

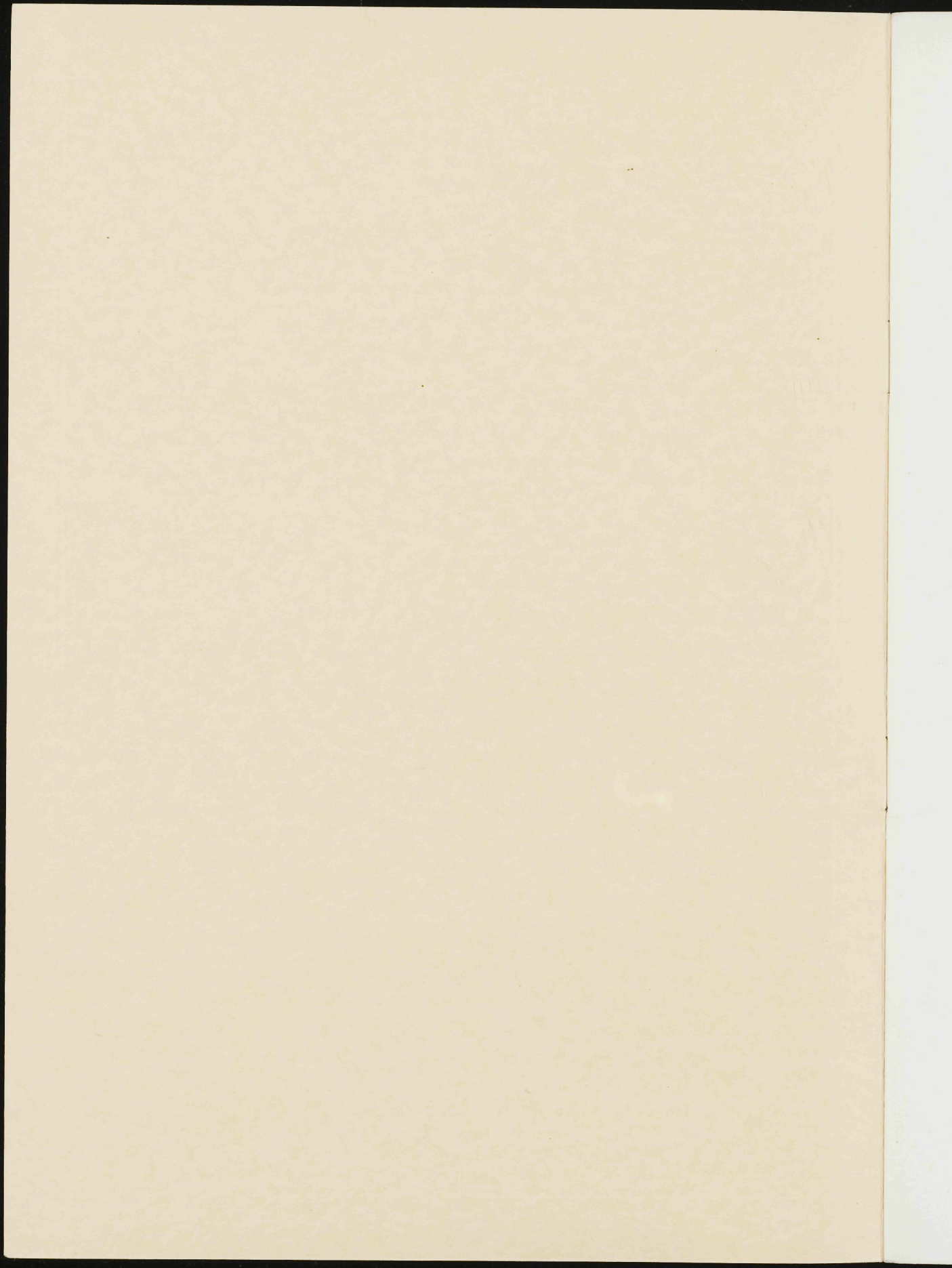
NB

0264

Dr. L. ALGERA

DE PLANT IN RUST

J. H. KOK N.V. KAMPEN



NB-

DE PLANT IN RUST

RFDE

DIETSEPROEVEN TER GELEGENHEID
VAN DE ZESENTACHTIGSTE HARDEWAARD
VAN DE STICHTING DER VRIJE UNIVERSITEIT
OP 16 OKTOBER 1931
1931

Dr. L. ALGERA

HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT
DES WISSENDES EN NATUURWISSENDE

66-11-02-007



DE PLANT IN RUST

REDE

UITGESPROKEN TER GELEGENHEID
VAN DE ZESENTACHTIGSTE HERDENKING
VAN DE STICHTING DER VRIJE UNIVERSITEIT
OP 20 OKTOBER 1966

DOOR

Dr. L. ALGERA

HOOGLERAAR IN DE FACULTEIT
DER WISKUNDE EN NATUURWETENSCHAPPEN

J. H. KOK N.V. KAMPEN
1966

DEPARTMENT OF AGRICULTURE

UNITED STATES GOVERNMENT
WASHINGTON, D. C.

J. H. FOR N.Y. EMBLEM
1966



Ongeveer in dezelfde tijd waarin wij ons, als universitaire gemeenschap, opmaken om van de rust van de zomervakantie over te schakelen naar de hernieuwde activiteit van het pas begonnen academisch studiejaar, zien wij in tegenstelling hiermee in de natuur rondom ons de onmiskenbare tekenen van het ten einde spoeden van de levensactiviteit en het naderen van de winterrust der ons omringende planten. Bomen, heesters en kruidachtige planten laten hun bladeren vallen. Ontdaan van deze centra van syntheseactiviteit resten van boom en heester nog slechts kale stammen en takken. Van de meerjarige kruidachtige planten blijft in de regel slechts een bladrozet over of een in de bodem verborgen wortelstok, bol of knol, terwijl de éénjarige planten in hun geheel verdwijnen.

En toch zal in het volgend voorjaar weer nieuw leven ontluiken dank zij de knoppen, die de plant gedurende de zomer heeft aangelegd in de oksels van haar bladeren of aan de zojuist genoemde onderaardse organen. Ook het zaad, dat zich na de bestuiving van de bloemen heeft gevormd, zal nieuw leven geven.

Zo wisselen in het leven der planten perioden van actief leven af met perioden van rust. Dit verschijnsel doet zich niet alleen voor in de gematigde streken, maar, hoewel dikwijls minder opvallend, ook in de tropische gebieden, met name daar waar hete, droge seizoenen afwisselen met koudere, natte jaargetijden.

Over deze periode van rust of anders uitgedrukt over de plant in rust wil ik vanmiddag tot U spreken.

Daarbij zullen twee vragen aan de orde komen. In de eerste plaats wat is de zin van deze inschakeling van een rustperiode en in de tweede plaats de vraag door welke factoren wordt de rusttoestand beheerst.

De beantwoording van de eerste vraag kan kort zijn. Algemeen wordt aangenomen, dat de zin van de inschakeling van een rustperiode deze is, dat de plant hierdoor een periode van ongunstige klimaatsomstandigheden kan overleven, hetzij een periode van koude zoals in de gematigde streken, hetzij een periode van hitte en droogte zoals bv. in de tropen. Rustende

organen zijn nl. veel minder gevoelig voor milieufactoren dan de actief levende organen van de plant. Het is derhalve nodig, dat de rusttoestand aanhoudt zolang de ongunstige klimaatsomstandigheden voortduren.

Veel moeilijker is de vraag te beantwoorden door welke oorzaken de rust intreedt en bij het terugkeren van een gunstiger klimaat, weer wordt verbroken.

Tot voor enkele tientallen jaren terug waren de meeste onderzoekers op dit gebied ervan overtuigd, dat de rusttoestand autonoom, dus geheel door inwendige oorzaken ontstaat. De uitwendige omstandigheden kunnen nooit het intreden in de rust verhinderen, hoewel zij in beperkte mate wel het begin ervan kunnen vervroegen of verlaten (Vegis, 11).

Dit standpunt is echter meer en meer verlaten. De eerste stoot hiertoe ging uit van Klebs (3, 4), die tot de conclusie kwam, dat de rusttoestand door externe factoren wordt geïnduceerd. Hij kwam tot deze conclusie o.a. op grond van het volgende experiment, waarbij hij zaailingen van de beuk kweekte in continu licht van hoge intensiteit bij een tamelijk hoge temperatuur en goede voeding. Onder deze omstandigheden vormden de planten in de herfst geen terminale winterknoppen. Zij bleven gedurende de gehele winter doorgroeien zonder dat een periode van rust intrad.

Omgekeerd gelukte het ook om bij periodiek rustende planten door verandering van de milieufactoren een rustperiode te induceren in een seizoen, waarin onder normale omstandigheden een actieve groei plaats vindt.

Op hun natuurlijke standplaats bevinden de planten zich echter nooit, zoals in het experiment van Klebs, in continu licht, maar ondergaan dagelijks een periode van licht of fotoperiode, die afwisselt met een donkere periode.

Bij de meeste onderzochte plantensoorten is gevonden, dat verlenging van de dagelijkse donkerperiode de groei tot stilstand brengt in de aangelegde knoppen en hierin een toestand van rust induceert. Verkorting van de dagelijkse donkerperiode daarentegen bevordert het aanhouden van de groei.

Dit verklaart, dat de knoppen, die gedurende de zomer zijn aangelegd, in de herfst als de nachten langer worden, in de rusttoestand overgaan.

Een uitzondering op deze regel vormen de overblijvende voorjaars- en steppeplanten zoals de bolgewassen en een aantal grassoorten. Hierbij wordt de vorming van onderaardse rustorganen, het afsterven der bovengrondse delen en het intreden in de rusttoestand bevorderd door korte donkerperioden of door continu licht. Net als bij de bloei inductie kan dus ook bij de inductie van de rust onderscheid worden gemaakt tussen korte-dag planten en lange-dag planten.

Een tweede belangrijke factor is de temperatuur. In het algemeen werken hoge temperaturen in een bepaald stadium rust inducerend. Na deze inductie wordt de rust door hoge temperatuur verdiept en verlengd. Om weer tot actieve groei te kunnen komen moeten de rustende organen meestal een korter of langer durende periode van lage temperatuur doormaken.

De beide factoren daglengte en temperatuur werken niet onafhankelijk van elkaar. Er is een samenwerking tussen beide in deze zin, dat de fotoperioden de groeiactiviteit slechts binnen bepaalde temperatuurgrenzen kunnen beïnvloeden. Deze grenzen kunnen bij de verschillende plantensoorten sterk verschillen en liggen in het algemeen bij planten uit koudere streken lager dan bij die, welke een warmere standplaats hebben.

Deze samenwerking kan onder natuurlijke omstandigheden voor de plant van groot belang zijn. In tegenstelling tot de relatieve duur van licht en donker, die elk jaar een zelfde verloop heeft, kan de temperatuur in een bepaald gebied van jaar tot jaar binnen betrekkelijk wijde grenzen schommelen. Treden bv. in een bepaald jaar abnormaal vroeg temperaturen op, die zo hoog zijn, dat zij de groei zouden kunnen remmen, dan zal de nog relatief lange lichtperiode een te vroege overgang naar de rusttoestand verhinderen. Is omgekeerd in de herfst de temperatuur nog gunstig voor de groei, dan induceert de in deze tijd reeds relatief lange donkerperiode een tijdige groeistilstand. Op deze wijze wordt een beschadiging of afsterven van groeiende takken door vroege nachtvorsten verhinderd.

Behalve temperatuur en daglengte zijn er nog meer rust inducerende factoren, die ik, zonder daar verder op in te gaan toch even wil noemen. Het zijn o.a. de golflengte van het licht, de beschikbare hoeveelheid voedsel, zuurstof en water.

Nadat de rust is geïnduceerd kan deze aanvankelijk nog gemakkelijk worden verbroken door rustverbrekende factoren. Dit wordt echter moeilijker naarmate de rust verder is voortgeschreden. Dit wijst erop, dat de rust niet plotseling intreedt, maar geleidelijk dieper wordt. Deze fase van de rust wordt voor-rust genoemd. Op deze fase van relatieve rust volgt dikwijls, maar niet steeds, de middenrust of absolute rust, die hierdoor gekenmerkt is, dat zij door geen enkele milieufactoor kan worden verbroken. Daarna gaat de absolute rust weer over in een relatieve, steeds minder diep wordende, rust. Gedurende deze na-rust wordt het steeds gemakkelijker de rust te verbreken.

Vegis (11, 12) wijst erop, dat de organen tijdens de voor- en na-rust

het vermogen om te groeien niet geheel verloren hebben. Zij kunnen echter alleen maar groeien in een enger gebied van de milieufactoren dan normaal. Naarmate de voor-rust verder voortschrijdt wordt dit gebied steeds nauwer, totdat het tijdens de middenrust tot nul wordt gereduceerd. Nu is onder geen enkele voorwaarde meer groei mogelijk. Gedurende de daarop volgende na-rust verwijdt het traject zich weer.

Deze verenging en verwijding kan, samenhangende met de klimaatsfactoren op de standplaats van de plant, op drie manieren worden gerealiseerd.

In de eerste plaats doordat met een gedurende de gehele rustperiode gelijkblijvende minimum temperatuur voor de groei, de maximum temperatuur gedurende de voor-rust voortdurend lager wordt. Het gebied tussen minimum- en maximum temperatuur waarbij groei mogelijk is, wordt dus steeds enger en wordt nul als bij het begin van de absolute rust de maximum temperatuur is gedaald tot de waarde van de minimum temperatuur. Daarna wordt tijdens de na-rust de maximum temperatuur weer hoger tot deze een waarde heeft bereikt, die ook geldt voor de normale groei, waarmee dan een einde is gekomen aan de rust. Met uitzondering van de periode van absolute rust is er bij lagere temperatuur steeds groei mogelijk, bij de hogere temperaturen echter niet.

Dit type komt o.a. voor bij steppeplanten met een ongunstig heet en droog seizoen. De vóór het intreden van dit seizoen tot rust geïnduceerde knoppen en zaden kunnen bij de hoge temperatuur niet uitlopen of ontkiemen.

Een tweede mogelijkheid, die het spiegelbeeld is van de vorige, is, dat de maximum temperatuur gedurende de gehele rustperiode gelijk blijft, terwijl de minimum temperatuur eerst stijgt en daarna weer daalt. Na wat bij het vorige type werd opgemerkt zal het duidelijk zijn, dat dit type is aangepast aan een klimaat met een ongunstig koud seizoen.

Bij het derde type stijgt de minimum temperatuur en daalt de maximum temperatuur tijdens de voor-rust. Tijdens de na-rust heeft het omgekeerde plaats. Gedurende deze perioden is dus alleen bij middelmatige temperaturen groei mogelijk, niet bij lagere en hogere. De planten van dit type zijn dan ook aangepast aan twee ongunstige seizoenen nl. zowel aan een hete, droge zomer als aan een koude winter.

Na deze bespreking van het verband tussen rust en uitwendige omstandigheden willen wij nagaan welke inwendige veranderingen er in de rustende organen worden geïnduceerd en of deze veranderingen een verklaring kunnen geven van de stilstand der levensprocessen. Daar deze

stilstand het meest opvallend tot uiting komt in het groeiproces wil ik mij tot dit proces beperken en speciale aandacht schenken aan die factoren, die bepalend zijn voor de regulering der groei.

Eén der eerste theorieën ter verklaring van het intreden van de rustperiode is afkomstig van de reeds eerder genoemde onderzoeker Klebs (5). Hij legde een verband tussen het intreden van de rust en de in de plant aanwezige voedingsstoffen. Zijn uitgangspunt is, dat tegen de tijd waarop de rust aanbreekt de groeiactiviteit vermindert door verlaging van de temperatuur of verandering in vochtigheid of beschikbare hoeveelheid voedingszouten. Door de vertraagde groei vermindert het verbruik van voedingsstoffen en daar de koolzuurassimilatie aanvankelijk nog doorgaat, zullen zich organische stoffen gaan ophopen. Deze accumulatie veroorzaakt een verschuiving in de verhouding van organische- tot anorganische voedingsstoffen ten gunste van de eerstgenoemde. Volgens Klebs veroorzaakt dit een inactivering van de fermenten voor de stofwisselingsprocessen. Deze vertragen en er treedt een toestand van rust in. Volgens deze gedachtengang is de groeistilstand niet een gevolg van het intreden van de rust, maar de oorzaak ervan.

Ten gunste van deze theorie zijn o.a. waarnemingen aan boomsoorten met groene, bonte en witbladige takken aangevoerd. In tijdsvolgorde gaat de rusttoestand het eerst in bij de groenbladige takken, daarna bij de bontbladige en het laatst bij de witbladige. In dezelfde volgorde neemt ook de snelheid af, waarmee de assimilaten zich in deze takken ophopen.

Het is echter niet gelukt om aan te tonen, dat er bij het begin van de rust een relatief tekort aan anorganisch voedsel is. Het bij de beuk gevonden relatief hoge stikstofgehalte wijst eerder op het tegendeel.

Ondanks haar gebleken onjuistheid is de hypothese van Klebs ongetwijfeld van grote waarde geweest, daar zij het verdere onderzoek sterk heeft gestimuleerd.

Tot de bestudering van het groeiproces, dus ook van de groeistilstand tijdens de rust, heeft in hoge mate de ontdekking bijgedragen, dat er voor de groei niet alleen voedsel nodig is, maar ook het beschikbaar zijn van groeiregulerende hormonen. De plantaardige groei bestaat uit celdeling, plasmagroei en celstrekking, die ieder hun specifieke hormonen nodig hebben. De celdeling wordt bevorderd door het hormoon kinetine. De plasmagroei wordt gestimuleerd door een hormoon of liever een mengsel van hormonen, dat de naam bios heeft gekregen. De hormonen voor de celstrekking behoren tot twee groepen nl. de auxinen en de gibberellinen. De meest bekende vertegenwoordiger van de laatste groep

is het gibberellinezuur. Behalve op de strekkingsgroei kunnen deze stoffen, afhankelijk van hun concentratie, ook invloed uitoefenen op o.a. de celdeling, wortelgroei en het afvallen van bladeren en vruchten.

De plant beschikt echter niet alleen over groei stimulerende stoffen, maar ook over groeiremmende. Het verschijnsel van groeiremming is reeds lang bekend. De eerste mededeling hierover dateert uit de dertiende eeuw en is afkomstig van Albertus Magnus, die had waargenomen, dat zaden van appels en peren zolang zij nog in de vrucht besloten zitten minder snel kiemen dan wanneer zij daaruit verwijderd zijn. Deze waarneming is later bij tal van andere zaden o.a. bij de tomaat bevestigd kunnen worden.

Molisch was de eerste, die in 1922 het vermoeden uitsprak, dat het sap van vlezige vruchten de kieming van de zaden vertraagt omdat zich daarin remmende stoffen bevinden. Later zijn inderdaad uit vruchten, stoffen geëxtraheerd, die aan daarvoor geschikte objecten toegediend, kieming en groei daarvan vertragen. Deze remstoffen of inhibitoren komen behalve in het vruchtvlees ook voor in de zaden zelf, zowel in het embryo en het endosperm als in de zaadhuid. Ook in rustende knoppen konden zij worden aangetoond.

Waar de plant over groeibevorderende en groeiremmende stoffen beschikt ligt het voor de hand te veronderstellen, dat de groeistilstand tijdens de rustperiode wordt veroorzaakt en beheerst door een samenspel van de genoemde groeiregulerende stoffen.

Indien deze veronderstelling juist is mag worden verwacht, ten eerste, dat door rust inducerende factoren het remstofgehalte toe- en het groeistofgehalte af zal nemen. Ten tweede, dat het toedienen van deze stoffen de rust zal beïnvloeden en ten derde, dat de diepte van de rust zal correleren met de onderlinge verhouding tussen remstof- en groeistofactiviteit.

Wat het eerste punt betreft, zoëven heb ik vermeld dat bij de groep der korte-dag planten de rust wordt geïnduceerd door dagelijkse lange donkerperiodes. Het effect van deze donkerperiode grijpt hoofdzakelijk aan in de jonge, nog niet geheel volgroeide bladeren, vanwaar dan een remmende werking uitgaat, die overgebracht wordt naar de groeiende stengeltoppen. Deze remmende werking wordt veroorzaakt door een remstof, die na in de bladeren te zijn gevormd, naar de stengeltoppen wordt getransporteerd. O.a. Eagles en Wareing (2) konden dit aantonen door een extract te maken van de bladeren van een berk, die onder korte-dag omstandigheden verkeerde, welk extract werd gebracht op de bladeren van jonge, actief groeiende berkeplanten. Ondanks het feit, dat deze planten onder lange-dag omstandigheden werden gekweekt, kwam de groei

van de stengeltoppen geheel tot stilstand. De met water behandelde controleplanten bleven gedurende de proef doorgroeien. Toen na enige tijd de stengeltoppen van deze planten werden geëxtraheerd bevatte het extract van de geremde toppen meer remstof dan dat van de controleplanten.

Een afname van auxine werd door Nitsch en Nitsch (8) aangetoond in de stengeltoppen van *Rhus typhina* nadat de planten van lange-dag naar korte-dag waren overgebracht.

Ook wat het tweede genoemde punt betreft kan naar experimenten met deze beide planten worden verwezen. Eagles en Wareing gingen de door hen met remstof kunstmatig tot groeistilstand gedwongen toppen behandelen met gibberellinezuur. Door deze behandeling werd de rust verbroken en de knoppen gingen snel uitlopen. Evenzo gelukte het aan Nitsch en Nitsch om hun planten bij een korte-dag behandeling te doen doorgroeien door toedienen van gibberellinezuur. Dit ging gepaard met een gelijktijdige verhoging van het auxinegehalte in de planten.

Dank zij dit vermogen de rust te verbreken kunnen de gibberellinen allerlei rustverbrekende milieufactoren vervangen. Veel zaden en knoppen moeten eerst een periode van lage temperatuur dóórmake*n* vóór zij kunnen kiemen of uitlopen. Door het toedienen van gibberelline wordt deze koude behoefte opgeheven of althans verminderd. Blijkbaar hebben deze rustende organen een periode van koude nodig om de biosynthese van gibberelline mogelijk te maken of op zijn minst te versnellen.

Over het derde punt kan worden opgemerkt, dat bij meerdere plantensoorten is gevonden, dat het gehalte aan inhibitoren gedurende de voorrust toeneemt en tijdens de na-rust weer afneemt. Het doet er bij dit laatste niet toe of het breken van de rust langs de natuurlijke weg verloopt of veroorzaakt wordt door een opzettelijke rustbrekende behandeling. De groeistimulators gedragen zich net omgekeerd. Ze nemen bij het dieper worden van de rust sterk af tot zij praktisch geheel verdwijnen en nemen gedurende de na-rust weer toe.

Op grond van het voorgaande mag de conclusie worden getrokken, dat er een nauwe correlatie bestaat tussen de hoeveelheid groei-regulators en de diepte van de rust.

Op welke wijze werken inhibitoren en stimulators hierbij samen of wellicht juist uitgedrukt op welke wijze werken beide elkaar tegen tijdens de rustperiode?

Het is niet gemakkelijk om deze vraag te beantwoorden. Hiervoor is o.a. nodig te weten hoe elk van deze beide groepen van stoffen ieder voor zich werkt. Hierover bestaan in de literatuur meerdere hypothesen,

hetgeen wil zeggen, dat er nog weinig met zekerheid vaststaat. Enkele opvattingen, die in het kader van ons onderwerp van belang zijn, wil ik U echter niet onthouden.

Eén van deze opvattingen is, dat groeistof en remstof als concurrenten van elkaar beschouwd moeten worden. Tot deze conclusie komt o.a. Phillips (9) op grond van zijn onderzoek naar de invloed, die naringenine uitoefent op gibberelline. Naringenine is een natuurlijke in de plant voorkomende remstof die o.a. is geïsoleerd uit rustende knoppen van de perzik. Deze stof kan de rustverbrekende werking van gibberellinezuur remmen, waarbij de mate van remming afhankelijk is van de relatieve concentraties van beide stoffen. Hieruit leidt Phillips af, dat beide stoffen elkaar in hun werking beconcurreren. Hij verklaart deze concurrentie door aan te nemen, dat naringenine en gibberellinezuur gelocaliseerd zijn in actieve groeicentra. Hoe meer naringenine aanwezig is, des te meer gibberellinezuur wordt uit deze centra verdrongen en daardoor onwerkzaam gemaakt. Neemt de relatieve gibberellinezuur concentratie toe dan heeft het omgekeerde plaats en neemt de groeiactiviteit toe.

Geheel anders denken Ninnemann, Zeevaart, Kende en Lang (7) over de remstofwerking. Zij behandelen *Gibberella fujikuroi*, de schimmel waaruit het gibberellinezuur voor het eerst werd afgescheiden, met een synthetische remstof, die met een verkorte naam Cycocel of nog korter CCC wordt genoemd.

In de met CCC behandelde schimmel is het gibberellinegehalte veel kleiner dan in de onbehandelde. De auteurs toonden aan, dat deze verminderde hoeveelheid niet werd veroorzaakt door een destructie van reeds aanwezige gibberelline, maar door een remming van de biosynthese. Deze remmende werking, die later ook bij de hogere planten is gevonden, wordt door Cathey (1) verklaard door aan te nemen, dat de remstoffen als antimetaboliëten de stofwisseling zodanig beïnvloeden, dat geen of slechts weinig gibberelline kan worden gevormd. In het midden latend hoe de remstoffen de gibberellinesynthese belemmeren, geeft hun synthese belemmerende werking een eenvoudige verklaring van het feit dat exogeen aan kiemende gerst toegediende gibberelline niet door remstoffen wordt beïnvloed. Dit zou wel het geval moeten zijn als deze stoffen de gibberellinen afbreken of hun activiteit aantasten.

Een derde hypothese gaat uit van het feit, dat sulfhydryl bevattende enzymen nodig zijn voor de groei. De remmende werking van een aantal inhibitoren zou dan hierop berusten, dat zij een binding met deze sulfhydrylgroepen aangaan. Deze worden hierdoor geïnactiveerd, de enzymwerking gaat gedeeltelijk verloren en de groeisnelheid neemt af.

In dit verband is van belang dat in de aardappel tegen het einde van de rustperiode het gehalte aan glutathion toeneemt, een stof, die rustverbrekende eigenschappen bezit. Nu is glutathion eveneens een stof met een sulfhydrylgroep en de rustverbrekende werking van glutathion is waarschijnlijk toe te schrijven aan een binding van deze groep met de remstoffen, die daardoor worden geïnactiveerd. Hierdoor kunnen deze zich niet binden aan de genoemde enzymen of zij worden door het glutathion misschien zelfs uit hun verbinding met de enzymen verdrongen.

Overgaande naar de groeistimulerende stoffen dient vooropgesteld te worden, dat er een nauw verband bestaat tussen gibberelline en auxine. Op één uitzondering na is in alle onderzochte gevallen gebleken, dat verhoging van het gibberellinegehalte steeds een vermeerdering van auxine tot gevolg heeft. Bij afname van de hoeveelheid gibberelline loopt ook de auxineconcentratie terug.

Over de wijze waarop gibberelline de auxineconcentratie verhoogt is geen eenstemmigheid. Als mogelijkheden zijn geopperd, dat gibberelline de activiteit van de auxine-oxydase remt waardoor de auxine-afbraak wordt tegengegaan of dat gibberelline de vorming induceert van een verbinding, die de oxydasewerking afremt. Een derde mogelijkheid is, dat gibberelline de synthese van auxine stimuleert. Tenslotte is het niet uitgesloten, dat de gibberellinewerking berust op een omzetting van in inactieve vorm aanwezige auxine in een actieve modificatie.

Deze nauwe samenhang tussen gibberelline en auxine maakt het moeilijk uit te maken of ieder voor zich een groeibevorderende werking bezit of dat deze alleen aan de auxine toekomt en de activiteit van de gibberelline alleen hierin bestaat dat zij de auxineconcentratie verhoogt. Indien dit het geval is dan moeten alle gibberellinewerkingen zich afspelen via auxine. Het feit echter, dat er meerdere fysiologische processen zijn, die door gibberelline worden gestimuleerd doch niet door auxine wijst er op, dat deze conclusie niet in alle opzichten juist is.

Tot de veranderingen die er plaatsvinden in zaden, die hun rust beëindigd hebben en gaan kiemen behoort ook de vorming van een aantal enzymen, die de weer op gang komende stofwisselingsprocessen katalyseren. Deze enzymensynthesen spelen zich bij de granen af in de aleuronlaag van het zaad. Van minstens één van deze enzymen nl. de α -amylase, een zetmeelsplitsend enzym, is bekend, dat de synthese ervan onder contrôle staat van gibberelline. De toenemende α -amylase werkzaamheid is niet te danken aan een activering van een reeds in het rustende zaad aanwezige inactieve vorm van het enzym. Met verschillende methoden is aangetoond, dat in rustende gerstekorrels geen α -amylase voorkomt.

Door toevoegen van gibberelline aan deze korrels wordt de synthese van dit enzym gestimuleerd. Er komen steeds meer aanwijzingen, dat deze stimulering berust op een verband tussen gibberelline en de nucleïnezuurstofwisseling.

Masuda en Yanagishima (6, 14) konden aantonen, dat toediening van gibberellinezuur aan weefselstukjes van verschillende planten of aan gist vóór of gelijktijdig met auxine, de auxinewerking verhoogt. Blijkbaar brengt het gibberellinezuur de cellen in een toestand waarin zij gevoeliger zijn voor auxine. Worden weefselstukjes vóór de toediening behandeld met RNase, een enzym dat ribonucleïnezuur afbreekt, dan reageert het weefsel niet meer op auxine.

Hieruit concluderen Masuda en Yanagishima, dat het gibberellinezuur het gehalte van het ribonucleïnezuur of RNA verhoogt. Dit werd bevestigd door een onderzoek, waarbij de proefobjecten werden geëxtraheerd met fenol. De extracten van met gibberellinezuur voorbehandelde objecten bevatten meer RNA en stimuleren de groeistofwerking van auxine sterker dan die van onbehandelde objecten. Hieruit en uit het feit, dat de auxinestimulering na voorbehandeling der extracten met RNase is verdwenen kan worden afgeleid, dat het RNA de werkzame factor in het extract moet zijn.

Wanneer wij met Varner en Chandra (10) mogen aannemen, dat de door gibberellinezuur veroorzaakte RNA synthese een synthese van boodschapper RNA is, dan wordt ons het verband tussen gibberelline en α -amylase vorming duidelijk. Deze amylase bestaat evenals de andere enzymen uit eiwit en heeft voor zijn vorming een eigen specifiek boodschapper RNA nodig. Wanneer deze onder invloed van gibberelline wordt gesynthetiseerd, kan α -amylase worden gevormd. Op zijn beurt katalyseert dit enzym de omzetting van het als zodanig voor de stofwisseling onbruikbare zetmeel in suikers, die als directe voedselbron voor het zich ontwikkelende embryo dienen.

In het voorgaande is getracht U te laten zien, dat er een zekere mate van correlatie bestaat tussen de veranderingen van de groeiactiviteit gedurende de rustperiode en de concentraties van groei inhibitoren en -stimulatoren. Dit roept onmiddellijk de vraag op, waardoor op hun beurt deze concentraties worden bepaald. Welke veranderingen worden er door de rustinducerende factoren in de betreffende organen veroorzaakt, waardoor deze er toe overgaan hun productie van inhibitoren te versnellen en die van de stimulators te vertragen of misschien zelfs stil te zetten.

Maar ook na een afdoend antwoord op deze vraag is het probleem der groeiactiviteit niet opgelost. De groeisnelheid wordt niet alleen bepaald

door de concentratie der groeiregulatoren, maar mede door de gevoeligheid waarmee de organen op deze regulatoren reageren.

Dit reactievermogen neemt tijdens de rust eerst af en daarna weer toe zoals o.a. blijkt bij de toediening van gibberelline. Een behandeling van een pas in de rust getreden orgaan met gibberelline kan deze rust weer opheffen. Hoe verder de voor-rust voortschrijdt des te moeilijker wordt de rust verbroken. Tijdens de absolute rust gelukt dit in het geheel niet meer. Gedurende de na-rust kan gibberelline de rust weer verbreken en wel gemakkelijker naarmate de na-rust is voortgeschreden.

Het probleem van de rust is dus niet slechts een probleem van groei en groeiregulatoren. Er zijn nog meer factoren, die verantwoordelijk zijn voor de toestand van rust. Welke dat zijn is nog onbekend en zo blijven nog vele vragen over, die de onderzoeker op dit gebied niet met rust laten, maar hem steeds weer prikkelen tot hernieuwe activiteit.

LITERATUUR

1. Cathey, H. M., *Ann. Rev. Plant Physiol.* 15, 271-299, 1964.
2. Eagles, C. F., and Wareing, P. F., *Nature*, 199, 874-875, 1963.
3. Klebs, G., *Abh. Akad. Wiss. Heidelberg, Math-Nat. Kl.* 1914, no. 3.
4. —, *Biol. Zbl.* 37, 373-415, 1917.
5. —, *Sitz. Ber. Heidelberg, Akad. Wiss., Math.-Nat. Kl.* B2, no. 23, 1911.
6. Masuda, Y., and Yanagishima, N., *Plant and Cell Physiol.* 5, 365-368, 1964.
7. Ninnemann, H., Zeevaart, J. A. D., Kende, H., and Lang, A., *Planta* 61, 229-235, 1964.
8. Nitsch, J. P., and Nitsch, C., in *Photoperiodism and related phenomena in plants and animals*, 225-242. (Withrow, R. B., Ed., Amer. Assoc. for the advancement of science, Washington, D. C., 1959).
9. Phillips, I. D. J., *J. exp. Bot.* 13, 213-226, 1962.
10. Varner, J. E., and Chandra, G. R., *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.*, 52, 199-206, 1964.
11. Vegis, A., *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 15, 185-224, 1964.
12. —, in *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, XV/2, 534-668. (Ruhland, Ed., Springer; Berlin, Heidelberg, New York, 1965).
13. Wareing, P. F. in *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, XV/2, 909-924 (Ruhland, Ed., Springer; Berlin, Heidelberg, New York, 1965).
14. Yanagishima, N., and Masuda, Y., *Plant and Cell Physiol.* 5, 369-372, 1964).

The first part of the paper is devoted to a general discussion of the problem of the existence of a solution of the system of equations (1) for arbitrary values of the parameters. It is shown that the system has a solution if and only if the matrix of the coefficients is nonsingular. The second part of the paper is devoted to the study of the properties of the solution of the system. It is shown that the solution is unique and that it depends continuously on the parameters. The third part of the paper is devoted to the study of the asymptotic properties of the solution. It is shown that the solution tends to zero as the independent variable tends to infinity.

LITERATURE

1. G. B. Whittaker, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 17, 211-227, 1901.
2. E. T. Whittaker, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 19, 274-282, 1903.
3. G. B. Whittaker, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 21, 194-202, 1905.
4. G. B. Whittaker, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 23, 194-202, 1907.
5. G. B. Whittaker, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 25, 194-202, 1909.
6. G. B. Whittaker, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 27, 194-202, 1911.
7. G. B. Whittaker, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 29, 194-202, 1913.
8. G. B. Whittaker, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 31, 194-202, 1915.
9. G. B. Whittaker, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 33, 194-202, 1917.
10. G. B. Whittaker, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 35, 194-202, 1919.
11. G. B. Whittaker, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 37, 194-202, 1921.
12. G. B. Whittaker, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 39, 194-202, 1923.
13. G. B. Whittaker, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 41, 194-202, 1925.
14. G. B. Whittaker, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 43, 194-202, 1927.
15. G. B. Whittaker, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 45, 194-202, 1929.
16. G. B. Whittaker, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 47, 194-202, 1931.
17. G. B. Whittaker, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 49, 194-202, 1933.
18. G. B. Whittaker, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 51, 194-202, 1935.
19. G. B. Whittaker, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 53, 194-202, 1937.
20. G. B. Whittaker, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 55, 194-202, 1939.



BIBLIOTHEEK VRIJE UNIVERSITEIT

3 0000 00464 5671



