

SAPSTIJGING IN BOOMEN.

Voordracht gehouden door E. REINDERS (Wageningen), op den 5en wetenschappelijken cursus der N. V. B. op Donderdag 26 September 1929 te Wageningen.

Mijnheer de Voorzitter, Dames en Heeren.

Voor 1½ maand ontving ik van den heer Te Wechel het verzoek, heden een inleiding te houden over de sapstijging in den boom. Ik heb gemeend, aan dit verzoek te moeten voldoen, al vrees ik, dat het mij niet licht zal gelukken, U iets te vertellen, dat U niet reeds lang weet. Immers, ons vraagstuk is al oud; opgelost is het nog steeds niet geheel en veel belangrijk nieuws wordt er in de laatste jaren niet over bekend gemaakt. Wanneer ik dan ook hedenmiddag er mij toe moet beperken, U van de bestaande moeilijkheden en van de pogingen tot oplossing nog eens een beknopt overzicht te geven, dan ligt dit geheel aan den aard van het vraagstuk.

Om te beginnen wil ik, waar de titel zelf dit niet voldeghouden, Immers, er komen ongetwijfeld meer dan een sapstijgingen voor bij boomen. Ik zal mij echter beperken tot de vraag: hoe het water, dat uit de bladeren verdampt, van de wortels naar boven wordt gevoerd. Af en toe zal ik daarbij een uitstapje moeten maken op het gebied van de bloedingsverschijnselen, van den worteldruk e.a. Maar het voedselvervoer in den bast en andere sabbewegingen blijven geheel buiten beschouwing.

Ter zake!

Elke boom neemt water op uit den grond; hij vervoert het door zijn houtlichaam — dikwijls uitsluitend door den buitensten mantel hiervan — naar de bladeren en hier verdampt verreweg het grootste gedeelte. Klaarblijkelijk maakt het niet veel uit, hoe hoog het gevoerd moet worden, immers de kleinste struik slaagt er niet beter in, zijn loof van water te voorzien, dan een Eucalyptus of een Sequoia van meer dan honderd meter hoogte. Vrage: Hoe krijgt die boom dat water omhoog?

Wanneer wij menschen water in buizen omhoog willen voeren, staan ons slechts drie middelen ter beschikking: wij

kunnen of een zuigpomp, of een perspomp gebruiken of een combinatie van beide: de zuigperspomp. Alleen voor zeer nauwe buizen komt daar nog de mogelijkheid van een capillaire opstijging bij, wanneer de hoogte niet te groot is en het verbruik beperkt, zooals in de lampepit.

Nu werken onze zuigpompen met behulp van den luchtdruk; zij kunnen daardoor het water nooit hooger opvoeren dan ongeveer tien meter. Alleen door het water met lucht te vermengen kan men wat verder komen, maar toch zeker geen 50 of zelfs 100 meter!

Dan dus de perspomp.

Perspompn werken onder aan de stijgbuis. Voor zoover zij niet tegelijk zuigen, zijn zij onafhankelijk van den luchtdruk; zij kunnen het water zoover oppompen, als hun sterkte toelaat en al heel gemakkelijk honderd meter.

Verder de zuigperspomp. Ook deze doet alles, wat men wenscht, mits haar zuigbuis niet te hoog wordt. De persleiding mag zoo hoog zijn, als men wil; we maken dan alleen onze pomp wat sterker. Men bedenke, dat het hier gaat om het omhoogpompen van betrekkelijk kleine hoeveelheden water met een heel matige snelheid — hoogstens enkele meters per uur.

Maar men kan het ook nog anders inrichten. Men kan immers, om het water honderd meter hoog op te voeren, den geheelen weg niet in eens, maar in trappen laten afleggen. Op deze wijze zou men zelfs met zuigpompen zoo hoog kunnen komen als men zelf wil, wanneer men maar een aantal open bakken boven elkaar plaatst en dan het water van bak tot bak pompt. Natuurlijk moet men de bakken in loodrechten zin niet te ver uiteen zetten en niet boven den dampkring uit willen, maar daar gaat het hier ook niet om.

Laat ons nu eens zien, hoe we, gewapend met deze kennis, het verschijnsel van den sapstroom te lijf kunnen gaan.

In de eerste plaats kunnen we vragen: is er een zuigpomp te vinden in de plant? En dan blijkt zooiets wel degelijk aanwezig. De zuigpomp kent iedere huismoeder, die ziet, hoe een afgesneden seringentak haar vaas leegzuigt. leveren, leerde al spoedig een proef in fig. 2 (blz. 157) nog eens is afgebeeld en dat hierop neerkomt, dat men het opgezogen water een kwikkolom laat meeslepen. En dat lukt een heel eind: bij dragelijk zorgvuldig werken stijgt het kwik binnen 10 minuten tot 60, ja tot 70 cm. Maar dan loopt het mis: er dringt bij, door of uit den tak lucht binnen of er ontwikkelt zich een dampbel en het kwik zakt geleidelijk weer weg. Ook dit heeft men al vroeg gemerkt en dus kon deze zuiging niet voor de sapstijging in hooge boomen aansprakelijk gesteld worden.

Is er dan een perspomp?

Ook deze blijkt aanwezig; zij is al lang bekend. In het voorjaar merkte men haar bestaan al zeer vroeg. Iedere berk, iedere eschdoorn of wijnstok, die men 's voorjaars aansnijdt, perst liters sap uit en daar trekt men al lang partij van. Maar ook een boom, of struik of kruid, in het midden van den zomer afgesneden even boven den grond, perst al spoedig vocht uit en met groote kracht; het in fig 1 afgebeelde proefje ter aantooning van dezen zoogenaamden „worteldruk” is al zowat zoo oud als de nieuwe plantenphysiologie zelf.

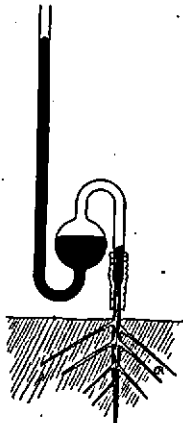


Fig. 1: Worteldruk

Die worteldruk is zonder twijfel een uiting van osmotische krachten der levende wortelcellen; immers: hij houdt onmiddelijk op, zoodra men het osmotisch stelsel van de wortels in de war brengt en soms ook, als men de wortels te koud maakt.

Kan nu deze worteldruk het water tot in de toppen der hoogste boomen voeren? Neen. Want ook de sterkste bloedingsdrukken, die men heeft gemeten: $2\frac{1}{2}$ atmosferen, zijn daartoe niet voldoende en de hoogste boomen bloeden vaak heelemaal niet, geven — als de palmen — bij afsnijden heelemaal geen worteldruk. Maar wat erger is: transpireerende boomen bloeden nergens, ook niet onder aan hun stam; integendeel zuigen hun houtlichamen overal water op dat hun geboden wordt, soms met zeer groote snelheid!

Toen men dit alles merkte, wendde men zich tot een andere kracht: de capillaire zuiging en er zijn onderzoekers van naam, die in allen ernst de meening hebben voorgestaan, dat de capillariteit de zaak in het reine kon brengen.

Maar men kan hier alleen denken aan een gebaar van wanhoop. Immers: gesteld al, dat er in de boomen doorlopende watervaten aanwezig waren, van boven tot beneden — die er in werkelijkheid niet zijn. Gesteld verder, dat in deze buizen telkens één miniscus aanwezig was, zoodat een capillaire stijging mogelijk ware. Dan nog zou de stijghoogte in zulke buizen te gering zijn, om „boomen”, hooger dan ± 60 cm van water te voorzien in hun kruinen. Men vulde derhalve, in gedachten, de vaten met afwisselende zuiltjes van water en lucht, zoogenaamde ketens van Jamin, om de stijghoogte te vergrooten. Inderdaad zou men zoo ietwat hooger kunnen komen, maar alleen in gladde glazen capillairen; in buisjes vol van vernauwingen, zooals de houtvaten, zouden de luchtballen bij de doorboorde tus-

¹⁾ De cliché's voor fig. 1 en 2 werden welwillend beschikbaar gesteld door N.V. J. B. Wolters te Groningen.

schenschotten weerstanden veroorzaken, wier overwinning veel grooter drukverschillen zou verlangen, dan het gewicht der waterzuiltjes, die men er mee meende te kunnen uitsparen; men denke aan de laddervormige doorboringen, die bijvoorbeeld de el's heeft! Om niet te spreken van tracheïdenhout-boomen! En waar blijft, bovengekomen, de lucht der bellen?

Sprak ik zoeven van een wanhoopsgebaar: er valt zelfs een uiting van vertwijfeling op te teekenen in de geschiedenis der sapstijgers. Als men dan geen zuig- en drukwerkingen in de vaten aansprakelijk kon stellen: ging dan de transpiratiestroom misschien niet eens door de holten dezer elementen, maar door de wanden, als imbibitiewater? Dan zou de diffusie, als gevolg van verzadigingsverval, de drijfkracht kunnen zijn. Men sprak van de „imbibitietheorie”. Helaas: diffusie vordert per dag maar enkele millimeters, hoogstens centimeters en zij verplaatst weinig water; afgesneden takken, die in water goed frisch stonden, verwelkten dan ook dadelijk, als men hun vaten dichtkneep of met gelatine verstopte. Dus, dit ging ook niet.

Bleef nog de mogelijkheid van traspgewijze oppomping. Als levende wortelcellen — dit staat vast door de sappersing bij stompen — als zuigperspompen kunnen werken, waarom dan andere cellen niet? En vindt men niet overal in het hout, zoowel van naald- als van loofboomen, in de mergstralen levende cellen in overvloed? Zouden zij niet kunnen helpen?

Als dit zoo was, dan zou het wel niet bepaald noodzakelijk, maar dan toch zeer aangenaam zijn, wanneer men verschil in weerstand of druk kon merken als men kunstmatig water zuigt door levende, afgesneden takstukken in op- dan wel in neerwaartsche richting. Men vond volkomen gelijkheid. Op zichzelf bewijst dit natuurlijk niet veel: het afsnijden opent de waterbanen en veroorzaakt daardoor een hevigen schok, die voldoende zou kunnen zijn, om de mergstralen buiten werking te stellen. Maar er is een grooter bezwaar. Wanneer men zich eens goed rekenschap geeft van de ligging der mergstraalcellen — en ook van het andere, eigenlijke houtparenchym — ten opzichte van de waterbanen, dan is hoegenaamd niet in te zien, hoe deze cellen ook maar eenigen voortpompenden invloed zouden kunnen oefenen op den inhoud dezer elementen. Laat ons, om dit nader te beschouwen, nog eens vaststellen, wat er noodig is voor een traspgewijze opvoering van water. We hebben daartoe noodig een aantal bakken, verbonden door buizen met telkens een pomp er in, maar zoo, dat het water niet van den eenen bak naar den anderen kan komen of het moet door een pomp heen. Maar stelt U zich eens voor, wat er zou gebeuren, wanneer de bakken ook nog door ruime

nevenleidingen samenhangen. Dan kon men pompen, zoo hard men wilde : het water zou nog harder door die nevenbuizen weer naar beneden loopen ! En zoo is de toestand in het hout der meeste boomen. Ik laat het U hier nog even zien aan een mikroprojectie van dennenhout, dwars en radicaal gesneden : overal hofstippels tusschen de tracheïden, om de mergstralen heen ! Bij een berk in 't voorjaar blijkt ook overal een open verbinding aanwezig. Wanneer men nl. aan verschillende zijden van den stam en op uiteenlopende hoogte takken afsnijdt en op de stompen door manometers den bloedingsdruk meet, dan ziet men alle manometers zakken, zoodra men ergens onderaan nog een tak afsnijdt of in den stam een houtwond maakt. Hoe willen hier mergstralen pompen ? Intusschen gedragen bloedende eschdoorns zich in dit opzicht anders.

Maar toch, als het lukken wilde, met zekerheid het bewijs te leveren, dat er gepompt wordt, dan wordt er gepompt, al kunnen wij niet dadelijk inzien hoe en door wien. Is zulk een bewijs te leveren ?

Getracht is het vele malen en wel door het eerst voor de hand liggende middel : de drukmeting. Wanneer het transpiratiewater in de boomen omhooggevoerd wordt door pers- of zuigwerkingen, die alleen onder aan de wortels of (en) boven bij de bladeren werken, dan moet over de geheele lengte van den boom de druk van beneden naar boven afnemen en wel met een bedrag van meer dan een atmosfeer per 10 m hoogteverschil. Immers : de heele waterzuil moet worden gedragen en bovendien moeten de weerstanden overwonnen worden. Zitten er daarentegen onderweg ook nog pompen in, dan is de drukverdeling van de voren niet te voorspellen, aangezien zij afhangt van de verdeling der pompwerkingen. Maar in elk geval kan er dan geen sprake zijn van een geleidelijk afnemen van den druk naar boven toe en nog wel met zulke geweldige bedragen ! Als men dan opeens den boom dood maakte, zou het boven besproken regelmatige drukverval weer moeten optreden.

Men heeft derhalve aan transpireerende boomen manometers aangezet op verschillende hoogten. Maar zij brachten geen beslissing. Bij zuigingen, waar het hier om gaat, bleek het eenvoudig onmogelijk, met den inhoud der watervaten zoodanige aanraking te krijgen, als voor behoorlijke metingen noodig is. En de manometers spraken wartaal, althans aan hooge boomen.

Chunder Bose meende in de houtelementen polsbewegingen te kunnen vaststellen en hij stelt deze bewegingen aansprakelijk voor den sapstroom. Maar ook van deze is het heelemaal niet in te zien, hoe zij het water omhoog kunnen werken. Dat zou wèl gaan, wanneer, gelijk onze aderen en lymfhevaten, de waterbanen voorzien waren

van eenzijdige kleppen. En die zijn er niet: hofstippels hebben nu eenmaal geen eenzijdigen bouw en, gelijk gezegd, door een nog levend, afgesneden takstuk laat het water zich even gemakkelijk persen van boven naar beneden, als omgekeerd. Er zou maar één mogelijkheid zijn, om zich voor te stellen, hoe hout zou kunnen pompen en wel, als in de vaten en tracheïden een levende plasmalaag aanwezig was. Men heeft er hard naar gezocht, maar niets gevonden. Bovendien — men moest dan nog dadelijk weer hulphypothese maken, dat het pompvermogen bij afsnijden dadelijk verloren gaat.

Men heeft getracht, uit te maken, of de medewerking van levende houtelementen werkelijk onontbeerlijk is voor het omhoogvoeren van het transpiratiewater, door boomen, waaronder een eik van meer dan 20 m hoogte, onderaan af te zagen en in vergiftigd water te zetten. Als het vergif boven was, werd de aangeboden oplossing vervangen door een van anilinekleurstof en ziet: ook deze steeg in korten tijd tot in den top. Dat bewijst wel is waar nog niet, dat het in het levende hout net zoo gaat, maar, de oplossing kan dan toch in het doode hout ook tot ver boven 10 m opstijgen!

Hoe komt het transpiratiewater in de boomen omhoog?

Tot dusverre lieten wij nog één bekende mogelijkheid buiten beschouwing. We hebben voortdurend ondersteld, dat de „zuigkracht” der bladeren, evenals die onzer pompen, niet in staat was, water tot meer dan $76 \times 13.6 \text{ cm} = \text{ruim } 10 \text{ m}$ omhoog te halen. We hebben nl. als oorzaak van de opstijging, laat ons liever zeggen: als overbrenger der zuiging, alleen maar op den luchtdruk gerekend. Maar er bestaat nog een ander hulpmiddel, zooals U bekend is, en wel de cohaesie van het water.

Wanneer men de boven aangehaalde proef (fig. 2) met de zuigende takken buitengewoon zorgvuldig uitvoert en elk spoor van vuil, van lucht en van lekkage uitsluit, ziet men af en toe, vooral bij gebruik van Thuja, Taxus, Chamaecyparis e.d., dat het kwik hooger stijgt dan de barometerstand. Dat ziet er op het eerste gezicht vreemd uit: waarom zakt het niet, zooals we dat

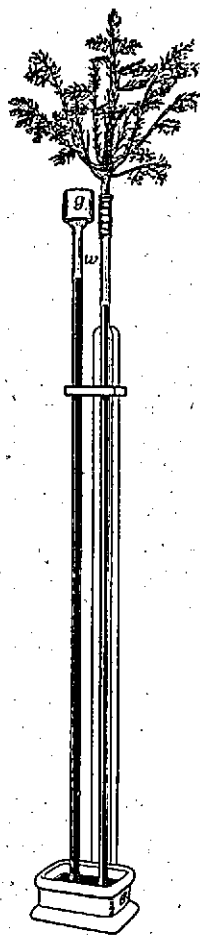


Fig. 2. Zuigende taxustak en zuigende gipsprop g. w. = water.

gewend zijn, tot barometerhoogte — vanwege het waterzuiltje op het kwik zelfs iets lager? Daar kan men maar één antwoord op geven: zoowel het water als het kwik laten zich blijkbaar niet zoo maar stuk trekken of van den wand losscheuren. Er zou daar boven damp moeten gevormd worden en iedere scheikundige weet, dat zooiets bij lucht vrij water en schoone buizen zoo maar niet gaat. Daartoe hangen de waterdeeltjes, hoe bewegelijk zij ook zijn, toch te stijf aan elkaar. Men spreekt van de *cohaesie* (samenhang) van het water. We hebben hier te doen met wel een zeer eigenaardig geval van kookvertraging. Het is wel eens gelukt, het kwik 130 cm omhoog te krijgen!

Gaan wij eens na, hoe de drukverdeling in kwik en water hier moet zijn. Op het kwik in het bakje drukt de buitenlucht; te zelfder hoogte is de druk binnen in de buis even groot. Van daar af naar boven moet de drukking natuurlijk afnemen en wel met 1 cm kwik per cm buis; zoodoende wordt op de hoogte van den barometerstand de druk gelijk aan nul. Daarboven moet echter de afneming doorgaan, even snel als er beneden, totdat we in het water komen. Boven in de buis staat het kwik dus onder *negatieven druk*, d.w.z. het trekt de wanden naar binnen, inplaats van ze naar buiten te duwen; daarbij wordt het natuurlijk zelf uitgerekt. Hetzelfde geldt van het water, dat er boven staat; alleen neemt daarin de druk langzamer af en wel met 1 cm kwikdruk per 13.6 cm waterzuil. We mogen dus zeggen, dat we hier een gespannen vloeistofdraad hebben, die uitgerekt wordt door zijn eigen gewicht. Ook tusschen het kwik en het glas is water aanwezig; zonder dit zou de proef ook niet gelukken, daar kwik maar slecht plakt aan glas, vooral als beide zuiver schoon zijn. Maar om goed te plakken aan water, moet het juist volkomen zuiver wezen!

De proef lukt ook, ja nog beter, wanneer wij den zuigenden tak vervangen door een gipsprop of door een fijn stuk onverglaasd porselein — zooals een ultrafilter — goed doortrokken met lucht vrij water. Het verdampende oppervlak levert de zuigkracht.

Hier hebben we derhalve een middel om hooger te komen dan 10 m: we hebben dezelfde proef — en dit gaat in gedachten beter dan in werkelijkheid, van wege de broosheid van 't geval — maar uit te voeren met een voldoende lange buis, nu geheel gevuld met water, zonder kwik. Met andere woorden: men kan zich voorstellen, dat de geheele watermassa in het hout van een boom hangt aan de bladoppervlakken als een meer of minder samenhangend waternet. Natuurlijk doemen hier dadelijk allerlei vragen op. Kan die *cohaesie* zich ook uiten in de waterbanen van het hout? Hoe staat het met het luchtgehalte der vaten? Is de kans op breuk niet zóó groot, dat het ongerijmd schijnt, het leven

der boomen op te hangen aan gespannen waterdraden, te meer waar het water stroomt en de boom beweegt, de takken zwiepen? Want in onze buizen breken zij bij de geringste aanleiding. En ten slotte: is er werkelijk wat van te merken, dat er zulke — geweldig groote — trekspanningen bestaan in de boomen? Tot deze vragen zullen wij ons, met het oog op den tijd, beperken.

Of de cohaesie zich ook kan uiten in de waterbanen van het hout is, na de bovenvermelde proef, nauwelijks een vraag. Immers: ook in den tak moet het water in gespannen staat verkeer, althans in de aangesneden elementen. Maar men heeft bovendien langs anderen weg kunnen aantoonen, dat water in en aan hout zeer hoge trekspanningen kan verdragen. En wat de grootte der cohaesie betreft: een van de aardigste middelen, om haar te meten, wordt ons juist door water-in-cellen aan de hand gedaan, en wel in den ring der varensporangia.

Zooals U bekend is, vormen de varens, meestal op de achterzijde van hun bladeren hun sporen, bij vele tegelijk in een soort van doosjes, de zgn. sporangia, fig. 3.

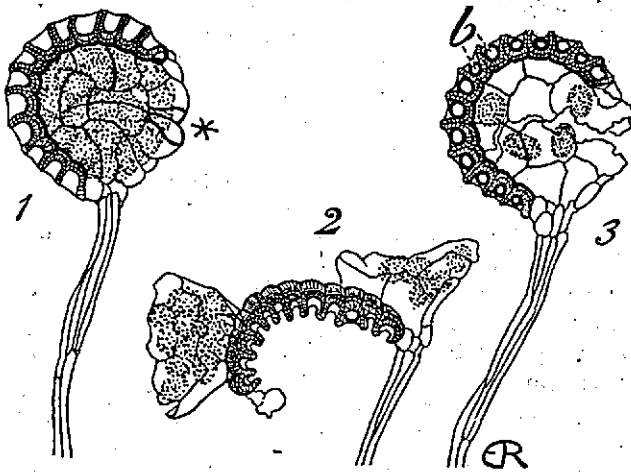


Fig. 3. Sporangia van een Varen (*Polypodium*)

1. Nog niet opengesprongen. Ringcellen gevuld en hun buitenwanden nog iets naar binnen gezogen. 2. Zoo ver mogelijk geopend. Ringcellen nog steeds gevuld en de buitenwanden sterk naar binnen gezogen. Water onder sterken negatieven druk (trekspanning); beenen der hoefijzers naar elkaar toe getrokken. 3. Teruggesprongen. Alle ringcellen met gasbel.

Bij vele varens hebben zij den vorm, dien U hier in mikro-projectie ziet. Zij hebben aan hun buitenrand een ring van eigenaardige cellen, met verdikte binnen- en radiale wanden. De buitenwanden dezer cellen, zijn niet verdikt; er zit dus om de cel een soort van heel dik hoefijzer. De ring dient

voor het openspringen der sporangia ; U ziet de plaats, waar de scheur zal komen, al voorbereid. Bij rijpheid begint nu het sporangium uit te drogen ; de ringcellen verliezen een deel van hun water, maar — *zij blijven gevuld, tengevolge van de cohaesie van de waterdeeltjes onderling en van hun „adhaesie” aan de wanden.* De dunne buitenwand wordt hierbij iets naar binnen gezogen en er ontstaat in den ring een sterke neiging, om zich te strekken. Plotseling scheurt dan de sporangitmwand en de ring strekt zich ; worden er sporen uitgeworpen.

Maar hiermee is de zaak niet uit ; nog steeds gaat het waterverlies door, zonder dat de vulling breekt ; de ring kromt zich heelemaal achterover, doordat de inhoud zeer gering wordt ; de dunne buitenwanden dringen zeer ver naar binnen ; de vrije einden der beenen van de dikke hoefijzers worden sterk naar elkaar toe getrokken — wat juist de oorzaak is van de kromming. Maar eindelijk breekt het water ; onmiddellijk herneemt elk hoefijzer zijn vorm de ring springt plotseling terug in zijn oorspronkelijken stand ; het sporangium werpt hierbij weer sporen uit en klapt ten naaste bij weer dicht. *In elke cel van den ring bevindt zich thans een gasbel.* Geen lucht klaarblijkelijk : als we gewoon water toevoegen, dringt dit vrij snel binnen en daarbij verdwijnt de bel geheel ; ieder van U weet, door vervelende beginners-ervaring op het anatomisch practicum, dat een luchtbel zich niet zoo maar uit een gesloten cel laat verdringen. En bij onzen ring verdwijnen de bellen zoo volledig, dat de cohaesie hersteld wordt en men hetzelfde spelletje kan herhalen. Alleen gaat, nu het sporangium al gescheurd is, het hernieuwde openen niet met een sprongetje, maar geleidelijk.

Natuurlijk zouden we graag willen weten, hoe groot de trekspanning is, op het oogenblik dat het water breekt. Welnu : zij is gelijk aan den druk, dien men van buiten af op het sporangium moet laten inwerken, om den ring even ver achterover te buigen als op het oogenblik van terugspringen ; de ring zelf levert ons den manometer. We zouden kunnen werken met samengeperste lucht, maar de drukkingen zijn nogal hoog en de toestellen zouden vrij ingewikkeld moeten worden. Maar onze ringcellen hebben nog een buitengemeen gelukkige eigenschap om het ons wat gemakkelijker te maken : hun wanden zijn nl. semipermeabel, halfdoordringbaar, in dien zin, dat ze uit een suikeroplossing wel het water, maar niet de suiker doorlaten ; glycerine evenmin. En zoo kunnen wij de perslucht vervangen door oplossingen van bekende sterkte die, zooals U weet, aanzienlijke drukkingen van osmotischen aard en van bekende grootte zonder veel moeite tot onze beschikking stellen. Ik zal U dadelijk even in mikroprojectie laten zien, dat onver-

dunde glycerine de sporangia van den juisten rijpheidsgraad zonder fout al de bovengenoemde kunsten doet vertoonen. (Mikroprojectie: de amanuensis zuigt glycerine door het waterpraeparaat met sporangia. Een dezer vertoont het geheele verschijnsel in alle bijzonderheden). Door oplossingen van geschikte sterkte te nemen, (vooral rietsuiker) kan men den ring tot elken willekeurigen stand laten strekken en krommen. Het blijkt nu, dat het terugspringen oplossingen vereischt, die een druk uitoefenen van een paar honderd atmosfeeren. Zoo groot is dus hier de cohaesie van het water *minstens*. En dat in cellen, die vormveranderingen ondergaan en vrij heftige bewegingen uitvoeren! Waarlijk: onder gunstige omstandigheden blijkt het water nogal wat rekking te kunnen verdragen, ook al zwiept het omhulsel wat. Wat dit betreft kon de Sequoia nog gerust eenige honderden meters hooger worden!

De stabiliteit van het geheel wordt aanzienlijk vergroot doordat het water in het hout is opgesloten in vaten en tracheïden, van elkaar gescheiden door wanden, die wei water, maar geen lucht doorlaten. Breekt er dus al eens een draadje, dan is alleen het betrokken vat of de tracheïde buiten werking gesteld. In de hofstippels ziet de cohaesionist kleppen, die in zoo'n geval onmiddellijk toeslaan naar de zijde van het aangrenzende, nog gevulde vat. De „torus” zou daarbij dienen om te beletten, dat het sluitvlies door de spleet werd gezogen. In gewone omstandigheden zou het sluitvlies midden in de stippelruimte liggen en de dunne rand het water met weinig weerstand doorlaten. Aardig bedacht. Maar wie de dunne sluitvliezen ziet van de vele malen groo-tere stippels tusschen levende mergstraalcellen en doode tracheïden van eenden, moet wel gaan twijfelen, of een torus wel noodig is voor dit doel; te meer, waar de mergstraalcellen ook nog een zekeren turgor hebben.

In 't eerst heeft men, beducht voor het gevaar van draadbreuk dat de theorie bedreigde, in de sappersing in 't voorjaar een middel willen zien tot herstel van de draden. Dat was naïef en is verlaten: hooge boomen vertoonen daartoe veel te geringe persingen. Verder ontmoet men ook thans nog herhaaldelijk de opvatting, als zouden de uitgeschakelde, leege elementen weer gevuld worden, en dus weer werkzaam, door de aangrenzende levende elementen. Ik meen hierin niet anders te moeten zien, dan een poging, om voor de levende elementen toch nog één rol te redden in het spel der sapstijging. Want het is mij niet duidelijk, hoe zoo'n hervulling moet verlopen, omdat al het water, dat in het leege element komt onmiddellijk zal worden weggezogen door de aangrenzende gevulde, met hun geweldige zuigingen. Eén schrijver voert als bewijs voor zoo'n vulwerkzaamheid der levende mergstraalcellen aan, dat een

stukje hout met watertekort, in water gelegd, zich sneller verzadigt als het leeft, dan wanneer het te voren met pikrinezuur gedood is. Hij vergeet te bewijzen, dat pikrinezuur alleen de mergstralen doodt, zonder tegelijk den zwellingsgraad en met deze de doordringbaarheid der celwanden te wijzigen. En, wat de proef geheel waardeloos maakt: er heerscht hier nergens een negatieve druk. Werkelijk: er is tot dusverre bij mijn weten nog geen mogelijkheid aangewezen, om gebroken draden te herstellen. We nemen dus voorloopig maar aan, dat er voldoende heel blijven. Erg zuinig zijn de meeste boomen er niet eens op: vele schakelen drie kwart of meer van hun stamdoorsnee als kernhout uit. En er worden telken jare vele nieuwe gemaakt uit de levende cambiumcellen.

Zijn er nu inderdaad aanwijzingen, dat er zulke hooge trekspanningen bestaan in levende boomen?

In zekeren zin wel. Daar is ten eerste de ellende met de manometers. Zoolang de drukking in den boom niet daalt beneden nul en er ook niet al te dicht bij komt, laten zich aan de waterbanen heel aardig manometers aanzetten. Maar we kunnen bewijzen, dat dit niet meer lukt als de druk zakt tot dicht bij of zelfs tot onder nul atmosfeer. En het lukt niet; hierin ligt een soort van bewijs uit het ongerijmde. Maar meer rechtstreeksche aanwijzingen zijn er ook; het blijkt, dat een boom bij droog weer en overdag, dus bij sterke verdamping, merkbaar dunner is, dan bij nat weer en 's nachts. Dat klopt heel aardig met de cohaesietheorie, want bij zulk droog weer moeten de zuigingen veel grooter zijn, dan bij nat weer en het zou al heel wonderlijk zijn, wanneer het hout bij zulke zuigingen niet een weinig meegaf. Men kan zelfs uit het bedrag van de verkleinig, door vergelijking met den invloed van kunstmatige drukkingen van buiten af, eenigszins het bedrag der spanningen benaderen: zij zijn zeker negatief. Zoo wordt de stam zijn eigen manometer, zij het een ruwe! Ook de geweldige snelheid, waarmee takstompen water opzuigen zijn alleen denkbaar bij zuigingen, die een atmosfeer overschrijden.

Tot slot nog een snoode vraag. Hoe staat het nu eigenlijk met de vulling van vaten en tracheïden? Oudtijds leeraarde men, dat zij in hoofdzaak lucht bevatten; men sprak zelfs van luchtvaten en het woord trachee treffen we weer aan bij onze luchtpijp, trachea, en bij de luchtbuizen der insecten. In den tijd der ketens van Jamin beijverde men zich, om te bewijzen, dat er inderdaad luchtbellèn en waterzuiltjes in zitten. En nu, ten behoeve van de cohaesietheorie, moeten ze lucht vrij zijn; een beetje opgeloste lucht kan geen kwaad, maar het geringste spoortje gasvorming wel. Hoe is het nu in werkelijkheid?

Het is niet zoo eenvoudig om hier achter te komen. In sommige kruiden is het gelukt, met zekerheid vast te stellen, dat alle waterbanen, tot hun einden in de bladeren toe, geheel met water gevuld zijn en ook voor het spint zijn er mededeelingen in die richting. Laat ons voorloopig hopen, dat dit juist is, tot het tegendeel blijkt.

Door al deze en vele andere waarnemingen en overwegingen is de cohaesietheorie van Böhm-Askenasy-Dixon-Joly-enz. werkelijk zeer waarschijnlijk gemaakt; de aanhangers of vroegere aanhangers van de medewerking der levende cellen zijn in den hoek gedrukt en bepalen zich er toe, te betwijfelen, of de cohaesiespanningen wel genoeg water kunnen aanvoeren e.d. Zoodat men tegenwoordig in hoofdzaak quantitative bepalingen ziet publiceeren.

Het zal U duidelijk zijn, dat ik hier alleen het geraamte van de geheele zaak heb kunnen in herinnering brengen; over opname van het water uit den grond, over het doorgeven naar het bladoppervlak, over de eischen, die de cohaesiespanning stelt aan de cellen van het blad en over nog zoo vele zaken heb ik niet gesproken. En ik zie, dat ik mijn tijd juist heb verbruikt.

Mijnheer de Voorzitter, ik heb gezegd.