

UT DESINT VIRES....

REDE

UITGESPROKEN IN VERBAND MET DE
AANVAARDING VAN HET AMBT VAN
LECTOR IN DE PLANTKUNDE AAN DE
LANDBOUWHOOGESCHOOL OP
WOENSDAG 4 DECEMBER 1946

DOOR

Dr CORNELIA A. REINDERS-GOUWENTAK



H. VEENMAN & ZONEN - WAGENINGEN

Mijne Heeren Voorzitter en Leden van het College van Herstel, mijne Heeren Hoogleraren, mijne Heeren Lectoren en Docenten, Dames en Heeren Doctoren en Ingenieurs, Dames en Heeren Assistenten, Ambtenaren en Beambten, Dames en Heeren Studenten en Gij allen, die deze plechtigheid met Uwe tegenwoordigheid vereert,

Zeer gewaardeerde Toehoorders,

Plantenphysiologische onderzoekingen zou men kunnen onderscheiden naar de diepte, tot welke zij trachten door te dringen. Wanneer men de sterkte bepaalt van de ademhaling, of de krachten wil kennen, die de waterbeweging in de plant veroorzaken, dan kan men veel bereiken met behulp van de gewone, van ouds gebruikelijke natuur- en scheikundige hulpmiddelen, en de physiologen hebben hiermede reeds heel wat verschijnselen geregistreerd of zelfs ontraadseld. Ook de biochemie, die ons in de laatste decennia een zooveel dieper inzicht heeft verschaft in het chemisme van gisting, ademhaling en nog meer, beperkt zich in wezen tot deze hulpmiddelen, hoewel zij ze op haar eigen wijze heeft weten toe te spitsen op de scheikundige processen in de levende cel. Maar bij al dit onderzoek stuit men tenslotte op denzelfden ondoordringbaren muur: het stoffelijke wezen der levende cel, dat grooter raadsel wordt, naarmate men er meer van te weten komt en dat den onderzoeker telkens weer noopt, zich den veel geciteerden versregel van OVIDIUS te herinneren: ut desint vires, tamen est laudanda voluntas.

Bij vraagstukken als deze is gewoonlijk de eenige mogelijkheid om te geraken tot het begin van een oplossing deze, dat men zich een model verzint en vervaardigt, dat misschien aanvankelijk slechts enkele, maar na herhaald toetsen en verbeteren, op den duur verscheidene van de werkingen en verschijnselen vertoont, welke aan het te verklaren object eigen zijn.

Wat nu de levende cel betreft kon men hiermede eerst ernstig beginnen, toen de colloïedchemie de allernoodzakelijkste hulpmiddelen, begrippen en bouwstoffen voor zulk een model had verschaft. Men dient van deze modellen tweërlei soort te onderscheiden.

In de eerste heeft men getracht de structuur van het binnenste plasma weer te geven, zooals in het oude schuim-model van BÜTSCHLI en het moderne, tot dusverre uitsluitend theoretisch behandelde

hechtpuntenmodel van FREY-WYSSLING. De andere pogen meer in het bijzonder de eigenschappen der grensvlakken van den protoplast te benaderen, zooals de (theoretische) lipoiëdmodellen van OVERTON, het ultrafiltermodel van RUHLAND met nog zoovele andere modellen, en, voorloopig ten slotte, de gelukkige synthese van vele dezer in het coacervaatmodel van BUNGENBERG DE JONG. De laatste groep van modellen dient in de eerste plaats om rekenschap te geven van de uiterst verschillende mate, waarin uiteenloopende, kunstmatig toegevoegde, niet vergiftige stoffen door de grenslagen van den protoplast worden doorgelaten. Sommige stoffen, zooals rietsuiker, dringen wel door de buitenste grenslaag heen in het plasma, maar niet of nauwelijks door de binnenste, zoodat zij niet in de vacuole geraken. Voor deze heet de protoplast intrabel. Andere, zooals glycerine en ureum, dringen meer of minder snel door tot in de vacuole; in dit geval noemt men den protoplast permeabel. De *permeabiliteit* is verreweg het gemakkelijkst te meten, en dan ook zeer uitvoerig onderzocht; het model van BUNGENBERG DE JONG heeft voornamelijk betrekking op de *intraïliteit* van het plasma-model.

Terwijl nu de plantenphysioloog aanvankelijk reeds zeer tevreden mocht zijn, telkens wanneer hij bij zijn objecten één enkel levensproces behoorlijk had nagespeurd, treedt in de laatste dertig jaren het streven op den voorgrond, de plant als één geheel te beschouwen in al haar levensuitingen. Steeds meer wordt men zich bewust, en met toenemenden nadruk wordt verkondigd, dat de plant meer is dan de som van haar deelen, de levenswerkzaamheid meer dan de algebraïsche som van een aantal naast elkaar verloopende processen. Vele oudere physiologen hebben dit evenzeer beseft, maar bij hen stond, uiteraard, de analyse in het blikpunt der belangstelling.

En wanneer men thans ook in de physiologie eenige eerste, wankele schreden vermag te zetten op den weg der synthese, waarvan men alleen hoopt, dat hij in verre toekomst moge leiden naar een volledig verstaan van het stoffelijke leven in al zijn uitingen en harmonieën, dan is dit te danken aan hen, die den moed, het inzicht en het geduld hadden om dat wonderlijk ingewikkelde verschijnsel nuchter analytisch te lijf te gaan.

Uit den aard der zaak moest door de beperkte analyse van nog zoo weinige processen dikwijls een spanning ontstaan tusschen de praktijk enerzijds, die altijd gedwongen is, te werken met de plant of het dier als levend geheel en dit geheel ook nog moet zien in zijn milieu, anderzijds het laboratorium; maar deze spanning werd minder, naarmate de physioloog, hier in den ruimsten zin genomen, verder kwam en tusschen beiden in staat, als verbindende schakel, de vorscher, die rechtstreeks voor de praktijk werkt. Hij zal steeds een groot aantal factoren tegelijk in zijn onderzoek moeten betrekken en al spoedig belanden op het vrije veld, waar de bascule heerscht in plaats van de milligrambalans, en waar praktijkervaring en kunstenaarsintuïtie

moeten helpen, wanneer de analyse voorshands nog te kort schiet.

Intusschen is, gelijk gezegd, ook de laboratoriumphysioloog zoo ver, dat hij de samenwerking van twee, meer of minder ver geanalyseerde processen gaat onderzoeken. Hij heeft dit tot op zekere hoogte altijd moeten doen, al was het alleen om gewaar te worden, hoe en in welke mate een bepaald proces, dat hij wenschte na te speuren, invloed ondergaat van andere, die er bij levende objecten onvermijdelijk doorheen spelen. Daarom wil ik hedenmiddag beginnen met een paar gevallen te memoreeren, waarin de physiologie stuit op twee processen, die elkanders werking doorkruisen, om daarna een enkel voorbeeld te bespreken, dat ons meer onmiddellijk plaatst voor het raadsel van het stoffelijke leven zelf.

Het zij mij dan allereerst vergund een oogenblik stil te staan bij den samenhang tusschen de photosynthese en de stikstofassimilatie.

De eencellige, zoowel als de meercellige planten, moeten uit hun milieu stikstof op kunnen nemen. Deze stikstof wordt in de plantencellen verwerkt tot ingewikkelde verbindingen, de eiwitten, van welke eiwitten wij overigens, evenals van de vermoedelijk lange reeks van tusschentrappen, langs welke zij gevormd worden, nog betrekkelijk weinig weten. De vorm echter van het uitgangspproduct kan een zeer eenvoudige en voor een en dezelfde plant een verschillende zijn; bepalen wij ons voor het oogenblik tot het nitraat als stikstofbron. De verwerking van het nitraat-ion geschiedt bij de eencelligen uiteraard in die eene cel. Voor gewone, hogere planten wordt algemeen aangenomen, dat deze nitraatverwerking weliswaar in alle levende cellen mogelijk is, maar dat zij niettemin voornamelijk plaats vindt in wortels en bladeren. Tevens staat wel vast, dat de nitraten hiertoe eerst worden gereduceerd tot ammoniak, en dat het ammoniak via eenige tusschenproducten wordt verwerkt tot aminozuren, tezamen met de koolhydraten, die door de koolzuurassimilatie worden geleverd. Uit, of met, deze aminozuren ontstaan dan verder de eiwitten, die deels dadelijk moeten dienen als bouwstenen van het protoplasma der nieuw te vormen cellen, deels ergens worden opgeslagen in den vorm van reserve-eiwit.

Door WARBURG en NEGELEIN is nu reeds een kwart eeuw geleden gevonden, dat bij het eencellige groenwiertje *Chlorella* zich dit geheele proces kan voltrekken zoowel in het donker als in het licht. Verloopt het in het donker, dan wordt er veel meer koolzuur afgegeven dan door de normale ademhaling alleen, waaruit WARBURG en NEGELEIN de conclusie trokken, dat de nitraatassimilatie, als proces, gekoppeld is aan de ademhaling. In het licht verwerkt *Chlorella* het nitraat ook; dan wordt er echter geen extra koolzuur afgegeven, maar wel een overgrootte hoeveelheid zuurstof. Het ligt voor de hand deze ongewoon groote productie van zuurstof in verband te brengen met het zoeoven genoemde extra koolzuur, dat in het donker ontstaat; men heeft slechts te onderstellen, dat deze laatste extra-koolzuurproductie ook

in het licht optreedt als gevolg van de nitraatverwerking en dat dit koolzuur onmiddellijk door de chloroplasten wordt geassimileerd, onder vrijmaking van een even groot volumen zuurstof. Maar deze onderstelling is onvoldoende: er wordt in het licht meer zuurstof afgegeven, dan overeenkomt met genoemde hoeveelheid extra koolzuur; er moet dus nog iets meer gebeuren dan alleen de verwerking van dat extra koolzuur door de thans tegelijkertijd plaats hebbende photosynthese. WARBURG en NEGELEIN verklaarden het verschijnsel door aan te nemen, dat het licht een toename der permeabiliteit voor nitraten veroorzaakte en dat hierdoor het geheele proces versneld verloopt.

Met dit onderzoek waren WARBURG en NEGELEIN hun tijd ver vooruit. Er is sinds 1920 veel gedaan op het gebied der stikstofassimilatie, maar deze zijde van het probleem werd buiten beschouwing gelaten, totdat, nu enkele jaren geleden, een Zweedsch onderzoeker, BURSTRÖM, dit vraagpunt opnieuw ter hand heeft genomen. Hij vond bij tarwe, dat de nitraatverwerking verschillend verloopt, al naar zij geschiedt in de wortels of in de bladeren. Terwijl in de wortels der tarwe de stikstofassimilatie, evenals bij *Chlorella*, in het donker plaats heeft, is het voor dezelfde verwerking in het blad noodig, dat dit blad licht ontvangt. Dat bij bladeren de stikstofassimilatie in het donker stilstaat, is niet een gevolg van eventueel gebrek aan koolstofverbindingen, want ook indien er voldoende koolhydraten aanwezig zijn, worden er in het blad, zonder licht, geen stikstofassimilaten gevormd. Maar volgens BURSTRÖM kunnen de bladeren ook in het licht ter binding aan de stikstof gaen koolhydraten gebruiken, die reeds als zoodanig gereed voorhanden zijn; zij zouden de koolhydraten hiertoe alleen kunnen benutten, terwijl deze bezig zijn gevormd te worden bij de photosynthese.

Hij kwam hiertoe als volgt. Wanneer hij bladeren met voldoende eigen koolhydraten in het licht plaatste, maar in practisch koolzuurvrije lucht, was de stikstofassimilatie gering. De plant beschikt dan slechts over een weinig koolzuur, dat door de eigen ademhaling ontstaat, en nu bleek de stikstofassimilatie juist zoo groot, als overeenkomt met de hoeveelheid koolhydraten, die ter beschikking komt, doordat het door de ademhaling geleverde koolzuur verwerkt wordt bij de photosynthese. Was daarentegen het koolzuurgehalte van de lucht normaal, dan had er een veel sterkere vorming van stikstofassimilaten plaats. Hieruit besloot BURSTRÖM dat niet de eindproducten, doch slechts tusschenproducten of tusschenfasen der photosynthese bij de stikstofassimilatie der bladeren in het licht als koolstofbron kunnen dienen.

De hoeveelheid materiaal, welke de photosynthese hiervoor af moet staan, is rekenkundig zeer eenvoudig te bepalen door de hoeveelheid opgenomen koolzuur te vergelijken met de hoeveelheid koolhydraten — bij de tarwe in hoofdzaak suikers — die er na een bepaalden assi-

milatietijd teruggevonden wordt. Het tekort, dat er aan suikeropbrengst valt te constateeren, is de hoeveelheid, die er voor de stikstofassimilatie gebruikt is, een en ander natuurlijk met inachtneming van de door alles voortdurend heenspelende ademhaling. De groote moeilijkheden, die hierbij methodisch te overwinnen vallen, moet ik hier geheel buiten beschouwing laten en bovendien zal bevestiging door verdere experimenten afgewacht dienen te worden. Voorloopig volgt echter uit dit onderzoek niet alleen, dat de stikstofassimilatie in het tarweblad afhankelijk is van het licht, maar tevens, dat zij onverbrekelijk is gekoppeld aan een deel der koolzuurassimilatie. Op zichzelf komt deze ontwikkeling geenszins onverwacht.

Een tweede voorbeeld betreft den samenhang van fotosynthese, licht en ademhaling.

De ademhaling is het proces, waarbij de arbeid, welke uit de zonne-energie door middel van de groene bladkleurstof, het chlorophyl, gewonnen en vastgelegd was, weder vrijkomt en ter beschikking gesteld wordt van de plant. Zij heeft voortdurend in alle levende cellen plaats, bij licht zoowel als in het donker. Terwijl bij de fotosynthese koolzuur wordt opgenomen en zuurstof afgegeven, gebeurt bij de ademhaling het omgekeerde. Daar in het licht beide processen tegelijk plaats vinden, zal, of er koolzuur of zuurstof afgegeven wordt, afhangen van de omstandigheid, welke van de twee processen overheerscht. In het algemeen zal dit in het licht de koolzuurassimilatie zijn en zal dus de zuurstofhoeveelheid van het milieu toenemen.

Om een juist beeld te verkrijgen van de assimilatie, zal men rekening moeten houden met deze gaswisseling ten gevolge van de ademhaling. Men doet dit gewoonlijk door de grootte van de ademhaling te bepalen, terwijl de assimilatie stilstaat, dus in het donker. Met de zoo verkregen gegevens brengt men dan een correctie aan in de resultaten van de proefnemingen in het licht. Hierbij gaat men dus uit van de onderstelling, dat de ademhalingsintensiteit in het licht en in het donker, ook bij gelijktijdig optreden van de fotosynthese, onveranderlijk dezelfde blijft. Is dit het geval, dan is de correctie zeer eenvoudig. Indien echter de ademhaling in het licht plotseling zou stijgen, om in het donker onmiddellijk op het oude bedrag terug te zinken, m.a.w., als de ademhaling in het licht gedeeltelijk een photochemisch proces is, wordt de correctie moeilijker. In de laatste jaren is dit vraagstuk herhaaldelijk onder oogen gezien.

Een eventueele stijging van de ademhaling in het licht is gemakkelijk te constateeren, indien de koolzuurassimilatie zoolang uitgeschakeld wordt, en iets moeilijker, door een der beide processen te remmen. Dit kan door gebruik te maken van de vondst van WARBURG, en na hem, van anderen, dat bepaalde vergiften reversibel een der beide processen sterker remmen dan het andere, resp. het geheel stopzetten.

Een vergif, hetwelk de fotosynthese volkomen stopzet, vonden SHIBATA en YAKUSHIJI in het hydroxylamine. Met behulp van dit

vergif bestudeerde GAFFRON de ademhaling in het licht en in het donker, en vond, dat er inderdaad geen verschil bestaat tusschen beide waarden. Niet tevreden met dit resultaat, omdat altoos de mogelijkheid bestaat, dat er toch nog een weinig fotosynthese plaats vindt, heeft GAFFRON het vraagstuk ook bestudeerd door de ademhaling te remmen, terwijl de fotosynthese ongestoord doorging. Hij gebruikte hiertoe blauwzuur.

Dit is een vergif, dat zoowel fotosynthese als ademhaling remt. In de meeste gevallen remt het de fotosynthese meer dan de ademhaling. Men heeft echter van *Scenedesmus*, een klein eencellig groenwier, een stam gevonden, waar, bij gebruik van geringe concentratie, het omgekeerde het geval is. Door het vergelijken van een aantal proefnemingen in het licht, waarin de ademhaling door gebruik van een telkens hoogere concentratie van blauwzuur steeds sterker geremd werd, verkreeg GAFFRON gegevens over de gaswisseling bij ongeremde fotosynthese. Door hetzelfde te doen in het donker verkreeg hij dergelijke zonder fotosynthese. Uit het constante verschil, dat er bij dezelfde concentratie tusschen de licht- en donker-proefneming gevonden werd, besloot GAFFRON dat er geen zogenaamde photo-respiratie bestaat.

Omtrent den aard van de remming der genoemde processen door blauwzuur verschafte ons de biochemie reeds eenig inzicht, waarin wij ons echter niet zullen verdiepen. Liever wil ik Uw aandacht vragen voor een verschijnsel, dat voor ons gevoel nog nauwer gebonden is aan het stoffelijk bedrijf van het leven zelf: den groei en de differentiatie.

Op de grens van hout en bast ligt bij een boom een laag van cellen, het cambium, die den diktegroei van den boom verzorgt. Telkens opnieuw in het voorjaar gaan de cambiumcellen zich deelen, en zetten een meer of minder dikke houtlaag af rondom tegen den bestaanden houtcilinder. Aan het einde van het groeiseizoen staakt het cambium langzamerhand zijn werking en gaat de winterrust in. Gewoonlijk worden de vaten en sommige andere elementen van het hout nauwer, naarmate zij later in het seizoen ontstaan, zoodat het voorjaarshout geleidelijk overgaat in het zomerhout; het nieuwe voorjaarshout, dat in de volgende lente wordt afgezet tegen het oude zomerhout, vormt met dit laatste echter een scherpe grens, de jaargrens.

Waardoor wordt nu het cambium na de winterrust weer tot werken aangezet?

Reeds op het eind van de vorige eeuw bestond het vermoeden, dat dit zou geschieden door een of andere stof, een „hormoon” zou men thans zeggen. Na eenige aanwijzingen van ouderen datum werd deze onderstelling tien jaar geleden bevestigd, doordat het gelukte om door het toedienen van een extract van juist uitbottende knoppen het cambium tot houtvorming te brengen. Een der kunstmatig bereide groeistoffen, het bekende heteroauxine, chemisch identiek met

β -indolylazijnzuur, gaf dezelfde verschijnselen, en zoo lag het voor de hand om de onbekende stof uit de knoppen identiek te stellen met de natuurlijke groeistof van de plant, het auxine.

Bij de eerste onderzoekingen met het heteroauxine bij boomen bleek, dat het cambium hierdoor slechts tot op enkele centimeters afstand van de plek van toediening hout maakte, maar nimmer over de geheele lengte van den tak. Toch zou dit het geval moeten zijn, als men aan de groeistof de rol van hormoon bij de cambiumwerking wil toekennen. Verder onderzoek bracht nu aan het licht, dat niet de groeistof alleen bepaalt of er hout gevormd zal worden, maar dat de toestand waarin de tak verkeert, hierbij een even belangrijke rol speelt. Het bleek nl., *dat het cambium, om te kunnen werken, uit de winter-rust moet zijn*. Zooals dikwijls in het leven en in het wetenschappelijk onderzoek, kwam dit feit aan den dag door een toevallige vondst, en wel aldus:

Uiteraard moet het onderzoek geheel verricht worden tijdens de winterrust. Dan alleen is het auxine, de natuurlijke groeistof, hetzij afwezig, hetzij op dusdanige wijze gebonden, dat het geen invloed heeft. Kort nadat de tak uit de rust is gekomen, wordt in de natuur door auxine het cambium tot nieuwe houtvorming aangezet, zoodat toevoeging van kunstmatige auxine alsdan geen zin meer heeft.

Het oogenblik nu, waarop de rust van zelf verbroken wordt, hangt af van den aard van den boom, van zijn normalen tijd van uitloopen, van den anatomischen bouw van zijn hout en van uitwendige omstandigheden, in de eerste plaats de temperatuur. Een toevallig treffen van het oogenblik, waarop wel de tak uit den rusttoestand, maar het auxine uit de knoppen nog juist niet aangekomen is, deed in het experiment hout over de geheele lengte der takken ontstaan onder invloed van kunstmatig toegediende heteroauxine.

Sindsdien hebben wij het zelf in de hand om door toepassing van vervroegingsmiddelen, gevolgd door toediening van groeistof, op vrijwel elk tijdstip van den winter het cambium hout te doen vormen. De aanwezigheid van de jaargrens geeft de mogelijkheid, scherp te onderscheiden wat nieuw en wat reeds tevoren aanwezig hout is.

Deze oplossing stelt ons, zooals altijd, voor tenminste twee nieuwe vragen, en wel deze. Welke stoffelijke verandering brengt het heteroauxine teweeg in de cambiumcellen, en hoe worden zij hierdoor aangezet tot nieuwe werkzaamheid? En welke materiële wijziging is oorzaak, dat in de zgn. rust de groeistof weinig, na de rust echter over grooten afstand werkt? Verder blijft er nog steeds de oude vraag: waarin bestaat die rusttoestand, en op welke wijze laat zij zich verbreken door blauwzuurgas, door aether en tal van andere vervroegingsmiddelen waarover de tuinbouw beschikt?

Door VELDSTRA wordt een onderstelling geopperd hoe men zich de werking van een vervroegingsmiddel, zooals het aethyl-eenchlorhydrine, dat ook voor het juist besproken onderzoek gebruikt is,

voorstellen kan. VELDSTRA neemt aan, dat deze stoffen een openend effect hebben op het protoplasma, wanneer dit tevoren door een te groote overmaat van groeistof dichtgetrokken was.

Dat in de plant aethyleenchloorhydrine zal voorkomen, is niet zeer waarschijnlijk. Het feit, dat het mogelijk is, de winterrust te verbreken met zoo vele en zoo uiteenlopende middelen, maakt, dat deze mogelijkheid weinig aanwijzing geeft omtrent het mechanisme van het natuurlijke ontwaken. Dat daarentegen het verbreken van de winterrust veroorzaakt zal worden door een stof met analoge werking, is zeer verleidelijk als werkhypothese en de ervaringen, die men op andere, verwante gebieden in deze richting heeft opgedaan, maken de verleiding te grooter. Ik denk hierbij aan de bloeivormende stof, het florigeen van CAJLACHJAN, en aan de stoffen die blijkens het onderzoek van VAN HERK, een rol spelen bij den bloei van de Aracee *Saurumatum*, het aperiogeen en het calorigeen, die weliswaar nog niet afgezonderd zijn, maar waarvan het bestaan met aan zekerheid grenzende waarschijnlijkheid is aangetoond.

Heeft het onderzoek naar de houtvorming van het cambium ons naast eenig dieper inzicht ook nieuwe problemen voorgelegd, hetzelfde geldt, zooals overal, van het vraagstuk der wortelvorming bij stekken en dergelijke.

Zooals bekend, worden planten, waarvan men de eigenschappen uit schoonheids- of nuttigheidsoverwegingen wil overbrengen op de nakomelingschap, door middel van stekken, zgn. vegetatief, voortgeplant. Hun wortelvorming kan men door toepassing van een groeistofbehandeling belangrijk verbeteren en bespoedigen. Dit is een voor de practijk belangrijke vondst gebleken: stekken, die moeilijk aanslaan uit zichzelf, kunnen nu binnen veel korteren tijd tot beworteling gebracht worden, zoodat het percentage, dat anders door weggroten verloren gaat, belangrijk daalt.

Voor den theoreticus, die weten wil, hoe de groeistof haar werking uitoefent, is de zaak hiermede niet ten einde, maar ook de practijk is niet voldaan. Zij wenscht van het groeistofonderzoek het resultaat, dat elke gewenschte plant stekbaar zal blijken, en dit is tot nog toe een illusie gebleven. Plantenmateriaal, dat niet zelf, al is het nog zoo'n gering, stekvermogen bezit, laat zich ook door groeistof niet tot wortelvorming dwingen. Een gelijktijdig toedienen van stoffen als vitamine B, biotine of een andere stof, die bij wel stekbaar materiaal de werking van groeistof versterkt, blijft hier ook zonder gevolg.

Een even vreemd, haast nog vreemder feit, dan het bestaan van onstekbare planten, is het minder worden tot geheel verdwijnen van het wortelvormend vermogen bij toenemenden leeftijd. Dit verschijnsel is gevonden bij eenige houtige gewassen. Sommige boomen, zooals *Fraxinus alba*, zijn in hun jeugd stekbaar, doch op ouderen leeftijd willen zelfs de jongere takken niet meer wortelen, ook niet met groeistof.

Al deze gevallen bewijzen, dat groeistof niet de eenige voorwaarde is, waaraan voor het wortelen van stekken voldaan moet zijn. Een andere vondst, waaraan lang niet die aandacht is geschonken, welke verdiend was, wijst al evenzeer in deze richting.

Toen het wortelvormingsvraagstuk nog maar juist was aangesneden, heeft BOUILLENNE er reeds op gewezen, dat groeistof slechts het proces van het optreden der wortels versnelt, maar dat zij geen invloed heeft op het totale aantal, dat aan de stekken ontstaat. Dit, door later onderzoek bevestigde, feit beteekent, dat men, bij voldoende geduld, uiteindelijk aan onbehandelde stekken evenveel wortels zal zien ontstaan als aan die welke met groeistof behandeld zijn.

Wij staan nu voor een nieuw probleem. Het wortelvormend vermogen wordt niet van buiten af aangebracht, doch ligt in de plant zelf. Het ligt voor de hand aan te nemen, dat er naast de werking van groeistof, op welke werking ik aanstonds terugkom, nog andere stof of stoffen van beslissenden invloed zijn.

Over den aard van deze stoffen tasten wij nog in het duister. Wij beschikken slechts over een tweetal hypothesen en aanwijzingen, welke die hypothesen steunen. De oudste hypothese, ongeveer tien jaar geleden opgesteld door WENT, neemt aan het bestaan van een bijzondere wortelvormende stof, het rhizocaline. Deze stof zou door het groeihormoon, dat zelf daarheen vervoerd wordt, op de een of andere wijze naar het basale einde van de stek geleid worden. Voor die gevallen, waarin geen wortelvorming plaats vindt, moet men dan aannemen, dat er van het begin af geen rhizocaline aanwezig was, of dat het door onbekende oorzaak verdwenen is.

Een tweede onderstelling is kortelings door VAN OVERBEEK en medewerkers geopperd. Daar het hun gelukte een nauwelijks stekbare *Hibiscus*-variëteit te doen aanslaan door, behalve groeistof, ook bepaalde sukers en stikstofverbindingen toe te dienen, achten zij het mogelijk, dat een grondige kennis van den aard der voor elk afzonderlijk geval benodigde voedingsstoffen, betere resultaten bij zoogenaamd onstekbaar materiaal op zal kunnen leveren. Een aprioristische aanneme van een stof als rhizocaline, houden zij niet voor noodzakelijk.

Aangaande de fysische en chemische werkingen, waardoor de groeistoffen hun invloed op de wortelvorming en dergelijke oefenen, is ons nog zeer weinig bekend.

Het is de verdienste van THIMANN c.s. de chemische structuur van een groot aantal groeistoffen te hebben onderzocht en hun gemeenschappelijke kenmerken te hebben opgespoord. Door een verdere analyse van hun gegevens komt VELDSTRA tot de conclusie, dat groeistoffen hun werking uitoefenen aan het buitengrensvlak van de protoplasmamembraan. Het aantal dubbele bindingen in het ringsysteem bepaalt de mate van adsorptie van de groeistof aan de grenslaag, terwijl de eigenlijke fysiologische werking uitgeoefend wordt door de carboxylgroep of een andere zuurgroep in de zijketen.

Volgens KONINGSBERGER zou de eigenlijke functie kunnen bestaan in het teweegbrengen van veranderingen in de elasticiteit en hiermede in de permeabiliteit van het protoplasma. Bij gunstige werking denkt hij zich de permeabiliteit vergroot en dit zou, volgens VELDSTRA, in de eerste plaats ten goede komen aan de voorziening met suikers, waarvoor het protoplasma zoo weinig permeabel is.

Tegenover deze physico-chemische opvatting staat de zuiver chemische van de Amerikaansche onderzoekers, COMMONER, THIMANN, SKOOG c.s., die de groeistof opvatten als het coënzym van een ademhalingsferment. Tot deze onderstelling komen zij door de waarneming dat groeistof, mits er een geschikt ademhalingssubstraat aanwezig is, de ademhalingsintensiteit versterkt. Door toevoeging van een stof welke die coënzymwerking verhindert, kan de groei tot stilstand gebracht worden; in dat geval wordt ook de ademhaling geremd, doch slechts voor 10 %. De groeistof zou dus den groei geheel, doch de ademhaling slechts voor een gedeelte beheerschen.

Deze feiten zijn uitermate belangwekkend; de gegeven verklaring ontmoet echter naar ons huidig inzicht bedenking. Een dergelijk coënzym moet gemakkelijk waterstofatomen kunnen opnemen en weer afsplitsen. VELDSTRA vond nu in de laatste jaren, zonder met het werk der Amerikanen bekend te kunnen zijn, dat het juist een kenmerk van de groeistoffen is, zich niet eenvoudig te laten reduceeren en weer oxydeeren. De feiten echter, waaruit de Amerikaansche hypothese is afgeleid, passen goed in het raam van de Nederlandsche zienswijze, die de groeistofwerking tracht toe te schrijven aan een verandering in de colloïedchemische structuur van de buitenste protoplasmalaag. Dat door aanwezigheid van groeistof de ademhaling wordt versterkt, zou bij deze laatste opvatting niet het gevolg zijn van de binding der auxine met een eiwitdrager tot een ademenzym, maar, meer indirect, van de toename van den groei, die immers altijd gepaard gaat met een intensiever ademhaling.

Intusschen is dit slechts een zeer voorloopige onderstelling, die nog maar juist den naam van werkhypothese verdient. Zoo rijst bijvoorbeeld de vraag, of bij den onderstelden invloed van de groeistof op de buitenlaag van het plasma niet de *intrabiliteit* van het plasma meer in het geding komt dan de *permeabiliteit*. En deze intrabiliteit van het plasma is voor suikers zeker niet bepaald gering te noemen.

Voorshands zien wij weinig wegen, die ons verder kunnen brengen. Bedenken wij echter, dat de vragen, welke ons zoeven bezighielden, betrekking hebben enerzijds op den groei, anderzijds op de differentiatie van plantenweefsel, dan ligt er misschien een belofte in een der jongste werkmethode van de plantenphysiologie, de weefselcultuur.

Reeds in 1839 opperde SCHWANN de gedachte, dat elke cel, ook van de hoogste organismen, in wezen gelijk is aan iedere andere, en een eigen bestaan zou kunnen leiden. Over proefondervindelijke gegevens hieromtrent beschikte hij niet. Veertig jaar later bewees

VÖCHTING door zijn regeneratieproeven aan stekken, dat er inderdaad zeer veel mogelijkheden in een cel aanwezig zijn, ook al komen zij in het normale leven niet tot uiting. Zoo hangt het slechts af van de ligging ten opzichte van de sneevlakte, of een groep cellen knoppen maakt of wortels.

Spoedig bleek, dat het regeneratievermogen niet onbeperkt is. Indien de stekjes te klein worden genomen, kleiner dan een paar centimeter, groeide er geen nieuwe plant uit op. De gedachte dat elke cel alles moet kunnen leveren, mits men de voedingsvoorwaarden maar voldoende kent, werd echter nimmer losgelaten en gaf, sinds het begin van deze eeuw, aanleiding tot het onderzoek, dat wij kennen onder den naam van weefselcultuur, waaronder men verstaat: het voortkweken van kleine stukjes weefsel, in steriele voedingsbodems, buiten het organisme, waaraan zij werden ontnomen. Dergelijke culturen gelukten het eerst en het best bij dierlijke weefsels, doordat deze zich laten kweken in bloedplasma, een natuurlijk voedingsmilieu, waarin alle noodzakelijke voedingsstoffen van te voren aanwezig zijn. Een plantensap daarentegen is niet alleen een verre van volledig voedingsmilieu, maar zelfs steeds vergiftig gebleken; derhalve moet voor de cultuur van plantaardige weefsels een synthetisch milieu bereid worden. Deze cultuur stond dus voor de taak, eerst te zoeken naar de geschikte organische en anorganische voedingsstoffen, met inbegrip van vitamines en hormonen.

Ondanks deze moeilijkheden is men op het oogenblik al zoover, dat men practisch onbeperkt kleine stukjes wortel, het uitgangsubject van ROBBINS en van WHITE, of stukjes cambiumweefsel, het voornaamste studie-object van GAUTHERET, voort kan kweken. Evenals bij bacteriën en schimmels, is hierbij een geregeld overenten der culturen noodzakelijk gebleken.

Tot dusverre is het resultaat niet veel anders, dan dat een orgaan of een weefsel, waarvan uitgegaan was, wel sterk groeit, maar slechts het eigen weefsel voortbrengt en vaak zelfs dat niet. Een stukje wortel geeft wortel, een stukje cambiumweefsel levert slechts een groote hoeveelheid onregelmatig callus.

Uiteraard zou men gaarne in staat zijn, door toevoeging van, liefst goed bekende, stoffen, of hoe dan ook, in deze overwegend homogene celmassa naar eigen believen gedifferentieerde weefsels te doen ontstaan. Zoover is men nog lang niet, maar toch is de gedachte minder wild fantastisch, dan zij schijnt; wij weten immers vrijwel zeker, dat de natuur zelve ook werkt met zulke determineerende stoffen, waarbij men wederom gelieve te denken aan het bloeihormoon, of de bloeihormonen, en nog verder: aan de zgn. genenstoffen waarmede de celkern de ontwikkeling en de differentiatie richt en regelt van de groeiende cel, ja, van het geheele hogere plantenlichaam. Voorloopig valt er slechts eenig succes te boeken, dat veel te groot is om er in dit opzicht iets aan te hebben. Zoo verkreeg GAUTHERET in een onge-

differentieerde weefselcultuur de vorming van wortels door toevoeging van een weinig heteroauxine, en dit gaat ons veel te ver om het verschijnsel reeds thans te kunnen analyseeren. Misschien liggen er betere perspectieven in zijn vondst, dat het wortelvormend vermogen bij lang voortgezette cultuur te loor gaat.

Niet gunstiger ligt een ander geval, dat WHITE heeft gepubliceerd in 1939. Twee culturen van ongedifferentieerd weefsel van *Nicotiana* werden gedurende tien weken gehouden op een halfvast medium, zoodat zij ruimschoots voorzien waren van vrije lucht. Daarna volgden tien weken, waarin de eene onder dezelfde omstandigheden verder kon groeien; deze cultuur bleef niets dan ongedifferentieerd weefsel opleveren. De andere echter was na de eerste tien weken overgebracht in een milieu van overigens dezelfde samenstelling, maar vloeibaar door weglating van den agar; hier was dus het weefsel door de cultuurvloeistof van de lucht afgesloten. Deze tweede kweek nu vertoonde, na de tweede tien weken, een verregaande differentiatie; zij vormde stengels, groeipunten en blaadjes. Het spreekt vanzelf dat WHITE de oorzaak zocht in de verminderde zuurstofvoorziening, maar hij schijnt deze suggestie in latere jaren niet te hebben getoetst. Dit zou bijvoorbeeld mogelijk zijn geweest door een reeks van oppervlaktekweekjes uit te voeren in een stroom stikstof, waaraan, zoo noodig, verschillende hoeveelheden zuurstof zouden zijn toegevoegd; eveneens door culturen aan te leggen onder zeer verminderden luchtdruk.

Kort tevoren, in 1938, had RUHLAND de meening uitgesproken, dat de differentiatie ook in meristemen onder anaërobe omstandigheden zou plaats vinden. Nu is het bekend, dat bij anoxydatieve ademhalingen zich stoffen ophoopen in de weefsels, die bij volledige, oxydatieve, ademhaling snel worden gedehydrogeneerd tot koolzuur en water; het is volstrekt niet ondenkbaar dat er zelfs andere tusschenproducten bij worden gevormd en dat er onder al deze stoffen zich een of meer zouden bevinden, die de differentieeringsapparatuur der meristecellen in gang zetten. Ook deze gedachte is te toetsen, maar dit eischt alweer een reeks van zeer tijdroovende experimenten.

Om echter het differentiatieprobleem dichter bij de oplossing te brengen, zal het streven zich zoodra mogelijk moeten richten op het vinden, niet alleen van de stoffen, of invloeden, welke de verschillende organen doen ontstaan, doch op het ontdekken van die, welke de verschillende weefsels te voorschijn roepen. Een reeks van vragen ligt gereed. Hoe komt het, om maar één voorbeeld te noemen, dat precies gelijke primordia, afgedeeld van eenzelfde cambiumvezel, uitgroeien tot zoo verschillende elementen als een vaatlid, of een libriformvezel of een tracheïde, of dat zij zich verdeelen tot een houtparenchymvezel of zich differentieëren tot een der veelsoortige elementen in den bast, en dat alles op zoodanige vaste en geordende wijze, dat er bij dezelfde boomsoort steeds weer hetzelfde patroon optreedt?

Het zal nog langen tijd duren, voordat wij — indien ooit — zullen weten en overzien op welke wijze de plant er stoffelijk in slaagt, in haar levensuitingen te zijn: een volmaakte symphonie van door haarzelf opgebouwde, en tegelijkertijd bespeelde en gedirigeerde instrumenten.

Mijne Heeren Voorzitter en Leden van het College van Herstel,

Gij hebt gemeend, door mij voor te dragen voor het ambt, dat ik heden officiëel aanvaard, de beste oplossing te vinden voor Uw streven, de eenheid in het onderwijs in de Algemeene Plantkunde te bewaren, nu de taak voor den hoogleeraar alleen te veelomvattend is geworden. Ik hoop Uw vertrouwen niet al te zeer te beschamen.

Mijne Heeren Hoogleeraren, Lectoren en Docenten,

Nooit heb ik in de jaren, die ik reeds in Wageningen ben, vergeefs mij tot U gewend, wanneer ik Uw kennis of Uw hulpmiddelen noodig had. Dit wekt bij mij het vertrouwen, dat Gij mij ook thans Uw steun zult blijven verleen. Gij kunt ervan verzekerd zijn, dat ik zal trachten, om een beeld uit eigen vak te gebruiken, onze symbiose geen mijnerzijds parasitaire te doen zijn, doch een mutualistische.

Hooggeleerde Reinders,

Vier woorden wil ik tot U zeggen: *Γηρόσω διδασκόμενος*, door U.

Hooggeleerde Weevers,

Wanneer ik op dit oogenblik terugdenk aan mijn studietijd, is dit, zonder mijn overige leermeesters te kort te willen doen, in de eerste plaats met groote dankbaarheid jegens U. De mensch wordt niet hetgeen hij is door karakter en aanleg alleen; ook zijn leermeesters hebben op zijn vorming grooten invloed. Zoo is het mede Uw werk, wanneer ik mijn taak naar behooren heb vervuld en zal blijven vervullen.

Zeër Geachte Doctor Venema,

Zeër erkentelijk ben ik U, dat Gij dadelijk bereid waart een klein gedeelte van Uw pas herstelde kassen voorloopig af te staan aan ons laboratorium, zoodat wij althans het allernoodzakelijkste kunnen kweken. Ik besef echter zeer wel, dat Gij binnenkort alle ruimte zelf noodig zult hebben. In het belang van het onderwijs en het onderzoek van ons laboratorium hoop ik, dat wij dan weer een eigen kweekkas zullen bezitten ter vervanging van die, welke in het laatste oorlogsjaar in den tuin van het Hoofdgebouw verloren is gegaan.

Geachte Heeren Barend en Johan Smit,

Veel heb ik in de afgelopen jaren van U verlangd; onvermoeid hebt Gij altijd op Uw post gestaan, hoe overstelpend de werkzaamheden soms waren. Ik heb reeds ondervonden, dat Gij daarin niet

veranderd zijt met het klimmen der jaren, noch door de ramp die ook aan ons laboratorium niet is voorbijgegaan.

Geachte Heeren Kreuzen en Freriks,

De tijden, die achter ons liggen, hebben ons wel geleerd, hoe moeilijk de verhouding van gast tot gastheer soms zijn kan, ook al is zij tijdelijk. En ons laboratorium is zelfs blijvend „geëvacueerd” naar Uw domein; niettemin hebt Gij de rol van gastheer, door den vorigen Directeur van het Arboretum in feite op U overgedragen, nu reeds ruim twaalf jaren op ideale wijze vervuld.

Dames en Heeren Studenten,

Gij kunt reeds gemerkt hebben, dat er door mijn aanstelling in wezen niet veel veranderd is aan ons laboratorium. De gang van het onderwijs blijft dezelfde en mijn streven is er op gericht, U van de splitsing zoo weinig mogelijk bezwaren te doen ondervinden. Mij is het een vreugde mede te kunnen werken om U te doen bereiken het doel van Uw academische opleiding, hetwelk ik nooit treffender heb zien uitgebeeld dan in de woorden, gegrift boven den ingang van de school, waar ik mijn eerste hooger onderwijs ontving:

ARTE PROBUS, PROBITATE PIUS, PIETATE BEATUS,
UT VERE FIAS, HAEC SCHOLA CULTA DABIT.

(Rechtschapen van karakter en bekwaam in de wetenschap,
in Uw bekwaamheid toegewijd, door Uw toewijding gelukkig,
Opdat Gij dit wezenlijk worden moogt,
wil deze school U onderricht geven).

Ik heb gezegd.