemt. Duidelijk is te zien, dat de decapitatie geen invloed gehad heeft. De groeisnelheid van B ondergaat geen verandering.

Hetzelfde is te zien in figuur 7, waar op dezelfde wijze de groei-

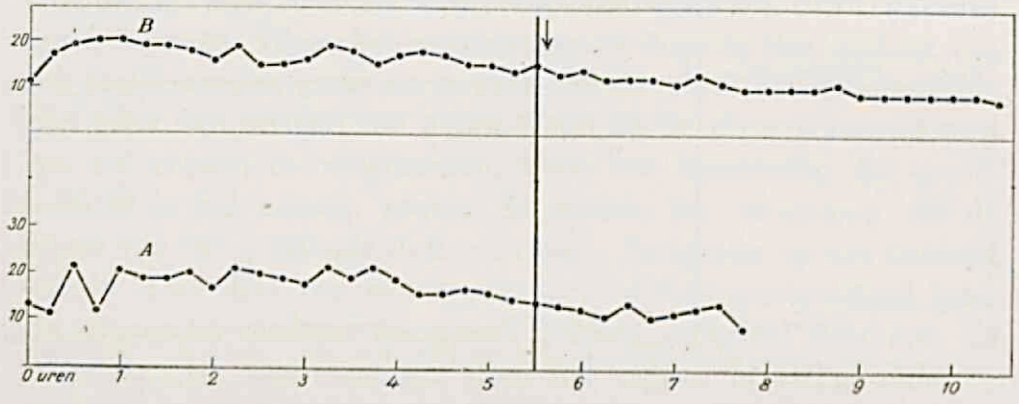


Fig. 7.
Groeisnelheid der groeizones van 2 wortels van Pisum sativum.
A normaal. B gedecapiteerd (1 mm.).
Abscis: tijd. Ordinaat: relatieve groeisnelheid.

snelheid van een normalen (A) en een gedecapiteerden (B) wortel is uitgezet. Nog duidelijker dan in figuur 6 is hier te zien, dat de groeisnelheid dezelfde langzame vermindering blijft vertoonen, zonder dat de decapitatie daarop eenigen invloed heeft. De groote schommelingen, die de groei van den wortel A in figuur 6 vertoont, zijn een gevolg van nutaties. In de krommen, waarin de totale lengte is uitgezet, kan men deze nutaties aan hun golfvormig verloop onmiddellijk herkennen [1]). Figuur 8 geeft een kromme van dezelfde

[1]) Juist bij de kinematografische methode veroorzaken deze nutaties veel last, omdat, als de top van den wortel gaat nuteeren, het beeld onscherp wordt. Aan de golfvormige schommelingen, die zij in groeikrommen veroorzaken, zijn zij echter altijd te herkennen. Darwin, Sachs en andere onderzoekers vonden veel nutaties, Sachs speciaal bij gedecapiteerde wortels. Cholodny (1924) vindt, dat nutaties in vochtige lucht meer optreden. Mijn ondervinding is, dat nutaties bij gedecapiteerde wortels niet meer voorkomen dan bij normale (ook Prantl 1874, vond dit) en dat nutaties geheel uitblijven, als de wortels goed groeien.

proef als figuur 7. Hier is echter de totale lengte der groeizône uitgezet op de ordinaat, op de abscis de tijd. De vergrooting was 44 maal. Men ziet, welk een regelmatigen groei de wortels vertoonden. Tevens kan men aan deze kromme, even goed als aan die van figuur 7 zien, dat decapitatie geen invloed op den groei heeft.

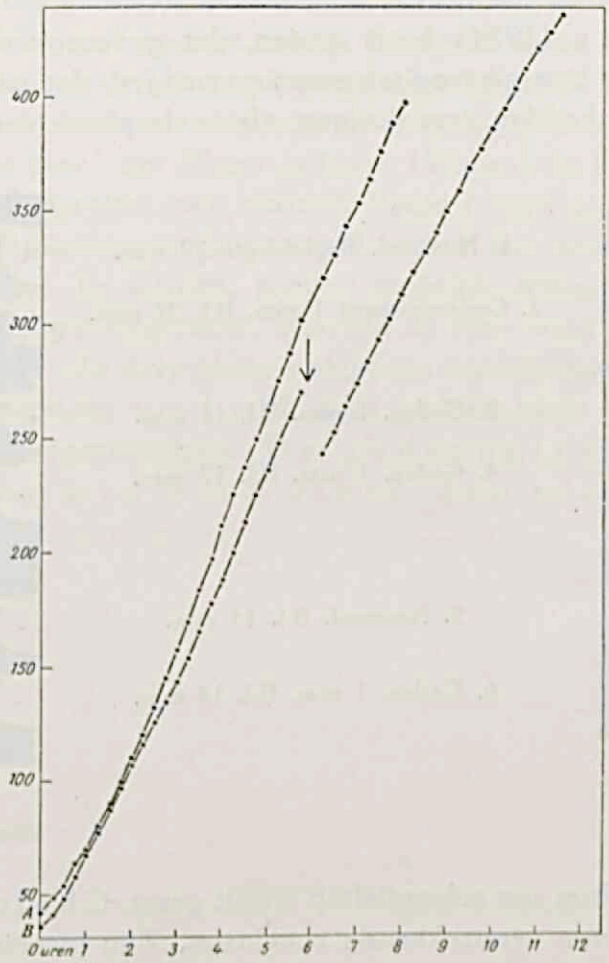


Fig. 8.
Groei van een normalen (A) en gedecapiteerden (B) wortel van Pisum sativum. Bij ↓ is B gedecapiteerd.
Abscis: tijd. Ordinaat: lengte der groeizone in $^1/_{44}$ mm., dus 50—100 = 1.15 mm.

Het is dus in deze § gebleken, dat decapitatie van 1 mM. op den groei der wortels van *Pisum sativum* geen invloed heeft. Zoowel de groei der geheele groeizône, als die

van 1 mM.-zônes gaat, na decapitatie, met dezelfde snelheid door.

§ 4. **De invloed van decapiteeren op het geotropisch reactievermogen van den wortel.**

Cholodny (1924) heeft gezien, dat gedecapiteerde wortels van *Zea mais* hun geotropisch reactievermogen, dat zij na decapitatie verloren hadden, terugkrijgen, als in de plaats van den afgesneden worteltop een coleoptieltop wordt gezet. Cholodny trekt uit deze proeven vèrstrekkende conclusies. Zijn meening namelijk, dat de coleoptieltop den worteltop kan vervangen en dat beide eenzelfde groeihormoon afscheiden, berust o.a. op deze proef. Cholodny vond dus, dat (1—1.5 mM.) gedecapiteerde wortels van *Zea mais* niet geotropisch krommen. Andere onderzoekers hadden het tegenovergestelde gevonden bij verschillende soorten wortels; Sachs (1873), Wiesner (1884a), Krabbe (1883), Detlefsen (1882), Kirchner (1882), Snow (1923) om maar enkelen te noemen.

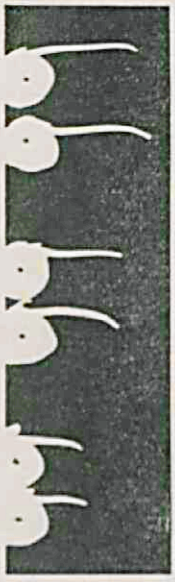


Photo I.
Na $2^{3}/_{4}$ uur.

1. Normaal. Beginlengte 22 mm.
2. Gedecapiteerd 1 mm. B.l. 22 mm.
3. Gedec. 1 mm. B.l. 15 mm.
4. Gedec. 1 mm. B.l. 17 mm.
5. Normaal. B.l. 14 mm.
6. Gedec. 1 mm. B.l. 14 mm.



Photo II.
Na $19^{1}/_{4}$ uur.

Daarom heb ik eenige proeven gedaan over het geotropisch reactievermogen van gedecapiteerde wortels. Alleen omdat van enkele proeven het resultaat frappant was, wil ik deze hier vermelden. Verder heb ik deze proeven niet voortgezet, omdat aan dergelijke proeven geen waarde is te hechten in verband met het vraagstuk of er in den worteltop groeistof aanwezig is. Want wij weten niet, hoe bij den wortel de geotropische reactie tot stand komt en of groeistof hierbij een rol speelt. Uit de proeven, in hoofdstuk V beschreven, zal blijken, dat dit laatste zeer onwaarschijnlijk is. Hier wordt dus alleen vermeld een proef met *Pisum sativum*. (Photo I en II.)

De photo's spreken voor zichzelf. Photo I werd genomen 2¾ uur na het decapiteeren en horizontaal zetten der wortels. Photo II 16½ uur later. Er werden, zooveel mogelijk, telkens twee wortels van gelijke lengte uitgezocht, waarvan de eene werd gedecapiteerd, de andere niet. Uit deze photo's blijkt ten duidelijkste, dat bij *Pisum sativum* decapitatie van 1 mM. geen invloed heeft op het geotropisch krommingsvermogen. De gedecapiteerde wortels krommen even sterk, zoo niet sterker, dan de normale.

HOOFDSTUK II.

De aanwezigheid van groeistof in het zaad en den wortel.

§ 1. De aanwezigheid van groeistof in het zaad.

Inleiding en methode.

De proeven, in hoofdstuk I beschreven, wijzen er op, dat de worteltop geen invloed heeft op den groei van den wortel. In hoofdstuk III zal verder blijken, dat op geen enkele wijze uit den worteltop groeistof is op te vangen, evenmin als uit eenig ander deel van den wortel.

Daarentegen zal het in dit hoofdstuk blijken, dat de wortels uit het zaad een hoeveelheid groeistof toegevoerd krijgen.

Tot nu toe is er geen enkel voorbeeld bekend geworden, waarbij een plantendeel uit het zaad groeistof krijgt. Het zal dus blijken, dat dit bij wortels het geval is.

F. W. Went (1927) kon de groeikromme van een *Avena*-coleoptiel verklaren uit het samenwerken van twee factoren, W. (Wuchsstoff) en Z.S.M. (Zellstreckungsmaterial) genoemd. De groeistof gaat in het coleoptiel in de richting top → basis, het celstrekkingsmateriaal in omgekeerde richting. In den wortel nu blijken zij beide in de richting basis → top te gaan.

Om te onderzoeken, of uit het zaad groeistof in den wortel komt, werd een methode gevolgd, die het eerst door Kögl en Haagen-Smit (1931) is gebruikt, om groeistof uit coleoptieltoppen van *Mais* te concentreeren. Kögl en Haagen-Smit plaatsten een groot aantal coleoptieltoppen op nat zand; het bleek, dat nu een groote hoeveelheid groeistof in het water diffundeerde. Het water werd daarna afgefiltreerd en onder vacuum ingedampt. Op deze wijze was het dus mogelijk de groeistof uit een groot aantal toppen tot een klein volumen waterige oplossing terug te brengen. Hierin werd een agarplaatje van bekenden inhoud gelegd. Door dit agarplaatje in gelijke deelen te verdeelen (zie Dolk 1930) kan

men dus voor ieder blokje berekenen, hoeveel groeistof het bevat. Van deze blokjes wordt het groeistofgehalte geanalyseerd, door ze op *Avena*-coleoptielen te zetten.

Door deze methode toe te passen, is het mij gelukt uit de zaden van *Zea mais* een hoeveelheid groeistof op te vangen. Er volgt hier een uitgebreidere beschrijving der methode, omdat deze misschien bruikbaar zal blijken te zijn voor vele objekten, waar het op andere wijze niet gelukt, om groeistof aan te toonen.

Petrischalen van 10 cM. diameter werden gevuld met een laagje nat zand van ± 5 mM. dikte. Dit zand werd van te voren gewasschen met zoutzuur en aldus chemisch gereinigd. Na driemaal met water uitgekookt te zijn, werd het daarna twaalf uur onder de straal der waterleiding gespoeld. Na deze behandeling werd een contrôleproef genomen, waarbij water, dat eenige uren met het zand in aanraking geweest was, werd ingedampt, waarna het neerslag op de gewone wijze werd opgelost in verdunningsvloeistof (zie pag. 44).

Agarblokjes, hierin gelegd, veroorzaakten bij Avena's geen kromming. Ik was er dus zeker van, dat in dit zand geen groeistof als verontreiniging aanwezig was en kon het dus verder voor mijn proeven gebruiken.

De gekiemde zaden werden vijf- à zesmaal met lauw water (± 20 tot 25° C.) afgespoeld, om aanklevende zaagseldeeltjes te verwijderen. Daarna werden de wortels afgesneden, zoodat er een stompje van ± 3 mM. aan het zaad bleef zitten en de zaden met dit wortelstompje op het zand gezet of er in geprikt.

Nadat de zaden, met resteerende wortelzône, eenigen tijd op het zand hadden gestaan, werden zij er af genomen en het natte zand overgebracht in een Schott-glasfilter (11.G.4.). Met een waterstraalluchtpomp werd nu het water doorgezogen, waarna het zand, om de resten groeistof er uit te krijgen, nog eenige keeren met water werd doorgespoeld.

Het zand moet op den filter goed vast worden aangestampt, omdat men anders niet voldoende luchtledig krijgt om het zand droog te zuigen, waardoor er kans bestaat dat er groeistof in het zand achterblijft.

De afgefiltreerde groeistof-oplossing werd nu gebracht in een kolfje van Jena-glas en hierin, onder vacuum, ingedampt. Een

geringe verhitting verdient aanbeveling om de oplossing aan de kook te brengen en te houden. (De groeistof is thermo-stabiel (Went Jr. 1927, Nielsen 1930, Kögl en Haagen-Smit 1931)).

Het indampen van een waterige oplossing duurt op deze wijze heel lang. Daarom verdient het aanbeveling, om de groeistof op te lossen in aether en deze oplossing in te dampen. Behalve een belangrijke tijdsbesparing heeft deze methode het voordeel, dat men de oplossing op deze wijze van ongewenschte bijproducten ontdoet. Men gaat aldus te werk: De uit het zand gefiltreerde vloeistof wordt in een scheidtrechter gebracht en met peroxyd-vrijen aether goed uitgeschud; de groeistof gaat dan in den aether over, terwijl de aanwezige bijproducten in het water achterblijven. Men kan nu eventueel de groeistof nog verder zuiveren door ze in Na-bicarbonaat over te brengen en daarna weer in aether. Uit deze aether-oplossing heb ik, na indampen, altijd een bruin neerslag gekregen. Dit neerslag werd nu weer opgelost in een oplossing van de volgende samenstelling:

1000 cc. Aqua dest.
160 m.gr. KCl
0,2 cc. ijsazijn.

Deze vloeistof wordt door Kögl en Haagen-Smit steeds gebruikt om groeistofoplossingen te verdunnen. De ijsazijn zorgt voor een zwak-zure reactie, het KCl is aanwezig, omdat het gebleken is, dat de groeistofoplossingen heel weinig electrolyten bevatten (Kögl en Haagen-Smit 1931).

De door mij verkregen oplossingen uit zaden en ook uit toppen vertoonden altijd een sterk basische reactie, hetgeen wijst op de aanwezigheid van bijproducten. Omdat de groeistof bij zwak zure reactie een optimale werking vertoont, moest ik altijd eerst met azijnzuur aanzuren. Dikwijls sloeg de reactie in eenige minuten weer naar basisch om, zoodat opnieuw zuur moest worden toegevoegd.

Om te beproeven, of het azijnzuur zelf misschien bij de Avena's een kromming veroorzaakt, heb ik de volgende contrôle-proef genomen:

2 agarplaatjes werden gelegd in de verdunningsvloeistof: dus 0.0002 % azijnzuur + KCl.

1 agarplaatje werd gelegd in een azijnzuuroplossing van 0.1 %.
1 agarplaatje werd gelegd in een azijnzuuroplossing van 0.2 %.
3 agarplaatjes werden gelegd in een azijnzuuroplossing van 1 %.
Geen enkele der 84 Avena's vertoonde een kromming, zoodat ik dus mijn groeistof-oplossingen gerust met azijnzuur kon aanzuren, zonder op die wijze fouten te maken.

Al het gebruikte glaswerk werd, vóór de proef, met geconcentreerd salpeterzuur goed gereinigd. Door deze behandeling worden sporen groeistof, die als verontreiniging aanwezig mochten zijn, vernietigd.

Proeven.

Proef H. Van 250 zaden van *Zea mais* werd de kiemwortel afgesneden en de zaden met de sneevlakte van den wortel op zand gezet. Zij bleven zoo 9 uur op het zand.

De afgefiltreerde vloeistof stond, den nacht over, in de ijskast, den volgenden dag werd zij ingedampt tot 330 mM^3, daarna aangezuurd tot zwak-zure reactie. In deze vloeistof werden nu twee agarplaatjes gelegd, ieder van 48 mM^3. inhoud. In totaal was er dus groeistof van 250 zaden op een volumen van 426 mM^3. Dus per mM^3. groeistof uit 0.6 zaden. Per agarblokje van 4 mM^3. dus groeistof uit 2.4 zaden. De agarplaatjes van 48 mM^3. werden namelijk verdeeld in 12 gelijke blokjes, die dus ieder een inhoud hadden van 4 mM^3. Deze werden op de *Avena*-coleoptielen geplaatst.

Het resultaat was verrassend; er trad een sterke kromming op: 15 Avena's vertoonden een gemiddelde kromming van 10.1°. Den volgenden dag: 15 Avena's vertoonden een gemiddelde kromming van 5.6°. Den volgenden dag: 21 Avena's vertoonden een gemiddelde kromming van 2.3°.

Men ziet dus, dat er door de zaden een hoeveelheid groeistof in den wortel wordt gevoerd. Verder: dat de reactie der oplossing langzamerhand achteruit gaat. Ik kom daar dadelijk op terug.

Proef I. 1000 zaden van *Mais* op zand gezet, 4 uur. De afgefiltreerde vloeistof werd den volgenden dag geheel ingedampt en het neerslag weer opgelost in verdunningsvloeistof, waarna nog met azijnzuur een zure reactie werd verkregen. Het gezamelijk volumen bedroeg daarna 0.53 cc. Hierin werden 10 agarplaatjes gelegd, dus

in ieder blokje was een hoeveelheid groeistof uit 4 zaden aanwezig. Het resultaat was:

43 Avena's vertoonden een gemiddelde kromming van *6.8°*. Den volgenden dag: 48 Avena's vertoonden een gemiddelde kromming van *3.0°*. Dus ook hier een duidelijke kromming.

Proef K. 900 zaden van *Mais* op zand gezet. 6 uur. De vloeistof werd afgezogen en in de ijskast gezet. Den volgenden morgen ingedampt en aangezuurd. Het volumen bedroeg toen 370 mM^3. Hierin 8 agarplaatjes, gaf per blokje een hoeveelheid groeistof uit 4.8 zaden. Het resultaat was:

78 Avena's gaven een gemiddelde kromming van *7.2°*. Denzelfden dag werd deze groeistofoplossing weer ingedampt en aangezuurd. Nu was in ieder blokje groeistof uit 5.2 zaden aanwezig. Het resultaat was:

45 Avena's gaven een gemiddelde kromming van *3.4°*.

Proef L. 1000 zaden van *Mais* op zand, 5 uur. De afgefiltreerde vloeistof werd den nacht over in de ijskast gezet en den volgenden ochtend uitgeschud met peroxydvrije aether. Na indampen werd het neerslag opgelost in 200 mM^3. verdunningsvloeistof. Hierin 5 agarplaatjes, gaf per agarblokje een hoeveelheid groeistof van 9.2 zaden.

Het resultaat was:

37 Avena's gaven een gemiddelde kromming van *17.8°*. Dit is als grenshoek te beschouwen. Den volgenden dag gaven: 14 Avena's een gemiddelde kromming van *13.5°*, terwijl na een 5-voudige verdunning: 17 Avena's een kromming gaven van *13.0°*. Bij verdunning van deze oplossing van 10 maal, dus in totaal 50 maal, werd geen kromming meer gevonden. De onverdunde oplossing bleek na 8 dagen nog haar werking te hebben behouden.

Proef M. Werd genomen met zaden van *Pisum sativum*. 170 zaden stonden 5 uur op het zand. De vloeistof werd afgefiltreerd en in de ijskast bewaard. Den volgenden ochtend ingedampt en aangezuurd, daarna weer den nacht over in de ijskast bewaard. Ieder agarblokje bevatte groeistof uit 3.4 zaden. Het resultaat was: 34 Avena's gaven een gemiddelde kromming van *2.2°*. Den volgenden dag: 16 Avena's gaven een gemiddelde kromming van *1.5°*.

Een samenvatting van deze proeven geeft tabel I.

TABEL I.

Groeistof uit zaden geisoleerd door deze op zand te zetten.

Proef-nummer	H			I		K		L (aether)				M (Pisum)	
Zaden op zand gezet	19 Dec.			21 Jan.		26 Jan.		28 Jan.				22 Dec.	
Datum der reactie	20 Dec.	21 Dec.	22 Dec.	22 Jan.	23 Jan.	27 Jan.	28 Jan.	29 Jan.	30 Jan.	30 Jan.	30 Jan.	24 Dec.	25 Dec.
Gemiddeld aantal uren groeistof-productie	9			4		6		5				5	
Aantal zaden per agarblokje	2.4	2.4	2.4	4	4	4.8	5.2	9.2	9.2	verd. 5 ×	verd. 50 ×	3.4	3.4
Aantal planten	15	15	21	43	48	78	45	37	14	17	11	34	16
Gemiddelde kromming	10.1°	5.6°	2.3°	6.8°	3.0°	7.2°	3.4°	17.8°	13.5°	13.0°	0.3°	2.2°	1.5°

Het blijkt dus duidelijk uit deze proeven, dat uit de zaden van *Zea mais* een hoeveelheid groeistof komt. De proeven zijn slechts qualitatief, quantitatieve waarde is er niet aan te hechten. Toch meen ik, dat het mogelijk zal zijn, deze proeven quantitatief uit te voeren, zoodat men zal kunnen zeggen: Uit een zaad van *Zea mais* komt in een bepaalden tijd een hoeveelheid groeistof, overeenkomende met zóóveel graden kromming of met zóóveel Avena-eenheden (zie Kögl und Haagen Smit 1931). Echter moet men dan eerst de methode in zooverre verbeteren, dat men de bijproducten, die met de groeistof uit het zaad komen, volkomen verwijdert, zoodat deze de werking der groeistof niet kunnen beinvloeden.

Toen ik mij heb afgevraagd, waaraan het teruggaan der groeistofwerking zou zijn toe te schrijven, ben ik tot de conclusie gekomen, dat het aanwezig zijn van onbekende bijproducten hiervan de oorzaak moest zijn. En wel op grond van de volgende overwegingen:

Wanneer ik de verkregen hoeken grafisch uitzet, krijg ik de volgende lijnen (figuur 9). Hier zijn dus uitgezet: op de abscis de

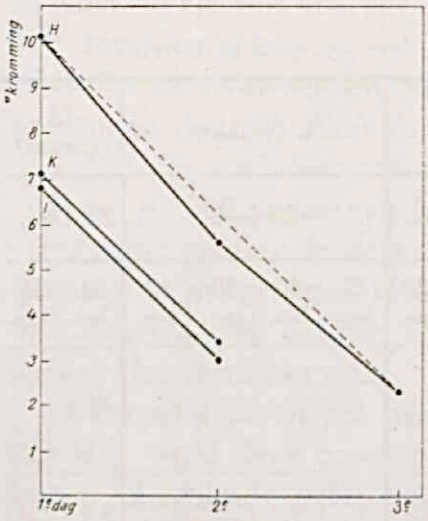


Fig. 9.
Het afnemen der groeistofwerking door de aanwezigheid van bijproducten. Groeistof uit zaden van Zea Mais. Acscis: tijd. Ordin.: graden-Avena kromming.

tijd, op de ordinaat de gevonden hoeken van de proeven H, I en K. Opvallend is het parallel loopen der lijnen, hetgeen dus wijst op een afnemen der hoeveelheid groeistof met den tijd. Aangezien ik dus vermoedde, dat de bijproducten deze afname bewerkten en dat door hun inwerking de groeistof werd omgezet, heb ik op dezelfde wijze de gegevens uitgezet van een contrôleproef, die ik met de groeistof uit toppen van *mais*-coleoptielen had verkregen. Tabel II geeft een samenvatting van deze gegevens.

TABEL II.

Groeistof, geisoleerd uit Mais-coleoptieltoppen door deze op zand te zetten.

Proefnummer	N		O		
Aantal coleoptieltoppen per agarblokje	2.8	2.4	2.8	2.8	2.7
Aantal uren groeistof-productie	5		5		
Aantal planten	40	50	20	45	37
Gemiddelde kromming	10.1°	8.9°	9.0°	7.4°	5.5°

Het blijkt dus uit deze tabel, dat ook de groeistof der *mais*-coleoptielen in werking achteruit gaat. Echter niet in die mate, als de groeistof uit de zaden. Op dezelfde schaal uitgezet, zijn de krommingen, met deze oplossingen verkregen, weergegeven in figuur 10. Ook hier is dus op de abscis de tijd afgezet in dagen, op

de ordinaat de verkregen hoeken. Ook hier is een duidelijke vermindering van de groeistofwerking te zien, echter in veel minder sterke mate dan bij de groeistof uit zaden. Aangezien de groeistof uit de zaden en uit de coleoptieltoppen op gelijke wijze behandeld is, ben ik, op grond van deze gegevens, tot de conclusie gekomen, dat het de bijproducten moeten zijn, die de groeistof in werking achteruit doen gaan [1]). Uit de zaden moeten dan andere of meer bijproducten zijn gekomen dan uit de coleoptieltoppen.

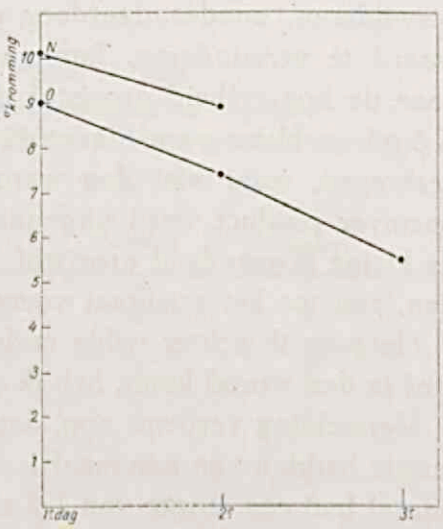


Fig. 10.
Het afnemen der werking van coleoptielgroeistof. Groeistof uit coleoptieltoppen van Zea mais. Abscis: tijd. Ordinaat: Avena-kromming.

Nog meer argumenten zijn vóór deze opvatting aan te voeren. Ten eerste, het telkens weer omslaan van de reactie der oplossingen van zuur naar basisch, hetgeen er op wijst, dat het vooral basisch reageerende stoffen zijn, die met de groeistof uit het zaad komen en die dus waarschijnlijk de groeistof geheel of gedeeltelijk binden. Ten tweede het feit, dat bij verwijdering van een deel dezer bijproducten, hetgeen in proef L is geschied, een veel sterkere groeistofwerking optreedt. Zooals reeds gezegd, kunnen wij de proeven onderling niet absoluut quantitatief vergelijken, maar toch is het duidelijk, dat in proef L de groeistofwerking veel grooter is dan in de andere proeven, aangezien bij 5-voudige verdunning nog een kromming van 13.0° is opgetreden, hetgeen dus overeenkomt met een kromming der onverdunde oplossing van 65°.

Zoolang wij dus geen middel hebben om deze bijproducten te

---

[1]) Zou deze achteruitgang berusten op een omzetting der groeistof zelf (b.v. op autoxydatie of wat ook) dan moest deze bij groeistof uit zaden en uit coleoptieltoppen met dezelfde snelheid plaats hebben, tenzij men aanneemt, dat er uit de coleoptieltoppen méér stoffen komen, die de autoxydatie tegengaan, hetgeen op hetzelfde neerkomt.

verwijderen, zonder daardoor de hoeveelheid groeistof noemenswaard te verminderen, kunnen wij nog geen onderzoek instellen naar de hoeveelheid groeistof die uit het zaad komt. Wel hebben Kögl en Haagen Smit (1931) de groeistof in zuiveren vorm verkregen, maar niet dan wanneer van zeer groote hoeveelheden onzuiver product werd uitgegaan. Deze methode toe te passen op de kleine hoeveelheid groeistof, die door het zaad wordt afgescheiden, zou tot het resultaat voeren, dat alle groeistof verloren ging.

Hetgeen ik echter wilde onderzoeken, n.l. of uit het zaad groeistof in den wortel komt, heb ik op deze wijze kunnen uitmaken.

Vermelding verdient nog, dat de wortels der gebruikte zaden een lengte hadden van minimaal 1 cM. en maximaal 2 cM., het grootste aantal had een lengte van 1.5 cM. Bij deze zaden heeft het coleoptiel een lengte van hoogstens 3 mM., zoodat het niet mogelijk is, dat de groeistof uit den coleoptieltop afkomstig is, aangezien deze dan nog geen groeistof vormt.

Uit de in deze § vermelde proeven kan dus de conclusie worden getrokken, dat uit het zaad een hoeveelheid groeistof in den wortel wordt getransporteerd.

§ 2. De aanwezigheid van groeistof in de groeizône en overige deelen van den wortel.

Terwijl het dus gebleken was, dat uit het zaad een hoeveelheid groeistof komt, moest ik nu onderzoeken of ook uit andere deelen van den wortel eventueel groeistof was te isoleeren.

Er waren twee manieren om dit te doen:

1. Ik kon de wortelcylinders op gedecapiteerde Avena-coleoptielen plaatsen en nagaan of deze krommen.

2. door de wortelcylinders op nat zand te zetten, kon de, eventueel hierin aanwezige, groeistof worden geconcentreerd.

Nu wil ik hier dadelijk vermelden, dat in alle gevallen de uitkomst negatief was. In geen enkel geval werd een spoor van groeistof in de wortelcylinders gevonden.

Tabel III geeft een samenvatting van de proeven, waarbij cylinders uit de groeizône van wortels van *Pisum sativum* eenzijdig op gedecapiteerde Avena-coleoptielen werden gezet.

TABEL III.

Wortelcylinders van Pisum sativum,
eenzijdig op gedecapiteerde Avena-coleoptielen geplaatst.

Proef-nummer	Aantal planten	Resultaat		
		Recht	Positief	Negatief
35	19	16	2	1
36	17	13	2	2
37	17	12	3	2
38	19	14	—	5
39	27	25	—	2

Bij de proeven 35 t/m 38 werden de cylinders met gelatine op de coleoptielen geplakt, bij de proef 39 niet. De gemiddelde kromming der 5 negatief gekromde planten van proef 38 bedroeg 0.4°.

Men ziet uit deze tabel dus duidelijk, dat uit de cylinders geen groeistof was op te vangen. Beter uitgedrukt, moet men zeggen, dat uit de cylinders niet zooveel groeistof was te verkrijgen, dat deze een tweemaal gedecapiteerd Avena-coleoptiel doet krommen.

Er bestond nu nog de mogelijkheid om de hoeveelheid groeistof, die heel klein kon zijn, maar misschien toch uit de cylinders te verkrijgen was, te concentreeren.

Dit is gebeurd in de volgende proeven.

Proef E. 550 cylinders (1.5—3 mM. vanaf den top) van wortels van *Zea mais* werden gedurende zes uren op nat zand gezet. De afgefiltreerde vloeistof werd ingedampt tot 400 mM^3. en hierin werden eenige agarplaatjes gelegd, zoodat tenslotte ieder agarblokje eventueele groeistof uit 5.5 cylinders bevatte. (Berekening zie proef H.) Het resultaat was:

14 Avena-coleoptielen gaven een gemiddelde kromming van 1.5°. Den volgenden dag: 34 Avena-coleoptielen gaven een gemiddelde kromming van 0.5°.

Er was dus niet de minste twijfel, dat uit de groeizône van wortels van *Zea mais* geen groeistof was te isoleeren.

Proef F. Hierbij werden 550 cylinders (10—11 mM. vanaf den top) uit wortels van *Zea mais* gesneden en 6 uur op zand gezet. De proef werd gedaan met dezelfde wortels, die voor proef E waren gebruikt. Ieder agarblokje bevatte eventueele groeistof uit 2.2 cylinders. Resultaat:

24 Avena's gaven een gemiddelde kromming van 0.5°. Den volgenden dag: 45 Avena's gaven een gemiddelde kromming van 0.4°.

Dus ook hier werd geen groeistof in de cylinders gevonden.

Proef G heb ik genomen, toen mij was gebleken, dat de zaden van *Zea mais* groeistof bevatten. De wortelcylinders, die aan het zaad grensden, werden uitgesneden en op zand gezet. De wortels hadden een lengte van 1—1.5 cM. Er waren 775 cylinders en deze stonden 5 uur op het zand. De afgefiltreerde vloeistof werd, in tegenstelling met de proeven E en F, met aether uitgeschud, zoodat dus onbekende bijproducten zooveel mogelijk werden verwijderd. Het indampen geschiedde, totdat er slechts een bruin neerslag overbleef en dit neerslag werd opgelost in 200 mM^3. van de aangegeven verdunningsvloeistof (pag. 44). Per agarblokje was eventueele groeistof uit 6.4 cylinders aanwezig. Resultaat:

60 Avena's gaven een gemiddelde kromming van 0°. Den volgenden dag: 50 Avena's gaven een gemiddelde kromming van 0°.

TABEL IV.

Wortelcylinders op zand. Beschrijving der proeven in den tekst.

Proefnummer	E		F		G (aether)	
Wortelcylinders op zand gezet	11 Dec.		11 Dec.		10 Febr.	
Datum der reactie	11 Dec.	12 Dec.	11 Dec.	12 Dec.	10 Febr.	11 Febr.
Aantal wortelcylinders per agarblokje	5.5	5.5	2.2	2.2	6.4	6.4
Aantal planten	14	34	24	45	60	50
Gemiddelde kromming	1.5°	0.5°	0.5°	0.4°	0°	0°

Deze proef, met veel materiaal uitgevoerd, laat dus niet den minsten twijfel over, dat ook uit de cylinders geen groeistof te verkrijgen is. Tabel IV geeft de verkregen resultaten.

Dit resultaat is in overeenstemming met wat door C h o l o d n y (1929) is gevonden. Deze constateerde namelijk, dat wortelcylinders den groei van Avena-coleoptielen niet beïnvloeden. Uit deze drie proeven blijkt dus ten duidelijkste, dat, ook uit deze deelen van den wortel, geen groeistof is op te vangen.

Evenwel blijft de mogelijkheid, dat er i n de wortelcellen een hoeveelheid groeistof zal blijken aanwezig te zijn. Deze groeistof komt er echter niet uit. Dus slechts wanneer wij over een microchemische methode zullen beschikken, om op de groeistof te reageeren, zal deze groeistof eventueel zijn aan te toonen. Zoolang wij deze niet hebben, moeten wij besluiten, dat de wortel geen groeistof bevat.

Tenslotte volgt hier nog een proef, waaruit blijkt, dat er evenmin uit de wortelcylinders groeistof in agar diffundeert.

Proef H. 16 cylinders (de meest basale) uit wortels van *Zea mais* werden gezet op een agarplaatje van 48 mM^3. Ieder blokje (van 4 mM^3.) bevatte dus eventueele groeistof uit 1.3 cylinders. Het resultaat was: 9 Avena's vertoonden een kromming van 0°.

Eenige proeven, waarbij een geheele wortel van *Zea mais* of *Pisum sativum* in cylinders van 1 mM. werd verdeeld, behoef ik hier alleen te vermelden, aangezien ze tot het te verwachten resultaat leidden. Werd een wortel vanaf den top in 12 cylinders verdeeld, en deze cylinders eenzijdig op gedecapiteerde Avena-coleop-

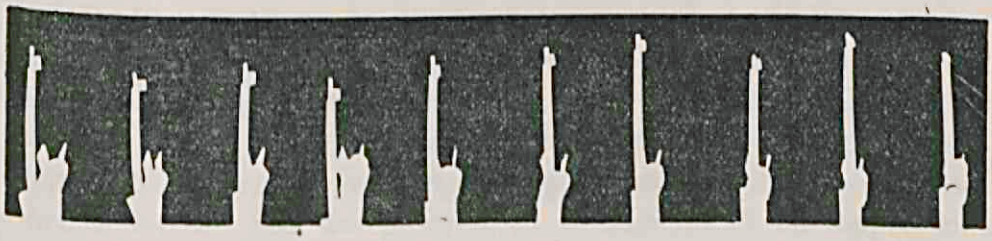
Basis  Top

Photo III.

tielen geplaatst, dan vertoonden de Avena's geen kromming. Een photo (III) van een dergelijke proef is hier gegeven. Op het meest

rechtsche coleoptiel is de worteltop gezet en zoo vervolgens opeenvolgende zônes van 1 mM. De proef is gedaan met *Pisum sativum*.

Men ziet, dat er geen kromming opgetreden is, 6 dergelijke proeven gaven hetzelfde resultaat. De in deze § beschreven proeven laten dus zien: dat er in geen deel van den wortel, noch in de groeizône, noch in de volwassen deelen, groeistof aan te toonen is.

HOOFDSTUK III.

De aanwezigheid van groeistof in den worteltop.

§ 1. Worteltoppen eenzijdig op gedecapiteerde Avena-coleoptielen geplaatst.

Cholodny is van meening, dat door den worteltop groeistof wordt geproduceerd, die den groei van den wortel vertraagt. Door decapitatie wordt de werking der groeistof dus opgeheven en zou de groei van den wortel worden versneld. In § 3 van Hoofdstuk I nu is gebleken, dat dit niet juist is.

Verder meent Cholodny, dat dezelfde groeistof, die den groei van het coleoptiel versnelt, den groei van den wortel vertraagt. Als dit waar is, moet dus een worteltop den groei van een Avena-coleoptiel versnellen.

Om dit te onderzoeken, kan men twee wegen inslaan. Òf men kan den worteltop op een gedecapiteerd Avena-coleoptiel plaatsen en den groei hiervan meten, òf men kan den worteltop éénzijdig op een gedecapiteerd Avena-coleoptiel zetten en nagaan of hierdoor een kromming veroorzaakt wordt. Aangezien de laatste weg zekerder is, heb ik deze gekozen. Vooral door de nieuwe methode van twee maal decapiteeren, (v. d. Wey 1931) hebben wij in de kromming van het Avena-coleoptiel een zeer gevoelige reactie, zelfs op heel kleine hoeveelheden groeistof. Het resultaat van deze proeven is te zien in Tabel V.

Er treedt dus onder invloed der worteltoppen van *Pisum sativum* in zeer enkele gevallen een zwak negatieve kromming op. Misschien zou dit geringe aantal krommingen daaraan toe te schrijven kunnen zijn, dat de worteltoppen niet altijd goed contact maakten. Daarom heb ik bij een deel der proeven (2, 3, 5, 6 en 7) de toppen met gelatine op de coleoptielen geplakt. Uit de tabel is echter te zien, dat er in dat geval niet méér krommingen zijn opgetreden dan in de proeven, waarbij de worteltop dadelijk op de sneevlakte werd gezet.

Men moet dus uit deze tabel concludeeren, dat de wortel-

TABEL V.

Worteltoppen van Pisum sativum eenzijdig op gedecapiteerde Avena-coleoptielen gezet.

Proef-nummer	Aantal planten	Resultaat		
		recht	positief	negatief
2	34	32	—	2
3	20	17	1	2
5	27	25	1	1
6	13	10	2	1
7	15	11	1	3
8	26	23	2	1
11	20	16	2	2
13	16	12	2	2
14	19	15	3	1
16	20	13	3	4
17	20	17	—	3

top van *Pisum sativum* Avena-coleoptielen niet doet krommen.

Omdat de mogelijkheid niet was uitgesloten, dat de eventueel aanwezige groeistof een specifieke werking zou hebben, heb ik ook worteltoppen van *Zea mais* op Avena-coleoptielen gezet; wortel-

TABEL VI.

Worteltoppen van Zea mays eenzijdig op gedecapiteerde Avena-coleoptielen gezet.

Proef-nummer	Aantal planten	Resultaat		
		recht	positief	negatief
19	20	20	—	—
20	8	2	1	5
21	9	9	—	—
22	7	6	—	1

toppen van *Avena* zijn niet te gebruiken, omdat zij te klein zijn. Alle gegevens, verkregen met *Zea mais*, zijn samengesteld in tabel VI.

Dezelfde conclusie als voor *Pisum sativum*, geldt ook hier.

§ 2. De invloed van worteltoppen op het geotropisch reactievermogen van Avena-coleoptielen.

Cholodny's meening, dat de worteltop den coleoptieltop kan vervangen en dat beide organen dus wel dezelfde groeistof zullen bevatten, is wel hoofdzakelijk gebaseerd op de volgende proeven (1928): Wanneer Cholodny korte coleoptielen neemt (1.5—3 cM.) en deze volgens het „neue Decapitationsverfahren" behandelt (d.w.z. slechts 1.5—2 mM. decapiteert en aan de basis afsnijdt om het primaire blad er uit te trekken) en hij plaatst dan worteltoppen op de coleoptielen, dan krommen deze sterker geotropisch dan gedecapiteerde coleoptielen zonder worteltoppen. Bovendien begint de kromming in het eerste geval eerder dan in het tweede. Normale coleoptielen vertoonen na 2 uur een geotropische reactie. „2½—3 Stunden nach Beginn des Versuches zeigten auch die decapitierten Koleoptilen mit Wurzelspitzen eine deutliche geotropische Reaktion. Und schliesslich am spätesten, 4½—5 Stunden nach Beginn des Versuches, fingen auch die decapitierten Stümpfe ohne Spitzen an, sich zu krümmen". Het verschil tusschen de kromming der beide groepen is het duidelijkst te zien 5—5½ uur na het begin der proef, later vermindert dit verschil weer en na 8 uur is de kromming der beide groepen ongeveer gelijk. Na 5½ uur vindt hij bij de coleoptielen met worteltoppen een gemiddelde hoek van 45°, bij de gedecapiteerde zonder worteltoppen een van 18°.

Deze proeven van Cholodny heb ik herhaald, omdat het mij onwaarschijnlijk voorkwam, dat coleoptielen van slechts 1.5—3 cM. lengte, waarvan een top van slechts 1.5—2 mM. was afgesneden, pas na 2½ uur geotropisch zouden krommen. Volgens Went Jr. (1927) en Dolk (1926) toch, bevatten deze coleoptielen nog een vrij groote hoeveelheid groeistof. Dus moeten zij, bij geotropische prikkeling, binnen de 2½ uur een kromming vertoonen.

Dit bleek inderdaad het geval te zijn.

Coleoptielen, behandeld op de wijze van Cholodny, beginnen na 1½ uur reeds een geotropische kromming te vertoonen. Na 2½ uur was de kromming reeds ± 20°. Photo IV geeft een beeld van 8 dergelijke coleoptielen, genomen 2½ uur na het decapiteeren en horizontaal zetten. De gemiddelde kromming is hier 18.6°. In 2 andere gevallen vond ik:

na 2 uur een gemiddelde kromming van 12.1°.
„ 2½ „ „ „ „ „ 14.1°.

Dit is dus wel in tegenstelling met de opgave van Cholodny, namelijk, dat de gedecapiteerde coleoptielen pas na 4½—5 uur een kromming gaan vertoonen. Een verklaring van deze langzame reactie kan alleen gelegen zijn in de lage temperatuur. Cholodny deed zijn proeven bij een temperatuur, die schommelde tusschen 16° en 18°.



Photo IV.

Verder vindt Cholodny, dat gedecapiteerde coleoptielen met worteltop na 2½—3 uur beginnen te krommen en dat bij deze coleoptielen de kromming verder doorgaat dan bij de gedecapiteerde zonder worteltop. Ook dit kan ik niet bevestigen.

De gedecapiteerde coleoptielen met worteltop vertoonen na 2½ uur een kromming, die even sterk is als die der slechts gedecapiteerde coleoptielen. Namelijk:

Gemiddelde kromming van coleoptielen met worteltop in 2½ uur .	17.1°	13.9°
Gemiddelde kromming van coleoptielen zonder worteltop in 2½ uur	18.6°	14.1°

Na 5½ uur is de kromming der coleoptielen met worteltop soms iets grooter dan die zonder worteltop.

Gemiddelde kromming van coleoptielen met worteltop in 5½ uur . . . . . 34.1°
Gemiddelde kromming van coleoptielen zonder worteltop in 5½ uur . . . . . 26.4°

De verschillen zijn dus veel minder groot dan in de proeven van Cholodny, die resp. 45° en 18° vond.

Aangezien ik vermoedde, dat bij de gedecapiteerde coleoptielen

de sneevlakte iets uitdroogde, wat natuurlijk bij de coleoptielen met worteltop niet het geval was, en dat hieraan het verschil in kromming was toe te schrijven, heb ik proeven genomen, waarbij op het gedecapiteerde coleoptiel een blokje agar werd gelegd.

	na $2^1/_2$ u.	na $5^1/_2$ u.
Gemiddelde kromming van gedecapiteerde coleoptielen	9.4°	22.3°
Gemiddelde kromming van gedecapiteerde coleoptielen + agar	9.1°	27.0°

Wanneer ik er voor zorgde, dat de lucht der donkere kamer, waarin de planten reageerden, met waterdamp verzadigd was, zoodat er geen uitdroging kon plaats hebben, dan waren de krommingen van coleoptielen met worteltop gelijk aan die van coleoptielen met agar of zonder iets.

	na $2^1/_2$ u.	na $5^1/_2$ u.
Gemiddelde kromming van gedecapiteerde coleoptielen	14.1°	26.5°
Gemiddelde kromming van gedecapiteerde coleoptielen + agar	16.1°	25.5°
Gemiddelde kromming van gedecapiteerde coleoptielen + worteltop	13.9°	26.0°

De coleoptielen met worteltop krommen dus niet sterker dan die met een agarblokje zonder groeistof.

Dit is een bewijs daarvoor, dat de krommingen, die bij deze coleoptielen optreden, uitsluitend veroorzaakt worden door de groeistof, die nog in de coleoptielen aanwezig is, of door het ontstaan van den nieuwen physiologischen top nieuw gevormd wordt.

Aangezien de coleoptielen met worteltop niet een sterkere kromming vertoonen dan die zonder worteltop, moet men dus concludeeren, dat er geen groeistof uit den worteltop in het coleoptiel komt.

Dat Cholodny bij de coleoptielen met worteltop sterkere krommingen vond, is mijns inziens uitsluitend toe te schrijven aan het feit, dat de coleoptielen zonder worteltop aan een sterkere uitdroging blootstonden.

§ 3. Het isoleeren en concentreeren van eventueel in den worteltop aanwezige groeistof.

Het opvangen in agar. Aan F. W. Went (1927) is het gelukt, de groeistof uit Avena-coleoptielen in agar-agar te laten diffundeeren. Zette hij blokjes van dergelijke agar met groeistof eenzijdig op gedecapiteerde Avena-coleoptielen, dan zag hij negatieve krommingen optreden. Op deze wijze is het dus tevens mogelijk de groeistof als het ware te concentreeren.

Van deze gedachte uitgaande, heb ik een groot aantal worteltoppen van *Pisum sativum* of *Zea mais* op agar gezet en onderzocht of deze agar Avena-coleoptielen deed krommen. De resultaten van de proeven zijn samengevat in tabel VII.

TABEL VII.

Worteltoppen op agar.

Proef-nummer	Aantal toppen op agar	Aantal uren	Aantal planten	Resultaat		
				recht	positief	negatief
25	19	3	12	12	—	—
26	27	2½	12	12	—	—
27	29	1½	12	12	—	—
28	41	1½	35	29	5	1
29	17	2½	19	18	—	1
30	20	2	31	27	—	4
31	45	3	30	30	—	—
32	39	4	12	11	—	1
33	18	4	9	9	—	—

De proeven 25 t/m 31 zijn genomen met *Pisum sativum*, de proeven 32 en 33 met *Zea mais*. De toppen werden gezet op 3 %-agarplaatjes van een dikte van 0.5 mM. en een oppervlakte van 10 × 10 mM. Deze agarplaatjes werden dan in zooveel deelen verdeeld als er Avena's waren, hetgeen dus uit de tabel te zien is. Aangezien het, volgens van der Wey (1932), niet de grootte van het

opgezette agarblokje is, die de grootte der kromming bepaalt, maar de concentratie van de daarin aanwezige groeistof, mocht deze methode worden toegepast.

Uit de tabel blijkt duidelijk, dat uit de toppen geen groeistof in de agar gediffundeerd is. Men moet hieruit dus concludeeren:

ò f: e r i s g e e n g r o e i s t o f i n d e n w o r t e l t o p a a n w e z i g,

ò f: d e z e k a n n i e t i n d e a g a r d i f f u n d e e r e n.

Het concentreeren. Nog op andere wijze heb ik getracht, groeistof uit worteltoppen te concentreeren, n.l. door een groot aantal worteltoppen op nat zand te zetten. Nadat de worteltoppen eenigen tijd hierop hadden gestaan, werd het water afgefiltreerd en daarna onder vacuum ingedampt. Een uitgebreide beschrijving der methode is gegeven in hoofdstuk II.

Op deze wijze was het dus mogelijk, de eventueele groeistof uit een groot aantal worteltoppen tot een zeer klein volumen waterige oplossing terug te brengen. Hierin werd dan een agarplaatje van bekenden inhoud gelegd. Dit agarplaatje werd in 12 gelijke deelen verdeeld (zie D o l k 1930) en zoodoende was het dus mogelijk voor ieder blokje te berekenen, uit hoeveel toppen het eventueele groeistof bevatte. Van deze blokjes werd dan het groeistofgehalte geanalyseerd door ze op coleoptielen van Avena te zetten.

In het geheel werden er zoo 5 proeven genomen, 4 met toppen van *Zea mais*, 1 met *Pisum sativum*.

De wortels werden gekweekt in vochtig zaagsel bij 23° C., het was niet mogelijk een dergelijk groot aantal (meest 1000) in vochtige lucht te kweeken. De wortels werden met water van ± 23° C. 5 à 6 keer goed gespoeld om aanklevende zaagseldeeltjes te verwijderen. Al het gebruikte glaswerk werd eerst met geconcentreerd salpeterzuur gereinigd. Aangezien door aanraking met salpeterzuur de groeistof te gronde gaat, was ik hierdoor zeker, dat sporen groeistof, die als verontreiniging aanwezig mochten zijn, werden verwijderd.

Een beschrijving der proeven volgt hier:

Proef A. Van 550 wortels van *Zea mais* van een lengte van 2—8 cM. werden de toppen (2—3 mM.) afgesneden en 6 uur

lang op zand gezet. Nadat de toppen waren weggenomen, werd het water afgefiltreerd (zie hoofdstuk II) en onder vacuum ingedampt tot een volumen van 650 mM³. In deze vloeistof werden nu twee agarplaatjes gelegd, ieder van 48 mM³. inhoud. In totaal zou er dus groeistof zijn van 550 toppen op een volumen van 746 mM³. Dus per mM³., groeistof van 0.74 toppen. Per agarblokje van 4 mM³. dus groeistof van 2.9 toppen. De agarplaatjes van 48 mM³. werden n.l. verdeeld in 12 gelijke blokjes, die dus een inhoud hadden van 4 mM³. Deze werden op de Avena-coleoptielen geplaatst. Het resultaat van de proef was, dat 14 Avena's een gemiddelde kromming vertoonden van 2.0°, hetgeen dus zeer gering is. Het kolfje met de vloeistof werd nu in de ijskast gezet en den volgenden dag nog eens op groeistof onderzocht. 42 Avena's vertoonden een gemiddelde kromming van 0.3°, hetgeen binnen de foutengrens ligt. Er zat dus geen groeistof meer in de vloeistof. Aangezien door het brengen van nieuwe agarplaatjes in de oplossing het volumen weer vermeerderd was, heb ik toen dezelfde oplossing nog verder ingedampt, zoodat het volumen tot op $^1/_3$ werd teruggebracht. Er werd nu weer een kromming verkregen, zij 't ook gering! De gemiddelde kromming van 11 Avena's was nu 3.4°. Omdat ik nu veronderstelde, dat de concentratie der eventueel aanwezige groeistof niet hoog genoeg was bij deze proef, heb ik een volgende proef met meer toppen verricht.

Proef B. Van 1600 wortels van mais werden toppen van 1—2.5 mM. afgesneden en 8½ uur op zand gezet. De vloeistof werd afgefiltreerd en in de ijskast bewaard. Den volgenden dag werd de oplossing ingedampt tot een volumen van 530 mM³. Per agarblokje van 4 mM³. was nu een eventueele hoeveelheid groeistof uit 12 toppen aanwezig. Gesteld dus, dat de kromming van 2.0°, verkregen in proef A, werkelijk een gevolg was geweest van groeistof, die uit de toppen der wortels was gediffundeerd (hetgeen bij een dergelijke kleine kromming nooit met zekerheid te zeggen is; een kromming van 2° toch is nauwelijks te constateeren); dan was dus hier een kromming van minstens 7° à 8° te verwachten. Bij 15 Avena's werd echter een gemiddelde kromming van slechts 2.7° gevonden. Wanneer men dit resultaat in verband brengt met hetgeen over de

groeistof uit zaden is gezegd, dan wordt het wel steeds onwaarschijnlijker, dat er uit de worteltoppen groeistof te isoleeren is.

Volgens Kögl en Haagen Smit (1931) vertoont de groeistof de sterkste werking bij zwak zure reactie. Daarom werd van de ingedampte vloeistof van proef B de reactie bepaald. Deze bleek alkalisch te zijn. Door toevoeging van eenige druppels azijnzuuroplossing werd de oplossing zwak zuur gemaakt. Men ziet in tabel VIII, dat ook dit geen duidelijke groeistofwerking heeft kunnen veroorzaken. Den volgenden dag bleek de groeistofwerking der oplossing nog meer achteruitgegaan te zijn. 30 Avena's vertoonden een gemiddelde kromming van 1.2°. Door nog eens indampen werd het volumen der oplossing (530 mM^3.) teruggebracht op 30 mM^3. Hiervan kon dus een 17 maal sterkere werking verwacht worden, wat overeen zou komen met een kromming van ± 20°. Ook hier was het resultaat anders. 26 Avena's vertoonden een gemiddelde kromming van 4.1°.

Proef C. 900 worteltoppen van mais werden 14½ uur op zand gezet. Nadat de vloeistof was afgefiltreerd, werd zij niet dadelijk ingedampt, maar eerst met peroxydvrije aether behandeld. Volgens opgave van Kögl en Haagen Smit (1931) is de groeistof n.l. in aether oplosbaar. Op deze wijze ontdoet men de oplossing dus van een hoeveelheid onbekende bijproducten (die niet in aether oplosbaar zijn) waarna men een sterkere werking der groeistof kan verwachten. De aetherbehandeling heb ik in Hoofdstuk II uitgebreider beschreven. Om de concentratie zoo groot mogelijk te maken, dampte ik de vloeistof geheel in, zoodat er niets dan een bruin neerslag overbleef. Dit werd dan weer opgelost in 0.15 cc. verdunningsvloeistof (zie pag. 44).

Hoewel dus in deze proef alle voorzorgen werden genomen, om een werking van eventueel aanwezige groeistof tot uiting te doen komen, was het resultaat nihil. Er trad geen kromming bij de Avena's op. Het resultaat was: 12 Avena's, gemiddelde kromming 0°. Den volgenden dag vertoonden 28 Avena's met dezelfde oplossing een gemiddelde kromming van 0.3°, den daaropvolgenden van 0°. De vloeistof was dus volkomen onwerkzaam.

Proef D werd genomen met toppen van *Pisum sativum*. 420 top-

pen werden 5 uur op het zand gezet. Na filtratie werd de vloeistof in de ijskast bewaard, den volgenden ochtend ingedampt tot een volumen van 0.06 cc. en aangezuurd. Een agarblokje van 4 mM^3. bevatte hier groeistof uit 16 toppen. Het resultaat was: 21 Avena's, gemiddelde kromming 0.6°, den volgenden dag gaven met dezelfde oplossing 32 Avena's een kromming van 0.5°. Dus ook hier was geen groeistof aanwezig.

Vatten wij de resultaten van deze proeven nog eens samen in tabel VIII, dan blijkt hieruit:

TABEL VIII.

Worteltoppen op zand.
Beschrijving der proeven in den tekst.

Proefnummer	A			B			C (aether)			D	
Worteltoppen op zand gezet	11 Dec.			19 Dec.			28 Jan.			23 Dec.	
Datum der reactie	11 Dec.	12 Dec.	12 Dec.	20 Dec.	21 Dec.	22 Dec.	29 Jan.	30 Jan.	31 Jan.	24 Dec.	25 Dec.
Aantal worteltoppen per agarblokje	3.5	3.5	± 10	12	12	± 60	2.5	2.5	2.5	16	16
Aantal planten	14	42	11	15	30	26	12	28	16	21	32
Gemiddelde kromming	2.0°	0.3°	3.4°	2.7°	1.2°	4.1°	0°	0.3°	0°	0.6°	0.5°

dat in twee van de 4 gevallen door de worteltoppen in het geheel geen groeistof is afgescheiden (C en D). Over het resultaat der andere proeven zou men van meening kunnen verschillen. De verkregen krommingen zijn heel klein, alles wat onder de 2° ligt valt binnen de foutengrens, er kan dus hoogstens in 3 gevallen van een mogelijke kromming sprake zijn. Een eigenaardige invloed is uitgegaan van het weer indampen, de kromming is dan sterker geworden, echter niet in verhouding tot de concentratie.

Uit de in § 1 beschreven proeven was reeds gebleken, dat, als er al groeistof uit den worteltop op te vangen is, de hoeveelheid in

ieder geval uitermate gering is. Bij de hier behandelde proeven werd getracht de werking der groeistof te vermeerderen door:

1°. concentratie;

2°. bijproducten weg te nemen en de pH van het milieu zoo gunstig mogelijk te maken.

In geen der twee gevallen ging de werking der groeistof noemenswaard vooruit.

Dus moet ik hieruit besluiten, dat de enkele hier gevonden kleine krommingen toevallig zijn; aan deze enkele geringe krommingen kan ik dus geen beteekenis hechten. De behandeling met aether is aan groeistof uit Avena-coleoptielen gecontroleerd (zie Hoofdstuk II).

Wanneer er al groeistof in de worteltoppen aanwezig is, dan is deze òf aanwezig in uitermate kleine hoeveelheden òf gebonden; in ieder geval zóó, dat men ze er niet uit kan krijgen. Was de meening van Cholodny juist, dat er in den worteltop groeistof aanwezig is in denzelfden vorm als in het Avena-coleoptiel, dan had de groeistof in deze proeven haar werking moeten toonen; na de behandeling met aether had er zeker een kromming tot stand moeten komen. Dus: Ook door concentreeren en zuiveren met aether, is het niet gelukt, groeistof uit de worteltoppen op te vangen.

HOOFDSTUK IV.

De invloed van groeistof op den groei van den wortel.

§ 1. Inleiding.

De vraag was nu of de groeistof invloed had op den normalen lengtegroei van den wortel, dus of voor den groei van den wortel groeistof noodzakelijk was. Zooals voor het Avena-coleoptiel „ohne Wuchsstoff kein Wachstum" geldt (W e n t 1927) wilde ik weten, of ook de wortel zonder groeistof niet kan groeien. Mocht inderdaad de groeistof op den groei van den wortel een remmenden invloed hebben, zooals C h o l o d n y meent, dan zou dit eveneens tot uiting komen. Het ging hier dus om de vraag, of de groeistof, wanneer deze in den wortel, hetzij in de richting top-basis, hetzij omgekeerd, wordt getransporteerd, den lengtegroei beïnvloedt.

Deze werking der groeistof moet goed onderscheiden worden van de groeistofwerking die tot uiting komt, als men den wortel i n e e n o p l o s s i n g v a n g r o e i s t o f laat groeien. In dat geval toch, weten wij nu wel zeker, dat de groei wordt geremd. Door N i e l s e n (1930) is dit namelijk zoowel voor normale, als voor gedecapiteerde wortels van *Lupinus albus* en *Vicia Faba* aangetoond. N i e l s e n liet de wortels groeien in oplossingen van rhizopine, dus niet in zuivere groeistof, maar dat de door hem gevonden verschijnselen inderdaad toe te schrijven zijn aan de werking der in dit product aanwezige groeistof, wordt daardoor waarschijnlijk gemaakt, dat dezelfde stof den groei der meeste gramineeëncoleoptielen, als ook die der bloemstelen van *Bellis perennis* versnelt, een werking die dus overeenkomt met die der groeistof uit Avena- en Mais-coleoptieltoppen (W e n t 1927, U y l d e r t 1927). Bovendien vonden K ö g l en H a a g e n S m i t met zuivere auxine dezelfde werking als N i e l s e n met rhizopine (naar een mondelinge mededeeling).

Ik wil er hier echter met nadruk op wijzen, dat, wanneer men

een wortel in een groeistofoplossing laat groeien en wanneer men dan een groeiremming vindt, men daarmee nog niet bewijst, dat ook eventueel in den wortel aanwezige groeistof diens groei remt. De verschijnselen, die men vindt door wortels in groeistofoplossingen te laten groeien, zijn eerder te vergelijken met hetgeen gevonden wordt als men wortels bijv. in verschillende voedingsoplossingen laat groeien. Evenals Ca-ionen (Hansteen Cranner 1910) den wortelgroei beïnvloeden, en Bo in geringe concentraties (1 : 100.000.000—1 : 250.000) een stimuleerenden invloed op den wortelgroei heeft, terwijl bijv. Al in concentraties van 1 : 10.000.000 een sterk giftige werking uitoefent (Mevius 1928), alles verschijnselen, waarvan men de werking niet kent en waarover al vele theoriën zijn opgesteld, evenzoo kent men de werking niet, die de groeistofoplossing op den wortel uitoefent. Behalve het onderzoek van Nielsen (1930) wil ik in dit verband nog even noemen een onderzoek van Hammett (1929) waarin deze vindt, dat stoffen die een SH-groep bevatten, den groei van wortels versnellen; deze groeiversnelling berust op een vermeerdering der celdeelingen. Verder vond Hammett een groeivertragende werking van verschillende stoffen, o.a. ergothionine, gluthation en insuline. Ook hier werden de wortels in een oplossing van deze stoffen gedompeld.

Gaan wij nu na, wat er bekend is over den invloed van groeistof (niet in oplossingen) op den groei van wortels, dan moet ik in de eerste plaats noemen de proef van Cholodny (1924), waarbij hij op gedecapiteerde wortels van *Zea mais* coleoptieltoppen plaatst en ziet, dat deze wortels langzamer groeien dan normale; de verhouding is 64 : 100 (in 3—4 uur). Behalve deze proef heeft Cholodny nog een groot aantal proeven gedaan, waarbij op wortels coleoptieltoppen van *Zea mais* werden gezet, waarna deze wortels hun, na decapitatie verloren, geotropisch krommingsvermogen terug kregen. Hierover moet ik opmerken, dat bij wortels onze kennis nog niet zoover gevorderd is, dat wij reeds kunnen zeggen, dat het vermogen tot geotropische kromming berust op een aanwezig zijn van groeistof, zooals dat bij coleoptielen het geval is. Zoolang wij dit niet weten, mag men uit het optreden van een geotropische kromming bij een wortel niet besluiten tot de aanwezigheid van groeistof.

(Zie ook hoofdstuk V § 7.) Ik wil daarom op deze geotropieproeven van Cholodny niet verder ingaan.

Er blijven dan nog de proeven van Cholodny, die hij in 1931 beschreven heeft en waarbij hij op wortels van *Zea mais* in de groeizône telkens 3 coleoptieltoppen plakte. Deze wortels nu vertoonen, vergeleken met normale, een sterke groeivertraging. Met twee toppen vindt hij dezelfde groeiremming als met drie, evenzoo met 6 of 8. Alle wortels met coleoptieltoppen vertoonen sterke opzwellingen en haarvorming in de groeizône. Bij de opzwellingen is het hoofdzakelijk het schorsparenchym dat een volumevergrooting ondergaat; hierbij verandert het aantal cellen niet, alleen het volumen, d.w.z. in de woekeringen zijn de schorscellen veel korter maar breeder dan in den normalen wortel. Cholodny meent, dat wij hier wel te doen zullen hebben met een chemische (of colloidchemische) invloed van den groeistof op het protoplasma. Het door Cholodny gevonden verschijnsel is hetzelfde, wat optreedt als men een wortel op eenige wijze verwondt. Het is dus een algemeene reactie van den wortel op allerlei prikkels, die de stofwisseling verstoren en moet onderscheiden worden van een gewone groeivertraging.

Behalve proeven van Keeble, Nelson and Snow (1931) is er verder geen geval bekend, waar een coleoptieltop den groei van een wortel vertraagt. Deze onderzoekers geven op (pag. 540): Groei van gedecapiteerde wortels met weer opgezette coleoptieltop in % van den groei van normale wortels:

in 5—6 uur:	in de volgende 16—18 uur:
95.5	98.5
100	59
78	73
62	87
gem. 84.1	gem. 79.8

waaruit zij besluiten, dat de coleoptieltop den groei van den wortel remt. De verschillen zijn echter mijns inziens zeer klein, in 5—6 uur is in 2 gevallen de groei gelijk, in twee gevallen iets minder. In tegenstelling met Cholodny en Keeble c.s. heb ik bij de hier volgende proeven niet gewerkt met coleoptieltoppen, maar met

blokjes agar met groeistof. In dat geval toch heeft men een betere vergelijking met wortels met blokjes agar zonder groeistof, omdat men aan de twee te vergelijken wortels een gelijke hoeveelheid water ter beschikking stelt.

§ 2. De groei van gedecapiteerde wortels, waarbij de top is vervangen door een blokje agar met groeistof.

Proeven werden genomen, zoowel met *Pisum sativum* als met *Zea mais*. De groei der wortels werd kinematografisch opgenomen. Vergeleken werden telkens 2 wortels, een wortel die gedecapiteerd werd en daarna voorzien met agar + groeistof èn een wortel van dezelfde lengte, waarop na decapitatie een blokje agar z o n d e r groeistof werd gezet. Aangezien de agarblokjes even groot waren, was dus de watervoorziening van beide wortels gelijk, hetgeen belangrijk is, omdat als de eene wortel meer water kon opnemen, dit een groeiverschil zou veroorzaken. De normale groei werd eerst een tijdlang gemeten.

Als voorbeeld geef ik figuur 11. Van twee wortels van *Pisum*

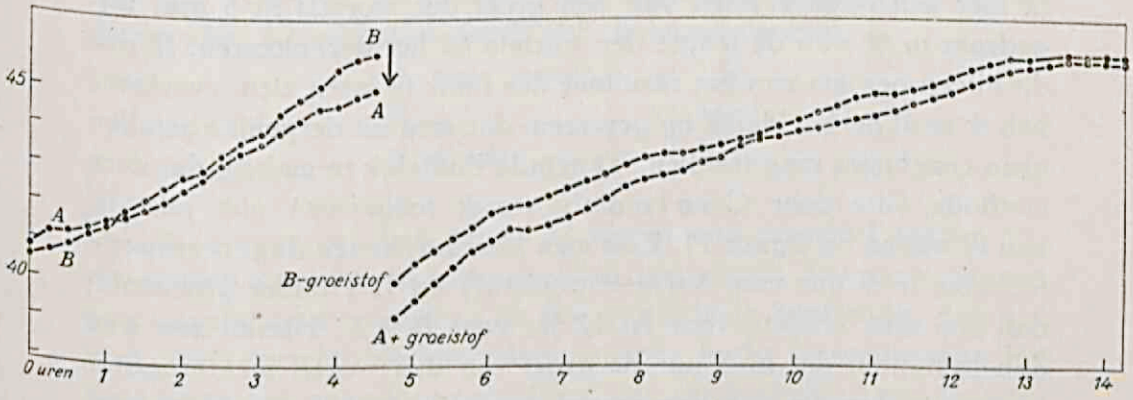


Fig. 11.
Groei van wortels, waarbij de top is vervangen:
bij A, door een blokje agar + groeistof, bij B, door een blokje agar — groeistof.
Abscis: tijd. Ordinaat: lengte der groeizone; 40—45 = 1.65 mm.

sativum, die een beginlengte hadden van 32 mM., werd een zône van 12 mM. gemerkt en hiervan iedere 15 minuten de groei gefilmd. Nadat eerst gedurende 4½ uur de normale groei der wortels was opgenomen, werden bij ↓ beide wortels gedecapiteerd (A — 1.91

mM. en B 1.90 mM.). Vervolgens werd bij A aan de sneevlakte een blokje agar met groeistof [1]) gehangen, aan B een blokje zuivere agar. De vergrooting der film was 30 maal. Het sterker stijgen der beide krommen gedurende de eerste 1½ uur na ↓ is toe te schrijven aan wateropname uit de agarblokjes, aangezien dit bij beide wortels gelijk plaats heeft. Daarna vertoonen de groeikrommen hun normale verloop. Het evenwijdig zijn der twee krommen bewijst, dat de groeistof geen invloed heeft. Ook heb ik proeven gedaan met grootere hoeveelheden groeistof, maar daarbij evenmin een invloed der groeistof kunnen constateeren.

Zoo werd de groei gemeten van 3 wortels van *Zea mais*, die werden gedecapiteerd en waarvan 2 voorzien werden met een blokje agar, waarin een hoeveelheid groeistof zat, die bij Avena een kromming van 60° veroorzaakte.

Van twee wortels van *Pisum sativum* werd een film opgenomen, waarbij de eene wortel werd voorzien met een hoeveelheid groeistof, die gedurende 1½ uur door 12 mais-coleoptieltoppen was geproduceerd. Het is mij onmogelijk alle krommen hier te reproduceeren. Om toch iets van het resultaat van deze films te laten zien, zal ik hier een opgave doen van den groei der wortels in 5 uur, uitgedrukt in % van de lengte der wortels na het decapiteeren. Ik doe dit alleen om iets van het resultaat der films te laten zien, overigens heb ik er al herhaaldelijk op gewezen, dat men uit dergelijke getallen geen conclusies mag trekken. Teneinde duidelijk te maken, dat deze methode (die door Cholodny wordt toegepast) niet juist is, kan ik wijzen op figuur 11. Zou men hier uitrekenen de procentueele toename in 5 uur van A (met groeistof) en B (zonder groeistof), dan zou men vinden: voor A: 12 %, voor B 9 %. Hieruit zou men dan besluiten, dat in 5 uur de groei van den wortel met groeistof grooter is dan die van den wortel zonder groeistof, terwijl in werkelijkheid dit verschil aan een toevallige onregelmatigheid in de kromme is toe te schrijven. Ieder toch kan duidelijk zien, dat de groei van deze twee wortels gelijk is.

[1]) De groeistofagar was verkregen, doordat 30 maiscoleoptieltoppen 1½ uur op een agarplaatje van 1 cM². hadden gestaan. 2 blokjes, ieder van 4 mM³. werden aan den wortel gehangen, zoodat deze voorzien werd met een hoeveelheid groeistof, die door 2.4 maiscoleoptieltoppen in 1½ uur was geproduceerd.

Van de vier gemaakte films volgt dus hier een opgave van de procentueele toename der groeizône in de eerste 5 uur na het aanbrengen der agarblokjes.

Film VIII. *Pisum sativum*. Beginlengte der wortels 23 mM. Gemeten zône 12 mM. Groeistof: 6 maiscoleoptieltoppen 3 uur.

A met groeistof — 14 %
B zonder „ — 17 %

Film IX. *Pisum sativum*. Beginlengte der wortels 20 mM. Gemeten zône 11 mM. Groeistof: 12 maiscoleoptieltoppen 1½ uur.

A met groeistof — 12 %
B zonder „ — 10 %

Film V. *Pisum sativum* (fig. 11). Beginlengte der wortels 32 mM. Gemeten zône 12 mM. Groeistof: 2.4 maiscoleoptieltoppen 1½ uur.

A met groeistof — 12 %
B zonder „ — 9 %

Film XXXVI. *Zea mais*. Beginlengte der wortels 15 mM. Gemeten zône 12 mM. Groeistof: 60° Avena-kromming.

A met groeistof — 4 %
B „ „ — 4 %
C zonder „ — 6 %

Dus in twee gevallen groeit de wortel met groeistof sneller dan die zonder groeistof, in twee gevallen langzamer. Zou men zoo een groot aantal proeven nemen en een gemiddelde berekenen, dan zou men geen verschil vinden. Meer waarde hecht ik echter aan het meten van het geheele groeiverloop van twee gelijkgroeiende wortels, zooals in figuur 11 is gedaan.

In ieder geval moeten wij uit deze films besluiten, dat de groei van een wortel, waarvan de top is vervangen door een blokje agar met groeistof, gelijk is aan die van een wortel, waarvan de top is vervangen door een agarblokje zonder groeistof.

§ 3. De groei van wortels, waarbij het zaad is vervangen door een watje met water.

In verband met het in Hoofdstuk II § 1 gevonden feit, dat uit het zaad van *Zea mais* een hoeveelheid groeistof in den wortel komt, moest nu onderzocht worden, of deze groeistof voor den groei van den wortel wordt gebruikt. Men kon bijvoorbeeld verwachten, dat de groeistof de rekbaarheid der celwanden zou beïnvloeden, zooals dat bij coleoptielen het geval is (Heyn (1931), Heyn en van Overbeek (1931), Söding (1931)). Daarom heb ik groeimetingen gedaan aan wortels met en zonder zaad.

Groeimetingen. Deze werden op dezelfde wijze verricht als bij de proeven omtrent den invloed van den worteltop op den groei van den wortel, n.l. kinematografisch. Ook hier werd eerst de normale groei eenigen tijd gemeten, waarna het zaad werd afgesneden. De afgesneden wortels werden dan geklemd in houdertjes, die zoo waren gemaakt, dat de wortel daarin zonder beschadigd te worden kon worden vastgeklemd en, zoo noodig, iets bovenop den wortel kon worden gelegd.

Van deze films kunnen niet alle krommen worden weergegeven. Als voorbeeld dient figuur 12. A, B en C zijn drie wortels van *Zea mais* met een beginlengte van 15, 17 en 15 mM. Gemeten werd een zône van 10 mM. Bij ↓ werd van alle drie wortels het zaad afgesneden en bij de wortels B en C vervangen door een watje met water. De vergrooting was 50 maal. Uit deze, evenals uit de andere opgenomen films, blijkt: 1°. dat, na wegnemen van het zaad, de groei van den wortel oogenblikkelijk ophoudt (wortel A); 2°. dat de groei weer met normale snelheid verder gaat, als men het zaad vervangt door een watje met water (wortel C). Als soms in een enkel geval de groei zich niet weer geheel op dezelfde snelheid instelt, zooals bij wortel B, dan is dit te wijten aan watergebrek. In de meeste gevallen toch herstelde de groei zich weer volkomen na het aanbrengen van het water.

Dit blijkt ook uit figuur 13. Deze proef is genomen met wortels van *Pisum sativum*. C is de normale wortel, van A en B is bij ↓ het zaad afgesneden, bij B is bij ↓ ↓ het zaad vervangen

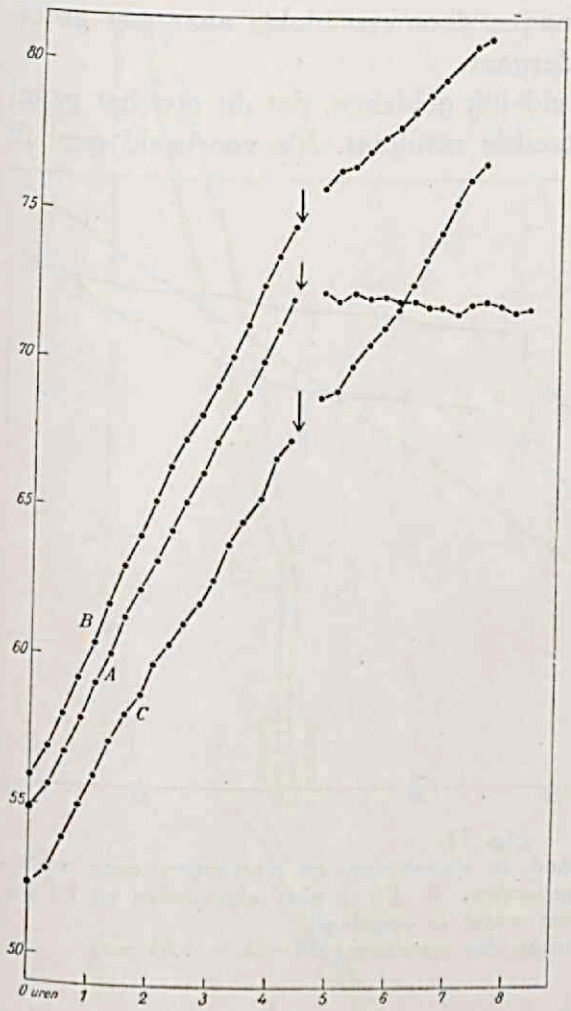


Fig. 12.
Groei van wortels, waar het zaad is afgesneden en vervangen door een watje met water. Bij ↓ van A, B en C het zaad afgesneden en op B en C een watje met water.
Abscis: tijd. Ordinaat: lengte der groeizone; 50—55 = 1 mm.

door een watje met water. De vergrooting der film was 30 maal. De groei komt langzamerhand weer tot haar normale snelheid terug. Hetzelfde heb ik bij mais waargenomen. Het is echter onmogelijk alle films hier te reproduceeren.

In de eerste uren (bij *Pisum* kan dit tot 20 gaan) wordt dus de lengtegroei van den wortel door de uit het zaad komende groeistof niet beïnvloed, aangezien de groei met dezelfde snelheid doorgaat als het zaad wordt vervangen door zuiver water. Op den langen duur wordt natuurlijk de groei geremd door het afwezig zijn van voedingsstoffen. Als resultaat van de in deze § beschreven proeven, kan dus worden aangegeven: dat de, uit het zaad komende, groeistof, geen invloed heeft op den lengtegroei van den wortel.

§ 4. De groei van wortels, waarbij het zaad is vervangen door een blokje agar met groeistof.

Verder heb ik onderzocht of de groei van wortels, waarbij het

zaad is afgesneden en vervangen door een blokje agar met groeistof, eenige verandering ondergaat.

Het is uit deze proeven duidelijk gebleken, dat dit niet het geval is. Alle metingen gaven hetzelfde resultaat. Als voorbeeld geef ik

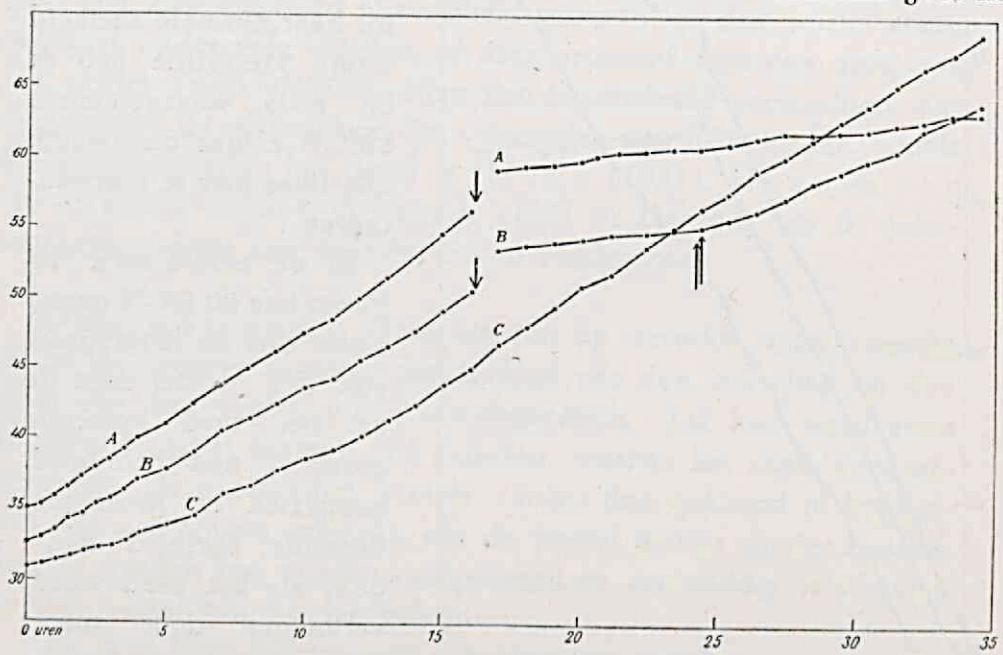


Fig. 13.
Groei van wortels, waarbij het zaad is afgesneden en vervangen door water. C. Normaal. A. Bij ↓ zaad afgesneden. B. Bij ↓ zaad afgesneden en bij ↓↓ watje met water er opgelegd.
Abscis: tijd. Ordinaat: lengte der groeizone; 30—35 = 1.65 mm.

figuur 14. Hier is op de gewone wijze weergegeven de groei der groeizône van twee wortels van *Pisum*, die een beginlengte hadden van 21 mM. Ieder half uur werd een opname gemaakt. De vergrooting der film was 30 maal. Gedurende 18 uur werd eerst de normale groei vergeleken, waarbij bleek, dat de beide wortels volkomen gelijke groeisnelheid hadden. Daarna werd bij ↓ het zaad van beide wortels afgesneden, waarna de groei gedurende 6 uur werd gemeten. Bij ↓↓ werd wortel B voorzien met een blokje agar met groeistof (100°), wortel A met een agarblokje van gelijk volumen maar zonder groeistof.

Na het opleggen van de agarblokjes neemt de groei van beide wortels op gelijke wijze toe, 15 uur werd de groei nog gevolgd. De

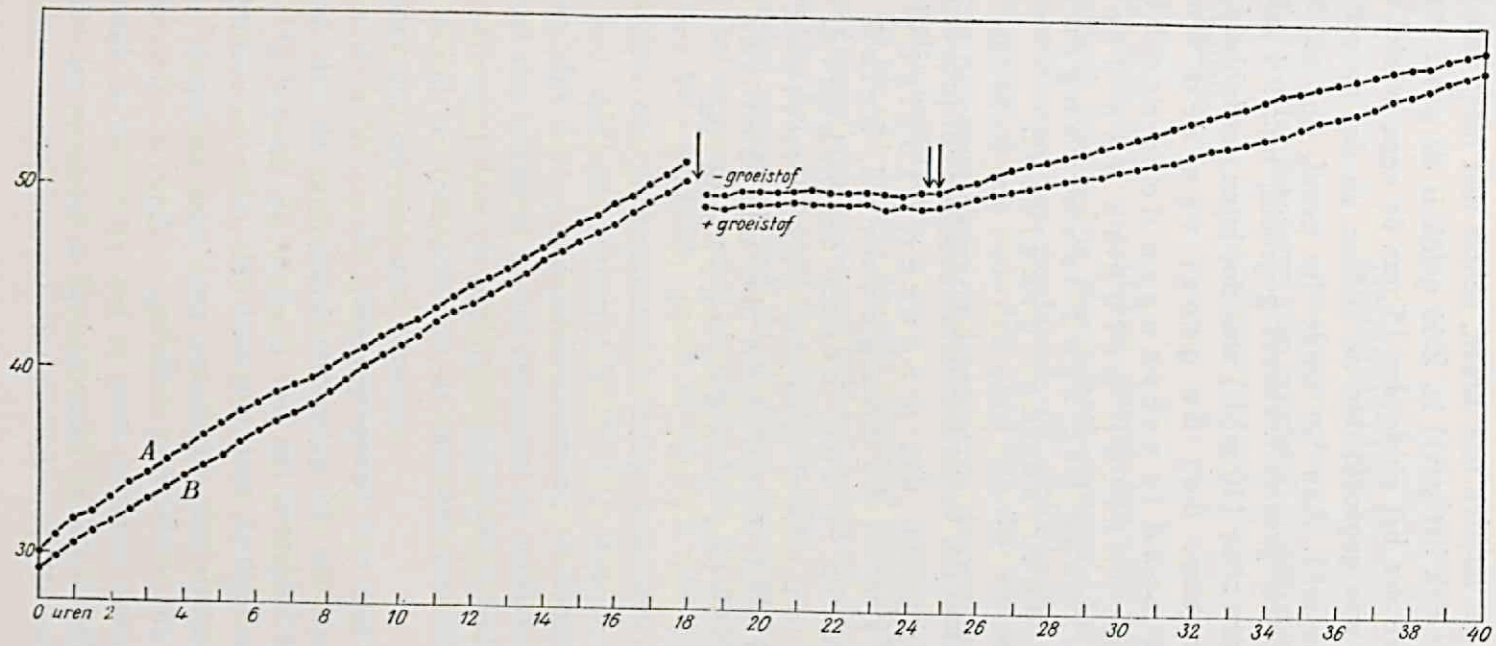


Fig. 14.
Groei van wortels, waarbij het zaad is afgesneden en vervangen door een blokje agar met groeistof. Bij ↓ van A en B zaad afgesneden. Bij ↓↓ op B een blokje agar met groeistof, op A agar zonder groeistof. Abscis: tijd. Ordinaat: lengte der groeizones; 30—40 = 3.3 mm.

lijnen wijken in het midden iets uiteen, echter niet meer dan dat bij de normale groei ook het geval is. Zóó gelijk is de groei van deze twee wortels, dat aan het einde der 15 uur de eene wortel slechts 0.03 mM. meer was gegroeid dan de andere, en dat op een totale toename van 2.6 mM. Aan het einde der proef, dus na 39 uur, waren beide wortels precies evenveel gegroeid, n.l.: 9.4 mM. De lengte der gemeten zône (10 mM.) was dus bijna verdubbeld. Hiermee is dus bewezen, dat de groei van een wortel, waarbij het zaad is vervangen door een blokje agar met groeistof, gelijk is aan die van een wortel, waar het zaad is vervangen door een blokje agar zonder groeistof.

Als resultaat van de, in dit hoofdstuk beschreven, proeven, moeten wij dus aangeven, dat, wanneer groeistof aan den wortel wordt toegevoerd, hetzij in de richting basis → top, hetzij omgekeerd, deze groeistof op den groei geen invloed uitoefent, terwijl eveneens de uit het zaad komende groeistof zonder invloed is.

HOOFDSTUK V.

Het transport van groeistof in den wortel.

§ 1. Inleiding.

In Hoofdstuk II is gebleken, dat uit het zaad van *Zea mais* een hoeveelheid groeistof in den wortel overgaat. Aangezien het door de experimenten van hoofdstuk IV twijfelachtig was geworden, of deze groeistof ook voor den groei van den wortel werd gebruikt, heb ik in de eerste plaats onderzocht, of de groeistof in den wortel wordt getransporteerd.

Als de uit het zaad komende groeistof werkelijk voor den wortelgroei eenige beteekenis zou hebben, moest zij dus getransporteerd worden van het zaad naar de groeiende zône.

Over het transport van de groeistof bij *Avena*-coleoptielen zijn wij op het oogenblik goed ingelicht door de onderzoekingen van van der Wey (1932). Door Went Jr. (1927), die bij intacte coleoptielen een protoplasmastrooming waarnam met een snelheid van 0.5—1 mM. per minuut (bij 25° C.), was de veronderstelling gemaakt, dat deze protoplasmastrooming voldoende was, om het transport der groeistof in het coleoptiel te verklaren. In de cel zou dan de groeistof door de protoplasmastrooming worden getransporteerd, terwijl het transport van de eene cel naar de andere op diffusie door den celwand zou berusten.

Van der Wey nu komt op grond van zijn proeven tot de meening, dat de protoplasmastrooming bij het transport geen rol speelt. Hij bepaalt de snelheid van het transport bij verschillende temperaturen en vindt, dat deze niet door de temperatuur beïnvloed wordt. Aangezien men mag aannemen, dat de protoplasmastrooming evenals in andere gevallen zeer sterk van de temperatuur afhankelijk is, meent hij, dat er geen verband bestaat tusschen het transport der groeistof in het coleoptiel en de protoplasmastrooming. Aangezien verder zoowel de snelheid, als de intensiteit van het

transport onafhankelijk zijn van de lengte der gebruikte coleoptielcylindertjes, kan het transport niet alleen op diffusie berusten. Bovendien is de relatieve transportintensiteit van de beginconcentratie afhankelijk, in zoóverre, dat zij bij verhooging der concentratie afneemt. Bij diffusie daarentegen zou de relatieve transportintensiteit van de beginconcentratie onafhankelijk zijn. Verder worden diffusie en groeistoftransport op geheel verschillende wijze door de temperatuur beïnvloed. Voor nadere bijzonderheden verwijs ik naar het onderzoek van v a n d e r W e y (1932). Ik wil hier slechts eenige definities overnemen, die ik ook zal gebruiken.

Evenals v a n d e r W e y spreekt van „Ausgangskonzentration" zal ook ik het begrip „beginconcentratie" gebruiken. Hiermee is dan bedoeld de concentratie van de groeistof in de agarblokjes, die voor het transport worden gebruikt. V a n d e r W e y heeft gevonden, dat, als de oppervlakte waarmee het agarblokje op het coleoptiel rust maar altijd even groot is, dat dan de kromming der Avena's uitsluitend afhangt van de concentratie der groeistof in het blokje en niet van de absolute hoeveelheid daarvan. Daarom is de kromming der Avena's een maat voor de concentratie der groeistof in het agarblokje.

Voor al deze transport-proeven werd gebruik gemaakt van agarblokjes van 2 × 2 × 0.5 mM. Deze werden met de 0.5 mM.-kant op de Avena-coleoptielen gezet. In mijn proeven wordt dus onder een beginconcentratie van n° verstaan, een groeistofconcentratie die, aanwezig in een agarblokje van 2 × 2 × 0.5 mM., een op de gewone wijze behandeld Avena-coleoptiel bij 23° C. en een vochtigheid van 90 % in 2 uur n° doet krommen.

T r a n s p o r t i n t e n s i t e i t is de hoeveelheid groeistof, die per tijdseenheid in het onderste blokje aankomt, nadat eenmaal een groeistofstroom van het bovenste naar het onderste agarblokje is ontstaan.

T r a n s p o r t s n e l h e i d is de weg, die de groeistof bij het transport per tijdseenheid aflegt.

Evenals v a n d e r W e y, heb ik bij mijn proeven als maatstaf voor het transport genomen: de r e l a t i e v e t r a n s p o r t i n t e n s i t e i t, dat is de transportintensiteit, uitgedrukt in procenten der beginconcentratie.

§ 2. Methodiek.

De gevolgde methode was geheel dezelfde, die ook van der Wey gebruikt heeft. Een wortelcylinder van bepaalde lengte werd dus op een agarblokje gezet, op den wortelcylinder legde ik een blokje agar met groeistof en na eenigen tijd van transport werd het groeistofgehalte van het onderste blokje onderzocht, door dit op een Avena-coleoptiel te zetten. Ik kan verder naar het onderzoek van van der Wey verwijzen, en wil hier alleen enkele kleine verschillen in de methode vermelden.

Aangezien wortels en speciaal wortelcylinders zeer spoedig uitdrogen, heb ik bij deze transportproeven het relatieve vochtigheidsgehalte der donkere kamer op 98 % gehouden. Het was bovendien van belang de wortelcylinders zoo snel mogelijk voor de transportproeven in orde te maken. Daarom heb ik er van afgezien, mijn wortels met de zoogenaamde coleoptielmicrotoom van van der Wey (1932, blz. 397) in cylinders te verdeelen. Ik heb dus steeds de wortelcylinders met de hand gesneden. De wortels werden daartoe op een stuk millimeterpapier gelegd en een zône van de gewenschte lengte met een scherp scheermesje er uit gesneden. Aangezien ik niet wist, of alle zônes van den wortel gelijkelijk de groeistof transporteeren, kon ik dus niet, zooals van der Wey met coleoptielen doet, een geheelen wortel in cylinders verdeelen. Ik had dus bij gebruik van de coleoptielmicrotoom telkens een nieuwen wortel daarin moeten zetten, welke manipulaties met het oog op het uitdrogen te lang duurden.

Iedere cylinder werd op een afzonderlijk blokje agar gezet, terwijl bovenop dit cylindertje een blokje agar met groeistof werd gelegd. In principe is dit dus dezelfde methode, die van der Wey gebruikte, in uitvoering is zij eenigszins anders. De door mij gevolgde methode kostte iets meer tijd, maar was voor wortelcylinders beter geschikt. Omdat het voor de transportproeven van groot belang is, dat de wortelcylinders goed turgescent blijven, vond het transport plaats in petrischalen, die voorzien waren van nat filtreerpapier.

Aangezien men verder zeker moet zijn, dat er aan den buitenkant der wortelcylinders geen water blijft kleven, heb ik alle wortels, vóór het uitsnijden der cylinders, zorgvuldig met filtreerpapier droog

gemaakt. Bovendien moeten de agarblokjes, zoowel onder als bovenop het cylindertje, geheel droog zijn. Is dit niet het geval, dan zou eventueel door een capillair laagje water rondom het cylindertje diffusie van groeistof kunnen plaats vinden. Zooals uit de proeven zal blijken, treedt een dergelijke diffusie door aanhangend water na deze voorzorgen niet op. Ik heb n.l. gevonden (blz. 90), dat door cylinders, genomen uit het meest basale deel van lange wortels, transport van groeistof niet plaats heeft. De mogelijkheid is natuurlijk niet uitgesloten, dat ook i n de wortelcylinders het groeistoftransport door diffusie geschiedt. In het begin heb ik gedacht bewezen te hebben, dat bij het transport van groeistof diffusie geen rol speelt of liever niet uitsluitend een rol speelt. Een eenvoudige proef toch zou dat kunnen aantoonen (zie v. d. W e y 1932, p. 416 en 417). Heeft men namelijk met diffusie te maken, dan moet bij gelijke beginconcentratie een cylindertje van b.v. 4 mM. in twee maal zoo langen tijd evenveel groeistof transporteeren, als een cylindertje van 2 mM.

Drie van dergelijke proeven, gaven het volgende resultaat:

zône van 2 mM., transport in 2 uur . .	6.6°	10.5°	7.3°
„ „ 4 „ „ „ „ 4 „ . .	0.9°	2.0°	1.0°

Het bleek dus, dat er absoluut geen gelijkheid bestond. Zooals wij echter zullen zien, is dit toe te schrijven aan wat ik genoemd heb: het „verbruik" der groeistof in den wortel (zie Hoofdstuk VI).

Uit deze proeven mag dus n i e t worden besloten tot een afwezig zijn van diffusie bij het groeistoftransport door den wortel, zooals ik aanvankelijk meende. Om te onderzoeken, of werkelijk diffusie bij het groeistoftransport een rol speelt, stond mij maar één weg open, n.l. proeven te nemen bij verschillende temperaturen. Evenals v a n d e r W e y dit voor coleoptielcylinders gedaan heeft, had ik ook voor wortelcylinders de afhankelijkheid van transport-intensiteit en -snelheid van de temperatuur kunnen onderzoeken. Deze proeven heb ik niet meer genomen daar zij mij te ver van het doel van mijn onderzoek afvoerden. Het komt mij voor, dat slechts een uitgebreid onderzoek, analoog aan dat van v a n d e r W e y voor coleoptielen, ons in het vraagstuk van het groeistoftransport door den wortel meer licht kan brengen.

Voor al mijn transportproeven maakte ik gebruik van een hoeveelheid groeistof, mij door Dr. Haagen Smit welwillend afgestaan. Daardoor was het mogelijk, telkens oplossingen van de gewenschte concentratie te maken, zoodat ook met hoogere concentraties zuiver gewerkt kon worden. Met de groeistof uit Avena- of Mais-coleoptielen is dit niet mogelijk, ten eerste, omdat de groeistofproductie van een Avena- of Mais-coleoptieltop beperkt is en ophoudt, als de groeistofconcentratie in het agarblokje een bepaalde hoogte heeft bereikt (du Buy 1931); als hoogste grens geeft v.d. Wey op: 70°. Ten tweede, omdat de individueele verschillen hierbij zeer groot zijn (dikwijls wordt een maximale hoeveelheid van slechts 20° gevonden). Deze groeistofbron is dus niet te gebruiken, als men wil uitgaan van gelijke beginconcentratie. Wel is het niet volkomen bewezen, dat het door Kögl en Haagen Smit bereide „auxine" identiek is met de groeistof uit coleoptieltoppen of zaden, maar dit is toch wel zeer waarschijnlijk gemaakt. Zoo is bij auxine en Avena-groeistof dezelfde polariteit van transport gevonden, het krommingsverloop bij Avena is hetzelfde, het moleculair gewicht van auxine komt goed overeen met het door Went Jr. gevondene voor Avena-groeistof enz. (zie Kögl und Haagen Smit 1931).

Aangezien het dus niet mogelijk was om uit de zaden of Avenatoppen een constante en groote hoeveelheid groeistof te verkrijgen, heb ik gewerkt met dit auxine-product. Het was niet chemisch zuiver auxine, maar het product dat bij de auxinebereiding ontstaat na het uitschudden met benzol (zie Kögl und Haagen Smit (1931) pag. 1414). 1 mgr. van dit product bevat 300.000 A.E. Alle proeven werden met deze zelfde auxine uitgevoerd. Het transport geschiedde altijd in de donkere kamer, bij een constante temperatuur van 23° C.

Wat betreft de analyse der groeistof, moet ik er nog op wijzen, dat ik altijd gewerkt heb met Avena-coleoptielen, die op de door Went Jr. (1927) beschreven wijze in water zijn gekweekt. Alle analyses, die behooren bij één transportproef (dus ook de bepaling der beginconcentratie) werden altijd met één en dezelfde serie Avena-planten uitgevoerd, zoodat zij onderling volkomen te vergelijken waren. Dit is noodzakelijk, omdat de gevoeligheid der

planten van verschillende series dikwijls zeer uiteenloopt, ook al zijn deze series onder gelijke omstandigheden gekweekt.

Ik behoef wel nauwelijks te zeggen, dat een analyse niet geldig kan zijn, als de teweeggebrachte kromming een grenshoek is. In mijn proeven was de grenshoek dikwijls heel groot (tot 35°), maar hij was voor iedere proef verschillend en werd dus telkens opnieuw bepaald. Bij het vaststellen van de beginconcentratie veroorzaakt de grenshoek vaak veel last. Want als men de concentratie van een groeistofoplossing moet bepalen, waarvan men de sterkte niet kent, dan moet men meerdere verdunningen maken. Had ik bijvoorbeeld een groeistofoplossing van ± 300°, dan maakte ik twee verdunningen, 1 : 20 en 1 : 40; de verdunning 1 : 20 zou een grenshoek kunnen geven, daarom moest ook 1 : 40 worden geanalyseerd. Ik maakte meestal een sterk geconcentreerde groeistofoplossing en bewaarde deze in de ijskast. Een dergelijke oplossing blijft minstens eenige weken goed. De gewenschte verdunningen werden dan van deze oplossing gemaakt. Alle transportproeven werden uitgevoerd met wortels van *Zea mais*.

§ 3. Het transport in de richting basis—top (normaal).

Aangezien het in Hoofdstuk II is gebleken, dat uit het zaad van *Zea mais* groeistof in den wortel komt, heb ik het transport in de richting basis—top n o r m a a l genoemd; i n v e r s is dus het transport van den top naar de basis van den wortel. Als de uit het zaad komende groeistof eenige beteekenis heeft voor den groei van den wortel, dan moet deze dus getransporteerd worden van het zaad naar de groeizône en dus van de basis naar den top.

Bij de vóórproeven, die ik nam, bleek:

1°. dat de transportintensiteit afhankelijk is van den ouderdom der zône, die de groeistof transporteert.

2°. dat het groeistofgehalte van het onderste agarblokje niet met den tijd evenredig toeneemt.

Deze twee punten heb ik daarom eerst nader onderzocht. Wat het eerste punt betreft, zijn de resultaten der proeven weergegeven in tabel IX. Er werden telkens uit één wortel verschillende zônes van 2 mM., dus van verschillenden ouderdom, gesneden. Als in de

tabel is aangegeven: zône 2—4, beteekent dit altijd: de zône, die ligt 2—4 mM. vanaf den top. Bij alle proeven is de beginlengte van den wortel aangegeven in mM. en de beginconcentratie der groeistof-agar (B.C.). Omdat bij deze proeven soms kleine krommingen werden gevonden, is bovendien aangegeven, hoeveel der gebruikte Avena's recht zijn gebleven en hoeveel een kromming hebben vertoond. Als gemiddelde kromming is dus aangegeven:

1°. de gemiddelde kromming van alle gekromde planten;

2°. de gemiddelde kromming van alle planten.

Dit heb ik gedaan, opdat men een zoo juist mogelijken indruk zou krijgen der krommingen.

TABEL IX.

Het verband tusschen transportintensiteit en ouderdom der cylinders.

Proefnummer	101 B.C. 187°		102 B.C. 235°			103 B.C. 280°			104 B.C. 280°	
Wortellengte	50—60 mM.		30—40 mM.			50—60 mM.			60—70 mM.	
Zone	2—4	56—58	2—4	8—10	25—27	2—4	38—40	48—50	2—4	58—60
Uur transport	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2
Aantal planten	21	24	23	23	21	11	10	22	21	23
Aantal planten recht	0	24	0	0	3	0	3	10	0	14
Gemiddelde kromming	16°	0°	17°	16°	11.4° **9.8°**	13.5°	8.1° **5.7°**	8.9° **4.9°**	14.7°	4.0° **1.6°**

Uit deze tabel blijkt dus duidelijk, dat het groeistoftransport door alle zônes niet gelijk is. Hoe ouder de zône, hoe minder het transport is [1]). Hierdoor was ik dus genoodzaakt bij mijn proeven altijd

[1]) v. d. Wey vond, dat uit het basale deel van een coleoptiel gesneden cylinders, maar weinig minder sterk transporteerden als cylinders, die uit het apicale deel gesneden waren.

dezelfde zône uit wortels van ± gelijke lengte te nemen. Aangezien het mij gebleken was, dat bij de cylinders uit de groeizône de transportintensiteit het grootst is, heb ik voortaan al mijn proeven genomen met de zônes 2—4.

Het blijkt uit deze proeven, dat met den ouderdom der zônes het vermogen tot groeistoftransport afneemt.

De meest basale zônes van lange wortels (± 60 mM.) hebben het vermogen tot transport van groeistof verloren.

In de volgende § zal ik nog een proef behandelen, waarbij het groeistoftransport van oude en jonge zônes vergeleken is gedurende eenige uren. Ook hier bleken de oude zônes geen groeistof te transporteeren.

§ 4. Het verloop van het normale groeistoftransport.

Van der Wey vond bij *Avena*-coleoptielen een transportsnelheid van gemiddeld 10 mM. per uur (bij 23° C.). Bij den wortel is de snelheid veel minder.

Een maatstaf voor de snelheid van het groeistoftransport in den wortel geeft tabel X. Hier zijn samengevat de resultaten van drie

TABEL X.

Proef-nummer	Begin-concentratie	Groeistofgehalte van het onderste agarblokje in % der beginconcentratie, na een transporttijd van:		
		¼ uur	½ uur	1 uur
105	180°	0 %	0 %	2.3 %
106	125°	0 %	0 %	2.8 %
107	200°	0 %	0 %	2.5 %

proeven, waarbij het transport werd bepaald door zônes van 2 mM., telkens na ¼, ½ en 1 uur. Het bleek, dat na ½ uur nog geen groeistof in het onderste agarblokje aangekomen was. Na 1 uur werd altijd groeistof daarin gevonden. Hieruit moeten wij dus besluiten, dat tusschen ½ en 1 uur het

tijdstip ligt, waarop de eerste groeistof in het onderste agarblokje aankomt. Dus de groeistof wordt door een wortelcylinder (der groeizône) getransporteerd met een snelheid van ± 2 mM. in ½ uur.

In een volgende proevenreeks is het groeistoftransport gedurende langen tijd onderzocht. Zooals ik reeds zeide, neemt het groeistofgehalte van het onderste agarblokje niet evenredig met den tijd toe. Uit de volgende proeven blijkt dit.

Wanneer ik namelijk de relatieve transportintensiteit uitzet op de ordinaat, tegen den tijd op de abscis, dan krijg ik de krommen van figuur 15. Deze krommen geven de resultaten weer van 4 proeven, waarbij het transport is bepaald door cylinders van 2 mM., gesneden uit de groeizône (zône 2—4). Ik wil hier nog even een dergelijke proef beschrijven, bijvoorbeeld proef 11. De wortels, die in zaagsel waren gekweekt, werden dus eerst met lauw water afgespoeld en in water gelegd. Telkens werden van 12 wortels tegelijk de zaden afgesneden en de wortels daarna goed gedroogd. Nu werden de zônes 2—4 uit de wortels gesneden en ieder op een agarblokje gezet, zoodanig, dat de apicale zijde naar beneden was gekeerd. In deze proef 11 werden 7 bepalingen gedaan (na 1 uur, 1.30, 2, 2.30, 3, 4 en 5 uur), dus 7 maal 12 cylinders op agarblokjes gezet. Daarna werden allen voorzien met blokjes groeistof-agar, welke er na den gewenschten tijd werden afgenomen. Met het blokje groeistof-agar werden ook de wortelcylindertjes verwijderd. Na afloop der geheele proef, dus in dit geval, nadat de laatste 12 cylindertjes 5 uur hadden getransporteerd, werden de onderste agarblokjes op hun groeistofgehalte onderzocht. In de figuur zijn niet de gevonden hoeken uitgezet, maar de eindconcentratie van het onderste blokje in procenten van de beginconcentratie van het bovenste.

Uit de krommen is te zien:

1°. dat het maximale transport nooit grooter is gevonden dan 8 % der beginconcentratie (7.7 %, 6.1 %, 7.5 % en 6.7 %).

2°. dat in de eerste twee uren het groeistofgehalte van het onderste blokje voortdurend toeneemt; de kromme stijgt eerst snel, daarna langzamer en nadert de horizontale. Het hoogste punt ligt in het algemeen bij 2½ uur, of tusschen 2 en 2½ uur.

3°. dat de groeistof, die door transport in het onderste blokje is

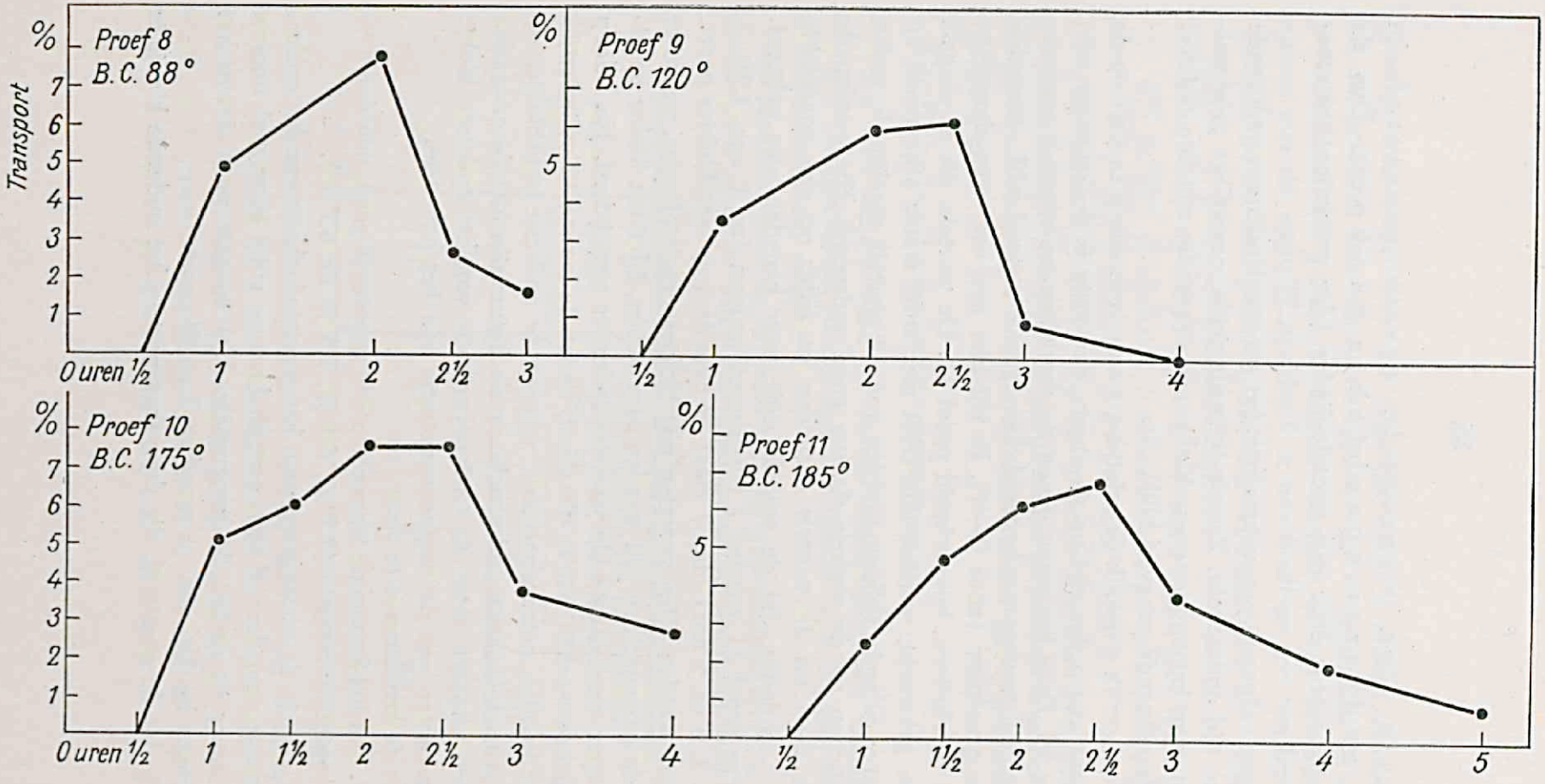


Fig. 15.
Het verloop van het normale groeistoftransport. Abscis: tijd. Ordinaat: relatieve transportintensiteit. B.C. = Beginconcentratie.

gekomen, daaruit weer verdwijnt. Als er na 2½ uur in het onderste agarblokje een hoeveelheid groeistof is van bijna 12.3° (proef 11), dan is deze hoeveelheid na 3 uur verminderd tot 6.9°, na 4 uur tot 3.7°, na 5 uur tot 1.7°.

Men moet dus tot de conclusie komen, dat de groeistof, die in het onderste blokje is aangekomen, weer teruggezogen wordt in het wortelcylindertje, of in het blokje onwerkzaam wordt gemaakt.

In hoofdstuk VI zal blijken, dat tijdens een transportproef een groot deel der groeistof, zoowel uit het onderste, als uit het bovenste agarblokje, verdwijnt. Dit verschijnsel heb ik genoemd: het „verbruik" der groeistof. Hiermee wil ik niet uitdrukken, dat de groeistof inderdaad wordt verbruikt[1]); de mogelijkheid bestaat tevens, dat de groeistof in de wortelcylinders chemisch gebonden of omgezet wordt, terwijl het eveneens mogelijk is, dat door de wortelcylinders een stof wordt afgescheiden, die de groeistof onwerkzaam maakt. Het is duidelijk, dat, tengevolge van het „verbruik", het zuivere transport van de groeistof in den wortel niet te onderzoeken is. De krommen van figuur 15 danken hun vorm aan de werking van transport en „verbruik" samen. In de eerste 2½ uur overweegt nog het transport, maar wij kunnen aannemen, dat hier grootere waarden voor transport waren gevonden, als de factor „verbruik" niet aanwezig was geweest. Tengevolge hiervan is men niet in staat aan te toonen of men bij het transport in den wortel met een constanten stroom te doen heeft, zooals dat bij het *Avena*-coleoptiel het geval is. Toch heb ik, om practische redenen, de termen van van der Wey overgenomen. Er is geen enkele reden om aan te nemen, dat niet ook door den wortel de groeistof als een constante stroom zou worden getransporteerd. Experimenteel is dit echter niet aan te toonen, tenzij men eenmaal in staat zal zijn, het „verbruik" uit te schakelen.

§ 5. Het inverse transport.

Reeds Went Jr. (1927) vond, dat het groeistoftransport bij

[1]) D.w.z. eenig nut heeft voor de celstrekking.

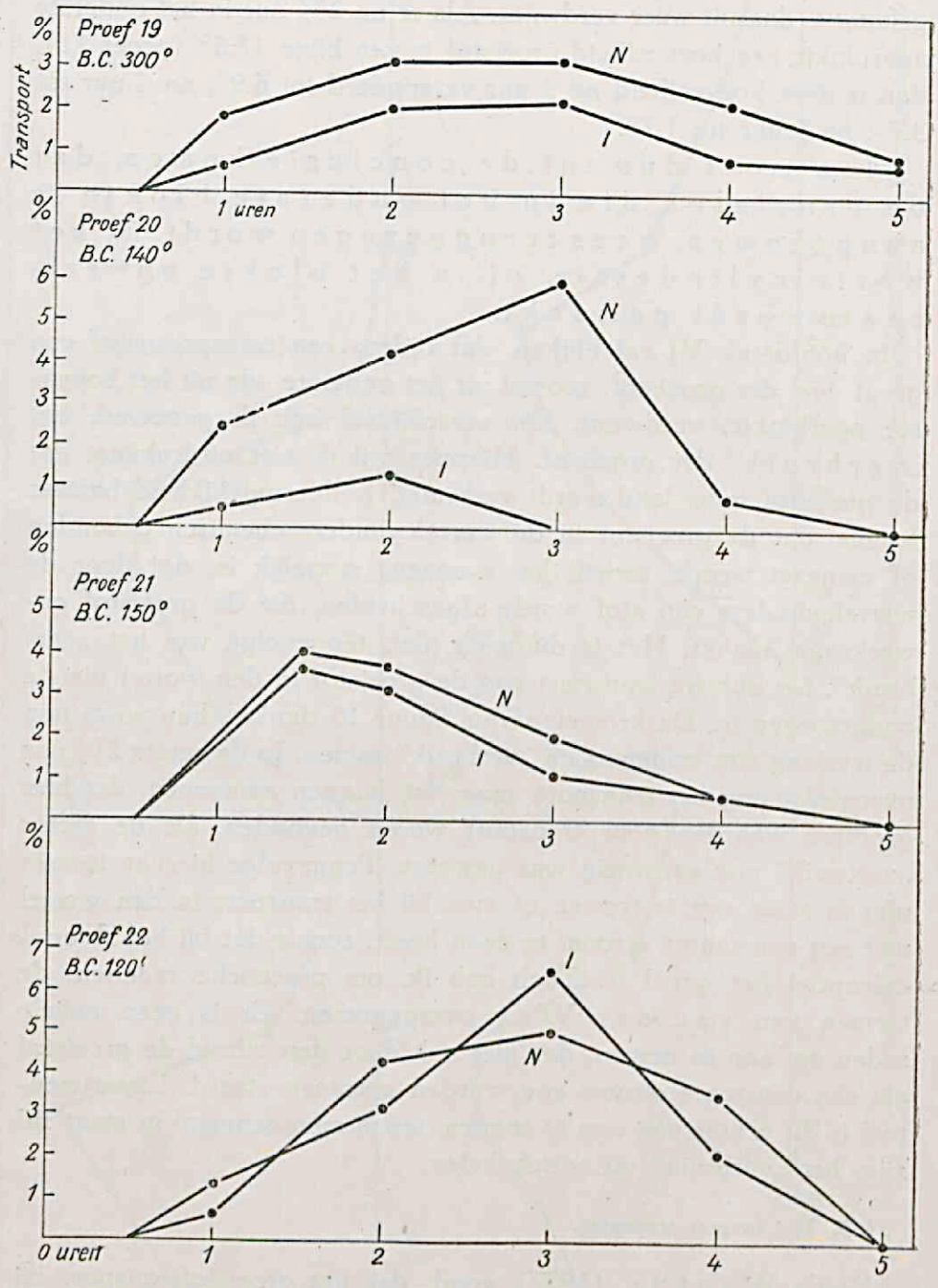


Fig. 16.
Het verloop van het normale en inverse transport.
Abscis: tijd. Ordinaat: relatieve transportintensiteit. N = normaal, I = invers.

Avena-coleoptielen een polair verschijnsel is. Door van der Wey (1932) werd dit bevestigd en uitgebreider onderzocht. Hij besluit uit zijn proeven, dat de groeistof het coleoptiel uitsluitend in de richting top→basis kan passeeren. In tegenstelling hiermee heb ik gevonden, dat het transport in den wortel niet polair plaats heeft.

Reeds voorloopige proeven wezen in deze richting en worden hier in tabelvorm meegedeeld.

TABEL XI.

Het transport normaal en invers.

Proefnummer	115		116		117		118					
Wortellengte	20-30 mM.		20-30 mM.		20-30 mM.		10-20 mM.					
Zone	2-4		2-4		2-4		2-4					
Uur transport	2	2	2	2	2	2	1	2	4	1	2	4
Aantal planten	10	21	26	35	42	45	19	18	6	19	17	12
Aantal planten recht	0	0	4	0	9	10	0	0	2	0	0	7
Gemiddelde kromming	11.4°	10.2°	18.4° 15.9°	17.1°	15.3°	15.4°	11.2°	12.6°	7.5° 5.0°	13.0°	12.0°	10.8° 5.4°
	N	I	N	I	N	I	N			I		

N = normaal. I = invers.

Uit deze tabel blijkt geen verschil van transport in normale en inverse richting. Hetzelfde blijkt uit de proeven van figuur 16. Hier zijn weergegeven de resultaten van 4 proeven, waarbij het verloop van het groeistof-transport in normale en inverse richting vergeleken is. Uit deze krommen blijkt eveneens, dat het normale en inverse transport

elkaar niet veel ontloopen. Alleen in proef 20 is er een verschil op te merken [1]).

In aansluiting aan hetgeen gezegd is op pag. 84, namelijk, dat de meest basale zônes van lange wortels het vermogen van groeistof-transport hebben verloren, wil ik nog de resultaten vermelden van een proef, waarbij het transportverloop van oude en jonge zônes is vergeleken. Figuur 17 geeft dit weer. De kromme A geeft het

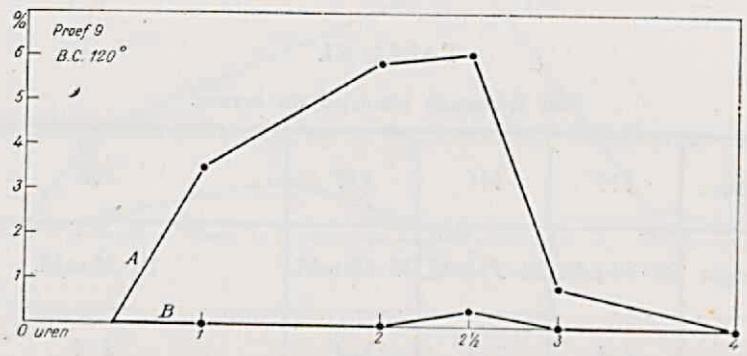


Fig. 17.
Het transportverloop door oude en jonge zones.
A. zones 2—4. B. zones 60—62. Abscis: tijd. Ordinaat: relatieve transportintensiteit.

transportverloop in 1, 2, 2½, 3 en 4 uur door de zônes 2—4 van wortels van een lengte van 10—20 mM. B is het transport door de zônes 60—62 van wortels, die een lengte hadden van 60—70 mM. Men ziet, dat er door de oude zônes absoluut geen transport van groeistof plaats heeft. De 0.4 % van B van 2½ uur vertegenwoordigt een gemiddelde kromming van 0.7° (12 planten), hetgeen binnen de foutengrens ligt.

De conclusies, die er uit de in deze §§ beschreven proeven zijn te trekken, zijn de volgende:

1. Er heeft door den wortel een transport van groeistof plaats.

---

[1]) Door de experimenteele moeilijkheden aan de groeistofanalyses verbonden, mag men bij dergelijke proeven niet direct een tè groote overeenstemming verwachten. 1 plant in een rekje van 12 Avena's kan, door een meer of minder groote gevoeligheid de gemiddelde hoek belangrijk veranderen. Daarom heb ik hier alle proeven meegedeeld en pas uit deze tezamen conclusies getrokken (figuur 16 en tabel XI).

2. De snelheid van het transport bedraagt ± 2 mM. per ½ uur.
3. Het groeistofgehalte van het onderste agarblokje neemt niet evenredig met den tijd toe. De oorzaak hiervan is het „verbruik".
4. De transportintensiteit is afhankelijk van den ouderdom der wortelcylinders. De meest basale zônes van lange wortels (minstens 50 mM.) hebben het vermogen tot groeistoftransport verloren.
5. Het transport van groeistof bij den wortel is geen polair verschijnsel.

§ 6. Het transport van groeistof door geotropisch geprikkelde wortels.

Dolk (1930) heeft gevonden, dat onder invloed van de zwaartekracht de verdeeling der groeistof bij *Avena*-coleoptielen een verandering ondergaat. Door de zwaartekracht wordt een polariteit in de cellen van het coleoptiel geïnduceerd, zoodanig, dat het groeistoftransport scheef wordt. Naar de onderzijde van het geotropisch geprikkelde coleoptiel wordt meer groeistof getransporteerd, waardoor de ongelijke groeiverdeeling en de kromming zijn te verklaren. Hier is dus al een heel eenvoudige verklaring gegeven voor de groeiverdeeling bij geotropisch geprikkelde plantendeelen. Reeds Sachs (1873) vond bij horizontaal geplaatste stengels een groeiversnelling van de onderzijde, een vertraging van de bovenzijde. Later is dit van verschillende zijden bevestigd geworden: Noll (1888), Luxburg (1905), Weber (1927). Terwijl dus deze onderzoekers voor het gevonden verschijnsel geen verklaring konden geven, is het Dolk gelukt, deze ongelijke groeiverdeeling geheel te verklaren uit het ongelijke groeistoftransport.

Hierdoor is het dus tevens overbodig geworden, nog langer bij de geotropische kromming het ontstaan van specifieke prikkelstoffen (zgn. geotropohormonen) aan te nemen. Purdy (1921) en ook Stark (1927) doen dit, terwijl Beyer (1928) heeft gewezen op het feit, dat de proeven van Purdy niet bewijzend zijn. Dat dergelijke geotropohormonen ook bij de kromming van stengels een rol spelen, is aangenomen door Gradmann (1925), terwijl tevens Zimmermann (1927) deze opvatting huldigt. Later zijn door Cholodny (1929) proeven gedaan, die deze meening weerspreken. Ik wil hier echter niet verder op ingaan, maar alleen wijzen

op het feit, dat door D o l k dus is bewezen, dat de geotropische kromming van een Avena-coleoptiel geheel uit ongelijke groeistofverdeeling onder invloed der zwaartekracht is te verklaren, zoodat men de hypothetische prikkelstoffen hier niet noodig heeft. Ook bij andere negatief geotropisch reageerende organen is de kromming waarschijnlijk op dezelfde wijze te verklaren.

In verband hiermee heb ik ook bij wortels nagegaan, of de geotropische kromming misschien zou berusten op een ongelijke groeistofverdeeling. Daarbij heb ik dezelfde methode gevolgd, die ook door D o l k (1930) is toegepast. De groeistof liet ik transporteeren door wortelcylinders, die horizontaal werden gezet. Hierbij werd dan de groeistof van onder- en bovenkant afzonderlijk opgevangen. Ik gebruikte hiertoe dezelfde toestelletjes, die D o l k voor deze proeven heeft geconstrueerd en waarvan hier nog eens een afbeelding volgt.

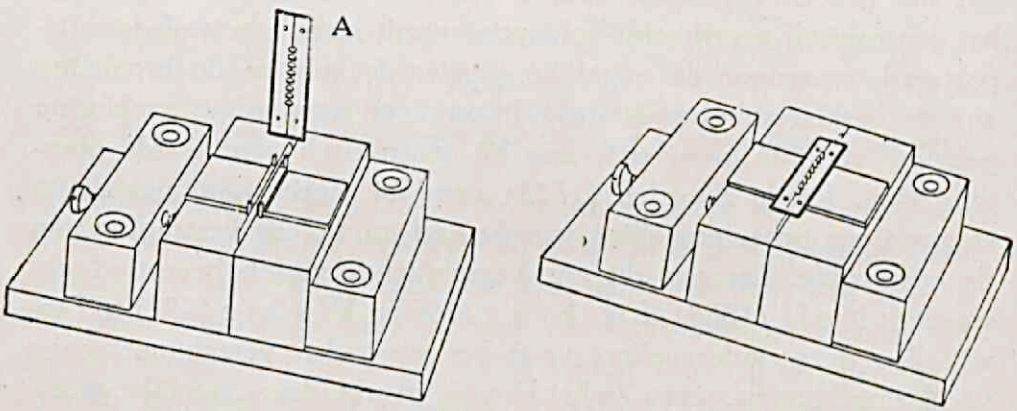


Fig. 18.
Toestelletje van Dolk voor het opvangen der groeistof van onder- en bovenkant van een geotr. geprikkeld plantendeel.

De eenige verandering, die werd aangebracht, is, dat in het bovenste ebonieten plaatje 4 gaatjes werden gemaakt in plaats van 8. Verder bestaan de toestelletjes uit 2 ebonieten blokjes, waartusschen een scherp scheermesje is geklemd. Aan weerskanten van het mesje wordt een reepje agar gelegd, waarin de groeistof moet worden opgevangen. Het mesje steekt ongeveer 0.5 mM. boven de agar uit. Op het mesje moeten nu de wortelcylindertjes worden geplaatst en wel zoodanig, dat zij door het mesje in twee precies

gelijke helften worden verdeeld. Hiertoe dient het ebonieten plaatje A, waarin vier openingen zijn gemaakt van de grootte der gebruikte wortelcylinders. In het midden van het plaatje is aan den onderkant een gleuf gemaakt, zoodat, wanneer het plaatje op de agar wordt gelegd, het mesje in de gleuf past. Aangezien de gleuf midden over de openingen loopt, worden dus de wortelcylindertjes precies in twee gelijke helften verdeeld. Voor nadere bizonderheden verwijs ik naar de publicatie van Dolk (1930, pag. 30). Nadat de cylindertjes op het mesje waren gedrukt, waardoor zij dus ½ mM. werden ingesneden, werden zij voorzien van een blokje agar met groeistof en het heele toestelletje 90° gedraaid, zoodat de cylindertjes horizontaal kwamen te staan. Het transport had dus nu plaats, terwijl de zwaartekracht loodrecht op de lengterichting van de cylindertjes inwerkte; meestal gedurende 2 uur. Langeren tijd kon niet worden geprikkeld, omdat dan (volgens § 3) het groeistofgehalte van het onderste agarblokje weer teruggaat. Het resultaat van deze proeven is samengevat in tabel XII.

TABEL XII.

Groeistofverdeeling in wortelcylinders na geotropische prikkeling.

Proefnummer	Uur transport	Hoeveelheid groeistof (hoeken)		Hoeveelheid groeistof, getransporteerd door geheele cylinder	Beginconcentratie
		Bovenzijde	Onderzijde		
130	2	1.3	1.0	4.3	175°
131	2	2.8	0.9	6.3	± 100°
132	2	2.3	2.1	4.5	84°
133	2	8.5	10.8	16.0	400°
134	2	4.7	4.6	9.4	150°
135	2	2.0	2.1	3.5	120°
136	2	5,7	4.1	7.4	280°
137	3	2.0	4.4	3.1	200°

Het blijkt hieruit, dat door de bovenzijde en onderzijde van een geotropisch geprik-

kelden wortel evenveel groeistof wordt getransporteerd.

§ 7. **Eenige beschouwingen over de geotropie van wortels in verband met paragraaf 6.**

Bij wortels kunnen wij de groeiverdeeling bij geotropische kromming dus niet verklaren uit een ongelijk groeistoftransport, zooals dat bij Avena-coleoptielen het geval is. In verband met de enkele proeven, die ik over de geotropie van den wortel heb genomen, wil ik enkele opmerkingen daarover maken; een volledig overzicht te geven, is niet mijn bedoeling.

Terwijl het dus bij coleoptielen van *Avena* door het onderzoek van Dolk (1930) bekend is geworden, dat onder invloed der zwaartekracht een ongelijke groeistofverdeeling plaats heeft, is de oorzaak van dit verschijnsel volkomen onbekend. Door Dolk zelf is hierop herhaaldelijk gewezen. De primaire werking, die door de zwaartekracht uitgeoefend wordt, zoodat tengevolge daarvan een polariteit der cellen ontstaat, is onbekend.

Bij de wortels weten wij dus nog minder. Wij weten, dat de zwaartekracht hier niet een ongelijke groeistofverdeeling veroorzaakt, althans niet in dien zin, dat naar de onderzijde van dit orgaan meer of minder groeistof wordt getransporteerd, dan naar de bovenzijde.

Daar echter de mogelijkheid bestaat, dat bij den wortel iedere cel een hoeveelheid groeistof bevat, is het natuurlijk niet ondenkbaar, dat de zwaartekracht op deze in de cel aanwezige groeistof een werking uitoefent.

Een verklaring te vinden voor de perceptie der zwaartekracht wordt daardoor echter niet eenvoudiger. Van de vele theorieën, die hierover reeds zijn opgesteld, is tot nu toe nog geen enkele door het experiment bewezen juist te zijn. Wat de statolithentheorie betreft, die door Němec (1910) en Haberlandt (1903, 1905—1908) werd opgesteld, hiervoor zijn vele bewijzen vóór, zoowel als tegen aangebracht. In de wortels zouden het speciaal de zetmeelrijke cellen der calyptra zijn, die de zwaartekracht percipieeren. Het is echter reeds lang gebleken, dat niet alleen de worteltop de zwaartekracht

kan percipieeren, maar ook de meer basale deelen van den wortel. Zooals reeds gezegd, hebben Sachs, Detlefsen, Wiesner Molisch en anderen reeds gezien, dat gedecapiteerde wortels wel geotropisch kunnen krommen. Op meer exacte wijze is door Piccard (1904) en von Guttenberg (1907) aangetoond, dat wel de top het meest gevoelig is voor de inwerking der zwaartekracht, maar dat toch ook de meer basale deelen de zwaartekracht kunnen percipieeren. Ook uit de enkele, door mij genomen, proeven, bleek weer, dat gedecapiteerde wortels (althans van *Pisum sativum*, afgesneden top: 1 mM.) wel geotropisch kunnen krommen. Dat de geoperceptie alleen tot stand komt door een druk der statolithen op den celwand, is niet waarschijnlijk te achten (omdat ook organen zonder zetmeelkorrels, zooals vele schimmels, in staat zijn tot geotropische kromming).

Zonder hier verder op in te gaan, wil ik nog vermelden, dat dikwijls de geoperceptie theoretisch is verklaard, door een verschuiving van electrische ladingen in de cel aan te nemen. Vele veronderstellingen zijn gemaakt over de vraag, aan welke deelen in de cel deze electrische ladingen zijn gebonden. Clara Zollikofer (1921) meent, dat deze verschuiving van electrische ladingen mogelijk optreedt bij de verplaatsing der statolithen. (Small (1920) verplaatsing van eiwitmoleculen, Cholodny (1923) van microsomen). Brauner (1927, 1928) heeft aangetoond, dat onder invloed der zwaartekracht inderdaad in plantendeelen electrische potentiaalverschillen optreden. Bij wortels en spruiten (zoowel dood als levend) wordt de onderzijde electropositief ten opzichte van de bovenzijde. Nu is het mogelijk, deze potentiaalverschillen bij coleoptielen in verband te brengen met de polariteit van het groeistoftransport. Door Dolk (1930) is hierop gewezen. Er zijn dan twee mogelijkheden: het potentiaalverschil werkt direct op de groeistof in (bijvoorbeeld als deze electrisch gedissocieerd is) òf het potentiaalverschil beïnvloedt het mechanisme van het groeistoftransport.

Hoe het ook zij, voor den wortel is een dergelijke verklaring niet mogelijk. Als er bij wortels onder invloed der zwaartekracht potentiaalverschillen optreden, dan kunnen deze alleen invloed hebben op de eventueel in de cellen aanwezige groeistof.

Het zou mogelijk kunnen zijn, dat in den geotropisch geprikkelden

wortel een factor aanwezig is, die de rekbaarheid der celwanden beïnvloedt. In dit verband noem ik het onderzoek van Overbeck (1926). Deze gaat het verband na tusschen het teruggaande en het blijvende deel der kromming van een, in dwangtoestand geprikkelden, wortel. Korten tijd na het tot stand komen van de kromming, blijkt 78 % van de kromming terug te gaan, 22 % is gefixeerd. Overbeck heeft bewezen, dat de turgordruk in staat is een plastische overrekking van de celmembraan der wortels teweeg te brengen. Door Heyn (1931) en Heyn en van Overbeek (1931) is voor *Avena*-coleoptielen gevonden, dat de werking der groeistof bestaat in een meer rekbaar maken der celmembranen. Al zou het dus blijken, dat de celwanden der bovenzijde van een geotropisch geprikkelden wortel meer rekbaar worden, dan die der onderzijde, dan zou men dit nog niet mogen toeschrijven aan een grootere hoeveelheid groeistof aan de bovenzijde. Een nader onderzoek zal moeten leeren, hoe bij den wortel de geotropische kromming tot stand komt en hoe de zwaartekracht wordt gepercipieerd. Of groeistof hierbij een rol speelt, zal nog de vraag zijn.

HOOFDSTUK VI.

Het „verbruik" van groeistof in den wortel.

§ 1. Inleiding.

Zooals reeds uit § 3 van het vorige hoofdstuk is gebleken, vertoont het groeistoftransport een eigenaardig verloop. Zet men namelijk op de abscis de tijd af en op de ordinaat het transport, dus het groeistofgehalte van het onderste blokje, uitgedrukt in % der beginconcentratie van het bovenste, dan krijgt men een kromme, zooals afgebeeld in figuur 15. In de eerste 2—2½ uur neemt de groeistofconcentratie in het onderste agarblokje voortdurend toe, daarna heeft een plotselinge vermindering plaats. Zooals ik reeds zeide, moeten wij dus aannemen, dat de groeistof uit het onderste agarblokje door den wortelcylinder weer wordt teruggezogen of onwerkzaam gemaakt wordt.

De analyse der hoeveelheid getransporteerde groeistof gaf bijvoorbeeld in proef 11:

Na 1 uur is in het onderste blokje te vinden een hoeveelheid groeistof, overeenkomende met een hoek van 4.6°

Na	1½ uur	8.7°
„	2 „	11.3°
„	2½ „	12.3°
„	3 „	6.9°
„	4 „	3.7°
„	5 „	1.6°

Dus vanaf 2½ uur werd plotseling een sterke vermindering der groeistof in het onderste agarblokje gevonden. Ik heb mij nu afgevraagd, waaraan deze vermindering toe te schrijven was. Mijn aanvankelijke veronderstelling, dat namelijk door het lange liggen in de donkere kamer bij de hooge temperatuur van 23°, misschien de groeistof in het agarblokje kon worden omgezet, bleek onjuist te zijn. En wel uit de volgende contrôleproef.

Contrôleproef: 5 agarplaatjes, die gedurende denzelfden tijd in dezelfde groeistofoplossing hadden gelegen, werden gedurende 1, 2, 3, 4 en 5 uur in de donkere kamer gelegd en daarna op hun groeistofgehalte onderzocht. Het resultaat was:
Blokjes agar met groeistof, die 0 uur in de donkere kamer hadden gelegen, gaven een kromming van 11.7°

1 uur 11.8°
2 „ 11.4°
3 „ 11.7°
4 „ 10.9°
5 „ 11.7°

Het bleek dus, dat het groeistofgehalte van een blokje agar op zichzelf niet achteruitging. Dus moest ik aannemen, dat bij de transportproeven de groeistof uit het onderste agarblokje door het wortelcylindertje weer werd teruggezogen of in het agarblokje onwerkzaam werd gemaakt.

In dit hoofdstuk zal nu blijken, dat, zoowel uit het onderste, als uit het bovenste agarblokje tijdens een transportproef een groote hoeveelheid groeistof verdwijnt. Dit verdwijnen der groeistof heb ik genoemd: het „verbruik" der groeistof. Wanneer ik deze term gebruik, ben ik mij bewust van de mogelijkheid, dat de groeistof niet inderdaad verbruikt wordt (d.w.z. voor de celstrekking doelmatig is), maar op de een of andere wijze onwerkzaam wordt gemaakt. Het is mogelijk, dat de groeistof in den wortel wordt omgezet of gebonden, terwijl tevens de mogelijkheid bestaat, dat door den wortel in de agarblokjes een stof wordt afgescheiden, die de groeistof onwerkzaam maakt. Zoolang wij echter niet weten, met welk verschijnsel wij hier te doen hebben, zal ik eenvoudig spreken van: het „v e r b r u i k" der groeistof.

§ 2. Methodiek.

Bij de hier beschreven proeven, werd het groeistofgehalte van het bovenste zoowel als van het onderste agarblokje bepaald, dus tegelijkertijd het transport en het „verbruik" onderzocht. De opstelling was dezelfde als bij de transportproeven. Stel bijvoorbeeld, dat uitgegaan wordt van een beginconcentratie van n° en dat na een bepaalden tijd in het onderste agarblokje een groeistofconcentratie

wordt gevonden van y° en in het bovenste van z°, dan is dus het verbruik: n° — (y° + z°). Terwijl dus van de onderste blokjes, na afloop van het transport, het groeistofgehalte direct werd onderzocht, kon dit van de bovenste blokjes niet geschieden. Deze bevatten n.l. een zoo groote hoeveelheid groeistof, dat de analyse een grenshoek zou geven. Wil men dus z° bepalen, dan moet die groeistof zoodanig verdund worden, dat men bij analyse een duidelijk meetbaren hoek, binnen den grenshoek, krijgt. Stel, dat men na 10-voudige verdunning een hoek van a° analyseert, dan is op deze manier, eenvoudig door a° met 10 te vermenigvuldigen, de oorspronkelijk niet meetbare waarde van z gemakkelijk af te leiden.

Het verdunnen geschiedde als volgt: De groeistof der agarblokjes, die voor het transport gediend hadden, werd dus verdeeld over 10 agarplaatjes van gelijken inhoud. De groeistof diffundeert nu vanuit de groeistofhoudende agarblokjes gelijkmatig door de 10 agarplaatjes heen. Om zekerheid te hebben, dat na afloop de groeistof gelijkelijk over de agarplaatjs is verdeeld, heb ik telkens, bij het verdunnen, de agarplaatjes een geheelen nacht in de ijskast laten staan. Zij werden daartoe in een vochtige Petrischaal gelegd. Hier doet zich een moeilijkheid voor. Is namelijk het filtreerpapier, waarmee de Petrischaal vochtig wordt gehouden, tè nat, dan ontstaan er condensatiedruppeltjes op het ebonieten plaatje, waarop de agarplaatjes liggen, en diffundeert de groeistof weg. Het is mijn ondervinding, dat, als men het filtreerpapier even nat maakt, de vochtigheid in de schaal juist zoo is, dat er geen condensatiewater ontstaat en de agarplaatjes ook niet uitdrogen. Want ook het uitdrogen moet worden vermeden, omdat hierbij concentratieverandering optreedt. Een tweede moeilijkheid schuilt daarin, dat men in het begin niet weet, hoe groot het groeistofverbruik is en hoeveel maal men dus moet verdunnen. Bij de verdunning dient men er rekening mee te houden, dat de transporttijd de resteerende hoeveelheid groeistof ten zeerste beïnvloedt, wat tot groote moeilijkheden aanleiding kan geven, daar de verdunde groeistof een duidelijk meetbare hoek binnen de grenshoek moet geven.

De proeven strekken zich dus telkens over twee dagen uit. Den eersten dag heeft het transport plaats en worden de onderste agarblokjes geanalyseerd, den tweeden dag de bovenste agarblokjes.

Dit maakte natuurlijk twee Avena-series noodzakelijk, wier gevoeligheid door middel van een standaardoplossing van groeistof werd vergeleken. Gaf deze oplossing bijvoorbeeld den eersten dag een kromming van 10°, den volgenden van 7.5°, dan werden alle gevonden hoeken der proefserie van den tweeden dag met 25 % vermeerderd. Gemakkelijker is het, als men uit kan gaan van een beginconcentratie, die binnen de grenshoek ligt. In dat geval worden de wortelcylinders dadelijk op het ebonieten plaatje gezet en een blokje groeistofagar er op gelegd. Na den gewenschten tijd kan dit dadelijk worden geanalyseerd en zoo het verbruik worden bepaald.

§ 3. Experimenten.

Een opgave van de hoeveelheid groeistof, die na 1 uur bij mijn verschillende proeven nog in het bovenste agarblokje aanwezig was en van de hoeveelheid, die „verbruikt" was, vindt men in Tabel XIII.

TABEL XIII.

Proef-nummer	Begin-concentratie	Hoeveelheid groefstof aanwezig in het bovenste agarblokje na 1 uur		Verbruik in ° kromming
		In ° kromming	In °/₀ der begin-concentratie	
136	20°	4.3	21	15.7
137	20°	11.4	57	8.5
138	20°	12.5	62	7.5
135	25°	7.5	30	17.5
130	82°	30	37	62
131	110°	55	50	55
132	110°	53	48	57
133	120°	56	48	64
120	140°	61	43	79
121	150°	70.5	47	79.5
140	160°	70.4	44	89.6
119	300°	158	53	142
141	330°	155	47	175

Alle zônes waren 2 mM. lang en gesneden uit de groeizône van den wortel.

Waar het dus uit de proeven 119 en 141 van deze tabel blijkt, dat een zône van 2 mM. in een uur een hoeveelheid groeistof kan „verbruiken" van resp. 142° en 175°, zou men verwachten, dat, als men een hoeveelheid groeistof geeft van minder dan 175°, dit in 1 uur of minder geheel wordt opgebruikt. Uit de andere proeven echter blijkt, dat dit niet het geval is. Ik heb dit lijstje slechts samengesteld uit mijn proeven om te laten zien, dat niet altijd in een bepaalden tijd dezelfde hoeveelheid groeistof wordt „verbruikt". Eerder nog is er een afhankelijkheid van de beginconcentratie! Dit wijst er dus op, dat wij hier niet te doen hebben met bijvoorbeeld een eenvoudige chemische binding der groeistof. In dat geval toch zou in de eerste 11 proeven van tabel XIII zeker alle groeistof uit het bovenste blokje zijn verdwenen, aangezien wij weten, dat een nog veel grootere hoeveelheid kan worden „verbruikt". Welke factoren bij het „verbruik" een rol spelen, is voorloopig nog niet te zeggen. De proeven, die ik over het „verbruik" heb genomen, zal ik daarom hier meedeelen, zonder er verder conclusies uit te trekken.

Transport en verbruik normaal en invers.

Proef 120. Van wortels van *Zea mais* werden de zônes 2—4 genomen. Het transport hierdoorheen werd bepaald. Tevens het groeistofgehalte van de bovenste agarblokjes geanalyseerd (uitgedrukt in ° kromming). Beginconcentratie was 140°.

	Normaal					Invers				
Uren	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Bovenste blokje	61°	32°	21°	6.8°	4.2°	58°	24°	10°	19.8°	17.4°
Onderste blokje	3.2°	5.8°	8.3°	1.0°	0°	0.5°	1.7°	0°	0°	0°

Proef. 121. Wortels *Zea mais.* Zônes 2—4. Groeistofgehalte

van het onderste en bovenste agarblokje, uitgedrukt in ° kromming. Beginconcentratie 150°.

	Normaal					Invers				
Uren	1½	2	3	4	5	1½	2	3	4	5
Bovenste blokje	71°	60°	34°	8°	3°	67°	48°	29°	10°	3.3°
Onderste blokje	6.0°	5.4°	3.0°	0.9°	0°	5.4°	4.6°	1.6°	1.0°	0.3°

Proef 131. Wortels van *Zea mais*. Zônes 2—4. Groeistofgehalte van de onderste en bovenste agarblokjes, uitgedrukt in ° kromming. Beginconcentratie 110°.

	Normaal					Invers				
Uren	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Bovenste blokje	55°	52°	21°	10°	3.8°	48°	42°	9°	2°	0°
Onderste blokje	0.6°	4.6°	5.5°	3.9°	0°	1.4°	3.4°	7.0	2.3°	0°

Proef 119. Wortels van *Zea mais*. Zônes 2—4. Groeistofgehalte van de onderste en bovenste agarblokjes, uitgedrukt in ° kromming. Beginconcentratie 300°.

	Normaal					Invers				
Uren	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Bovenste blokje	158°	144°	129°	> 64°	> 47°	163°	158°	134°	> 67°	> 47°
Onderste blokje	5.5°	9.2°	9.1°	6.4°	2.8°	1.8°	6.1°	6.3°	2.4°	2.0°

Bij proef 121, die de meest regelmatige uitkomsten gaf, behoort figuur 19. Op de abscis is de tijd uitgezet, op de ordinaat het

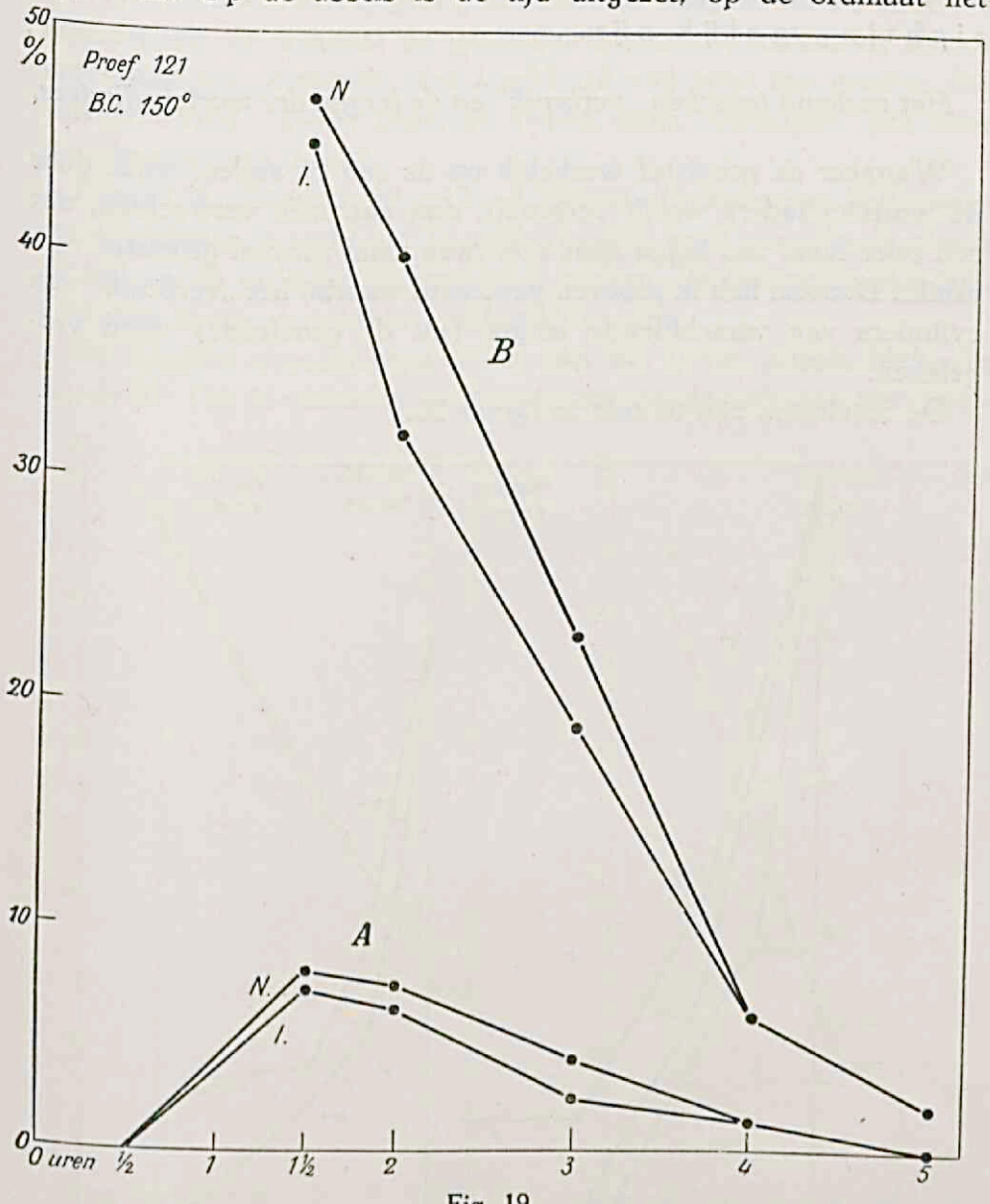


Fig. 19.
Transport (A) en resteerend groeistofgehalte der bovenste agarblokjes (B), normaal en invers. Abscis: tijd. Ordinaat: groeistofgehalte in % der beginconcentratie.

transport, uitgedrukt in % der beginconcentratie (A) en het resteerende groeistofgehalte der bovenste agarblokjes, eveneens uitgedrukt in % der beginconcentratie (B).

Het blijkt dus, dat zoowel het transport als het „verbruik" in normale en inverse richting gelijk zijn.

Het verband tusschen „verbruik" en de lengte der wortelcylinders.

Wanneer de groeistof werkelijk op de een of andere wijze door de wortelcylinders wordt verbruikt, dan kan men verwachten, dat een twee maal zoo lange zône ook twee maal zooveel groeistof verbruikt. Daarom heb ik proeven genomen, waarbij het „verbruik" van cylinders van verschillende lengte (uit de groeizône) werd vergeleken.

De resultaten zijn te zien in figuur 20.

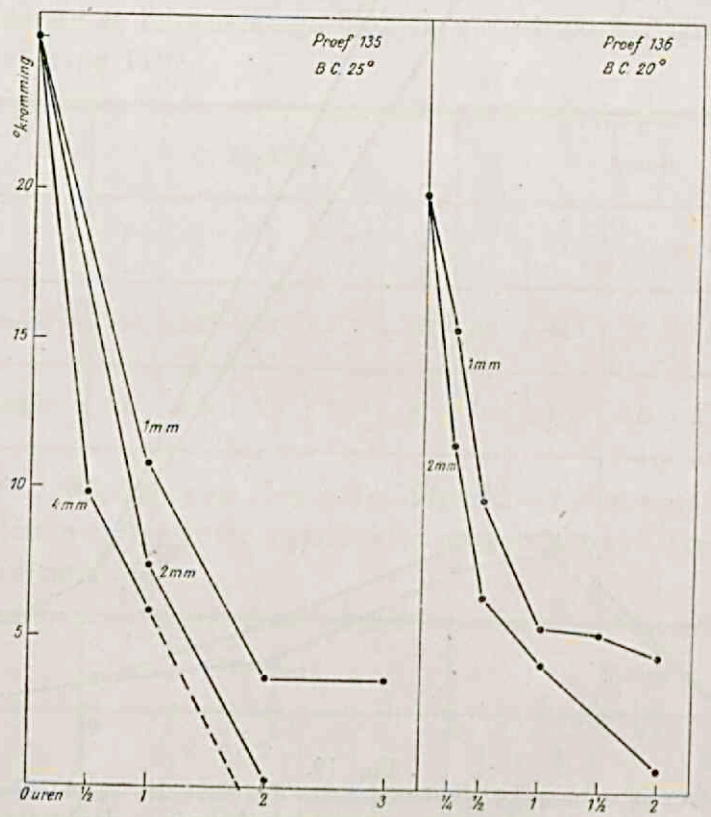


Fig. 20.
Het verband tusschen „verbruik" en lengte der cylinders.
Abscis: tijd. Ordinaat: Groeistofgehalte der bovenste agarblokjes in ° kromming.

Proef 135. Zônes 2—3, 2—4 en 2—6, dus van 1 mM., 2 mM.

en 4 mM. Groeistofgehalte van het bovenste agarblokje bepaald na: ½—1—2—3 uur. Beginconcentratie 25°. Op de abscis is de tijd uitgezet, op de ordinaat de gevonden hoeken. Zooals men ziet, is inderdaad het „verbruik" der 2 mM. (2—4) zône iets grooter dan van de 1 mM. (2—3) zône; de 4 mM. zône „verbruikt" iets meer dan de zône van 2 mM.

Proef 136. Zônes 2—3 en 2—4. Groeistofgehalte van het bovenste agarblokje bepaald na: ¼—½—1—1½ en 2 uur. Op de abscis de tijd, op de ordinaat de gevonden hoeken. Beginconcentratie 20°. Ook hier is een verschil in „verbruik" te zien.

Bij hoogere concentraties is dit niet het geval, zooals blijkt uit figuur 21. Op de abscis is de tijd afgezet, op de ordinaat het groei-

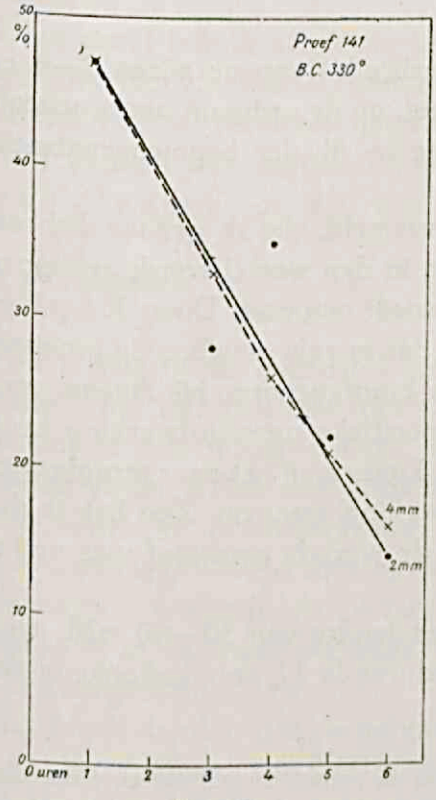


Fig. 21.
Het verband tusschen „verbruik" en lengte der cylinders bij hooge concentratie. Abscis: tijd. Ordinaat: groeistofgehalte der bovenste agarblokjes in °/₀ der beginconcentratie.

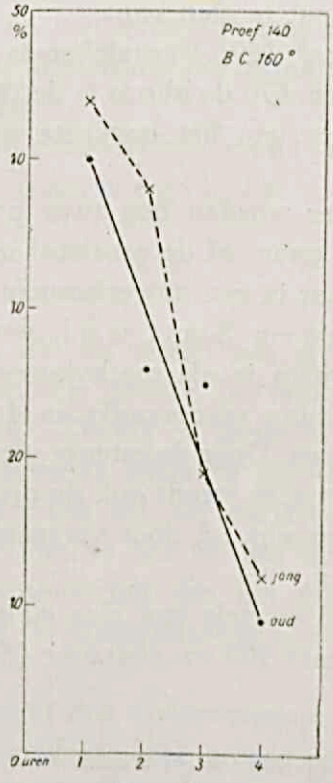


Fig. 22.
Verbruik van oude en jonge zones. Abscis: tijd Ordinaat: groeistofgehalte der bovenste agarblokjes in °/₀ der beginconcentratie.

stofgehalte der bovenste blokjes in % der beginconcentratie. De figuur geeft de resultaten van:

Proef 141. Vergeleken zijn zônes van 2 mM. en 4 mM. Het groeistofgehalte der bovenste agarblokjes werd bepaald na: 1—3—4—5 en 6 uur. Beginconcentratie 330°. De lijnen vallen samen [1]).

Terwijl dus bij de lage beginconcentraties een klein verschil in „verbruik" tusschen zônes van verschillende lengte is te zien, is dit bij hooge concentratie niet het geval.

Het verbruik van jonge en oude zônes.

Ook hier kon ik geen verschil constateeren. In figuur 22 is het resultaat te zien van:

Proef 140. Vergeleken is het „verbruik" van de zônes 2—4 en 64—66. Op de abscis is de tijd afgezet, op de ordinaat het groeistofgehalte van het bovenste agarblokje in % der beginconcentratie.

Hier worden nog twee proeven vermeld, die ik gedaan heb om na te gaan, of de groeistof misschien in den wortel wordt gebonden en daar in een onwerkzamen vorm wordt omgezet. Door Kögl en Haagen Smit is n.l. gevonden, dat in vele gevallen de groeistof aanwezig is als methylester, welke bindingsvorm bij Avena geen kromming veroorzaakt en dus de specifieke groeistofwerking heeft verloren. Door de ester te verzeepen, kunnen zij het zuur terugkrijgen en hiermee treedt ook de groeistofwerking weer op. Zoo heb ik dus onderzocht, of door verzeeping uit de wortels groeistof was vrij te maken.

450 wortels van *Zea mais* van een lengte van 30—40 mM. werden met 300 cc. zoutzuur (5 %) gedurende 11 uren gekookt in een

---

[1]) De lijn van de 2 mM. zône is tusschen de punten voor 3 uur en 4 uur door getrokken. Dit is daarom geoorloofd, omdat in deze proeven groote afwijkingen kunnen voorkomen door kleine meetfouten of een klein verschil in gevoeligheid der gebruikte planten. Lag het punt van 3 uur op de lijn, dan zou een groeistofgehalte van 5 % meer moeten zijn gevonden, dus van 16.5°. Aangezien hier 10 maal verdund werd, komt dit dus overeen met een hoek van 1.65°, hetgeen binnen de foutengrens ligt.

waterbad onder N— atmosfeer. Er ontstond dan een bruine oplossing. Deze werd met peroxydvrije aether uitgeschud. Eventueel aanwezige groeistof gaat dan in den aether over. De aetheroplossing werd daarna geschud met een verzadigde oplossing van Na-bicarbonaat. Nadat dit van den aether was gescheiden, werd de oplossing aangezuurd met HCl en daarna weer met peroxydvrijen aether geschud. De groeistof moet nu in vrij zuiveren vorm in den aether opgelost zijn (zie: Kögl en Haagen Smit 1931, Dolk en Thimann 1932). De aetheroplossing werd daarna ingedampt en het bruine neerslag weer opgelost in 0.3 cc. verdunningsvloeistof (zie pag. 44). Hierin werden eenige agarplaatjes gelegd.

Het resultaat was, dat geen enkele der 36 Avena's een kromming vertoonde.

Deze proef heb ik nog eens herhaald en met hetzelfde resultaat. Hierbij werden 250 wortels genomen en op dezelfde wijze behandeld. Ook hier was het resultaat: geen kromming.

Wij kunnen dus zeggen: dat de groeistof niet als methylester in de wortels aanwezig is.

§ 4. Conclusies.

Het is dus in dit hoofdstuk gebleken, dat de wortel een groote affiniteit tot de groeistof heeft, zoodat een groote hoeveelheid groeistof in den wortel wordt „verbruikt". Zooals ik reeds in de inleiding zeide, is het niet uitgemaakt, op welke wijze de groeistof wordt verbruikt of onwerkzaam gemaakt. Dit zal het onderwerp van nauwkeuriger onderzoekingen moeten zijn. Ik heb slechts willen onderzoeken, waaraan de plotselinge vermindering van het groeistofgehalte in het onderste agarblokje bij de transportproeven was toe te schrijven.

Het bleek daarbij, dat reeds van het begin der transportproef af, het groeistofgehalte van het bovenste agarblokje met groote snelheid afneemt, zoodat de factoren „transport" en „verbruik" elkaar voortdurend beïnvloeden. Uit deze samenwerking is de vorm der transportkrommen te verklaren. Het is dus gebleken:

1. De groeistof wordt door den wortel „verbruikt".
2. Het „verbruik" is in normale en inverse richting gelijk.

3. Het „verbruik" is onafhankelijk van den ouderdom der wortelcylinders.

4. Het „verbruik" is bij lage beginconcentratie afhankelijk van de lengte van den wortelcylinder, bij hooge niet.

5. De groeistof is niet in haar methylestervorm in den wortel aanwezig.

SLOTBESCHOUWING.

Ten opzichte van de vraag, of groeistof een rol speelt bij den groei van den wortel, zijn tot nu toe slechts twee mogelijkheden naar voren gebracht.

Ten eerste, dat de worteltop groeistof zou bevatten en deze den wortelgroei zou remmen; een opvatting, die vooral door Cholodny wordt verdedigd.

Ten tweede, dat de worteltop geen groeistof zou vormen of bevatten. Bünning komt, op grond van zijn proeven, tot deze laatste conclusie.

Waar nu uit mijn proeven is gebleken, dat de worteltop inderdaad geen groeistof afscheidt, moeten er nog twee andere mogelijkheden naar voren worden gebracht, namelijk dat de wortel òf uit de bovenaardsche deelen, speciaal uit het zaad, groeistof toegevoerd krijgt, òf dat iedere wortelcel zelf de groeistof, die zij voor haar groei noodig heeft, vormt en bevat.

Verschillende proeven, met *Zea mais* genomen, hebben duidelijk aangetoond, dat er inderdaad groeistof uit het zaad in den kiemwortel overgaat en tevens door dezen getransporteerd wordt. Het zijn echter alleen de jonge wortelzônes, die tot transport in staat zijn; bij de meest basale zônes van lange wortels (minstens 50 mM.) werd geen transport van groeistof gevonden. Men kan dus aannemen, dat alleen in de eerste stadia van den groei de groeistof uit het zaad eenigen invloed op den wortel uitoefent. Hiermede zou dus de hypothese, door Went Jr. in zijn publicatie: „Eine botanische Polaritätstheorie" (1932) uitgesproken, vervallen. Went Jr. zegt: „Alle beobachteten Erscheinungen, auch die noch zu nennenden, sind aber erklärlich, falls wir annehmen, dasz von den oberirdischen Teilen der Pflanze her, ständig[1]) Wuchsstoff

[1]) Spatieering van mij.

zu den Wurzeln transportiert wird". Neemt men dan buitendien met Cholodny aan, dat de groeistof den groei der wortels vertraagt, dan kan Went Jr. geotropie, galvano- en chemotropie, althans voor deze organen, eenvoudig verklaren.

Het feit, dat inderdaad een zekere hoeveelheid groeistof uit het zaad in den wortel getransporteerd wordt, zooals de proeven met *Zea mais* hebben aangetoond, lijkt vóór deze theorie te spreken. Daartegenover staat echter de waarneming, dat door de basale zônes van oudere wortels geen transport plaats heeft. Nu zou het echter nog mogelijk zijn, dat deze oude zônes een groote hoeveelheid groeistof kunnen „verbruiken", zoodat in de experimenten geen transport gevonden wordt. In dit geval zou dus het eerste deel van Went's hypothese, namelijk dat: „von den oberirdischen Teilen der Pflanze her ständig Wuchsstoff zu den Wurzeln transportiert wird" juist zijn gebleken.

Een verklaring der verschillende tropistische verschijnselen met behulp van een eenzijdig groeistoftransport zal echter niet mogelijk zijn. Wel kan men aannemen, dat, onder invloed der diverse prikkels, aan den onderkant van den wortel een ophooping van positieve electriciteit ontstaat en dat daarheen dan de groeistof getransporteerd wordt, maar dat aan dien kant de groei door de werking der groeistof vertraagd wordt, is uitgesloten. Uit mijn groeibepalingen toch is duidelijk gebleken, dat toegevoerde groeistof den groei van den wortel noch vertraagt, noch versnelt; de groeistof heeft op deze wijze geen enkelen invloed op den wortelgroei. Bovendien is uit de proeven gebleken, dat onder inwerking der zwaartekracht niet meer groeistof naar den onderkant dan naar den bovenkant wordt getransporteerd.

Als tweede mogelijkheid heb ik dan genoemd, dat iedere cel de groeistof zou kunnen vormen, die zij voor haar eigen groei noodig heeft. Neemt men aan, dat inderdaad voor de celstrekking der wortelcellen groeistof noodig is (hetgeen in mijn proeven echter nergens gebleken is), dan moet men ook (in verband met het bovengenoemde) aannemen, dat de groeistof per cel gevormd wordt. Er zijn eenige waarnemingen, die voor deze opvatting pleiten.

Ik noem hier in de eerste plaats den groei van wortelmeristemen en wortelcellen in cultuur. Robbins (1922), Kotte (1922) en

Chambers (1923) kweekten wortels in vitro en vonden, dat een worteltop van 1 mM. in 10 dagen tot een normaal ontwikkelden wortel kon uitgroeien, waarbij ook wortelharen gevormd werden. Celdeeling zoowel als celstrekking, hadden op normale wijze plaats. Geïsoleerde schijven uit den wortel vertoonden denzelfden groei als de overeenkomstige zônes in een intacten wortel. Hoewel de groei door verschillende stoffen, zooals pepton en gistextract, bevorderd wordt (Robbins 1922a, Malyschew 1932) en ook het licht invloed heeft (Robbins and Maneval 1924), toch gaat de groei niet onbeperkt door, maar houdt na 3—4 weken op (Robbins and Maneval 1923). Neemt men nu aan, dat wortelcellen zonder groeistof niet kunnen groeien, dan moet men dus ook aannemen, dat de groeistof door iedere cel afzonderlijk gevormd wordt.

Zooals reeds gezegd, is er tot nu toe geen enkel bewijs gevonden voor de opvatting, dat wortelcellen niet kunnen groeien zonder dat hun van buitenaf groeistof wordt toegevoerd. Uit mijn eigen proeven is integendeel gebleken, dat een wortel normaal verder groeit, als de top wordt afgesneden. Ook als het zaad wordt verwijderd, gaat de groei normaal door, een voldoende watervoorziening aan de wortelbasis natuurlijk vooropgezet.

Er zijn dus twee mogelijkheden: de wortelcel kan zonder groeistof groeien, òf zij produceert zelf de voor haar groei benoodigde hoeveelheid groeistof. Welke opvatting nu de juiste zal blijken te zijn, is voorloopig nog niet uit te maken, de oplossing van deze vraag is nog niet voor het experiment toegankelijk.

Terwijl ik mij in mijn onderzoek slechts er toe bepaald heb, den invloed der groeistof op den lengtegroei der wortels na te gaan, dient men er toch rekening mede te houden, dat de groeistof een invloed kan uitoefenen op den diktegroei der wortels. Dit is zelfs niet onwaarschijnlijk, herhaalde malen is reeds een verband tusschen lengte- en diktegroei bij wortels gevonden. Zoo vond Kny (1902) bij wortels van *Lupinus albus*, bij een vermeerdering van den lengtegroei, een vermindering van den diktegroei. Bünning (1928) kon vaststellen, dat met een vermindering van den lengtegroei een toename van den diktegroei gepaard ging. Ik wijs in dit verband ook op de verkorting der wortels (de Vries (1880), Went (1895), Gravis (1927), Rimbach (1922, 1927 en 1929)). Het is dus

niet onmogelijk, dat groeistof een invloed zal blijken te hebben op de correlatie tusschen lengte- en diktegroei. Om dit uit te maken, zou men mogelijk het beste den invloed van groeistof op de strekking van enkele cellen kunnen onderzoeken; daar men bij wortelharen juist alleen met celstrekking te doen heeft (F a r r 1928, 1929), zouden wellicht deze organen voor dit onderzoek een gunstiger object kunnen zijn, dan de wortels zelf.

SAMENVATTING DER RESULTATEN.

Op verschillende wijzen kon worden aangetoond, dat de worteltop geen groeistof afscheidt, n.l.:

Worteltoppen, eenzijdig op gedecapiteerde Avena-coleoptielen gezet, doen deze n i e t krommen.

Uit worteltoppen was geen groeistof in agar op te vangen.

Ook door concentreeren der eventueel in den worteltop aanwezige groeistof (door middel van diffusie in nat zand) kon geen kromming worden verkregen.

Ook uit andere deelen van den wortel is geen groeistof te extraheeren.

Cinematografische groeimetingen aan wortels lieten zien, dat een gedecapiteerde (1 mM. afgesneden) wortel na de decapitatie met dezelfde snelheid verder groeit. De groei vertoont hetzelfde verloop, als bij een normalen wortel van gelijke lengte.

Een gedecapiteerde (1 mM.) wortel kromt normaal geotropisch.

Toegevoerde groeistof heeft op den wortelgroei geen invloed. Indien men bij een wortel top of zaad vervangt door een blokje agar met groeistof en den groei daarvan vergelijkt met den groei van wortels, waar top of zaad vervangen is door agar zonder groeistof, dan blijkt in beide gevallen de groei der wortels gelijk te zijn.

Aangetoond werd, dat uit de zaden (van *Zea mais*) groeistof in den wortel wordt gevoerd.

In verband hiermee, werd het transport van groeistof in den wortel onderzocht. Het bleek, dat de groeistof inderdaad getransporteerd wordt; echter is de snelheid kleiner, dan bij het *Avena*-coleoptiel.

Het transport is afhankelijk van den ouderdom der transporteerende wortelzône; bij de meest basale zônes van oudere wortels (minstens 5 cM.) werd geen transport van groeistof gevonden.

Het transport in den wortel is geen polair verschijnsel, in normale (basis → top) en inverse (top → basis) richting is het transport gelijk.

Onder invloed der zwaartekracht wordt de groeistof niet polair getransporteerd, zooals bij het coleoptiel.

Een hoeveelheid groeistof wordt door den wortel „verbruikt".

Transport en „verbruik" samen, bepalen den vorm der transportkrommen.

Het „verbruik" is onafhankelijk van den ouderdom der zônes en bij invers en normaal gestelde wortelzônes gelijk.

Bij kleine groeistofconcentraties (25°) is het „verbruik" afhankelijk van de lengte der zônes, bij hooge concentratie (300°) niet.

LITERATUUROPGAVE.

1. Askenasy, E., (1890), Über einige Beziehungen zwischen Wachstum und Temperatur. *Ber. d. D. Bot. Ges. Bnd. 8.*
2. Beyer, A., (1928), Beiträge zum Problem der Reizleitung. *Zeitschr. f. Bot. Bnd. 20.*
3. Brauner, L., (1927), Untersuchungen über das geoelektrische Phänomen. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 66.*
4. ———, (1928), Untersuchungen über das geoelektrische Phänomen. II. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 68.*
5. Brauner, L. und Bünning, E., (1931), Geoelektrischer Effekt und Elektrotropismus. *Ber. d. D. Bot. Ges. Bnd. 48. H. 10.*
6. Brunchorst, J., (1884), Die Funktion der Spitze bei den Richtungsbewegungen der Wurzeln. I. Geotropismus; II. Galvanotropismus. *Ber. d. D. Bot. Ges. Bnd. 2.*
7. Bünning, E., (1928), Zur Physiologie des Wachstums und der Reizbewegungen der Wurzeln. *Planta 5. H. 4.*
8. Buy, H. G. du & Nuernbergk, E., (1929), Über das Wachstum der Koleoptiele und des Mesokotyls von Avena sativa unter verschiedenen Aussenbedingungen. *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam. XXXII.*
9. ———, (1930), Über Methoden zur Analyse von Wachstumserscheinungen. *Rec. d. trav. bot. néerl. Vol. XXVII.*
10. Buy, H. G. du, (1931), Über die Bedingungen, welche die Wuchsstoffproduktion beeinflussen. *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam. XXXIV. No. 2.*
11. Ciesielski, Th., (1875), Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel. *Cohn's Beiträge. Bnd. I.*
12. Chambers, W. H., (1923), Cultures of plant cells. *Proc. Soc. Exper. Biol. and Med. 21.*

13. Cholodny, N., (1923), Zur Theorie des Geotropismus. *Beih. z. bot. Zentralbl. Bnd. 39. I.*
14. ———, (1923a), Über den Einflusz der Metallionen auf den Geotropismus der Wurzeln. *Beih. z. bot. Zentralbl. Abt. 1, 39.*
15. ———, (1923b), Zur Frage nach der Rolle der Ionen bei geotropischen Bewegungen. *Ber. d. D. Bot. Ges. Bnd. 41.*
16. ———, (1924), Über die hormonale Wirkung der Organspitze bei der geotropischen Krümmung. *Ber. d. D. Bot. Ges. Bnd. 42.*
17. ———, (1926), Beiträge zur Analyse der geotropischen Reaktion. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 65.*
18. ———, (1927), Wuchshormone und Tropismen bei den Pflanzen. *Biol. Zentralbl. Bnd. 47. H. 10.*
19. ———, (1928), Beiträge zur hormonalen Theorie von Tropismen. *Planta. 6. H. 1.*
20. ———, (1929), Über das Wachstum des vertikal und horizontal orientierten Stengels in Zusammenhang mit der Frage nach der hormonalen Natur der Tropismen. *Planta. 7. H. 2.*
21. ———, (1929a), Einige Bemerkungen zum Problem der Tropismen. *Planta. 7. H. 4.*
22. ———, (1931), Zur Physiologie des pflanzlichen Wuchshormons. *Planta. 14. H. 1.*
23. Czapek, F., (1906), Die Wirkung verschiedener Neigungslagen auf den Geotropismus parallelotroper Organe. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 43.*
24. Darwin, Ch. & Fr., (1880), The power of movement in plants. *London. 1880.*
25. Darwin, Fr., (1883), Über das Wachstum negativ heliotropischer Wurzeln im Licht und im Finstern. *Arb. d. Bot. Inst. Wurzburg. Bnd. II. H. 3.*
26. Detlefsen, E., (1882), Über die von Ch. Darwin behauptete Gehirnfunktion der Wurzelspitze. *Arb. d. Bot. Inst. Wurzburg. Bnd. II.*
27. Dolk, H. E., (1926), Concerning the sensibility of deca-

pitated coleoptiles of Avena sativa for light and gravitation. *Proc. Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam. XXIX.*

28. ———, (1930), Geotropie en groeistof. *Diss. Utrecht.*
29. Dolk, H. E. & Thimann, K. V., (1932), Studies of the growth hormons of plants. I. *Proc. Nat. Acad. of Sciences. Vol. 18. No. 1.*
30. Elfving, F., (1882), Beitrag zur Kenntnis der physiologischen Einwirkung der Schwerkraft auf den Pflanzen. *Acta soc. scient. Fennica. B. 12.*
31. Famintzin, A., (1865), Die Wirkung des Lichtes auf das Wachsen der keimenden Kresse. *Mém. de l'Acad. Impér. de St. Petersbourg. T. VIII. No. 15.*
32. Farr, Cl. H., (1928), Studies on the growth of roothairs in solutions. VIII. Structural and intracellular features of collards in Ca NO_3. *Bull. Torrey Bot. Club 55.*
33. Gassner, G., (1906), Der Galvanotropismus der Wurzeln. *Bot. Zeitung. LXIV.*
34. Gorter, Chr. J., (1927), On the occurrence of growth-accelerating and growth-retarding substances. *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam. XXX.*
35. Gradmann, H., (1925), Untersuchungen über geotropischen Reizstoffe. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 64.*
36. Gravis, A., (1927), Contribution à l'étude anatomique du raccourcissement des racines. *Arch. Inst. Bot. Univ. Liège 6.*
37. Guttenberg, H. von, (1907), Über die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Koleoptile von Gramineen. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 50.*
38. Haberlandt, G., (1903), Zur Statolithentheorie des Geotropismus. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 38.*
39. ———, (1905), Bemerkungen zur Statolithentheorie. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 42.*
40. ———, (1908), Über die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Wurzel. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 45.*
41. Hammett, F. S., (1929), The chemical stimulus essential

for growth by increase in cellnumber. *Protoplasma. Bnd. 7. H. 3.*

42. Hansteen-Cranner, B., (1910), Über das Verhalten der Kulturpflanzen zu den Bodensalzen. I u. II. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 47.*
43. ———, (1914), Über das Verhalten der Kulturpflanzen zu den Bodensalzen. III. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 53.*
44. Heyn, A. N. J., (1931), Der Mechanismus der Zellstreckung. *Rec. des Trav. bot. néerl. XXVIII.*
45. ——— & Overbeek, J. van, (1931), Weiteres Versuchsmaterial zur plastischen und elastischen Dehnbarkeit der Zellmembran. *Proc. Kon. Acad. v. Wetensch. Amsterdam. Bnd. XXXIV.*
46. Iltis, H., (1903), Über den Einflusz von Licht und Dunkel auf das Längenwachstum der Adventivwurzeln bei Wasserpflanzen. *Ber. d. D. Bot. Ges. Bnd. 21.*
47. Jost, L. & Wiszmann, H., (1924), Über die negativ-geotropische Reaktion der Wurzeln. *Zeitsch. f. Bot. Bnd. 16.*
48. Jost, L., (1932), Die Determinierung der Wurzelstruktur. *Zeitsch. f. Bot. Bnd. 25. H. 10.*
49. Keeble, F., Nelson, M. G. & Snow, R. (1931), The Integration of Plant-Behaviour. IV. Geotropism and Growthsubstance. *Proc. of the R. Soc. B. Vol. 108.*
50. Kirchner, O., (1882), Über die Empfindlichkeit der Wurzelspitze für die Einwirkung der Schwerkraft. *Stuttgart 1882.*
51. ———, (1883), Zum Wachstum decapitierter Wurzeln. *Ber. d. D. Bot. Ges. Bnd. 1.*
52. Kisser, J., (1925), Über das Verhalten von Wurzeln in feuchter Luft. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 64. H. 3.*
53. Kny, L., (1903), Über den Einfluss des Lichtes auf das Wachstum der Bodenwurzeln. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 38.*
54. Kögl, F. & Haagen Smit, A. J., (1931), Über die Che-

mie des Wuchsstoffes. *Proc. Kon. Acad. v. Wetensch. Amsterdam. Bnd. XXXIV.*

55. Köppen, W., (1870), Wärme und Pflanzenwachstum. *Diss. Moskou. 1870.*
56. Kotte, W., (1922), Kulturversuche mit isolierten Wurzelspitzen. *Beitr. z. All. Botanik. Bnd. II. H. 4.*
57. ———, (1922), Wurzelmeristem in Gewebecultur. *Ber. d. D. Bot. Ges. Bnd. 40.*
58. Krabbe, G., (1883), Zur Frage nach der Funktion der Wurzelspitze. *Ber. d. D. Bot. Ges. Bnd. I.*
59. ———, (1884), Nochmals zur Frage nach der Funktion der Wurzelspitze. *Ber. d. D. Bot. Ges. Bnd. 2.*
60. Lange, S., (1929), Über den Einfluss weissen und roten Lichtes auf die Entwicklung des Mesokotyls bei Haferkeimlingen. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 71.*
61. Leitch, (1916), Some experiments on the influence of Temperature on the rate of Growth in Pisum sativum. *Annals of Botany. Vol. 30.*
62. Luxburg, Graf H., (1905), Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropischen Bewegung. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 41.*
63. Malyschew, N., (1932), Das Wachstum des isolierten Wurzelmeristems auf sterilen Nährböden. *Biol. Zentralbl. Bnd. 52.*
64. Mevius, W., (1928), Weitere Beiträge zum Problem des Wurzelwachstums. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 69.*
65. Molisch, H., (1883), Über das Längenwachstum geköpfter und unverletzter Wurzeln. *Ber. d. D. Bot. Ges. Bnd. I.*
66. Müller, N. J. C., (1869), Vorläufige Notiz zu Untersuchungen über die Wachstumserscheinungen der Wurzel. *Bot. Zeitung. Bnd. XXVII.*
67. Münter, J., (1843), Beobachtungen über das Wachstum verschiedener Pflanzenteile. *Bot. Zeitung. 1843.*
68. Němec, B., (1901), Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 36.*
69. ———, (1905), Studien über die Regeneration. *Berlin 1905.*

70. Nielsen, N., (1930), Untersuchungen über einen neuen wachstumsregulierenden Stoff: Rhizopin. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 73.*

71. Noll, F., (1888), Beitrag zur Kenntnis der physiologischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zugrunde liegen. *Arb. a. d. Bot. Inst. Würzburg. III.*

72. Ohlert, J., (1837), Längenwachstum der Wurzel. *Linnaea. 1837. Bnd. XI.*

73. Overbeck, F., (1926), Studien über die Mechanik der geotropischen Krümmung und des Wachstums der Keimwurzel von Vicia Faba. *Zeitsch. f. Bot. Bnd. 18.*

74. Pedersen, R., (1874), Haben Temperaturschwankungen als solche einen ungünstigen Einfluss auf das Wachstum?. *Arb. a. d. Bot. Inst. Würzburg. I. H. 4.*

75. Piccard, A., (1904), Neue Versuche über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 40.*

76. Popovici, A. P., (1900), Der Einfluss der Vegetationsbedingungen auf die Länge der wachsenden Zone. *Bot. Zentralbl. Bnd. 81.*

77. Porodko, Th. M., (1927), Ein eigenartiger Wachstumsmodus der Hauptwurzeln bei Lupinus albus. *Planta. Bnd. 4.*

78. ———, (1928), Neue Längenwachstumstypen der Hauptwurzeln. *Planta, Bnd. 6.*

79. ———, (1929), Die Ursachen des anomalen Längenwachstums der Hauptwurzeln. *Planta. Bnd. 8.*

80. Prantl, K., (1874), Über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln. *Arb. a. d. Bot. Inst. Würzburg. I.*

81. Probst, Siegmund, (1927), Über den Einflusz einer Sproszbelichtung auf das Wurzelwachstum und denjenigen einer Wurzelbelichtung auf das Sproszwachstum. *Planta. Bnd. 4.*

82. Purdy, H. A., (1921), Studies on the path of transmission of phototropic and geotropic stimuli in the coleoptile

of Avena. *Kgl. Danske vid. selsk. biol. meddel. B. 3. No. 8.*

83. Rimbach, A., (1922), Die Wurzelverkürzung bei den groszen Monokotylenformen. *Ber. d. D. Bot. Ges. Bnd. 40.*
84. ———, (1927), Die Geschwindigkeit und Dauer der Wurzelverkürzung. *Ber. d. D. Bot. Ges. Bnd. 45.*
85. ———, (1929), Die Verbreitung der Wurzelverkürzung im Pflanzenreich. *Ber. d. D. Bot. Ges. Bnd. 47.*
86. Robbins, W. J., (1922), Cultivation of excised root-tips and stem-tips under sterile conditions. *Bot. Gazette. Bnd. 73.*
87. ———, (1922a), Effect of autolized yeast and peptone on growth of excised corn root-tips in the dark. *Bot. Gazette. Bnd. 74.*
88. ——— & Maneval, W. E., (1923), Further experiments on growth of excised root-tips under sterile conditions. *Bot. Gazette. Bnd. 76.*
89. ——— ———, (1924), Effect of light on growth of excised root-tips under sterile conditions. *Bot. Gazette. Bnd. 78.*
90. Sachs, J., (1860), Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 2.*
91. ———, (1872), Längenwachstum der Ober- und Unterseite horizontal gelegter, sich aufwärts krümmender Sprosse. *Arb. a. d. Bot. Inst. Würzburg. Bnd. I.*
92. ———, (1873a), Über Wachstum und Geotropismus aufrechter Stengel. *Flora. Bnd. 56.*
93. ———, (1873—1874), Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. I-II. *Arb. a. d. Bot. Inst. Würzburg. I. H. 3 en H. 4.*
94. ———, (1887), Vorlesungen.
95. Schwartz, F., (1881), Der Einfluss der Schwerkraft auf das Längenwachstum der Pflanzen. *Arb. a. d. bot. Inst. Tübingen I.*

96. Seubert, E., (1925), Über Wachstumsregulatoren in der Koleoptile von Avena. *Zeitschr. f. Bot. Bnd. 17.*
97. Silberschmidt, K., (1925), Untersuchungen über die Thermowachstumsreaktion. *Ber. d. D. Bot. Ges. Bnd. 43.*
98. ———, (1928), Untersuchungen über die Abhängigkeit des pfl. Wachstumsverlaufes und der erreichten Endlänge von konstanten Temperaturgraden. *Bibl. Bot. H. No. 97.*
99. Simon, S., (1904), Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 40.*
100. Small, J., (1920), A theory of geotropism; with some experiments on the chemical reversal of geotropic response in stem and root. *New. Phytol. Vol. 19.*
101. Snow, R., (1923), The conduction of geotropic excitation in roots. *Annals of Botany. Vol. 37.*
102. Söding, H., (1925), Zur Kenntnis der Wuchshormone in der Haferkoleoptile. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 64.*
103. ———, (1927), Über Wuchshormone. *Zellst. Forschungen. 2.*
104. Stark, P., (1927), Das Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuerer Erfahrungen. *Ergebn. d. Biol. Bnd. 2.*
105. Strehl, R., (1874), Untersuchungen über das Längenwachstum der Wurzel und des hypocotylen Gliedes. *Diss. Leipzig.*
106. Talma, E. G. C., (1918), The relation between temperature and growth in the roots of Lepidium sativum. *Rec. trav. bot. néerl. Vol. XV.*
107. Uyldert, I., (1927), The influence of the growth promoting substances on decapitated flowerstalks of Bellis perennis. *Proc. Kon. Acad. v. Wetensch. Amsterdam. XXX.*
108. Vries, H. de, (1880), Über die Kontraktion der Wurzeln. *Landw. Jahrb. 9.*
109. Wacker, J., (1898), Die Beeinflussung des Wachstums der Wurzeln durch das umgebende Medium. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 32.*

110. Weber, U., (1927), Untersuchungen über Wachstum und Krümmung unverletzter und halbierter Koleoptilen nach geotropischer Reizung. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 66.*

111. Went, F. W., (1927), Wuchsstoff und Wachstum. *Rec. d. trav. Bot. néerl. Vol. XXV.*

112. ———, (1932), Eine botanische Polaritätstheorie. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 76. H. 4.*

113. Went, F. A. F. C., (1895), Über Haft- und Nebenwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. *Annales du Jard. Bot. de Buitenzorg. Vol. XII.*

114. ———, (1929),Ein neuer intermittierender Klinostat nach de Bouter. *Proc. Kon. Acad. v. Wetensch. Amsterdam. Vol. XXXII.*

115. Wey, H. G. van der, (1932), Der Mechanismus des Wuchsstofftransportes. *Rec. d. trav. bot. néerl. Vol. XXIX.*

116. Wiesner, J., (1881), Bewegungsvermögen der Pflanzen.

117. ———, (1884), Note über die angebliche Function der Wurzelspitze. *Ber. d. D. Bot. Ges. Bnd. 2.*

118. ———, (1884a), Untersuchungen über die Wachstumsbewegungen der Wurzeln. *Sitz. ber. Akad. Wien. 89. Abt. I. H. I-V.*

119. Zimmermann, W., (1927), Beiträge zur Kenntnis der Georeaktionen I und II. *Jahrb. f. wiss. Bot. Bnd. 66.*

120. Zollikofer, Cl., (1921), Über den Einfluss des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa. *Rec. des trav. bot. néerl. Vol. XVIII.*

STELLINGEN.

I.

De worteltop scheidt geen groeistof af.

II.

Het is waarschijnlijk, dat de krommingen van wortels een gevolg zijn van verschuivingen van electrische ladingen.

III.

R o m e l l's opvatting, dat de dagelijksche periodiciteit bij het bloedingsverschijnsel autonoom is, is onjuist.

IV.

De Anthocerotales moeten geheel van de Hepaticae worden afgescheiden en als een afzonderlijke klasse naast de Musci en Hepaticae worden geplaatst.

V.

Bij klimatologische conclusies, verkregen uit stratigrafische veenonderzoekingen, moet men rekening houden met de omstandigheid, dat een soort verschillende oekotypen kan omvatten.

VI.

Het uittreden van suiker uit de stengels van kiepzieke tulpen behoeft geen gevolg te zijn van permeabiliteitsveranderingen in de levende cellen.

VII.

Proeven van K l e b a h n maken het waarschijnlijk, dat de mozaikziekte der tabak door een levenlooze stof wordt veroorzaakt.
(Klebahn. Phytop. Zeitsch. Bnd. IV. 1932.

VIII.

De meening van sommige onderzoekers, dat Ustilago nuda in staat is, om ook kiemplantjes van gerst aan te tasten, is onjuist.

IX.

De actiestroom bij de spiercontractie is onafhankelijk van de chemische en energetische omzettingen, die bij de contractie optreden.

X.

Het feit, dat sommige Invertebraten hun ademhaling kunnen vermeerderen, maakt dat zij in staat zijn om wisselingen in het zoutgehalte van het uitwendig milieu te overleven.

XI.

Vele verschijnselen, die men aangeduid heeft als „knopmutaties", zijn door physiologische verschillen te verklaren.

XII.

Er zijn geen bezwaren om een herbarium, ook al bezit dit uitgebreide collecties authentieken, aan een Universiteit als onderwijsinstituut te verbinden.