

Inleiding in het groeistofvraagstuk,

door

Dr C. A. REINDERS-GOUWENTAK.

Voordracht, gehouden tijdens den vacatiecursus der Landbouwschool te Wageningen op 28—30 Augustus 1942.

Het groeistofonderzoek, waarbij men geneigd is zich aanstonds te concentreren op de hogere planten, is in feite aangevangen bij lagere organismen en wel bij gist. In het midden van de vorige eeuw voerden *Liebig* en *Pasteur* een strijd om de vraag, of voor groei van gist een oplossing van suikers en minerale zouten voldoende was, zooals *Pasteur* meende. De strijd bleef onbeslist tot in 1901 *Wildiers* aantoonde, dat men met weinig gistcellen geen groei kreeg in een dergelijke oplossing, maar dat, wanneer men veel gistcellen toevoegde, er een goede groei optrad; hetzelfde effect verkreeg hij ook, wanneer hij weinig gistcellen nam, maar aan de cultuurvloeistof een spoorje gistextract toevoegde. Er gaat dus van gistextract een groeibevorderende werking uit. De stoffen, die daarvoor verantwoordelijk zijn, vat men samen onder den naam bios. Later is gebleken, dat de biosstoffen niet alleen noodig zijn voor den groei van gist, maar ook voor dien van andere schimmels.

In de laatste helft van de vorige eeuw is men, met name *Sachs*, ook het bestaan gaan vermoeden van stoffen, die den groei van hogere planten zouden regelen. Aanwijzingen voor de juistheid van deze hypothese kreeg men tusschen de jaren 1910 en 1915 door het werk van *Påal* en van *Boysen Jensen*. Zij toonden aan, dat er ook bij den groei van hogere planten en wel speciaal den strekkingsgroei, sprake is van een stoffelijken invloed. Wanneer zij van een nog niet doorgebroken en dus nog groeiende kiemscheede van haverplantjes den top afsneden, bleek de groei op te houden. Werd de top er weer opgezet, dan werd de groei hervat; dit gebeurde ook, wanneer er tusschen den afgesneden top en het gedecapiteerde deel van het coleoptiel een lapje gaas werd gebracht, echter niet, wanneer er een ondoorlaatbaar iets als een plaatje mica tusschen geplaatst werd. Er komt dus uit het topje een stof, zonder welke er geen groei plaats vindt. Zekerheid hieromtrent kreeg men, toen het in 1926 aan *F. W. Went* gelukte deze groeistof op te vangen in agar-agar blokjes en vooral toen een paar jaar later de stof door *Kögl* en medewerkers kristallijn verkregen werd. Zij kreeg toen den naam auxine.

In dienzelfden tijd werd deels in Amerika door *Lash Miller* en medewerkers, deels in Utrecht door *Kögl* en leerlingen de bios geanalyseerd. Wat men onder bios had samengevat bleek te bestaan uit eenige factoren, waarover aanstonds meer. Deze biosfactoren werden door de verschillende onderzoekers met verschillende namen aangeduid, hetgeen het overzicht niet ten goede kwam.

Sinds 1935, het jaar, waarin ontdekt werd, dat het β -indolylazijnzuur (in de groeistofliteratuur als heteroauxine bekend) eveneens groeiregelend kon optreden, begon de groote vlucht van het groeistofonderzoek bij hogere planten, het auxine-onderzoek, en nam het aantal publicaties zoo geweldig toe, dat het ook voor specialisten onmogelijk werd om nog van alles aan de bron kennis te nemen. Dit maakte, dat men langs elkander heen ging

werken en dat overzicht en eenheid begonnen te ontbreken. Het was dan ook een gelukkige gedachte van de International Union of Biological Sciences and International Institute of Intellectual Cooperation om leiders van erkende centra van groeistofonderzoek uit te noodigen op gezette tijden bijeen te komen om van gedachten te wisselen en hun resoluties te publiceeren. De 1e conferentie heeft plaats gehad in October 1937 te Parijs, waar aanwezig waren de Nederlandsche hoogleeraren *Kögl* en *Koningsberger*, en verder vertegenwoordigers uit vele andere Europeesche landen. De 2e conferentie, welke in 1939 te Kopenhagen zou hebben plaats gehad, moest wgens de tijdsomstandigheden worden uitgesteld.

Het belangrijkste resultaat van de bespreking te Parijs is wel geweest een heldere classificatie der groeistoffen, welke hieronder volgt en welke nog steeds in groote trekken juist is.

A. Auxine groep.

1. Phytohormonen:

auxine a

auxine b

auxine a-lacton

heteroauxine? *β-indolylglycine*.

2. stoffen met analoge werking.

B. Biosgroep.

1. Phytohormonen:

biotine

aneurine

oestron

factor Z.

2. specifieke voedingsstoffen:

mesoinosiet

β -alanine

l-leucine

pyrodruivenzuur

glyconzuur.

Zeer schetsmatig kunnen wij zeggen, dat de biosgroep de stoffen omvat, welke den groei van lagere organismen (bacteriën en schimmels o.a. gist) regelen en dat de stoffen uit de auxinegroep regelend optreden bij den groei van hoogere planten. In den loop van ons betoog zullen wij in deze formulering correcties zien optreden.

Zooals reeds gezegd, bleek de bios uit een aantal stoffen te bestaan; hun aantal is waarschijnlijk nog grooter dan het onder B genoemde. Uit gist zelf is geïsoleerd een der specifieke voedingsstoffen: het mesoinosiet, dat voordat het als zoodanig geïdentificeerd was, met Bios I aangeduid werd. Naast de specifieke voedingsstoffen, die in vrij belangrijke hoeveelheid ter beschikking moeten staan, waaraan zij dan ook hun benaming danken, zijn er nog andere stoffen, die onontbeerlijk zijn, maar die al in zeer kleine hoeveelheden hun werking uitoefenen. Deze stoffen zijn de hormonen biotine, aneurine, oestron en een factor Z. Het biotine en het aneurine zijn geïsoleerd uit eigeel. In gist komen zij in zulke geringe hoeveelheden voor, dat een kristallijn product eruit trachten te winnen onbegonnen werk is. Biotine is het oorspronkelijke bios II en aneurine het bios III; in den allerlaatsten tijd heeft men ontdekt, dat deze resp. identiek zijn met vitamine H en vitamine B₁, waar-

mede dus de grens tusschen hormonen en vitaminen verdwijnt. Merkwaardig is ook, dat er onder de hormonen der biosgroep en onder de vitaminen stoffen zijn, identiek met gedeelten van enzymen; zoo is aneurine (= vitamine B₁ = thiamine) de prosthatische groep van de carboxylase; vitamine B₂ is het lactoflavine en het na 1937 ontdekte bioshormoon nicotinezuuramide is de werkzame groep van de co-dehydrase. Hiermede komen dus ook de enzymen minder apart te staan.

Sommige schimmels bouwen de benoedigde hormonen zelf op; zoo maakt bijv. gist aneurine, *Phycomyces* daarentegen niet. Merkwaardig is het geval, door *Fries* gevonden, dat twee andere schimmels tezamen kunnen groeien op een kunstmatigen voedingsbodem, waarin aneurine en biotine ontbreken, terwijl zij ieder apart op dierzelfden voedingsbodem niet willen: de eene schimmel maakt nl. zelf aneurine, de andere biotine, stoffen, welke zij beide noodig hebben.

Intusschen is, vermoedelijk in hoofdzaak doordat groeicorrelaties bij lagere organismen ontbreken, wat er verder over den groei van schimmels in verband met bios te vertellen zou vallen, te gedetailleerd, dan dat het hier de plaats zou zijn daar op in te gaan. Van den groei bij hoogere planten is er daarentegen zeer veel meer te behandelen, voordat we in details geraken. Dit vindt zijn oorzaak hierin, dat groei niet, zooals bij schimmels, alleen maar een vermeerdering van gelijkwaardige cellen beteekent, maar dat er naast cellen ook weefsels en organen ontstaan. Om slechts enkele voorbeelden te noemen: het al of niet uitgroeien van knoppen, de wortelvorming, de regeneratie van knoppen, ja van geheele plantendeelen uit een klein klompje cellen (weefselculturen) is afhankelijk gebleken van de aanwezigheid van groeistof. Zelfs meenen sommige onderzoekers, dat ook de intensiteit van levensprocessen als assimilatie en ademhaling niet ongemoeid gelaten wordt door groeistof.

Wij keeren terug tot de besluiten der Parijsche conferentie. De naam phytohormonen zou beperkt dienen te blijven tot die groeistoffen, welke in de plant zelve voorkomen en stoffen met analoge werking (zie groep A, 2), die niet in het organisme aanwezig zijn, zouden alleen met den algemeeneren naam groeistof te betitelen zijn. Het is om dien reden, dat onder auxine a, b en auxine a-lacton het heteroauxine met een ? kwam te staan. Tot op dat oogenblik was heteroauxine nl. slechts bekend uit schimmels en bacteriën; sindsdien is het ook in eenige hoogere planten gevonden. *Von Guttenberg* (1942) twijfelt aan het phytohormoon karakter van heteroauxine. Volgens hem werkt het alleen als groeistof, wanneer de plant niet geheel en al vrij is van auxine a en zou het dus slechts een activator van het auxine zijn. Zie verder bl. 477.

Specifieke voedingsstoffen zijn tot nog toe bij de auxine groep niet gevonden.

Hoewel er tot nu toe niet geconstateerd is, dat een stof uit groep A regelend optreedt bij den groei van lagere organismen, is het na de vondst van *Verkaaik* (1942), dat auxine a ook voorkomt bij *Phycomyces* (een schimmel uit de groep der Blaaszwammen, waartoe bijv. ook *Phytophthora* behoort), wel mogelijk, dat deze groeistof ook een rol speelt bij den groei van deze en andere schimmels. Technisch zijn er ten gevolge van de teerheid van deze cellen nog groote moei-

lijkheden te overwinnen, voor een nader onderzoek aangevat kan worden. Omgekeerd is het wel zeker, dat stoffen uit groep B een groeibevorderende werking hebben bij hogere planten. Zoo is bijv. het aneurine strikt noodzakelijk bij weefselculturen van wortels en van cambium (*Gautheret*) en, zooals wij straks zullen zien, wordt het in sommige gevallen ook nuttig geacht ter versterking van de werking der auxine groeistoffen. Meestal schijnt het van nature wel in voldoende hoeveelheid aanwezig te zijn. Indien er echter niet tevens een groeistof uit groep A aanwezig is, kan de biosstof niets uitrichten. Wij kunnen ons voorstellen, dat zij slechts de werking van groep A versterkt door in een bepaalde phase van het groei-proces aan te grijpen, waarin geen uitwendig zichtbare groei plaats vindt.

De groei kan uiteengelegd worden in 3 fasen: celdeeling, plasma-groei en celstrekking. Bij de celdeeling heeft er practisch geen lengte-noch droge-stof-vermeerdering plaats. De bestaande cel wordt door een wand in twee helften verdeeld, die tezamen de grootte der oorspronkelijke eene cel vertegenwoordigen. Een gunstig object voor het onderzoek naar den invloed van groeistof op de celdeelingsphase is het hout-bast cambium. Het bleek, dat biosstoffen hierbij geen werking hebben (*Dagys*), de groeistoffen uit de auxine groep daarentegen wel. Van de laatste werden onderzocht auxine-a (*Snow*) en heteroauxine (*Snow, Gouventak, Söding*). In de 2e phase heeft er uitsluitend plasmavermeerdering plaats. *Kögl* en *Koningsberger* willen nu dezen plasmagroei toeschrijven aan de stoffen uit de bios-groep, omdat het deze stoffen zijn, die den groei van gist e.d. beheerschen, waarbij de groei vrijwel uitsluitend berust op plasma-vermeerdering en de celstrekking door wateropname zeer gering is. Experimenteel bewezen is het echter voor den plasmagroei van hogere planten nog niet. In de 3e phase, de celstrekking, vergroot de cel zich in hoofdzaak ten gevolge van het opnemen van water, maar er heeft toch ook in deze phase een niet onbelangrijke plasma-vermeerdering plaats (*Blank* en *Frey Wyssling*). De celstrekking wordt beheerscht door de auxinegroep en is uitvoerig onderzocht bij het *Avena coleoptiel*.

Aanknoopend bij de reeds genoemde onderzoekingen van *Páal* en *Boysen Jensen* is het *F. W. Went* in 1926 gelukt de groeistof uit het haver coleoptiel in agar-agar op te vangen. Hij ging hierbij op de volgende wijze te werk. Van jonge, nog groeiende haverkiemplantjes werd de top van de kiemscheede afgesneden. Deze \pm 3 mm lange topjes werden nu op kleine blokjes agar geplaatst en na verloop van tijd werden die blokjes agar elk op een tevoren onttopt *Avena* kiemplantje gezet en wel zóó, dat steeds de gedecapiteerde stomp slechts voor de helft bedekt werd. Het gevolg was, dat alleen de bedekte helft van de stomp groeien kon en als gevolg daarvan trad er een kromming op. Onbehandelde agarblokjes brachten geen kromming teweeg. Hieruit blijkt, dat er uit het coleoptieltopje een stof overgegaan was in de agar, die op haar beurt weer overtrad in de gedecapiteerde stomp. Tevens bleek, dat deze stof meteen omlaag ging, zonder zich noemenswaard zijdelings te verspreiden, anders had er geen eenzijdige, doch alzijdige groei moeten optreden en zou er dus geen kromming waargenomen zijn. De groei, die hier geconstateerd werd, is uitsluitend strekkingsgroei. Dit heeft men bij de haver en andere granen in de macht door te werken met coleoptielen van een bepaalde lengte; zoo hebben er bij de haver practisch geen

celdeelingen meer plaats, wanneer het coleoptiel een lengte heeft bereikt tusschen 30 en 40 mm.

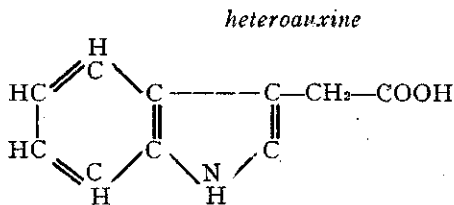
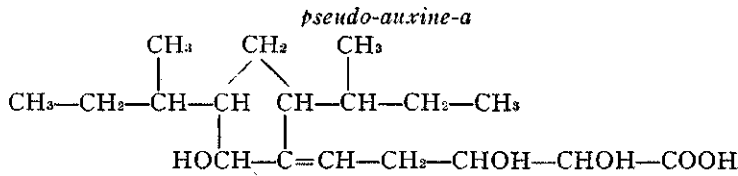
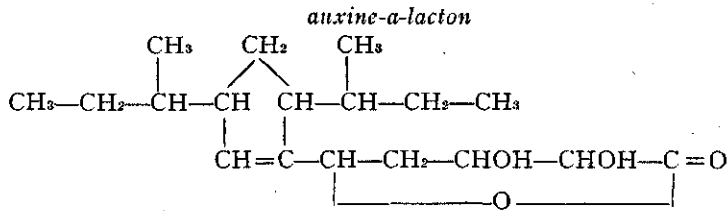
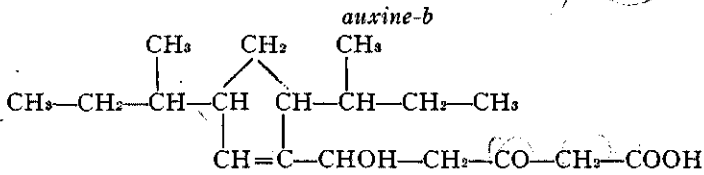
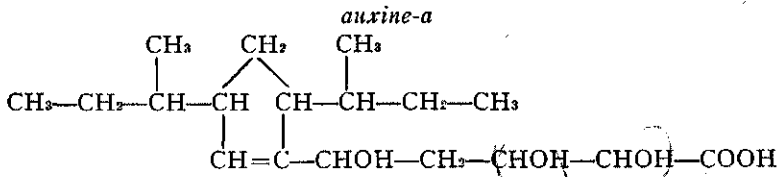
De kromming nu, die er in deze *Avena test* van *Went* optreedt, bleek evenredig te zijn met de in de blokjes aanwezige hoeveelheid groeistof. Werd de opvangtijd $2 \times$ zoo lang genomen, dan trad er een $2 \times$ zoo groote kromming op. Omgekeerd was de kromming $2 \times$ zoo klein te maken door de hoeveelheid in één blokje opgevangen, over een tweemaal zoo groote agar massa te verdeelen; hiertoe plaatste *Went* een tweede agar blokje een bepaalde tijd onder het eerste. De evenredigheid bestaat echter slechts binnen zekere grenzen; bij te groote concentraties gaat zij niet door. De hoeveelheid groeistof, die, in een blokje van 2 mm^3 , bij bepaalde temp. en rel. vochtigheid een kromming van 10° teweeg brengt, noemt men een *Avena-eenheid*. Hiermede bezitten we een maat om een hoeveelheid groeistof te bepalen, zonder dat we de stof als zoodanig in handen hebben. Toen de auxine-a kristallijn bereid was, bleek, dat 1 AE overeenkomt met 1×10^{-8} mg van deze stof. Zooals wij straks zullen zien, heeft men redenen om te mogen onderstellen, dat auxine-a en de natuurlijke groeistof identiek zijn.

Van *Went* afkomstig is de uitspraak: zonder groeistof geen groei, een uitspraak, die eerst voor algemeen geldend geacht werd met uitzondering van wortels, totdat in den allerlaatsten tijd vooral door het reeds genoemde weefselcultuuronderzoek bleek, dat ook wortels voor hun groei groeistof noodig hebben, al is het dan ook in zoo uiterst geringe hoeveelheid, dat het bij de eerste grovere waarnemingen niet opgemerkt was.

Het chemisch onderzoek werd, toen het bestaan der groeistof door *Went* met zekerheid was aangetoond, door *Kögl* en medewerkers ter hand genomen. In coleoptielen van haver en mais bleek zoo weinig groeistof aanwezig, dat men een menschenleven noodig zou hebben gehad om er een eenigszins belangrijke hoeveelheid uit te isoleren. Daar het bekend was, dat er in menschenlijke urine allerlei stoffen voorkomen, kwamen *Kögl* c.s. ertoe om te onderzoeken of dit uitscheidingsproduct misschien ook groeistof bevatte. Het bleek een gelukkige greep te zijn, want een extract uit ingedampde urine gaf een flinke kromming in de *Avena test*. Later bleek, dat er vooral kort na het gebruik van plantaardige vetten, zooals slaolie, veel groeistof in voorkomt. Door telkens opnieuw extraheeren, indampen en omkristalliseeren gelukte het tenslotte uit dit uitgangsmateriaal een kristallijn product af te scheiden, dat zeer groote activiteit bleek te hebben in de *Avena test* en den naam auxine-a ontving. Kort daarna werd er een tweede even actieve groeistof geïsoleerd: auxine-b, die chemisch zeer weinig van het auxine-a verschilt, even actief is, maar minder gebruikt is bij het verder onderzoek, waarom wij dan ook met den naam en de formule zullen volstaan. Het chemisch onderzoek werd voortgezet. Auxine-a bleek na eenige maanden bewaren vanzelf onwerkzaam te worden en overgegaan te zijn in een stof, die den naam ontving van pseudo-auxine-a, waarin de dubbele binding van den ring versprongen is naar de zijketen.

Het auxine-a is in vitro en, zooals wij dadelijk zullen zien, ook in de plant, in evenwicht met zijn lacton. Het auxine-a lacton wordt in vitro door ultraviolet licht geïnactiveerd; door gewoon licht ook, mits bij aanwezigheid van carotinoiden.

De vraag doet zich nu voor, hoe men ertoe komt, om het uit



urine geïsoleerde auxine-a en de in de plant aanwezige groeistof identiek te stellen? Dit doet men op grond van het feit, dat auxine-a en de natuurlijke groeistof eenige gemeenschappelijke kenmerken vertoonen. *Went* heeft met behulp van diffusiesnelheidsbepalingen voor het moleculairgewicht van de natuurlijke groeistof gevonden 376; *Kögl* vond bij het kristallijne product de hiermede voldoende overeenstemmende waarde 328. Verder bleken beide stoffen bestand te zijn tegen behandeling met kokend zuur, echter niet tegen een met kokend loog. Er blijkt nog een derde aanwijzing te zijn voor identiekheid. Wanneer gedecapiteerde *Avena coleoptili*en, die alleen natuurlijke groeistof bezitten, van één zijde belicht worden, krommen zij naar het licht toe. Wanneer nu *Königsberger* en *Verkaaik* dergelijke gedecapiteerde plantjes vrij maakten van natuurlijke groeistof en er daarna een agarblokje met auxine-a op plaatsten en wel zoo, dat de geheele stompvlakte ermede bedekt was, dus alzijdig, dan trad dezelfde kromming op, maar de kromming bleef uit, wanneer zij i.p.v. auxine-a heteroauxine gaven. Er heeft dus geen verschuiving van groeistof van de lichte naar de donkere zijde plaats, maar het auxine-a is blijkbaar ook in de plant in evenwicht met zijn lacton en dit lacton wordt door het licht geïnactiveerd, waartegen

chemisch geen bezwaar bestaat, daar er carotine voorkomt in het coleoptiel (*Wald en du Buy*).

Hoe ontstaat auxine-a in de plant? In het reservevoedsel van het embryo, dus in de zaadlobben of in het endosperm komt de groeistof niet als zoodanig voor, maar in een vorm waaruit zeer gemakkelijk de echte groeistof ontstaat. Deze vorm noemen we den precursor van groeistof, ook wel proauxine, die in de kiemende plant omhoog gevoerd wordt en in het coleoptiel of in den jongen stengel overgaat in auxine. In de jonge kiemplant en later, wordt de groeistof gevormd in de groeiende deelen, vooral in de jonge bladeren en in het cambium, zoolang dit werkt; men neemt gewoonlijk aan, dat hier de auxine direct ontstaat uit de assimilatieproducten, een precursor heeft men hier nog niet met zekerheid aangetoond. Het licht is stellig geen noodzakelijke factor bij de vorming van het auxine uit zijn precursor, gezien het feit, dat auxine ook ontstaat in coleoptielen, die geheel in het donker opgroeien. Ook voor de vorming van den precursor of, zoo men met voorbijgaan van dezen zeggen wil: van de auxine uit andere koolstofverbindingen, is het licht niet direct noodzakelijk, wel indirect, daar het noodig is voor de vorming van de koolstofverbindingen. In weefselculturen van wortels, die geheel in het donker gekweekt werden, werd auxine gevormd uit de in de cultuurvloeistof aanwezige voedingsstoffen (*van Overbeek*). Dat het licht geen directen invloed heeft, integendeel eerder belemmerend werkt op de vorming van groeistof, is op andere wijze door *Laibach* (1941) aangetoond. Wanneer hij van *Cucumis* kiemplantjes het eene cotyl verduisterde en het andere niet, dan bleek die zijde van het hypocotyl, welke onder het verduisterde blad gelegen was, harder te groeien dan de andere zijde. *Laibach* meent, dat in het verduisterde blad niet alleen, zooals bekend, een sterkere omzetting van zetmeel in suiker, maar ook een sterkere van suiker in auxine plaats heeft, dan in het aan het licht blootgestelde. En wel, omdat hij hetzelfde effect verkreeg door in plaats van een cotyl te verduisteren, dit in te spuiten met suiker. Dat het hierbij inderdaad gaat om een omzetting van suiker in groeistof en niet om de suiker als voedingsstof, bewijst het feit, dat een inspuiting met groeistof ook groeivermeerdering gaf, waarbij zelfs de reactietijd korter was: immers nu behoefde de groeistof niet eerst nog uit een andere stof bereid te worden.

Tot aan het begin van 1942 was auxine alleen bekend bij hogere planten. Sinds is het ook gevonden in een schimmel, *Phycomyces* (*Verkaaik*). Een extract van een cultuur van deze schimmel geeft een kromming, indien getoetst in de *Avena* test. Er bleken in het extract twee groeistoffen aanwezig te zijn, want na koken met zuur was weliswaar het grootste gedeelte van de activiteit weg, maar $\frac{1}{3}$ was toch nog aanwezig. Werd vervolgens gekookt met loog, dan was alle activiteit verdwenen. Deze verschijnselen werden nu zoo verklaard: In het met zuur gekookte extract was het auxine-a aanwezig, waarop ook weer de overeenstemming van de moleculairgewichten en het gedrag in de *Avena* test bij eenzijdige belichting wees. De verdwenen grootste activiteit is toe te schrijven aan een tweede groeistof, het heteroauxine, dat niet bestand is tegen koken met zuur.

Dit heteroauxine (zie blz. 475) was door *Kögl* en *Kostermans* in 1935 bij toeval gevonden in urine bij het zoeken naar een betere isolatiemethode voor het auxine. Bij nader onderzoek bleek het een

reeds bekende stof te zijn: β -indolylazijnzuur. Heteroauxine (de naam beteekent: ander auxine) komt in vele schimmels en bacteriën voor en is in de urine waarschijnlijk ook een afscheidingsproduct van de darmflora; of, en zoo ja, welke rol het in die lagere organismen speelt, is niet bekend. Ook in hogere planten is, zooals reeds terloops op blz. 472 werd opgemerkt, heteroauxine gevonden: asperge, bloemkool (*Lefèvre*), radijs (*Stewart*), waarbij het opvalt, dat dit stuk voor stuk planten zijn met een sterke parenchymatische ontwikkeling. Zoolang het echter niet bekend is of heteroauxine daar zelf groeiregelend optreedt — deze planten bezitten tevens auxine-a — zouden we misschien toch beter doen het geen phytohormoon te noemen.

Na de ontdekking van het heteroauxine is men gaan zoeken naar stoffen met analoge werking. Dit onderzoek geschiedde op tweeërlei wijze: enerzijds werd er systematisch gezocht door andere indolderivaten te toetsen en ook verbindingen met 3 benzolkernen, benevens de bijbehorende esters, anderzijds werden de toevallig in de chemikaliënkast aanwezige organische verbindingen getoetst. Zoo werden er in 3 jaar tijds over de 50 stoffen bekend met groeistofwerking en hun aantal neemt nog steeds toe. Ik zal er U slechts enkele noemen, en wel diegene, welke in de practijk toepassing vonden of in het theoretisch onderzoek gebruikt worden; behalve de reeds eerder genoemde zijn dit β -indolylpropionzuur, β -indolylboterzuur, anthraceenazijnzuur, α -naphthaleenazijnzuur, de methylester van α -naphthaleenazijnzuur, phenylazijnzuur, ciskaneelzuur. Eenige der oorspronkelijk opgegeven stoffen, zooals CO en aethyleen, bleken bij nader onderzoek geen groeistoffen te zijn; zij hadden alleen een groeistofwerking als er reeds een vrij groote hoeveelheid natuurlijke of kunstmatige groeistof in het weefsel aanwezig was en werkten dus slechts als activator van de natuurlijke groeistof (*Michener*).

De groeistoffen zijn niet alle even actief. Dit is niet verwonderlijk. Wel is op het eerste gezicht merkwaardig, dat een en dezelfde groeistof de eene groeistofwerking goed vertoont en de andere matig of in het geheel niet. Dit bleek afhankelijk te zijn in de eerste plaats hiervan of de stof transportabel is in de plant. Zoo zal een stof die niet vervoerd wordt, geen kromming kunnen geven in de *Avena* test. Hij zal echter wel een cilindertje gesneden uit een *Avena* coleoptiel, dat in zijn oplossing geheel ondergedompeld ligt, doen groeien (onder den microscoop meten); immers, het weefsel, dat reageeren moet, is nu wel met de groeistof in aanraking. In de cilindertest heeft men een middel om van zeer kleine hoeveelheden van een onbekende stof het groeistofkarakter te toetsen; kan men zich geconcentreerdere oplossingen veroorloven, dan wordt vaak de zoogenaamde erwten-test van *Went* verkozen. Hierbij wordt gebruik gemaakt van het feit, dat de beide helften van een in de lengte gespleten geëtiolerd epicotyl van de erwt in een groeistofoplossing ondergedompeld naar elkander toe buigen en dat die kromming binnen bepaalde grenzen evenredig is met de hoeveelheid in de oplossing aanwezige groeistof. Voor het aantoonen van groeistof in plantenextracten is de erwten-test op deze wijze gebruikt, ongeschikt. Volgens *Went* is zij echter wel bruikbaar te maken voor het bepalen van dergelijke zeer geringe hoeveelheden; zie hiervoor blz. 479 en 480. In den vorm, waarin wij haar nu besproken hebben, is zij de grove balans voor groeistof en de *Avena*- en de cilindertest de microbalans. Waar er nu dus

nog twee eenvoudige modificaties, waaronder een zeer gevoelige, van de Avenatest bestaan, lijkt het U misschien overbodig om nog de oorspronkelijke Avenatest, waar we een kamer van constante temperatuur en vochtigheid voor nodig hebben, aan te houden. Toch is dit niet zoo. Ik behoef U bijv. slechts te herinneren aan het zoo-even (blz. 475) besproken werk over inactivatie van groeistof, waarvoor geen der andere testen gebruikt zou kunnen worden.

Uit de weinige namen, die ik U noemde, hebt U toch reeds kunnen zien, dat groeistoffen vaak geenerlei chemische verwantschap vertoonen: vergelijkt U bijv. de formule van auxine met die van heteroauxine. Toch hebben ze eenige kenmerken gemeenschappelijk. Er is een ringsysteem (onder de aliphatische verbindingen is geen enkele groeistof); in den ring komt een dubbele binding voor. Er is een zijketen en in de zijketen staat de COOH groep op tenminste 1 C atoom afstand van den ring. En tenslotte schijnt er bij de actieve stoffen een bepaald ruimtelijk verband te bestaan tusschen de atoomgroepen: zoo is bijv. ciskaneelzuur een groeistof, terwijl zijn transform inactief is (*Thimann, Koepfli en Went*).

Van alle bekende groeistoffen wordt wel het meeste gebruikt het heteroauxine en wegens de betere oplosbaarheid in water meer nog zijn Na- en K-zout. Boven vele andere groeistoffen hebben zij alle drie nog het voordeel van pas in vrij hooge concentratie vergiftig te zijn voor de plant en, zonder dat er speciale maatregelen behoeven genomen (waarover aanstonds, blz. 479, meer) in activiteit direct te volgen op het auxine (fig. 1). Dit vindt vooral zijn oorzaak in hun groote transportsnelheid. Deze bedraagt voor heteroauxine 9 mm/u, terwijl daarentegen β -indolylboterzuur vervoerd wordt met een snelheid van 6,5; anthraceenazijnzuur met 5,4; naphthaleenazijnzuur slechts met 2 mm/u en er voor β -indolylpropionzuur en ciskaneelzuur in het geheel geen transport gevonden werd. Deze cijfers zijn die voor het vervoer in het *Avena coleoptil*. In andere planten heeft men tot dusver ook voor het heteroauxine (de eenige groeistof waarvoor het onderzocht werd) of een veel geringer of in het geheel geen vervoer experimenteel kunnen vaststellen, hetgeen, gezien het beginstadium waarin dit onderzoek verkeert, nog geenszins zeggen wil, dat een transport ook inderdaad ontbreekt. In het geheel geen vervoer werd gevonden in stukjes aardappel en in jonge hypocotylen van tabak; een gering vervoer in bladsteel van O.I. kers, middennerf en bladsteel van Papaya. Bij dit onderzoek ging het slechts om een vervoer over korten afstand, niet meer dan enkele millimeters. De vrijwel negatieve uitslag van dit recente voorloopige transport onderzoek bij Dicotylen over korte afstanden is dan ook eigenlijk zeer merkwaardig, omdat men al voordien wel een vervoer over grooten afstand heeft geconstateerd, zoo bijv. in alle gevallen, waarbij groeistof aan den top van een stek werd toegevoerd en aan de basis de wortels ontstonden. Zelfs een apolair vervoer over grooten afstand heeft men moeten aannemen, wanneer tomatenplanten op de aarde begoten werden met een groeistofoplossing en dan na verloop van een enkel uur de bladstelen van hoog gelegen bladeren zich naar beneden kromden, zogenaamd epinastische bewegingen uitvoerden.

Over de banen waarlangs het vervoer plaats vindt, is het laatste woord nog niet gesproken. We hebben reden om aan te nemen, dat het vervoer over korten afstand van cel tot cel geschiedt. Voor het transport over grooten afstand zullen stellig de bestaande transport-

banen ingeschakeld worden. Welke dit zijn, phloëem, xyleem of cambium, daarover loopen de meeningen uiteen. Uit nog niet gepubliceerde proeven van een mijner medewerkers, van Schuylenborgh, is komen vast te staan, dat de concentratie van de groeistof hierbij een belangrijke factor is. In zijn proeven werd bij lage concentratie de groeistof slechts door het phloëem vervoerd, bij hooge ging hij ook door het hout. Het is op grond hiervan zeer waarschijnlijk, dat bij de lage groeistofconcentraties, die er in de plant voorkomen, het transport van de groeistof in de plant uitsluitend door het phloëem zal gaan.

auxine-a

β -indolylazijnzuur

β -indolylboterzuur (*heteroauxine*)

α -naphthaleenazijnzuur

β -indolylpropionzuur

ciskaneelzuur

phenylazijnzuur

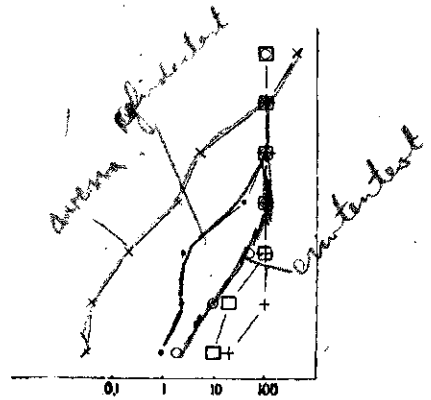


Fig. 1. Relatieve activiteiten van eenige groeistoffen; de activiteit van het β -indolylazijnzuur steeds 100 genomen. Went. Verklaring in den tekst.

Door het nemen van speciale maatregelen kan de molaire activiteit van andere groeistoffen gelijk gemaakt worden aan die van het heteroauxine. Dit is voor het auxine-a niet noodig. De molaire activiteit van het auxine-a en van het heteroauxine zijn vrijwel gelijk. Dit berust op hun practisch even groote transportsnelheid. Wij hebben dit op bl. 478 aldus uitgedrukt, dat het heteroauxine steeds, d.w.z. welke test er ook gebruikt wordt, in activiteit direct volgt op het auxine-a en dat andere groeistoffen pas diezelfde activiteit vertoonen als er speciale maatregelen genomen worden. Deze maatregelen berusten hierop, dat men de belemmeringen, waardoor de andere groeistoffen in werking achterblijven, wegneemt (fig. 1). Zoo'n belemmering is allereerst hun geringere transportsnelheid. Deze maakt, dat zij in de Avenatest ver beneden de activiteit van het heteroauxine, die in de fig telkens 100 gesteld is, blijven (de \times teekens). Gebruiken wij echter de cilindertest, waar de transporteerbaarheid een veel geringere rol speelt, dan is (de stippen van fig. 1) weliswaar nog slechts de activiteit van het β -indolylboterzuur gelijk aan die van het heteroauxine (fig. 1); gebruikt men de erwtentest (zie de cirkels), dan is er weer een stof bijgekomen: het α -naphthaleenazijnzuur. Dat niet alle onderzochte groeistoffen nu dezelfde activiteit vertoonen, vindt zijn oorzaak hierin, dat er behalve de transportsnelheid nog een reeks andere factoren zijn, die het tot uiting komen van een, zooals wij zien zullen, wel bestaande molaire activiteit belemmeren. Eenige van die factoren zullen wij bespreken. Door een nauwgezette analyse is gebleken, dat het groeiproces uit twee reacties bestaat, een voorbereidende reactie en een eigenlijke groeireactie en dat voor beide reacties groeistof gebruikt wordt. Voor de voorbe-

reidende reactie, waarvan men eigenlijk nog niet met zekerheid weet, wat ze inhoudt, kan de groeistof vervangen worden door cyclohexaanazijnzuur of γ -phenylboterzuur, die zelf geen groeistofwerking hebben, maar om de rol, die zij in de keten van groei-reacties spelen den naam hemiauxinen gekregen hebben. Het schijnt nu, dat er voor de voorbereidende reactie van de eene groeistof meer nodig is, dan van de andere. Wanneer men de erwtentest uitvoert na voorbehandeling met een hemiauxine, dan is (zie de vierkanten in fig. 1) de activiteit van het indolylpropionzuur ook gelijk aan die van de reeds besproken stoffen uit diezelfde figuur. Ciskaneelzuur, dat ook dan nog niet dezelfde activiteit vertoont, kan in de verticale lijn gebracht worden door het bovendien aanbrengen van een correctie wegens zijn sterker gedissocieerd zijn (alleen de ongedissocieerde groeistofmoleculen kunnen groei teweeg brengen: *Bonner* 1934). Hetzelfde geldt voor phenylazijnzuur, dat echter nog aan een ander euvel moet lijden, dat wel vermoed, maar nog niet verholpen kon worden.

Op grond van deze door hem gevonden molaire activiteit meent *Went*, terecht, te mogen aannemen, dat groeistof deelneemt aan een chemische reactie, die groei ten gevolge heeft.

In de laatste 7 jaar is men een groot aantal verschijnselen op het spoor gekomen, die onder invloed van groeistof blijken te staan. Wij zullen ze gemakshalve in 4 groepen onderbrengen.

Verschijnselen berustend op al- of eenzijdige celstrekking aan een plantendeel hebben we leeren kennen aan het *Avena* coleoptiel en ter sprake gebracht bij de epinastische bewegingen van bladeren (zie blz. 478). Ook het inrollen van ranken kan door eenzijdige groei t.g.v. plaatselijke groeistofoediening teweeggebracht worden. Ook de lengtegroei van wortels heeft, zelfs ongelimiteerd, plaats mits er groeistof aanwezig is, zij het ook in zoo uitermate geringe hoeveelheid, dat men lang gemeend heeft, dat wortels niet alleen zonder groeistof konden, maar dat groeistof zelfs belemmerend werkte op hun groei. Doordat er in dit laatste voorbeeld al meer gebeurt dan zuivere celstrekking, hebben we eigenlijk een overgang naar de verschijnselen van de tweede groep.

W e e f s e l v o r m i n g. Door celdeeling en celstrekking vormt zich op geëigende plaatsen, die met groeistof behandeld worden meer callus dan als ze onbehandeld blijven. Dit callus kan zich zoo sterk ontwikkelen, dat het gezwollen worden. Het hout-bast cambium kan gebracht worden tot deeling met daarop volgende vorming van hout, hetwelk in niets afwijkt van het hout, dat de plant met behulp van zijn natuurlijke groeistof gevormd zou hebben. Verder bevordert groeistof den groei van bladnerven, maar niet den groei van het bladmoes. Ook het aanslaan van enten en het heelen van wonden gelukt beter, wanneer de entplaats met groeistof behandeld wordt.

Een derde groep van verschijnselen, voor de practijk het meest van belang is die der o r g a a n v o r m i n g c.q. b e l e m m e r i n g v a n o r g a a n v o r m i n g. Het belangrijkste verschijnsel uit deze groep en het meest onderzocht, is de wortelvorming. Planten, zowel kruidachtige als houtige, die uit zichzelf reeds eenigszins het vermogen tot wortelvorming bezitten, slaan met groeistof beter aan dan zonder, en vooral: ze maken zooveel eerder wortels, hetgeen bij materiaal, dat onbehandeld, langen tijd nodig heeft, een

groot voordeel is wegens het geringere verlies door weggroten der stekken. Aanstands kom ik nog op de wortelvorming terug. Eveneens voor de practijk belangrijk is de mogelijkheid om door bespuiting met groeistof, zonder dat er bestuiving plaats heeft, vruchten te verkrijgen (parthenocarpie). Het heet, dat ook de knolvorming van aardappelen en de grootte der zetmeelkorrels in de knol bevordert wordt door het pootmateriaal een bepaalde tijd in een groeistofoplossing te dompelen. Meer theoretisch van belang zijn de mededeelingen, dat vorming van zijwortels aan wortels en vorming van doorns ook door groeistof bevordert worden. Er zijn echter ook opgaven aan welker juistheid men nog twijfelt, bijv. dat de bloenvorming (tabak, *Camellia*) eerder zou plaats vinden. Groeistof kan omgekeerd ook orgaanvorming beletten. Zoo groeien zijknoppen niet uit, wanneer men den hoofdstengel afsnijdt en met groeistof behandelt en blijft behandelen; doet men dit laatste niet, dan gaan na zekeren tijd een of meer zijknoppen uitloopen. Ook het spruiten van aardappelen kan door groeistof langen tijd belet worden.

Invloed op physiologische processen. Groeistof vergroot de plastische rekbaarheid van celwanden. Zij bevordert de snelheid van de protoplasmastrooming, hetgeen in verband met het vervoer van groeistof binnen in de cel uit theoretisch oogpunt belangrijk is te weten. Bladstelen (*Coleus*) waarvan het blad afgenomen is, vallen spoedig af, behalve wanneer op de wondvlakte groeistof aangebracht is; vroegtijdige vruchtval kan door bespuiting met groeistof verminderd worden. Dat ontkieming van zaad, van stuifmeel en van sporen door groeistof bevordert wordt, is nog niet geheel zeker. De opgave, dat groeistof de rustperiode van boomen verkort, acht ik dubieus.

Het opvallendste van al deze verschijnselen is wel dat van de orgaanvorming; wij misten daarbij de regeneratie van knoppen. Of hiervoor groeistof noodig is, en hoeveel, daarover oordeelt men verschillend. Het kan zijn, dat dit komt, doordat het verschil in proefopzet een vergelijking onmogelijk maakt. *Fischmich*, die stekken van *Populus* bovenaan op de eene helft van het snijvlak veel groeistof gaf en de andere helft onbehandeld liet, zag aan de behandelde zijde wortels ontstaan, aan de onbehandelde knoppen regenereren. *Gautheret*, die wortelstukjes van andijvie kweekte, kreeg juist wortels als hij weinig, en knoppen, als hij veel groeistof aan de cultuurvloeistof toevoegde.

We hebben dus nu gezien, dat groeistof bij velerlei, sterk uiteenloopende groeiprocessen regelend optreedt. Hiermede zijn we natuurlijk niet tevreden, wij willen ook weten, hoe zij dat doet. Dit onderzoek staat nog pas in een beginstadium. Eerst heeft men gedacht, dat groeistof zelf direct invloed heeft; tegenwoordig helt men steeds meer over naar de idee, dat er eerder sprake is van een indirecten invloed en wel omdat het anders steeds onbegrijpelijker wordt, dat groeistof zooveel verschillende werkingen hebben kan. *Went*, die als eerste gepleit heeft, zij het ook aanvankelijk zonder voldoende experimenten, voor een indirecte werking, heeft door de feiten, die er daarna zijnerzijds en door werk van anderen aan het licht kwamen, een voortdurend stijgende kans om gelijk te krijgen. Het is vooral bij het onderzoek over wortelvorming, het groeiproces, dat het best onderzocht is, dat die feiten aan den dag gekomen zijn.

We zullen daarom het wortelvormingsvraagstuk nu wat nader moeten bezien. Daarbij komt als hoofdpunt naar voren, dat groei-

stof alleen helpt, wanneer een stek uit zichzelf al een, zij het ook gering, bewortelingsvermogen bezit; materiaal dat van nature volkomen onstekbaar is, blijft dit ook na groeistofbehandeling. Ook een behandeling met stoffen uit de biosgroep (aneurine, biotine of oestron), die wel bij stekbaar materiaal de groeistofwerking versterken, helpt dan niet. Is dit al vreemd, nog vreemder is, dat planten, die in de jeugd stekbaar zijn, dat soms niet meer zijn op ouderen leeftijd, ook niet na groeistoftoepassing. Stekken van 1—5 jarige boompjes van *Fraxinus americana* wortelen goed en ook beter met dan zonder groeistofbehandeling; 1—5 jarige takjes van oudere boomen gesneden, kunnen op geenerlei wijze tot beworteling gebracht worden (*Thimann and Delisle 1939*).

Er schijnt dus meer noodig te zijn, dan groeistof alleen. Nog een ander feit wijst hierop. *Bouillenne* heeft al eenige jaren geleden bevestigd, dat de invloed van groeistof niet zoozeer ligt in een vermeerdering van het aantal wortels bij de behandelde planten, vergeleken met de onbehandelde controles, maar dat de wortels veel sneller optreden. Dit is een uitspraak, waarvan men de waarde lang niet voldoende heeft ingezien. Als de omstandigheden overigens ook gunstig zijn en de onbehandelde controles lang genoeg in leven blijven is het aantal wortels, dat er bij hen ontstaat, uiteindelijk even groot als bij de met groeistof behandelde. Zoo kreeg ik bij een proef met *Coleus* aan de controle stekken na de eerste week 8 wortels tegenover 44 aan behandelde; 10 dagen later waren de getallen 54 en 55. Dit bewijst, dat het niet de toegevoerde groeistof is, die bepaalt hoeveel wortels er tenslotte ontstaan zullen. *Went* meent nu, dat de wortelvorming niet wordt veroorzaakt door de groeistof, maar door een voorloopig nog onbekende stof, waaraan hij den naam rhizocaline gegeven heeft en dat de groeistof, die zich, als zij niet al aan de basis is toegediend, naar de basis begeeft (het zogenaamde polaire transport van de groeistof) ook daarheen het rhizocaline aantrekt. *Cooper*, een leerling van *Went*, heeft de hypothese waarschijnlijk gemaakt. Hij behandelde stekken van een Citrussoort door ze 24 uur met de basis in een groeistofoplossing te plaatsen. Sneed hij vervolgens aan de basis een stuk weg en behandelde hij ze daarna weer met een groeistofoplossing, dan kwamen er geen wortels, terwijl stekken, die na de eerste behandeling niet afgesneden waren, wel wortels gaven. Door het afsnijden is dus het wortelvormend vermogen verloren gaan. Een van mijn medewerkers, *Memelink*, heeft deze proeven nagedaan met *Coleus*, een plant die eveneens gemakkelijk wortels vormt. En al hebben wij na afsnijding het aantal wortels niet geheel tot 0 kunnen terug brengen, het aantal was zoo veel kleiner, dat wij aan de juistheid der interpretatie van *Cooper's* proeven niet twijfelen. Hier mag aan toegevoegd, dat ook *Cooper* lang niet altijd na afsnijding 0 wortels kreeg. Wij zijn toen een stap verder gegaan en hebben de rhizocaline opgevangen en hiermede nieuwe *Coleus* stekken voorzien; deze stekken wortelden daarna beter dan stekken die alleen maar groeistof kregen (nog niet gepubliceerd). Als het nu ook nog mocht gelukken om onstekbaar materiaal tot beworteling te krijgen, dan zou bewezen zijn, dat het het rhizocaline is, wat hier ontbreekt. U ziet, er openen zich reeds weer nieuwe perspectieven voor de practijk.

Er is tot nog toe weinig experimenteel werk verricht over de functie van groeistof in andere processen, maar het is natuurlijk waarschijnlijk, dat ook in de overige groeiprocessen, althans voor

zooover het orgaanvorming betreft, de groeistof slechts de rol vervult van mobilisator en misschien tevens activator van calinen. In afwachting van wat nader onderzoek zal opleveren, spreekt *Went* van het caulocaline van den stengel en van het phyllocaline van het blad.

Wanneer ik nu eindig, dan is het niet, omdat er over het auxine-probleem niets meer te vertellen zou zijn, dat het bespreken waard is, maar ik ben nu ook met mijn overzicht over het auxine werk aangekomen op het punt, waarop elk woord meer, zou beteekenen afdalen naar details.

Ik zou dan nu uw aandacht willen vragen voor de groeistoffilm van de Reichsanstalt für Film und Bild in Wissenschaft und Unterricht (Hochschulfilm C 630/1941), aan den Directeur van het Laboratorium voor Plantkunde te leen verstrekt door de Stichting Nederlandsche Onderwijsfilm te 's-Gravenhage.

Wageningen, Augustus 1942.

Laboratorium voor Plantkunde.

DISCUSSIE.

Ir. J. Heringa vraagt of synthetische groeistoffen als β -indolylazijnzuur en α -naphthaleenazijnzuur evenals auxine ook onwerkzaam worden tijdens het bewaren en of er ook verschil is bij bewaren in drogen en in opgelosten toestand. Een β -indolylazijnzuur preparaat van het vorige jaar bleek in de erwtentest minder actief, dan een preparaat van dit jaar. Blijft de groeistof in den vrij langen tijd, die er soms verloopt tusschen behandeling en uitwerking goed?

Antw. van Mevr. *Rs.*: β -indolylazijnzuur is zoolang het nog wit of rose is (dit hangt van de bereidingswijze af) chemisch onveranderd; het is dan nog actief. Deze stof moet in het donker bewaard worden. Proeven over een verlies van activiteit zijn mij uit de literatuur niet bekend. In opgelosten toestand destrueert het zuur bij gewone temperatuur vrij snel, volgens sommigen echter kan het in de ijskast een paar weken bewaard worden. Een speciaal onderzoek hiernaar ware zeker gewenscht. Zelf werk ik steeds met versch bereide oplossingen. In de plant schijnt de stof of althans een voldoende gedeelte ervan, zeer veel langer goed te blijven of — en dit is moeilijk uit te maken — lang vóór de zichtbare uitwerking haar taak volbracht te hebben. Voor α -naphthaleenazijnzuur geldt hetzelfde, behalve dat deze stof aan het licht wel chemisch bestendig is.

Ir. D. Groenveld vraagt of er ook iets bekend is over de oorzaak, waardoor groeistoffen bij te hooge concentratie remmend werken, zooals bij bespuiting van aardappelen.

Antw. van Mevr. *Rs.*: Wat de werking van groeistof is bij bespotten aardappelen is niet bekend. Van vergiftigingsverschijnselen zooals die bij gebruik van te hooge concentratie bij stekken optreden, blijkt hier niets. Reeds vele malen is een ander remmingsverschijnsel onderzocht: het niet uitgroeien van zijknoppen t.g.v. groeistof-toediening aan den onttoppen hoofdstengel. Er zijn een tiental verklaringen voor opgesteld, doch geen van deze kan het verschijnsel voldoende verklaren.

LITERATUUR.

- Blank, F.* und *A. Frey-Wyssling*, Ber. d. schweiz. bot. Ges. 51, 1941.
Borg, W. A. J., Proefschrift Utrecht 1941.
Bonner, J., Protoplasma 21, 1934.
Bouillenne, R., Proc. sixth bot. Congr. Amsterdam, 1935, Bd. I.
Bouillenne, R. et *M.*, Bull. Soc. Roy. de bot. de Belg. 71, 1938.

- Bünning, E.*, Die Physiologie des Wachstums und der Bewegungen, 1939. *Overzichtswerk.*
- Cooper, W. C.*, Bot. Gaz. 99, 1938.
- Dagys, J.*, Protoplasma 26, 1936.
- Gautheret, R. J.*, C. R. Soc. Biol. 136, 1942.
- Gouwentak, C. A. en A. L. Maas*, Meded. L. H. S. Wageningen 44, 1940.
- Gouwentak, C. A.*, Proc. Akad. v. Wet. Amsterdam 44, nr. 5, 1941.
- Guttenberg, H. von*, Naturwiss. 20, 1942.
- Kocpfl, J. B., Thimann, K. V. and Went, F. W.*, Journ. Biol. Chem. 122, 1938.
- Kögl, F. en medewerkers*, publicaties vnl. in H. S. Zeitschr. f. physiol. Chemie 1931 — heden.
- Koningsberger, V. J.* in Leerboek der Plantkunde Dl. 2, 1942. *Overzichtswerk.*
- Koningsberger, V. J. en B. Verkaarik*, Rec. d. trav. bot. néerl. 35, 1938.
- Laibach, F.*, Ber. d.d. bot. Ges. 59, 1941.
- Lefèvre, J.*, C. R. Acad. Sci. Paris 206, 1938.
- Michener, H. D.*, Amer. Journ. of Bot. 25, 1938.
- Man, Th. J. de*, Proefschrift Utrecht, 1940.
- Overbeek, J. van*, Bot. Gaz. 101, 1939.
- Schuringa, G. J.*, Proefschrift Utrecht, 1941.
- Snow, R.*, The New Phytologist 34, 1935.
- Stewart, W. S.*, Bot. Gaz. 101, 1939.
- Thimann, K. V. en A. L. Delisle*, Journ. Arnold Arbor. 20, 1939
- Verkaarik, B.*, Proefschrift Utrecht, 1942.
- Wald, G. en H. Du Buy*, Science 84, 1936.
- Went, F. W.*, Proc. Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam, 30, 1926.
- Went, F. W.*, Rec. trav. bot. néerl. 25, 1928.
- Went, F. W.*, publicaties in Bot. Gaz., Am. Journ. of Bot., Plant Physiology, 1938 en 1939.
- Went, F. W.*, Proc. Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam, 42, 1939.
- Went, F. W. en R. White*, Bot. Gaz. 100, 1939.

Toepassing van groeistoffen in land- en tuinbouw,

door

H. A. A. VAN DER LEK.

Voordracht, gehouden tijdens den vacatiecursus der Landbouw Hoogeschool op 28—30 Augustus 1942 te Wageningen.

Toen Mevrouw Reinders en ik de stof zoo verdeelden, dat zij de algemeene theoretische inleiding zou geven en ik over de toepassingen zou spreken, had ik het gevoel, dat haar daarmede het zwaarste deel van de taak, U in te lichten over de groeistoffen, ten deel viel. In een tijdsbestek van minder dan een uur een overzicht te geven over een tak van wetenschap, die in korten tijd een buitengewoon snelle ontwikkeling in verschillende richting heeft doorgemaakt, een ontwikkelings, die ook op dit tijdstip nog in vollen gang is, is voorwaar geen gemakkelijke opgaaft.

In een gebied van onderzoek, waar alles nog in een snellen groei verkeert, is het uit den aard der zaak moeilijk hoofd- en bijzaken goed te onderkennen. Ook wanneer men in een bepaald onderdeel zelf gewerkt heeft zal het vaak niet gemakkelijk zijn, aangewezen als men is op zijn critischen zin, het kaf van het koren te onderscheiden.

Voor mij, die U over de toepassingen zal hebben te spreken, liggen de dingen eenigszins anders en naar het mij voorkwam gemak-