

OVER DE
BEWEGING VAN HET WATER IN PLANTEN.

DOOR
HUGO DE VRIES.

In geen onderdeel van de levensleer der planten neemt men een zoo langzamen en zoo geregelden vooruitgang van onze kennis waar, als in het hoofdstuk der waterbeweging. Talrijke verhandelingen verschijnen voortdurend, elke draagt het hare bij, om een juister en helderder inzicht te winnen. Het is daarom moeilijk, voortdurend op de hoogte van onze kennis te blijven, te meer, daar de theoriën en gevolgtrekkingen van verschillende schrijvers dikwijls lijnrecht met elkander in strijd zijn.

In de volgende regelen wil ik trachten, den tegenwoordigen stand van dit vraagstuk in hoofdtrekken, en zoo eenvoudig mogelijk te schetsen.

De meening van SACHS, dat het water zich als imbibitiewater in de wanden der vezels en vaten zou bewegen, is thans geheel verlaten. De bewegelijkheid van imbibitiewater is over het algemeen zoo uiterst gering, dat zij voor eene verklaring van hoegenaamd geen belang is. Hetzelfde is het geval met de capillariteit. Want ofschoon de stijghoogte van het water in de houtvaten, als uiterst fijne capillaire buisjes, een zeer aanzienlijke is, is ook deze beweging te traag om den vollen stroom van het water in de planten te veroorzaken.

De verdamping in de bladeren en de drukkracht der wortels zijn in vele gevallen volkomen voldoende oorzaken van waterbeweging, maar niet in alle, en vooral de verschijnselen in hooge boomen kunnen zij alleen niet voldoende verklaren.

Voor eenige jaren is door GODLEWSKI een nieuwe factor in de theorie gebracht, en alle latere onderzoekingen sluiten zich min of meer rechtstreeks aan zijne denkbeelden aan. Hij beschouwt de mergstraalcellen als de organen voor de voortstuwung van het water in het hout. Zij zouden daarbij als zuig- en perspompjes werken, die, overal in het hout verspreid, te zamen het water met voldoende snelheid zouden kunnen voortbewegen. Hare stofwisseling zou de bron leveren voor het daartoe benoodigde arbeidsvermogen.

Het is merkwaardig, welken invloed dit denkbeeld op de studie van de anatomie en de physiologie van het hout heeft gehad, en hoe daardoor onze feitenkennis spoedig en belangrijk is vermeerderd. Maar een volledig experimenteel bewijs voor GODLEWSKI's stelling is tot nu toe niet gevonden.

Na deze geschiedkundige inleiding ga ik tot mijn eigenlijk onderwerp over. Het orgaan van de waterbeweging is het hout, dat in onze boomen een centrale massa uitmaakt, doch in bladeren en in Monocotylen uit verspreide houtbundels (de houtgedeelten der vaatbundels) bestaat. Van het omliggende weefsel is het hout steeds door een aanéngesloten laag van cellen gescheiden. Men noemt deze laag de drukgrens; buiten haar correspondeert de lucht in de tusschencellige holten door de huidmondjes met de buitenlucht, binnen die grens, dus in het hout, is de lucht onderworpen aan al de veranderingen van spanning, die de wisselende grootte van de verdamping en van de worteldrukking, dus van verbruik en toevoer van water, daarin doen ontstaan. De drukgrens is het fraaist ontwikkeld in de jonge worteltoppen; hier voert zij den naam van kernscheede (endodermis van DE BARY).

Het hout pleegt uit twee systemen te bestaan, die bij de physiologische beschouwing scherp uitéén moeten worden gehouden. Ik bedoel het systeem der vaten en dat der vezels. Duidelijk zijn beide bij de Dicotylen. De vaten zijn lange buizen, die onderling zoodanig verbonden zijn, dat zij van de toppen der wortels tot in de fijne aderen der bladen een doorlopend stelsel vormen. Overal aan de uiteinden zijn zij gesloten. Opent men ze door een wond, zoo kan men van hieruit water laten opzuigen; heeft men dit vocht gekleurd, zoo kan men nagaan waarheen en hoever het zich verspreidt. Zet men een plant met het doorgesneden uiteinde van den wortel, of van stam of tak in gekleurd water, dan stijgt dit tot in de fijnste aderen der bladen, ja zelfs der bloembladeren op. De omstandigheid, dat de in de vaten voorkomende lucht in den regel zeer verdund is,

de capillariteit en het waterverbruik door verdamping, zijn oorzaken, waarom dit opstijgen vrij snel geschiedt. Men kan zóó, witte bloemen of wel geheel kleuren, of van donkere aderen voorzien.

In de vaten beweegt zich het water, in onverwonde planten, tengevolge van de drukkracht der wortels. De wortelharen zuigen het water uit den grond, de cellen der kernscheede persen het in de vaten. Is er geen andere oorzaak werkzaam, dan worden de vaten geheel met water gevuld, en eindelijk vloeit dit, aan de toppen en randen der bladeren, of uit toevallige open wonden, in druppels naar buiten. Na koude nachten zonder dauw kan men die druppels aan granen en allerlei andere lage planten, ook aan kas-gewassen zeer dikwijls zien; uit wonden ziet men ze in het voorjaar aan pasgesnoeide wingerden en eschdoorns uittreden. Dit laatste verschijnsel noemt men het bloeden.

Voordat ik tot de bespreking van het tweede systeem overga, nog een paar opmerkingen over het eerste. In het hout der vlinderbloemige planten plegen de vaten in groepen vereenigd, en van de groepen der vezels scherp gescheiden te zijn; in het hout der meeste andere Dicotylen zijn zij eenvoudig door de vezelmassa, schijnbaar zonder physiologischen regel, verspreid. Bij de Conifeeren vindt men, anatomisch gesproken, in het secundaire hout alleen vezels, doch sommige reeksen van vezels hebben openingen (doorboorde hofstippels) waardoor zij onderling juist zoo gemeenschap hebben als de vaten der loofboomen. Deze reeksen zijn de zoogenoemde gangen van HÖHNEL; zij zijn nog zeer onvolledig bekend. De vaatbundels der jongste takken en der bladnerven hebben ook bij de Conifeeren duidelijke houtvaten.

Het tweede systeem is dat van de vezels en de mergstralen. Hierin beweegt zich het water in hoofdzaak door de krachten, die de laatste, als zuig- en perspompjes, beschikbaar stellen. Dit systeem put zijn water uit de vaten, en levert het aan de verdampende weefsels, dus voornamelijk aan de bladeren af. Is er geen verdamping, dan kan men de werking van dit stelsel buiten beschouwing laten; hoe sterker de verdamping, des te meer treedt het vezelstelsel op den voorgrond. Wordt er voor de verdamping meer water gebruikt, dan de wortels in denzelfden tijd in de vaten omhoog persen, (zooals b. v. des zomers op zonnige dagen), dan zuigen de mergstralen eerst de hoogere, daarna al lagere deelen der vaten leeg of bijna leeg; eindelijk vindt men de vaten nog slechts in de jongste toppen der wortels geheel met water gevuld. Des nachts, als de verdamping stilstaat en de wortels voortgaan met werken, stijgt het niveau van

het water in de vaten weer allengs omhoog. Door de vereeniging dezer beide stelsels kan dus, zooals men ziet, al het water, dat de wortels in een etmaal opzuigen, overdag voor de verdamping gebruikt worden.

Tot zoover is de waterbeweging een vrij goed bekend verschijnsel, waaromtrent onze voorstelling op een vrij voldoende reeks van waarnemingen en proeven rust. Wij moeten thans echter trachten ons ook van de werking van vezels en mergstralen een helder denkbeeld te maken.

Ik stel u voor, daartoe uit te gaan van de volgende, denkbeeldige, proef. Een lange aan beide uiteinden open glazen buis is verticaal geplaatst, door een aantal horizontale vliezen in vakken verdeeld en geheel met water gevuld. De vliezen kunnen op ongelijke, doch niet al te groote afstanden geplaatst zijn. Elk vak tusschen twee vliezen beteekent in dit schema een houtvezel, elk vlies het middenschot van een hofstippel. Wij nemen aan dat de vliezen in onze proef voor water onder drukking doorgankelijk zijn, doch met wrijving; verder neem ik aan, dat de drukking van een waterzuil, om deze wrijving te overwinnen, grooter moet zijn dan de grootste verticale afstand van twee naburige vliezen in onze zuil.

Wanneer het mij gelukt is, mijne bedoeling duidelijk te maken, zal men bespeuren, dat de waterzuil in onze buis in rust zal blijven, hoe lang deze buis ook moge zijn, en dat nergens eene drukking voor zal komen grooter dan die van de verticale waterzuiltjes tusschen twee naburige vliezen. Ik mag de buis zoo hoog maken als de hoogste boomen, de drukking van het water wordt overal door de wrijving in de vliesjes opgeheven. Er zal geen dalen van het water, geen sommeeren van de drukking mogelijk zijn.

Zoo stelt men zich voor, dat het water in de vezels van een boom zou staan, als deze geheel gevuld waren. Het eenige belangrijke verschil is, dat de vezels van boven en van onderen spits toelooopen en dus met de toppen zijdelings aan elkander verbonden zijn, zoodat de vliezen niet dwars, maar overlans in die schuine wanden staan. En dat een systeem dat vele vezels dik is, in plaats van uit éene rij van vezels te bestaan, evengoed aan ons schema voldoet, is gemakkelijk in te zien. Evenzoo, dat de gemeenschap tusschen twee opeenvolgende vezels niet juist tot één vlies behoeft beperkt te zijn, maar door een aantal vliesjes, in even zoovele hofstippels, kan onderhouden worden.

De puntige vorm der vezels heeft een belangrijk voordeel. In het bovenste gedeelte der holte, boven het vlies dat de gemeenschap met de naasthoogere vezel onderhoudt, behoeft natuurlijk geen water te staan. Hier kan lucht zijn, zonder dat daardoor aan ons schema iets veranderd wordt. En hoe grooter de ruimte in de vezels is boven de laagste hofstippel die toegang geeft tot een hoogere vezel, des te meer lucht kan er zijn, zonder dat ons schema verandert. In werkelijkheid bevatten de houtvezels zelden alleen water, meestal water en lucht.

Wij keeren thans terug tot onze glazen buis, en nemen aan dat in deze de vliezen, om het andere, vervangen worden door een klein zuig- en perspompje. De kracht van elk dezer zij voldoende, om de wrijving in het naasthoogere vlies te overwinnen, en het waterzuiltje, dat twee pompjes scheidt, omhoog te heffen. Als nu al deze pompjes tegelijkertijd en met gelijke kracht werken, zal het water in die buis omhoog stijgen, zonder dat ergens een aanzienlijke vergroting der drukking behoeft te ontstaan.

Een ongelijk werken der afzonderlijke pompjes zou in dit systeem tot moeilijkheden voeren. Daarin wordt echter voorzien door den spitsen vorm der houtvezels en hun luchtgehalte. Want deze lucht kan samengeperst worden, zoodat een vezel tijdelijk wat meer water kan bergen. Wordt het water later weer weggezogen, dan komt de verhoogde spanning der lucht weer aan deze beweging ten goede, zij is dus niet verloren. Denkt men zich nu, dat in een boom de pompjes in groote groepen hier sterker, daar trager, werken, zoo komen locale ophoopingingen van water en daartusschen plaatsen van waterarmoede tot stand. In de eerste is de spanning der lucht grooter, in de laatste kleiner, zonder dat dit verschil in eenige betrekking tot de drukkingen staat, die in den waterzuil bij afwezigheid der vliezen zouden bestaan.

Zulke onregelmatige afwisselingen komen nu in de spanning der lucht in de vezels van het hout werkelijk voor. Zeer nauwkeurige metingen, met name bij sparren uitgevoerd, laten daaromtrent geen twijfel. En afgezien van deze betrekkelijk geringe wisselingen is de drukking in den stam van een hoogen boom overal dezelfde; een afnemen naar omhoog is niet te bespeuren. Het water gedraagt zich dus in de vezels van het levende hout werkelijk juist zoo als in ons schema.

Wij hebben aangenomen, dat de vliezen in onze buis, om het

ander, door zuig- en perspompjes vervangen waren. Wij hadden juist even zoo goed kunnen aannemen, dat zij om de twee of drie of meer op die wijze waren vervangen; de kracht der pompjes zou dan slechts iets grooter behoeven te zijn.

Volgens de theorie van GODLEWSKI zijn de mergstraalcellen nu de zuig- en perspompjes, die hier en daar tusschen de spitse uiteinden van twee op elkander volgende vezels zijn aangebracht. De mergstraalcellen vertoonen dan ook dit merkwaardige, dat zij ter weerszijden met een zoogenoemden halven hofstippel aan een vezel grenzen. Dat zijn stippels, die alleen aan de zijde der vezels den bouw van een hofstippel hebben, maar waar zij aan den levenden inhoud van de mergstraalcel grenzen, missen zij den hof. Om kracht te kunnen produceeren moeten deze cellen adem halen; de mergstralen zijn dan ook steeds door uiterst fijne luchtbuisjes met de luchthoudende ruimten in de schors verbonden.

De mergstralen zuigen dus aan de eene zijde, zij persen aan de andere, en de bouw van het hout is natuurlijk zoodanig, dat al deze werkingen zich vereenigen tot eene beweegkracht in ééne richting. Daaruit volgt, dat het vezelsysteem in het hout het water niet in omgekeerde richting kan voortbewegen. En dat dit werkelijk zoo is, leeren ons proeven met omgekeerd geplante stekken. Het is moeilijk deze in den grond wortel te doen slaan, en aan het andere uiteinde één of twee takken te doen ontwikkelen. En gelukt dit, zoo kwijnen zij toch spoedig weg. Het beste gaat het nog met dikke takken, van deze krijgt men na omgekeerd stekken soms goede planten, maar dan blijkt, dat knoppen en wortels door een nieuwe houtlaag zijn verbonden, waarin dus het water in de nieuwe richting kan voortbewogen worden. Het oude hout doet dan niet daaraan mede.

Laat ons eens aannemen, dat de mergstraalcellen in een boom altijd in staat zijn te pompen, en dat hunne werkzaamheid eenvoudig afhangt van de grootte der drukking, waaronder de waterzuil staat, die zij moeten opheffen. Nemen wij verder aan, dat gedurende een nacht de verdamping heeft stilgestaan, en dat de drukverschillen, den vorigen dag ontstaan, zijn vereffend. De mergstralen werken dan niet, de waterzuil rust eenvoudig op de vliezen in de stippels der vezelwanden. Nu begint de verdamping; het bladmoes onttrekt water aan de drukgrens der nerven en deze wederom aan de vaten en vezels van het hout. De hoogste mergstraal ondergaat een eenzijdige vermindering van drukking en begint dus te werken. Door water op te

zuigen verdunt hij de lucht tusschen zichzelve en den volgenden mergstraal, zoodat ook deze begint te werken. Een zeer gering verbruik van water is voldoende, om tot op groote afstanden in den stam, ja, tot in de wortels de lucht zooveel te verdunnen, dat overal de werkzaamheid der mergstralen aanvangt, en dat dus een geregelde waterstroom tot stand komt. En hoe sneller het verbruik in de bladeren, des te krachtiger zal natuurlijk de werking der zuig- en perspompjes zijn.

Maar onze kennis laat nog niet toe dit punt nader uit te werken, noch ook de verschillende bezwaren uit den weg te ruimen, die men tegen deze voorstelling zou kunnen maken. De studie van de anatomie van het hout moet nog vrij wat feiten aan het licht brengen, eer de thans heerschende voorstelling ons geheel bevredigen kan; met name weten wij van de verspreiding der mergstralen en van die der hofstippels nog veel te weinig en zijn de spleetstippels eigenlijk in het geheel nog niet bestudeerd met het oog op hunne functie.

Het proefondervindelijk bewijs, dat de mergstralen als zuig- en perspompen werken, is nog niet geleverd; men kan zich zelfs nog niet voorstellen, hoe men tot zulk een bewijs zou moeten geraken. Veel minder is er dus quaestie van het meten van de oppompende kracht dezer elementen.

Ik moet dus hier eindigen. Moge de stand van het vraagstuk ook nog geene bevrediging bieden, een ieder, die zich herinnert wat men voor een tiental jaren van de waterbeweging in het hout wist en hoe men zich die toen algemeen voorstelde, zal erkennen, dat er groote vooruitgang heeft plaats gevonden.