

Deze anatomische veranderingen, die een snellere diffusie van zuurstof door het inwendige van de wortel mogelijk maken, bleken echter niet de enige factoren te zijn, die door het zuurstofarme wortelmilieu werden te- weegebracht. Ze gingen gepaard met veranderingen in de fysiologie van de wortels, die ertoe leidden, dat deze onder vergelijkbare uitwendige omstandigheden een grotere capaciteit tot het opnemen van ionen vertoonden dan wortels van planten, die onder normale zuurstofspanning wa- ren opgekweekt.

Het in dit verslag gerapporteerde werk had een twee- ledig doel. In de eerste plaats leek het van belang om te weten of andere gewassen dan door Van der Heide onder- zochte gerst variëteit (Union zomergerst) eveneens het vermogen bezitten zich aan een lage zuurstofspanning rond de wortels aan te passen. Hiertoe werden enige tarwe-va- riëteiten onderzocht.

In de tweede plaats is een onderzoek gedaan naar de wijze, waarop zowel de anatomische veranderingen (de gro- tere intercellulaire holtes) als de fysiologische veran- deringen tot stand komen.

A. De invloed van lage zuurstofspanning op het wortel- stelsel van tarwe.

Reeds Van der Heide had een vergelijking tussen tarwe, haver, rogge en gerst gemaakt voor wat betreft hun vermogen om op zuurstofarme oplossingen te groeien. Naar aanleiding van een opmerking van een bezoeker van de ten- toonstelling, die ter gelegenheid van het 350-jarig be- staan van de Groninger Universiteit werd gehouden, waarbij gedemonstreerd werd dat de wortels van gerst hun zuur- stof via de bladeren konden krijgen, rees de vraag of de verschillende rassen van een soort zich in dit opzicht gelijk gedragen.

Daarom werd thans de reactie van 5 tarwerassen op zuurstofgebrek in de voedingsoplossing vergeleken. ')

De rassen waren: Heine VII, Stella, Cleo, Felix en Ibis.

De plantjes werden gekweekt in plastic vaatjes op een voedingsoplossing, die geheel van de lucht was afgesloten. Door de voedingsoplossing werd een stroom van stikstof of lucht geleid.

(Afbeeldingen van de methodiek zijn gegeven in het verslag van het onderzoek van H. van der Heide en in de publikatie van Van der Heide, Bolt en Van Raalte in de Acta Botanica Neerlandica, deel 12, (1963) pp 231-247.)

De planten of wortelstelsels, die in een voedingsoplossing met een stikstofstroom waren gegroeid, worden in het volgende steeds aangeduid als "stikstofplanten"; wanneer lucht door de voedingsoplossing was geleid, worden de planten aangeduid als "luchtplanten".

In ieder vaatje stonden 20 plantjes. Bepaald werd:

- 1^o. het gezamenlijk drooggewicht van de wortelstelsels van de 20 plantjes uit een vaatje,
- 2^o. het drooggewicht van de spruiten,
- 3^o. de totale chloride-opname,
- 4^o. de chloride-opname per mg drooggewicht van het wortelstelsel.

1) Het onderzoek werd uitgevoerd met medewerking van mej.

De invloed van het zuurstofgebrek op deze 4 groot-
heden wordt voor de 5 rassen weergegeven in Tabel I.
Hierin zijn de prestaties van de stikstofplanten uitge-
drukt als percentage van die van de luchtplanten. De
cijfers zijn gemiddeldes van 5 of 6 proeven.

Tabel I.

	dr.gew. wortel	dr.gew. spruit	chloride opname door 20 plantjes	chloride opname per mg wortel
Heine VII	50 %	84 %	29 %	49 %
Stella	54 %	85 %	95 %	150 %
Cleo	48 %	84 %	89 %	157 %
Felix	55 %	83 %	54 %	99 %
Ibis	55 %	74 %	71 %	129 %

Uit de tabel blijkt, dat de groei van de wortels en
groene delen bij de stikstofplanten minder was. De wor-
tels wogen + de helft van die van de luchtplanten en de
spruiten + 75 % tot + 85 %. De verschillen tussen de 5
rassen zijn betrekkelijk gering.

De chloride-opname werd echter in zeer verschillende mate
door het zuurstofgebrek beïnvloed, Terwijl deze bij
Heine VII tot 29 % van die van de luchtwortels was gere-
duceerd, was hij bij Stella slechts 5 % lager dan die van
de luchtwortels.

Blijkbaar wordt de groei van alle rassen door zuur-
stofgebrek ongeveer in gelijke mate belemmerd, doch is
het vermogen tot opnemen van ionen bij de verschillende
rassen in zeer verschillende mate verminderd.

De vraag rijst nu in hoeverre de opname-kapaciteit een maat is voor het herstelvermogen van de plant, wanneer de aeratie van het wortelmilieu, b.v. door daling van de grondwaterstand, verbetert. Het direkte antwoord op deze vraag zou alleen door een praktisch proef kunnen worden gegeven. De fysiologische zijde van dit vraagstuk vereist een verder inzicht in de processen, die in de wortel door het gebrek aan zuurstof teweeggebracht worden. Enige van deze processen zijn in de hierna beschreven proeven verder onderzocht.

B. Fysiologische veranderingen bij Union zomergerst.

1. Suikergehalte en opnamekapaciteit van de wortels van lucht- en stikstofplanten.

Uit het onderzoek van Van der Heide is gebleken, dat de wortels van stikstofplanten een hoger gehalte aan oplosbare suikers hebben dan luchtplanten. De onderstelling lag voor de hand, dat dit hoger suikergehalte een hogere ademhaling en daarmee een hoger energie voorziening mogelijk maken, waardoor o.a. ook de opnamekapaciteit zou toenemen.

Deze onderstelling werd op de volgende wijze getoetst. Reeds Hoagland en Broyer (1936) hadden gevonden, dat de wortels van planten, die een ruime hoeveelheid mineralen aangeboden kregen een lager suikergehalte hadden, dan de wortels van planten, die slechts weinig ionen kregen. (zgn. low salts - high sugar regel) Van dit verschijnsel werd gebruik gemaakt om wortelstelsels met verschillende suikergehaltes te kweken, n.l. door ze in voedingsoplossingen van verschillende concentraties te zetten. Vervolgens werd de chloride opnamekapaciteit van deze planten uit twee verschillende concentraties kaliumchloride bepaald.

De resultaten zijn weergegeven in Fig. 1 en 2.

Duidelijk blijkt, dat er geen verband tussen het suikergehalte van de wortels en hun opnamecapaciteit bestaat. Dit resultaat wordt bevestigd door proeven met tarwe. Bij deze plant bleken de stikstofwortels, ook indien de chloride-opname per mg drooggewicht veel hoger was dan die van de luchtwortels, praktisch hetzelfde of zelfs een lager suikergehalte te hebben.

Het feit, dat bij gerst onder zuurstofgebrek altijd een hoger suikergehalte van de wortels samengaat met hogere opnamecapaciteit voor Cl^- , moet dus als een coïncidentie worden beschouwd. Het één is niet het gevolg van het ander.

2. De oorzaak van het ontstaan van luchtholtes in stikstofwortels.

Uit het werk van Van der Heide c.s. en ook uit zuurstofmetingen, die tijdens het hier beschreven onderzoek werden gedaan, is duidelijk gebleken dat in de wortels, die zonder zuurstof in de omgeving gegroeid zijn, zuurstof, die in de bladeren binnendringt, naar beneden diffundeert. Dit wordt mogelijk gemaakt doordat in deze wortels aanzienlijk grotere intercellulaire holtes ontstaan dan in wortels, die hun zuurstof uit hun milieu kunnen opnemen. Bovendien zijn de schorscellen veel groter.

In de literatuur over de aanpassing van planten aan zuurstofgebrek, wordt vermeld dat celwanden van de schors van de stikstofwortels dunner zijn, dan die van de luchtwortels en dat door scheuren van celwanden grote holtes kunnen ontstaan. De hypothese ligt nu voor de hand, dat door het lage zuurstofgehalte van het milieu deze dunnere celwanden en de ermee samenhangende anatomische veranderingen worden veroorzaakt, die op hun beurt weer een snellere diffusie van de zuurstof uit de bladeren naar de uiteinden van de wortels mogelijk maken.

Deze veranderingen hebben hun grond in biochemische processen.

Deze processen zijn niet alle precies bekend. In het algemeen kan men zeggen, dat het door enzymen bewerkstelligde reakties zijn waarbij suikers in celwand materiaal worden omgezet. De lage zuurstofspanning zou dan invloed moeten hebben op deze reakties. Dit zou o.m. kunnen doordat de vorming van één of enkele van de bij de processen betrokken enzymen, niet of in verminderde mate plaats vindt, wanneer de cellen minder zuurstof krijgen. Een andere mogelijkheid is, dat wel alle enzymen in voldoende hoeveelheid ontstaan, doch dat ze bij lage zuurstofspanning met verminderde snelheid werken. Ten einde deze onderstelling te toetsen werd de vorming van celwand materiaal onder verschillende omstandigheden onderzocht.

Plantaardige celwanden bestaan voor een belangrijk deel uit polysacchariden, grote uit suikers gevormde moleculen. Hiervan bestaan verschillende soorten, waarvan de voornaamste bekend staan als pectines, hemicellulose en cellulose. Bepaling van deze molecuulsoorten afzonderlijk is een zeer omvangrijk werk. Bij dit onderzoek werd daarom volstaan met bepaling van het totaal van de polysacchariden en van cellulose gehalte.

Methodiek

Het totaal van de polysacchariden is bij deze wortels praktisch het celwand materiaal. Reserve stoffen als zetmeel bestaan ook uit polysacchariden, doch hiervan komt weinig in deze wortels voor. De bepaling van de polysacchariden geschiedde door de wortels eerst fijn te maken, en vervolgens het materiaal te extraheren met water of met 75% alcohol. Hierdoor werden alle oplosbare stoffen verwijderd. Van een deel van het geëxtraheerde materiaal werd daarna het stikstofgehalte met de Kjeldahl methode bepaald.

Aannemend, dat alle onoplosbare stikstofverbindingen eiwitten zijn, werd uit het gevonden stikstofgehalte het eiwitgehalte berekend op een basis van 1 gram stikstof = 6 gram eiwit. Door dit eiwitgehalte van het gehalte aan in water onoplosbaar materiaal af te trekken, vindt men het gehalte aan polysacchariden. Het cellulosegehalte werd gevonden door het materiaal te extraheren met 17,5% NaOH. Hierin lossen bijna alle bestanddelen op, en alleen de cellulose blijft over.

Resultaten

Het resultaat van de bepaling van het totale polysaccharide gehalte is als volgt: (Tabel II)

Tabel II

Gehaltes aan water onoplosbaar materiaal, eiwit en polysacchariden in de wortels van stikstof- en luchtplanten per 100 mg. droog wortelgewicht.

	stikstofwortels	luchtwortels
in water onoplosbaar	68,5	80,0
eiwit	<u>11,0</u>	<u>7,3</u>
polysacchariden	57,5	72,7

Tabel II laat zien, dat het gehalte aan polysacchariden bij de stikstofwortels belangrijk lager is dan dat van de luchtwortels, terwijl het eiwitgehalte hoger is.

Tabel III geeft de resultaten van de bepaling van het cellulosegehalte van de wortels.

Tabel III

Cellulosegehalte van de wortels van stikstof- en luchtplanten, uitgedrukt in mg cellulose/100 mg droog wortelgewicht.

	stikstofwortels	luchtwortels	verschil
proef 1	34.2	37.6	+3.4
" 2	33.5	37.3	+3.8
" 3	35.3	43.0	+7.7
" 4	36.0	37.8	+1.8
" 5	21.1	25.5	+4.4
" 6	25.6	28.0	+2.4
Gemiddeld	31.0	34.9	+3.9

Uit de tabel blijkt, dat wel het cellulosegehalte van de celwanden van de stikstofwortels lager is dan dat van de luchtwortels, doch het verschil is veel kleiner dan dat tussen het totale gehalte aan polysacchariden. Deze resultaten zijn niet in strijd met de hypothese, dat de grotere luchtholtes in de stikstofwortels ontstaan door verminderde synthese van celwand materiaal. Voor een bewijs van deze hypothese zijn de verschillen, speciaal tussen de cellulosegehaltenes onvoldoende.

Het is denkbaar, dat niet de dikte van de celwand, doch de richting waarin de cellulose fibrillen zijn afgezet anders is bij stikstof- en luchtwortels. Dit zou de sterkte van de celwand in verschillende richtingen kunnen veranderen.

Bij onderzoek van de celwand met het polarisatiemikroskoop bleek, dat zowel in de celwanden van de stikstofwortels als in die van de luchtwortels de cellulose fibrillen duidelijk in een bepaalde richting liepen. In de jonge cellen was deze oriëntatie dwars op de lengterichting van de wortels, in de volwassen cellen maakte de hoofdrichting van de fibrillen een kleinere hoek met de lengterichting van de wortels. De grotere cellen en de grotere luchtholtes van de schors van de stikstofwortels zijn dus niet het gevolg van een gedesoriënteerde afzetting van de cellulose tengevolge van de lage zuurstofspanning.

Uit Tabel II kan men berekenen, dat de slechtere groei van de stikstofwortels, vergeleken met die van de luchtwortels geheel het gevolg is van een verminderde vorming van polysacchariden. Gemiddeld is het drooggewicht van het wortelstelsel van een stikstofplantje 75 % van dat van een luchtplantje. Wanneer op deze basis de cijfers van Tabel II worden omgerekend, komt men tot het volgende resultaat:

Tabel IV

Vergelijking van de totale hoeveelheid water onoplosbaar materiaal, eiwit en polysacchariden bij een stikstof- en een luchtplantje in percenten van het droge wortelgewicht van een luchtplantje.

	stikstofwortels	luchtwortels
droog wortelgewicht	+ 75,0 %	100,0 %
in water onoplosbaar materiaal	+ 52,0 %	80,0 %
eiwit	+ 8,5 %	7,3 %
polysacchariden	+ 43,0 %	72,7 %

Uit tabel IV blijkt dat de totale hoeveelheid eiwit die door de stikstofwortels wordt gevormd zelfs iets groter is dan die gevormd door luchtwortels. De lage zuurstofspanning werkt blijkbaar niet remmend op de synthese van eiwit. Het is echter mogelijk dat er verschuivingen optreden in de hoeveelheden van bepaalde enzymen zonder dat de totale hoeveelheid eiwit verandert.

3. De oorzaak van de verminderde synthese van celwandmateriaal.

Zoals hierboven is uiteengezet bestaat de mogelijkheid dat de verminderde synthese van polysacchariden veroorzaakt wordt door een verminderde synthese van bij de polysaccharide vorming betrokken enzymen, of de hoeveelheid enzymen in beide typen wortels kan gelijk zijn, maar de werking ervan wordt verlaagd door een te lage zuurstofspanning. Dit probleem werd op twee wijzen benaderd.

In de eerste plaats werd door wegen nagegaan of onder aerobe omstandigheden de stikstofwortels minder in water of 75 % alcohol onoplosbaar materiaal produceerden dan de luchtwortels.

In de tweede plaats werd aan beide typen wortels onder gelijke, aerobe omstandigheden, radioactieve glucose aangeboden; na enige tijd werd dan de radioactiviteit van de wortels bepaald.

De gewichtstoename

Een afgewogen hoeveelheid van beide typen wortels werd gedurende 24 uur in een oplossing van 0,5 % glucose gebracht. Door de oplossing werd lucht geleid. Een deel van het wortelmateriaal werd niet in 0,5 % suiker gebracht, maar direkt gedroogd, en gewogen, vervolgens werd dit materiaal fijn gemaakt en met water of 75 % alcohol geëxtraheerd, waarna het drooggewicht van het niet in water oplosbare deel werd bepaald.

Dezelfde bepalingen werden met het materiaal, dat 24 uur in de suiker oplossing was geweest, gedaan.

Uit deze gegevens werd berekend de hoeveelheid niet in water, resp. niet in 75 % alcohol oplosbaar materiaal, dat per 100 mg drooggewicht in stikstofwortels en luchtwortels werd gevormd tijdens 24 uur waarin de wortels in een suikeroplossing staan.

Tabel V

Procentuele toename van de in water niet oplosbare droge stof van stikstof- en luchtwortels. De wortels werden bij deze proef gedurende 24 uur geïncubeerd in een oplossing van 0,5 % suiker.

	stikstofwortels	luchtwortels	verschil
proef 1	10.7	7.3	+ 3.4
" 2	13.5	6.3	+ 7.2
" 3	7.0	1.1	+ 5.9
" 4	12.7	4.4	+ 8.3
" 5	7.5	9.3	- 1.8
" 6	8.6	-0.7	+ 9.3

De opname van glucose en de verwerking tot bestanddelen van de wortel met behulp van radioactief gemerkte glucose.

Evenals bij de hierboven beschreven proeven werden bij deze proeven de wortels van stikstof- en luchtplanten gedurende 24 uur gebracht in een 0,5 % glucose oplossing. Bij de nu te bespreken proeven was deze glucose oplossing gemerkt, d.w.z. er was aan de glucose oplossing een kleine hoeveelheid radioactief gemerkte glucose toegevoegd. Na afloop van de proefperiode werden de wortels gedroogd en fijn gemaakt in een mortier. Hierna werd van een bepaald gewicht de radioactiviteit bepaald.

Vervolgens werd het gedroogde materiaal met verschillende stoffen geëxtraheerd en werd nagegaan hoeveel radioactiviteit in het geëxtraheerde materiaal aanwezig was.

De stoffen waarmee geëxtraheerd werd waren achtereenvolgens:

- 1) 75 % alcohol,
- 2) 0,05 % zoutzuur bij 100° C,
- 3) 4 % NaOH en
- 4) 17,5 % NaOH

Door deze extracties worden achtereenvolgens verwijderd:

- 1) de in water en alcohol oplosbare stoffen (w.o. dus ook de opgenomen glucose),
- 2) pectines en protopectines (= een deel van de celwanden),
- 3) eiwitten, hēmi-cellulose en pectaten,
- 4) alle andere polysacchariden behalve cellulose.

Na extractie met 17,5 % NaOH blijft cellulose over.

De resultaten worden weergegeven in tabel VI.

Tabel VI

De radioactiviteit, die gevonden wordt in de stikstofwortels na de verschillende extracties, in procenten van de radioactiviteit van de luchtwortels na dezelfde extracties.

		totaal	alkohol	HCl	NaOH 4 %	cellu-
		residu	residu	residu	residu	lose
Stikstof-						
wortels	proef 1	156	230	263	245	254
	" 2	110	264	242	-	-
	" 3	163	156	157	171	240
	" 4	127	149	151	170	145
	" 5	123	171	176	205	-
	" 6	138	129	149	168	150
	" 7	136	167	198	185	230
	" 8	142	213	254	217	247
	" 9	132	147	163	122	161

Zoals uit Tabel VI blijkt worden in de onderscheiden frakties zeer verschillende percentages van de bij de luchtwortels vastgelegde radioactiviteit in de stikstofwortels vastgelegd. Het heeft geen zin, het gemiddelde van deze percentages te bepalen. Toch laten deze proeven enige duidelijke konklusies toe.

1^o. In alle gevallen is de totale activiteit van de stikstofwortels groter. Dit betekend, dat deze meer glucose hebben opgenomen dan de luchtwortels. Men moet hierbij bedenken, dat niet alle opgenomen glucose in de wortels wordt teruggevonden; een deel ervan is door ademhaling weer verloren gegaan.

Dit doet geen afbreuk aan de konklusie, dat de opname door stikstofwortels hoger was dan de opname door luchtwortels, omdat de ademhaling van stikstofwortels hoger is. (Proeven van Van der Heide c.s. en eigen hier niet weergegeven proeven.) Zonder ademhaling zou dus een groter verschil in opname gevonden zijn.

Merkwaardig is, dat de stikstofwortels deze grotere opname van suiker vertonen, ondanks het feit, dat hun eigen suikergehalte aan het begin van de opnameproef reeds aanzienlijk hoger is, dan dat van de luchtwortels.

2^o. In alle frakties, die na de verschillende extracties overbleven, is bij de stikstofwortels meer radioactiviteit terecht gekomen dan bij de luchtwortels. Dit behoeft niet te betekenen, dat deze frakties ook meer in gewicht zijn toegenomen. Het is n.l. denkbaar dat niet alleen de opbouw van celwandmateriaal en eiwitten in de stikstofwortels sneller gaat, doch ook de afbraak. Het netto resultaat zou slechts door weging kunnen worden bepaald. De wegingen werden wel uitgevoerd, maar door de grote spreiding in de weegresultaten bleek het niet mogelijk hieruit betrouwbare konklusies te trekken.

De proeven bewijzen echter wel, dat het vermogen tot vorming van verbindingen in de verschillende frakties bij de stikstofwortels aanmerkelijk hoger is.

3^o. De grotere incorporatie van de radioactieve koolstof uit de toegediende glukose in celwandmateriaal bij de stikstofwortels moet het gevolg zijn van een groter vermogen tot synthese van dit celwandmateriaal. Deze grotere capaciteit kan het gevolg zijn van een hoger enzymgehalte van de stikstofwortels maar het is ook mogelijk dat het enzymgehalte gelijk is aan dat van de luchtwortels maar dat de enzymactiviteit van de stikstofwortels hoger is.

Op grond van deze proeven kan niet geconcludeerd worden welke van de beide mogelijkheden de juiste is. Gezien echter het hogere eiwitgehalte van de stikstofwortels lijkt het waarschijnlijk dat het enzymgehalte van de stikstofwortels hoger is dan dat van de luchtwortels.

Het is denkbaar dat de grotere incorporatie van gemerkte suiker bij de stikstofwortels het gevolg is van de grotere suikeropname. Hierdoor zouden de enzymen meer gemerkte suiker ter beschikking hebben voor de vastlegging in het celwandmateriaal. Deze opvatting lijkt niet erg waarschijnlijk, immers in dat geval zou men verwachten dat er een duidelijk verband zou zijn tussen de opname-verhouding van gemerkte suiker en de incorporatie verhouding in de verschillende fracties. Dit verband werd in deze proeven niet gevonden. In bijna alle gevallen blijkt de incorporatieverhouding groter te zijn dan de verhouding tussen de opname van gemerkte suiker van stikstof- en luchtwortels.

Samenvattend kan gezegd worden, dat de in deze paragraaf besproken proeven tot de konklusie leiden, dat de stikstofwortels wel degelijk over voldoende enzymen beschikken om evenveel celwandmateriaal te vormen als de luchtwortels. Dat ze het onder anaerobe omstandigheden niet doen, moet dus het gevolg zijn van de direkte of indirekte inwerking van deze omstandigheden op de aktiviteit van deze enzymen.

4^o. De zuurstofspanning in de wortels.

Dat de wortels van de stikstofplanten zuurstof toegevoerd krijgen uit de bladeren is door Van der Heide overtuigend aangetoond. Men kan dus niet zeggen, dat de cellen van wortels, die zich in een zuurstofvrije oplossing bevinden, geheel van zuurstof verstoken zijn.

Het zou in verband met de resultaten van de voorgaande paragrafen belangrijk zijn, om te weten hoe groot de zuurstofspanning in de omgeving van de wortelcellen is. Het lijkt echter onwaarschijnlijk, dat deze vraag beantwoord kan worden.

De cellen op verschillende plaatsen van de wortel zullen n.l. door zeer verschillende zuurstofspanningen omgeven zijn. In de eerste plaats omdat in de centrale cylinder van de wortel de intercellulaire holtes, d.w.z. de kanaaltjes waardoor de zuurstof diffundeert, veel nauwer zijn dan in de schors van de wortel. In de tweede plaats, omdat van de basis, waar de zuurstof uit de bladeren de wortel binnenkomt, tot aan de top van de wortel een afname van de zuurstofspanning zal plaats hebben tengevolge van de ademhaling van de cellen.

Met behulp van een zuurstofelektrode heeft Van der Heide getracht een indruk te krijgen van de zuurstof afgifte van de wortels aan het milieu. Hij vond inderdaad een indicatie voor een zekere afgifte van zuurstof aan het milieu, doch het bleek niet mogelijk hieruit de zuurstofspanning in mm.-gasdruk af te leiden.

Deze proeven van Van der Heide werden herhaald, met een elektrode die wel voor de zuurstofspanning geijkt was. Deze zgn. Clark-elektrode bevindt zich niet, zoals de door Van der Heide gebruikte elektrode, vrij in de oplossing waarin de wortels zich bevinden, doch is hiervan door een zeer dunne membraan gescheiden. De elektrode meet de hoeveelheid zuurstof, die per tijdseenheid uit het milieu door de membraan diffundeert. De diffusie snelheid is een maat voor de zuurstofspanning in het milieu.

In de eerste plaats werd nu nagegaan of met deze elektrode zuurstof afgifte aan het milieu gekonstateerd kon worden.

Dit is echter niet gelukt bij een temperatuur van 23^oC. Hierna werd onderzocht of de wortels van stikstofplanten, uit een zuurstofhoudend milieu, de zuurstof even snel opmaakten als de wortels van luchtplanten. De volgende grafiek geeft de resultaten van dit onderzoek.

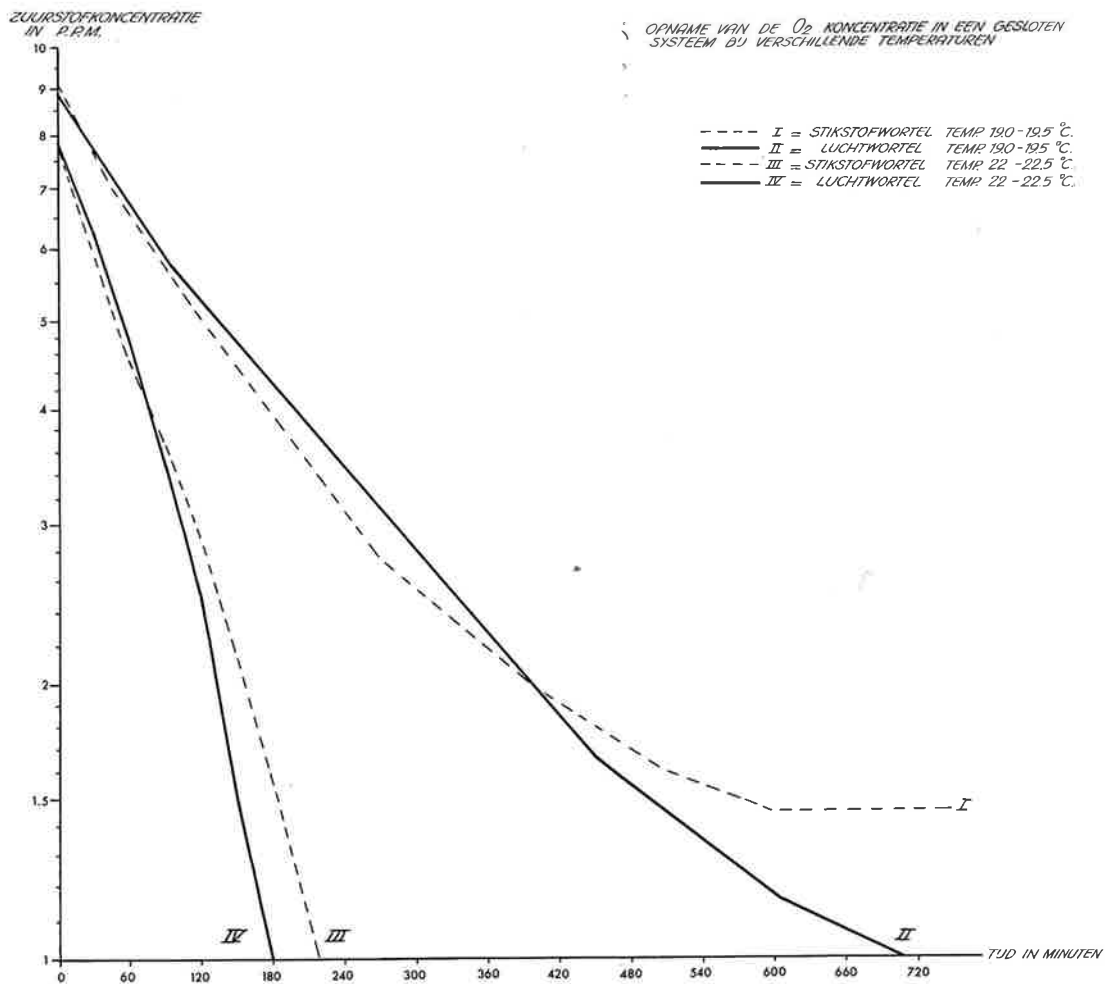


Fig. 3 Afname van de zuurstofconcentratie in de tijd bij 19 en 22,5^oC. Op het vaatje waren lucht- of stikstofplanten geplaatst waarvan de wortels zich in water bevonden. Diffusie van luchtzuurstof behalve via de planten, was uitgesloten.

Het bleek, dat bij de temperatuur waarbij de meeste proeven gedaan zijn ($+ 23^{\circ} \text{C}$), berekend over een zelfde hoeveelheid wortels, de wortels van stikstof- en luchtplanten de zuurstof uit het milieu ongeveer even snel verbruikten. Bij 19°C echter gebruikten de wortels van de luchtplanten wel de hele zuurstof voorraad, terwijl in het milieu van de stikstofplanten een evenwichtskoncentratie wordt bereikt, die niet verder daalt. Dit moet het gevolg zijn van zuurstofvoorziening vanuit de bladeren.

Deze zuurstoftoevoer moet ook bij 23°C plaats hebben. Kennelijk is echter dan, doordat de cellen meer O_2 verbruiken, deze toevoer niet voldoende om de gehele wortel van zuurstof te blijven voorzien. Een deel van de cellen van de wortel zullen hierdoor door de zuurstof uit de bladeren niet bereikt worden, omdat andere cellen deze geheel verbruiken. Deze cellen zullen op het milieu zijn aangewezen en hieruit de zuurstof opmaken. Vanaf dat moment kunnen ze geen zuurstof meer krijgen en zijn voor hun energie behoefte op anaerobe processen (gisting) aangewezen. Onder deze omstandigheden is de stofwisseling op verschillende plaatsen van de wortel ongelijk. Hierdoor is het niet mogelijk te zeggen welke zuurstofspanning in de wortelcellen heerst. Daardoor wordt het ook moeilijk na te gaan bij welke zuurstofspanning de synthese van celwand materiaal nog plaats vindt.

Waardoor in de proeven van Van der Heide wel een afgifte van zuurstof werd gevonden en in dit geval, althans bij 23°C niet, is moeilijk te achterhalen. Waarschijnlijk speelt het verschil in gebruikte apparatuur (elektrode niet of wel door een membraan van het milieu gescheiden) een rol.

Samenvatting van de resultaten.

1. Bij vijf verschillende tarwerassen bleek van kiemplantjes de groei van de wortels en de bovenaardse delen door zuurstofgebrek rond de wortels in ongeveer dezelfde mate te worden verminderd. Het vermogen om ionen (in dit geval Cl^- -ionen) op te nemen, wordt echter bij verschillende rassen in zeer verschillende mate beïnvloed. Terwijl de opname van Heine VII-plantjes, die zonder zuurstofvoorziening van de wortels werden opgekweekt, slechts 29% was van de plantjes die in geëereerd milieu stonden, namen Stella plantjes in een oplossing zonder zuurstof nog 95% van de hoeveelheid op, die door geëereerde plantjes werd geabsorbeerd. De prestaties van de andere rassen lagen hiertussen in. (A)
2. Gerstplantjes, die zonder zuurstof worden gekweekt, bevatten steeds meer suikers dan in geëereerd milieu gekweekte. Ze hebben bovendien een groter opname capaciteit. Gebleken is, dat deze grotere opname niet het gevolg is van het hoge suikergehalte (fig. 1 en 2)
3. De verminderde groei van de wortels in anaeroob milieu is het gevolg van een verminderde vorming van celwand materiaal. De eiwitvorming is niet geremd. (Tabel II en IV)
4. Terwijl het verschil in vorming van alle polysacchariden tesamen tussen de wortels van stikstof- en luchtplantjes zeer aanzienlijk is, is het verschil tussen de vorming van cellulose alleen veel geringer. (Tabel II en III)
5. Het lijkt waarschijnlijk, dat de grote luchtholtes in de stikstofwortels hun ontstaan te danken hebben aan deze verminderde synthese van celwand materiaal, waardoor mogelijk cellen bij de groei te gronde gaan.

6. Wanneer stikstofwortels van zuurstof worden voorzien blijken ze tot minstens even grote vorming van celwand materiaal in staat te zijn als luchtwortels. (Tabel V)
7. Onder aerobe omstandigheden is de opname van suiker door de stikstofwortels groter dan die van de luchtwortels; ondanks het feit dat ze reeds meer suikers bevatten. Het verschil in inkorporatie van radioactieve koolstof uit opgenomen radioactieve suiker tussen stikstof- en luchtwortels is nog belangrijk groter dan het verschil in de suikeropname. (Tabel VI)
8. Uit het voorgaande blijkt, dat de verminderde vorming van celwand materiaal bij stikstofwortels (wanneer ze geen zuurstof ter beschikking hebben) niet het gevolg is van een verminderde vorming van de noodzakelijke enzymen, doch van een geremde werking van deze enzymen.
9. Bij hogere temperaturen (23°C) kan de toevoer van zuurstof uit de bladeren slechts een deel van de wortel cellen voor totaal zuurstofgebrek behoeden. Bij 19°C worden alle cellen door de zuurstof bereikt en komt ook zuurstof in het milieu terecht. Fig. 3.