Utrecht University Library
Partner in Science
Universiteit Utrecht

De invloed der temperatuur op den praesentatietijd bij geotropie

https://hdl.handle.net/1874/256508

Utrecht.
Phys. 4/10 '10.

DE INVLOED DER TEMPERATUUR OP DEN PRAESENTATIETIJD BIJ GEOTROPIE

A. A. L. RUTGERS.

u.
2

A. qu.
192

DE INVLOED DER TEMPERATUUR OP DEN PRAESENTATIETIJD BIJ GEOTROPIE.

RIJKSUNIVERSITEIT UTRECHT
0956 9603

gec.

DE INVLOED DER TEMPERATUUR OP DEN PRAESENTATIETIJD BIJ GEOTROPIE.

PROEFSCHRIFT TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN **DOCTOR IN DE PLANT- EN DIERKUNDE,** AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE **UTRECHT,** OP GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS MR. D. SIMONS, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER RECHTEN, VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAT DER UNIVERSITEIT TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE TE VERDEDIGEN OP DINSDAG DEN 4DEN OCTOBER 1910, DES NAMIDDAGS TE 3 UUR, DOOR **ABRAHAM ARNOLD LODEWIJK RUTGERS,** GEBOREN TE AMSTERDAM. — — —



J. VAN BOEKHOVEN, UTRECHT. — 1910.

AAN MIJN VADER.

De voltooiing van dit proefschrift biedt mij de gelegenheid, aan hen, die tot mijne wetenschappelijke vorming hebben bijgedragen, mijnen dank te betuigen.

In de eerste plaats geldt die dank U, Hooggeleerde WOLTJER; *zoowel op het gymnasium als later aan de Universiteit hebt Gij mij door Uw onderwijs den weg gewezen tot zelfstandig denken.*

Uit de jaren, gedurende welke ik aan de Gemeentelijke Universiteit te Amsterdam was ingeschreven, zult Gij, Hooggeleerde VERSCHAFFELT, *door Uwe groote welwillendheid bij mij in levendige herinnering blijven.*

In Uw laboratorium, Hooggeleerde WICHMAN, *heeft het mij nooit aan voorlichting ontbroken; U, Hooggeleerde* NIERSTRASZ, *zou ik niet gaarne als gids op het gebied der zoölogie gemist hebben.*

Het voorrecht, Hooggeleerde HUBRECHT, *dat ik een achttal maanden Uw assistent mocht zijn, stelde mij in staat, meer dan anders wellicht het geval geweest zou zijn, van Uw onderwijs en omgang te genieten.*

Hooggeleerde JULIUS *en* COHEN, *de welwillendheid, waarmede Gij mij toegang verleend hebt tot Uwe laboratoria, en de voorkomendheid, waarmede Gij mij van raad hebt willen dienen,*

maken het mij tot een aangenamen plicht, U daarvoor te dezer plaatse mijn erkentelijkheid te betuigen.

Mede aan Uw college over de geografische verspreiding der planten dank ik het, Zeergeleerde PULLE, *dat dit onderdeel der botanie ook in de toekomst zeker nog mijne belangstelling zal weten te trekken.*

Hooggeleerde WENT, *dit proefschrift herinnert mij allermeest aan de verplichtingen, die ik jegens U heb. Van het oogenblik, dat ik Uw laboratorium binnentrad, hebt gij met de grootste belangstelling mijn persoon en werk gadegeslagen. Door Uw privatissimum en Uwe literatuurbesprekingen, maar vooral door Uwe opmerkingen en gesprekken, hebt Gij tot mijne vorming als botanicus meer dan iemand anders bijgedragen; niet het minst ook hierom was het mij een voorrecht, aan Uw laboratorium als assistent verbonden te zijn. De buitengewone bereidvaardigheid, waarmede Gij U, zoo dikwijls ik dit wenschte, te mijner beschikking stelde, heeft het mij mogelijk gemaakt, dit proefschrift binnen den door mij gestelden tijd te voltooien. Voor dit alles zij U hier mijn oprechten dank gebracht.*

Tenslotte een woord van dank aan allen, die mij in eenigerlei wijze zijn van dienst geweest bij de bewerking van dit boekje; inzonderheid aan mijne beide zusters, voor hunne volharding bij het pellen der tienduizende, voor dit onderzoek benoodigde haverkorrels.

INLEIDING.

§ 1. Nieuwe beschouwingen over den invloed der temperatuur op physiologische processen.

De afhankelijkheid van physiologische processen van de temperatuur is veelvuldig voorwerp van onderzoek geweest. Reeds in de eerste helft der negentiende eeuw zijn bepalingen gedaan van de maximum, minimum en optimum temperaturen voor den groei. Vooral echter na het onderzoek van SACHS in 1860 werd meer en meer belang gehecht aan deze cardinaalpunten der temperatuur en werd de kromme, die het verband tusschen de temperatuur en een physiologisch proces weergeeft en gewoonlijk als optimumkromme wordt aangeduid, beschouwd als de volledige uitdrukking van dit verband. In de tweede helft der negentiende eeuw werd dan ook voor allerlei processen door tal van onderzoekers getracht deze temperatuurkromme op te sporen, terwijl met de bepaling van de cardinaalpunten der temperatuur voor een gegeven proces het einddoel bereikt werd geacht.

In de laatste jaren is hierin verandering gekomen. Men is niet langer blijven staan bij de optimumcurve, maar heeft zich afgevraagd, wat toch de oorzaak was van het buigpunt in deze kromme en of voor het optreden en de ligging van dit buigpunt niet een nadere verklaring was te geven.

Zoo is ook de optimumkromme zelf nader geanalyseerd. Nadat DUCLAUX in 1899 voor enzymwerkingen op zuiver

theoretische gronden de meening had uitgesproken, dat de optimumkromme haar ontstaan te danken had aan de sommeering van twee krommen, — eenerzijds de voortdurend stijgende kromme der reactiesnelheid en daarnaast de kromme, die den steeds toenemenden schadelijken invloed der hoogere temperaturen voorstelt, — is het BLACKMAN geweest, die in 1905 deze gedachte nader heeft uitgewerkt, er nieuwe ideeën aan heeft toegevoegd en feiten en cijfers heeft aangevoerd tot staving van zijn betoog.

Daar bij dit onderzoek de gedachtengang van BLACKMAN als leiddraad werd genomen, is het noodzakelijk, zijne beschouwingen hier eenigszins uitvoerig weer te geven.

In de eerste plaats onderwerpt BLACKMAN de opvatting van het optimum als een primaire, algemeen geldende relatie tusschen de temperatuur en physiologische processen aan kritiek en komt daarbij tot het resultaat, dat het optimum geen primaire betrekking uitdrukt en verschuifbaar is met den tijd van waarneming.

Als uitgangspunt neemt hij daartoe den regel, dat de reactiesnelheid van tal van chemische processen, bij iedere 10° C. stijging van temperatuur 2 à 3 maal grooter wordt. Deze regel — bekend als de regel van VAN 'T HOFF — geldt in vitro voor al die reacties welke in waterige oplossing langzaam verloopen en gelijkenis vertoonen met de reacties in het organisme.

Reeds in 1901 heeft COHEN in zijne „Vorträge für Aerzte über Physikalische Chemie" er op gewezen, dat deze regel ook toegepast moet worden in de biologische wetenschappen en eenige onderzoekingen uit de botanie en de zoölogie aangehaald, waaruit zijne geldigheid bleek.

Dezen regel van VAN 'T HOFF voor de toename der reactiesnelheid bij stijging van temperatuur vindt BLACKMAN nu ook bevestigd bij plantaardige organismen voor gemiddelde tem-

peraturen, ongeveer tusschen 10 en 27° C., maar bij hoogere temperaturen blijven de experimenteel gevonden waarden aanzienlijk achter bij de theoretisch berekende. Bij de verklaring van dit verschijnsel brengt BLACKMAN een nieuw gezichtspunt op den voorgrond, waar hij wijst op den invloed van den tijdfactor, die hierbij in het spel komt. Wel was reeds vroeger door SACHS en PFEFFER gewezen op het feit, dat een korte inwerking van een zeer hooge temperatuur minder schadelijk is dan een langdurige inwerking van een iets lagere temperatuur, maar tot dusver werd aan dezen tijdfactor toch weinig aandacht geschonken.

Aan de hand der cijfers van Mejuffrouw MATTHAEI over koolzuurassimilatie gaat BLACKMAN dan na, hoe deze invloed van den tijd zich doet gelden, en welke afwijkingen van den regel van VAN 'T HOFF hierbij optreden.

In drie wetten vat hij zijne beschouwingen samen:

I 1°. Boven 30° C. blijft de beginsnelheid der reactie niet gehandhaafd, maar neemt geregeld af.

I 2°. Hoe hooger de temperatuur is, des te sneller is de afname.

I 3°. De afname bij een bepaalde temperatuur is in het begin het grootst en wordt vervolgens kleiner.

Achterstaand diagram, overgenomen uit het stuk van BLACKMAN, stelt de door Mejuffrouw MATTHAEI gevonden cijfers voor de assimilatie grafisch voor. De stippellijn geeft de waarden, berekend naar den regel van VAN 'T HOFF, uitgaande van de bij lagere temperaturen experimenteel gevonden waarden. De overige krommen zijn gelegd door de bij hoogere temperatuur werkelijk gevonden waarden en daaruit geëxtrapoleerd. Bij elke temperatuur werd de assimilatie bepaald (na voorafgaande verwarming gedurende 1½ uur) gedurende het 1e uur, het 2e uur, het 3e uur, en het 4e uur verblijf bij die

temperatuur. De bij iedere temperatuur in de opeenvolgende uren van verwarming gevonden waarden zijn alle in hetzelfde vlak uitgezet, waarbij de abscis-as als tijd-as genomen is, met

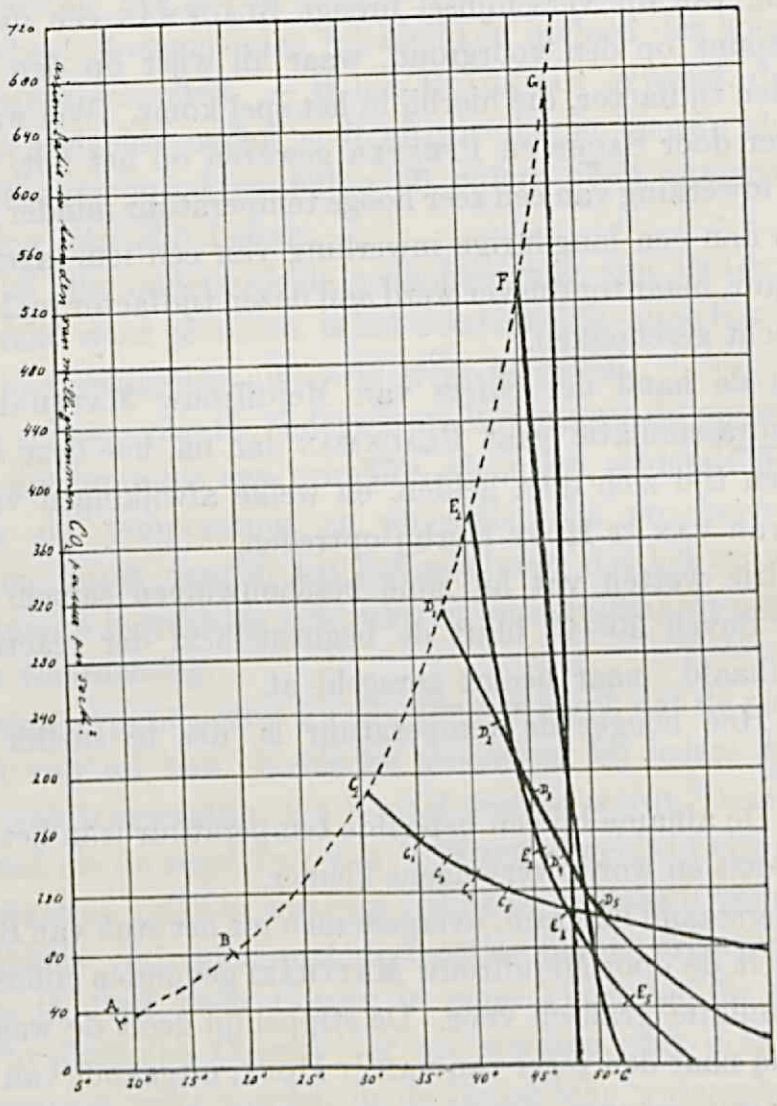


Fig. 1. Assimilatiekrommen naar BLACKMAN.

den verticaal voor de betreffende temperatuur als uitgangspunt. Zoo zijn b.v. bij 30° C. de na 1—4 uur gevonden waarden C_2—C_5 uitgezet, uitgaande van de ordinaat van 30° C. als beginpunt, terwijl daarna door deze punten C_2—C_5 de kromme

gelegd is, die door extrapolatie tot C_1 is doorgetrokken. BLACKMAN redeneert nu aldus: De eerste experimenteel gevonden waarde voor een bepaalde hooge temperatuur zal reeds te laag zijn, het is de waarde na een tijd van 1 uur en we moeten hebben de waarde na een tijd 0. Door extrapolatie uit de lijn door de waarden na 1—4 uur krijg ik de waarde voor een tijd 0. Deze waarde moet dezelfde zijn als die, welke ik verkrijg door berekening met behulp van den regel van VAN 'T HOFF. In dit assimilatiediagram komt dit inderdaad vrij aardig uit, hoewel natuurlijk het extrapoleeren uit de tijdkromme speling laat voor veel willekeur.

BLACKMAN komt dus tot de conclusie, dat in vele, zoo niet in alle gevallen de regel van VAN 'T HOFF zou blijken te gelden voor physiologische processen en het optimum zou verdwijnen, wanneer het slechts mogelijk was, bepalingen te doen na een verwarmingstijd 0. Thans kunnen de beginwaarden alleen door extrapolatie en berekening gevonden worden.

Het tweede gedeelte van BLACKMAN's artikel handelt over „beperkende factoren". Wanneer een proces van een aantal factoren afhankelijk is wat betreft zijn snelheid, dan wordt de snelheid altijd beperkt door één dier factoren, en wel door dien factor, die bij stijgende intensiteit van het proces het eerst onvoldoende zou blijken, „the slowest factor", zooals BLACKMAN hem noemt. Feitelijk is dit niet anders dan de wet van het minimum, maar deze toepassing op physiologische reacties is veelvuldig over het hoofd gezien.

Toegepast op de assimilatie wil dit zeggen, dat het hier mogelijk is, dat de reactiesnelheid bepaald wordt door de hoeveelheid CO_2, de hoeveelheid H_2O, de hoeveelheid lichtenergie, de hoeveelheid chlorophyl of door de temperatuur.

Wil men den invloed van een dezer factoren onderzoeken, b.v. dien van het CO_2-gehalte der lucht, en is er een tekort bij

een der andere factoren, is b.v. de hoeveelheid licht onvoldoende, dan zal stijging van het CO_2-gehalte geen vermeerdering van de assimilatie ten gevolge kunnen hebben, daar de beschikbare hoeveelheid licht geen grootere assimilatie toelaat. Dan ligt de conclusie voor de hand, dat de assimilatie onafhankelijk is van het koolzuurgehalte, terwijl inderdaad alleen door het optreden van de hoeveelheid licht als beperkende factor deze invloed van het CO_2-gehalte niet tot zijn recht kon komen.

Bijgaande eveneens aan BLACKMAN ontleende fig. 2 geeft de grafische voorstelling van de resultaten, die men in een dergelijk geval zou verkrijgen.

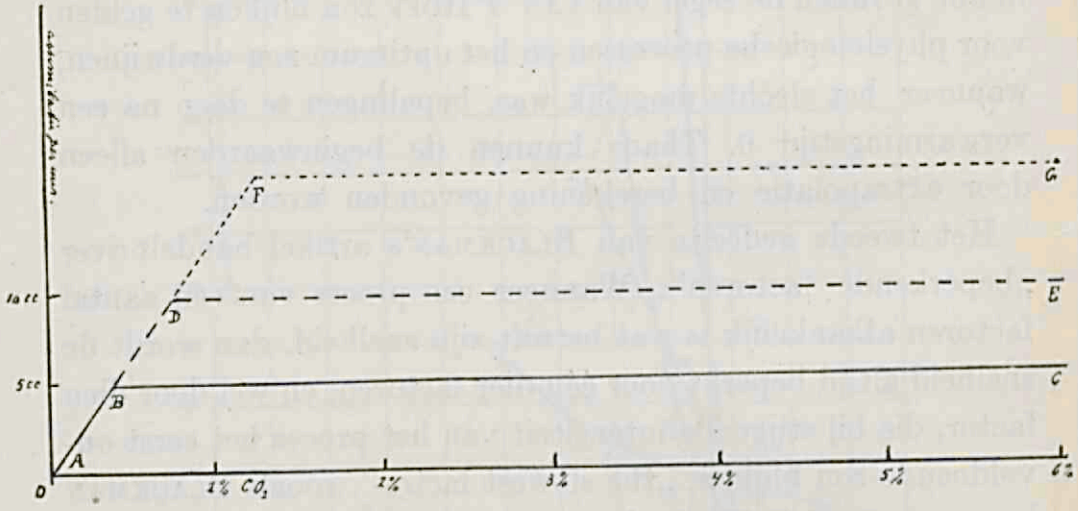


Fig. 2. Assimilatiekromme, naar BLACKMAN.

De aanvankelijk met het CO_2-gehalte stijgende assimilatiekromme AB zou, zoodra de grens bereikt was, die door de lichtsterkte gesteld werd, overgaan in een horizontale lijn BC, zonder dat verdere vermeerdering van het CO_2-gehalte eenigen invloed ten goede kan uitoefenen. Was de beschikbare lichthoeveelheid grooter, dan zou de curve blijven stijgen tot D en daar overgaan in de horizontale lijn DE. Deze horizontale

lijnen zeggen ons echter niets over het verband tusschen de assimilatie en het CO_2-gehalte.

Sedert de verschijning van BLACKMAN's artikel zijn er verschillende onderzoekingen gepubliceerd, waarbij met zijne voorstellingen rekening werd gehouden. Zoo verscheen in 1906 een artikel van A. M. SMITH, getiteld: „On the application of the theory of limiting factors to measurements and observations of growth in Ceylon", waarin BLACKMAN's theorie der beperkende factoren aan de feiten getoetst werd. SMITH vond, dat bij de bloeias van Agave en Furcraea de temperatuur steeds de groeisnelheid bepaalde. De temperatuur was hier dus voortdurend beperkende factor. Bij Dendrocalamus — die hij onderzocht op drie verschillende plaatsen in Ceylon met uiteenloopend klimaat — bleken de temperatuur en de wateraanvoer beurtelings op te treden als beperkende factoren van den groei; de wateraanvoer was dan zelf weer afhankelijk van de vochtigheidstoestand der lucht en van de belichting.

Bij Capparis en Stifftia werd de groeisnelheid der uitloopers bij dag beperkt door de vochtigheidstoestand, bij nacht door de temperatuur.

Alles samengenomen vindt SMITH de theorie der beperkende factoren een vruchtbaar middel ter verklaring van allerlei uiteenloopende groeiverschijnselen, terwijl hij slechts in één enkel geval niet in staat is, alle feiten met deze theorie in overeenstemming te brengen.

De verdere onderzoekingen, die gebaseerd zijn op de voorstellingen van BLACKMAN, handelen voornamelijk over den regel van VAN 'T HOFF en de verschuifbaarheid van het optimum.

Zoo eerst een mededeeling van eenige regels van SMITH in 1907 over de ademhaling van Hydrilla verticillata, waarbij de ademhalingsintensiteit van 7° C.—50° C. stijgt volgens de wet van VAN 'T HOFF met een coëfficient 2.2 voor iedere 10° C.

temperatuursverhooging. Een optimum met daarna volgende daling komt hier niet voor.

In 1908 publiceerde LAWRENCE BALLS cijfers over den groei van schimmelhyphen, waaruit hij concludeerde, dat tusschen 15° C. en 30° C. de groei hier den regel van VAN 'T HOFF volgde. Daar echter uit methodisch oogpunt deze proeven niet zonder bedenking zijn (vgl. KUIJPER, 1910, bl. 136), laat ik ze hier verder rusten.

Eveneens in 1908 verscheen weder een uiteenzetting van de hand van BLACKMAN zelven, als openingsrede der botanische sectie der British Association.

In deze rede, die begint en eindigt met een aanval op de prikkelphysiologie, die al wat onbegrijpelijk is, maar onderbrengt bij het begrip prikkel en de daarvan afgeleide begrippen, zet BLACKMAN uiteen, hoe de physiologie heeft kennis te nemen van de beginselen der physische chemie en die heeft toe te passen bij de oplossing harer problemen.

Zelf geeft hij dan eene korte uiteenzetting van de grondbeginselen der physische chemie, waarmede de botanicus heeft te rekenen en noemt als zoodanig:

1°. het begrip reactie-snelheid, waarbij hij opmerkt, dat iedere reactie gekenmerkt wordt door haar eigen specifieke reactie-snelheid;

2°. de massa-wet, die zegt dat de reactie-snelheid evenredig is met de hoeveelheden der aan de reactie deelnemende stoffen;

3°. de invloed van katalysatoren, die in het organisme een overwegende rol spelen;

4°. de vergrooting van de reactie-snelheid door de temperatuur, die zoo algemeen is, dat deze ook bij het levend organisme aanwezig moet zijn.

De stofwisseling der plant wordt vervolgens van dit standpunt besproken als eene katalytische reactie en nagegaan,

hoever de feiten steun geven voor de opvatting, dat de vier bovengenoemde beginselen ook hier fundamenteel zijn. Aan het slot van deze beschouwingen zegt de schrijver: „Three sets „of phenomena we have observed which, though usually „treated in the category of stimulation, draw a clearer inter- „pretation from the conception of reaction-velocity. These „were: (1) the relation of development to the absence or deficit „of single essential food constituents; (2) the occasional striking „effect of minute traces of added foreign substances upon the „whole rate of growth and metabolism; and (3) the general „doubling of the activity of vital processes by a rise of 10° C."

Hoewel de schrijver blijkbaar overtuigd is, dat deze physisch-chemische wetten hunne toepassing zullen moeten vinden in het geheele gebied der plantenphysiologie, zijn er toch processen, die hij nog niet binnen den kring zijner beschouwingen weet te trekken, immers aan het slot van zijn artikel heet het: „Finally, superposed upon all this comes the first category „of phenomena that we are content still to regard as stimul- „atory. — From our present point of view vision does not „extend to the misty conceptions of stimulation upon our „horizon."

In dit onderzoek zal een poging gedaan worden om óók op het gebied der zuivere prikkelphysiologie de door BLACKMAN ontwikkelde ideeën toe te passen en hunne algemeen-geldigheid aan de feiten te toetsen.

De volgende publicatie, waarvan de schrijver zich op het standpunt van BLACKMAN plaatste, was het in 1909 verschenen onderzoek over den invloed der temperatuur op de ademhaling der hoogere planten van J. KUIJPER. [1])

[1]) In 1909 verschenen als dissertatie te Utrecht.
In 1910 in het Recueil des Trav. Bot. Néerl., waaruit hier verder geciteerd wordt.

Het resultaat van dit onderzoek is, dat de opvatting van BLACKMAN voor de ademhaling gedeeltelijk van toepassing is. Tot 10° C. wordt in opeenvolgende uren een gelijke hoeveelheid CO_2 uitgeademd; van 10° C.—20° C. is er een kleine stijging in de opeenvolgende uren; dan volgt eene periode, waarin de CO_2-productie schommelend is, terwijl boven 40° een geregelde achteruitgang optreedt, die, grafisch voorgesteld, een ongeveer logarithmische lijn geeft. De regel van VAN 'T HOFF geldt voor Pisum en Triticum van 0°—20°, voor Lupinus tot 25°, de coëfficient voor 10° C. temperatuurstijging ligt tusschen 2 en 3. Het optimum is verschuifbaar met den tijd van waarneming. De extrapolatie uit de tijdkrommen ter verkrijging van de waarden na een tijd 0 leverde niet de waarden, die men zou moeten verkrijgen, zoo BLACKMAN's theorie hier ten volle opging.

Tenslotte zij nog vermeld eene in 1910 verschenen mededeeling van VAN ITERSON en Mejuffrouw VAN AMSTEL, waarin de beschouwingen van BLACKMAN aan een hernieuwd onderzoek werden onderworpen. Nagegaan werd hierin, of de alcoholgisting en de werking van invertase op rietsuiker in hunne afhankelijkheid van de temperatuur BLACKMAN's theorieën al dan niet bevestigden. De schrijvers komen tot de conclusie, dat de regel van VAN 'T HOFF hier niet opgaat en hunne eerste uitspraak is dus: „Met den meesten nadruk moet er dan ook „op gewezen worden, dat reeds op grond van het verloop der „optimumkromme beneden schadelijke temperaturen de theorie „van DUCLAUX en BLACKMAN moet verworpen worden."

Langs verschillende wegen wordt in dit onderzoek verder de reactie-snelheid na een verwarmingstijd van 0 minuten bepaald en het resultaat, waartoe de schrijvers komen, is „dat „de kromme, welke betrekking heeft op een voorverwarmings-„tijd van 0 minuten, een zeer geprononceerde optimumkromme

„is, zoowel voor het geval van de alcoholgisting als in dat van „de inversiewerking." — „De tegenovergestelde resultaten, „waartoe BLACKMAN en onder voorbehoud ook KUIJPER „kwam, moeten naar onze meening worden toegeschreven aan „de omstandigheid, dat de snelheid der door deze onderzoekers „gemeten physiologische reacties klein was tegenover die „waarmede de afsterving plaats vond."

In hoofdstuk III bij de bespreking mijner eigen resultaten zal ik op deze onderzoekingen, in het bijzonder op laatstgenoemd onderzoek, nog nader terugkomen.

§ 2. Oudere onderzoekingen over den invloed der temperatuur op de geotropie.

De invloed der temperatuur op de geotropische verschijnselen is voornamelijk nagegaan door CZAPEK en BACH, wier resultaten echter niet in alle opzichten overeenstemmen.

De eerste proeven van CZAPEK hierover zijn gepubliceerd in 1895. Met het doel te onderzoeken, of perceptie en reactie gescheiden konden worden, werden wortels van Vicia Faba en Lupinus en hypocotylen van Helianthus bij 0° C. geprikkeld, waar groei en dus ook reactie onmogelijk was.

De perceptie bleek bij 0° C. wel mogelijk, de praesentatietijd bedroeg bij 0° C. volgens deze proeven ongeveer 18 uur. Bovendien werden vergelijkende proeven gedaan, om den tijd te bepalen, in welke een prikkeling „ausklingt" bij gewone temperatuur en bij 0° C. In het laatste geval ging het „ausklingen" veel sneller.

Uitvoeriger heeft CZAPEK den invloed der temperatuur eenige jaren later nagegaan, van welk onderzoek de cijfers te vinden zijn in zijne verhandeling van het jaar 1898.

De hier volgende tabel geeft een overzicht van de resultaten verkregen met kiemwortels van Lupinus albus.

Lupinus albus, kiemwortels.

Temperatuur.	Praesentatietijd.	Reactietijd.
0°	18 uur	∞
5°	45 min.	360 min.
10°	30 ,,	120 ,,
15°	20 ,,	80 ,,
20°	20 ,,	80 ,,
25°	20 ,,	80 ,,
30°	20 ,,	70 ,,
39°	25 ,,	120 ,,

Czapek vindt dus, dat de praesentatietijd en reactietijd bij lage en hooge temperaturen veranderen, maar bij gemiddelde temperaturen, dus tusschen 15° C. en 30° C. geen invloed van de temperatuurstijging ondervinden.

Bach heeft in 1907 een dergelijke reeks bepalingen voor kiemplanten van Vicia Faba gedaan en een veel sterkere afhankelijkheid van de temperatuur gevonden, zooals blijkt uit de volgende tabel.

Vicia Faba, kiemplanten.

Temperatuur.	Praesentatietijd.	Reactietijd.
14°	14 min.	122.8 min.
17°	11 ,,	115.4 ,,
20°	$7\frac{1}{2}$,,	97.9 ,,
25°	3 ,,	64.8 ,,
30°	2 ,,	48.2 ,,
35°	4 ,,	80.8 ,,

De conclusies, die BACH uit deze tabel trekt, zijn de volgende:

1°. Zoowel de praesentatie- als de reactietijd vertoonen, wat hun lengte betreft, tusschen 14° C. en 35° C. een sterke, regelmatige afhankelijkheid van de temperatuur.

2°. Deze afhankelijkheid is voor praesentatie- en reactietijd eene soortgelijke; van 14° C. bij stijgende temperatuur een daling tot een minimum bij 30° C. en daarna weer een stijging van praesentatie- en reactietijd.

Waarin de oorzaak van het verschil tusschen zijne uitkomsten en die van CZAPEK schuilt, vermag BACH niet uit te maken.

Naast deze onderzoekingen, die zich over eene reeks van temperaturen uitstrekken, zijn in de literatuur hier en daar mededeelingen te vinden over den invloed van eene bepaalde temperatuur op de geotropische verschijnselen.

Zoo heeft HABERLANDT in 1902 en 1903 als bewijsmateriaal voor de statolithentheorie proeven gepubliceerd, waarbij gewerkt was met planten, die in den winter buiten gekweekt waren en daarna overgebracht werden bij eene temperatuur van ongeveer 20° C. HABERLANDT komt op grond zijner proeven tot de conclusie, dat negatief geotropische stengels, die door een langdurig, aanhoudend verblijf bij eene temperatuur van enkele graden boven 0° C. zetmeelvrij geworden zijn, niet meer in staat zijn, zich geotropisch te krommen, tot het zetmeel weder geregenereerd is.

Soortgelijke proeven werden in hetzelfde jaar verricht door FRANCIS DARWIN met in hoofdzaak hetzelfde resultaat. Deze hield zijne proefobjecten van 6—26 uur bij 33° C.—38° C., en bereikte met deze hooge temperatuur eveneens een meer of minder volledige verdwijning van het zetmeel. Ook hier ging daarmede parallel een meer of minder volledige opheffing van het geotropische reactievermogen.

Contrôleproeven, waarbij het phototropisch gedrag van

zoo behandelde planten onderzocht werd, toonden, dat het phototropisch reactievermogen in vrijwel gelijke mate achteruitging, zoodat DARWIN deze proeven niet wil aanzien als bewijzen voor de juistheid der statolithentheorie.

Blijkbaar van geheel anderen aard zijn de gevallen, voornamelijk door VÖCHTING (1898) en LIDFORSS (1903) onderzocht, waarvoor VÖCHTING den naam van psychroklinie heeft voorgeslagen. Beide onderzoekers hebben gevonden, dat, inzonderheid bij voorjaarsplanten, temperatuurswisseling een stemmingsverandering ten opzichte der geotropie veroorzaakt.

Allerlei planten, die bij lage temperatuur diageotropisch waren, werden bij stijging van temperatuur negatief geotropisch, terwijl zij omgekeerd bij daling van temperatuur van negatief weer diageotropisch werden.

Daar deze nog zeer onvoldoende bekende verschijnselen geheel buiten het bestek van dit onderzoek vallen, laat ik ze verder rusten; alleen volledigheidshalve heb ik ze genoemd.

Tenslotte moet hier nog vermeld worden, dat MAILLEFER in zijne in 1909 verschenen verhandeling over de geotropie ook den temperatuurinvloed bespreekt en uit BACH's cijfers daarvoor eene formule afleidt; zelf merkt hij daarbij echter reeds op, dat de cijfers, waarop hij zijne formule moest baseeren, onvoldoende waren, en dat deze formule slechts met de noodige reserve kan worden gebruikt.

In hoofdstuk III zullen naar aanleiding van de resultaten van dit onderzoek de conclusies dezer verschillende schrijvers nader aan critiek worden onderworpen.

§ 3. Doel van dit onderzoek.

Wanneer wij wat in § 1 gezegd werd over de nieuwere opvattingen omtrent den temperatuurinvloed op physiologische processen vergelijken met ons overzicht van de publicaties

over het verband tusschen temperatuur en geotropie uit de vorige paragraaf, dan blijkt het, dat er van toepassing dezer nieuwere ideeën op dit gebied der prikkelphysiologie tot dusver nog niets gekomen is.

Doel van dit onderzoek was het nu, den temperatuurinvloed op het geotropisch prikkelproces van het standpunt van BLACKMAN te bestudeeren, ten einde te zien, of toepassing der door hem ontwikkelde ideeën hier mogelijk bleek.

Met een enkel woord wil ik reeds hier aangeven, hoe ik dit doel heb trachten te bereiken.

Als maatstaf voor den temperatuurinvloed werd de praesentatietijd gekozen, daar dit de grootheid in het geotropisch prikkelproces is, die experimenteel en theoretisch het best bekend is, en bovendien bruikbaar voor een nauwkeurig quantitatief onderzoek.

De reactietijd werd slechts in zooverre in zijn afhankelijkheid van de temperatuur nagegaan, als de proefverslagen betreffende den praesentatietijd vanzelf ook licht gaven over den reactietijd.

De tijdfactor in den zin van BLACKMAN werd ingevoerd door het verwarmen van de proefobjecten (Avena coleoptielen) gedurende één of meer uren voor de inductie.

Behalve dat in het algemeen nagegaan werd de invloed van temperaturen tusschen 0° C. en 40° C. op het geotropisch prikkelproces, beoordeeld naar de veranderingen in den praesentatietijd, werd speciaal een antwoord gezocht op de drie vragen naar de geldigheid van den regel van VAN 'T HOFF, naar de verschuifbaarheid van het optimum in verband met den tijdfactor en naar het optreden van beperkende factoren.

Voor de nadere motiveering der gevolgde methode zij verwezen naar § 4 tot § 8, waar alle détails uitvoerig besproken worden.

HOOFDSTUK I.

METHODE.

§ 4. Algemeene beschouwingen.

De gang van het onderzoek werd bepaald door het gestelde doel, het nagaan van den invloed der temperatuur op het geotropisch prikkelproces, en wel bepaaldelijk met het oog op de door BLACKMAN ontwikkelde ideeën, waarvan in de inleiding sprake was.

Nagegaan moest dus niet alleen, welken invloed het geotropisch prikkelproces ondervindt door de inwerking van verschillende constante temperaturen tusschen de grenzen, waarbij geotropie is waar te nemen, maar bovendien moesten de proeven dusdanig worden ingericht, dat de mogelijkheid openstond, den tijdfactor in rekening te brengen, inzonderheid met het oog op de verplaatsbaarheid van het optimum, zoo dit aanwezig bleek te zijn.

Theoretisch lieten zich nu een aantal wegen denken, waarlangs het gestelde doel zou zijn te bereiken.

In de eerste plaats kan men de verschillende constante temperaturen, wier invloed men wil nagaan, op de onderscheidene stadiën van het prikkelproces afzonderlijk laten inwerken. Zoo is het theoretisch mogelijk, hetzij de inductie, hetzij de reactie, of ook beide bij de te onderzoeken temperatuur te doen plaats vinden, terwijl men bovendien de inwerking dezer temperatuur ook aan inductie of reactie kan laten

voorafgaan. BACH [1]) heeft dit theoretisch uitgewerkt en stelt de volgende vijf mogelijkheden:

„*a*) Induktion und Reaktion finden statt in gleicher Tem-
„peratur (Untersuchung der Temperaturen zwischen
„0 und 40 °).

„*b*) Induktion und Reaktion finden statt in gleicher (Zim-
„mer-)Temperatur nach einem mehr oder weniger
„langen Aufenthalt der Versuchspflanzen in 0 bis 40°.

„*c*) Induktion findet statt in Temperaturen zwischen
„0 und 40°, die Reaktion bei Zimmertemperatur.

„*d*) Induktion findet statt bei Zimmertemperatur, die
„Reaktion in Temperaturen zwischen 0 und 40°.

„*e*) Induktion findet statt bei Zimmertemperatur, dann
„folgt ein mehr oder weniger langer Aufenthalt in
„Temperaturen zwischen 0 und 40° und hierauf die
„Reaktion bei Zimmertemperatur."

Is het volgens dit schema mogelijk, langs vijf verschillende wegen den temperatuurinvloed te bepalen, bij ieder van deze gevallen kan men weer op vijf verschillende wijzen te werk gaan, al naar gelang men dezen invloed wil afleiden uit het gedrag van den perceptietijd, van den praesentatietijd, van den reactietijd, van den relaxatietijd of van den krommingshoek. Deze vijf grootheden toch zijn ieder op hun beurt gebruikt of als bij uitstek geschikt aangeprezen om de verschijnselen van het geotropisch prikkelproces te analyseeren.

Een volgens dit theoretisch uitgewerkte schema op alle punten doorgevoerd onderzoek, waarbij dan bovendien nog de tijdfactor in rekening werd gebracht, zou ongetwijfeld een aantal jaren in beslag nemen, maar het zou bovendien weinig kans hebben, in alle onderdeelen resultaten op te leveren,

---

[1]) H. BACH, 1907, blz. 72.

die ook maar eenigszins in verhouding bleken te staan tot den hiervoor te verrichten arbeid.

Reeds bij den aanvang van dit onderzoek moest dus eene keuze gedaan worden tusschen de verschillende aangegeven wegen. Waarom ik alleen den praesentatietijd als criterium koos, en de te onderzoeken temperatuur alleen vóór en tijdens het eerste stadium van het prikkelproces liet inwerken, eischt eene breedere motiveering.

Mijne keuze in deze werd geheel beheerscht door mijne opvatting van het prikkelproces en van de beteekenis en onderlinge verhouding der zooeven genoemde vijf grootheden. In de literatuur vindt men hierover de meest tegenstrijdige meeningen, ook in publicaties, die in de laatste paar jaren verschenen zijn.

Zonder te streven naar eene volledige of ook maar eenigszins uitvoerige bespreking van de verschillende inzichten op dit punt, wil ik met enkele woorden aangeven, bij welke opvatting ik mij aansluit en welke voorstellingen aan dit onderzoek ten grondslag liggen. Ten einde daarbij zoo beknopt mogelijk te blijven, citeer ik alleen het allernoodzakelijkste.

Perceptietijd.

FITTING [1]) definieert den perceptietijd als: „die minimale „Zeitdauer, die vom Beginne der Einwirkung des Schwere-„reizes bis zum Beginne der Perception, d.h. dazu erforderlich „ist, damit eine Pflanze eine Ablenkung aus der normalen „Ruhelage empfindet." POLOWZOW [2]) neemt deze definitie over en beiden hebben getracht — FITTING voor geotropie en POLOWZOW voor aërotropie — den aldus omschreven perceptietijd experimenteel te benaderen.

---

[1]) H. FITTING, 1905, blz. 285.
[2]) W. POLOWZOW, 1909, blz. 171.

Met den meesten nadruk heeft BLAAUW [1]) tegen deze definitie van den „zoogenaamden" perceptietijd protest aangeteekend en ik kan mij hierin zeer wel bij hem aansluiten. FITTING gaat uit van de veronderstelling, dat er eenige tijd verloopt tusschen het begin der inwerking van den prikkel en het begin der Empfindung. Dit nu is niet het geval. Het bewijs daarvoor schuilt in den produktregel (bij het bereiken van den prikkeldrempel is het produkt van tijd en intensiteit der prikkelwerking constant), zooals die ten vorigen jare voor phototropie [2]) [3]) en geotropie [4]) [5]) afdoende experimenteel is vastgelegd.

Wanneer we het begrip perceptie niet definieeren met behulp van het nog moeilijker begrip gewaarwording, waarmede FITTING het omschrijft, maar de perceptie eenvoudig veel algemeener omschrijven als het opnemen van den prikkel door de plant, dus de eerste werking, die er van den prikkel op de plant uitgaat, dan zien we terstond, dat het begin dezer inwerking — dus ook der perceptie — moet samenvallen met het begin der prikkeling. Ware dit niet zoo, dan zou de produktregel niet door kunnen gaan, want deze zegt, dat steeds een gelijke hoeveelheid energie toegevoerd moet worden, om nog juist eene reactie te verkrijgen. Bleef nu na het begin der prikkeling de prikkel eerst gedurende eenigen tijd geheel zonder werking, dan zou het produkt anders moeten uitvallen naar gelang de praesentatietijd klein (bij groote intensiteit) of groot (bij kleine intensiteit) is, terwijl bovendien niet wel is in te zien, waarom dan plotseling een oogenblik zou komen,

[1]) A. H. BLAAUW, 1909, blz. 133. Hier zijn vele van de hier gegeven beschouwingen over de opvatting van het prikkelproces uitvoeriger weer te vinden.
[2]) A. H. BLAAUW, 1909.
[3]) P. FRÖSCHEL, 1908.
[4]) C. J. RUTTEN—PEKELHARING, 1910.
[5]) A. MAILLEFER, 1909.

waarop de werking van den prikkel een aanvang zou nemen. Ook de proeven, waarbij reeds na 0.001 [1]) of zelfs na 0.0005 [2]) secunde phototropische prikkeling nog eene reactie werd verkregen, spreken zeker niet voor het aannemen van eenen perceptietijd.

Als maat voor den temperatuurinvloed bij dit onderzoek zou de perceptietijd — gesteld dat dit begrip aanvaard kon worden — bovendien onbruikbaar zijn, omdat hij experimenteel hoogstens te benaderen is en dus geen gelegenheid biedt tot exact quantitatief onderzoek.

Praesentatietijd.

Het begrip praesentatietijd levert na de jongste onderzoekingen op dit gebied geen ernstige moeilijkheden meer op. CZAPEK, die het begrip aan de dierphysiologie ontleende en het in de plantenphysiologie invoerde, zegt ervan [3]): „Diesen „Terminus wende ich auch bei den Pflanzen für die kleinste „Reizungsdauer an, welche noch eine Reflexbewegung er„zeugt", en in deze beteekenis wordt het woord praesentatietijd dan ook in het algemeen verder in de literatuur en ook hier gebruikt. [4])

Wel is, sedert CZAPEK voor het eerst van den praesentatietijd gebruik maakte bij zijne geotropische onderzoekingen, ons inzicht in de beteekenis van dit begrip aanzienlijk verhelderd. Wij weten nu, dat de praesentatietijd niets anders is dan de eene factor van den prikkeldrempel, terwijl de intensiteit van den prikkel de andere factor uitmaakt.

De praesentatietijd neemt af naarmate de intensiteit van

---

[1]) A. H. BLAAUW, 1909, blz. 21.
[2]) P. FRÖSCHEL, 1909, blz. 1274.
[3]) F. CZAPEK, 1898, blz. 180.
[4]) W. PFEFFER, Bd. II, 1904, blz. 623. H. BACH, 1907. A. H. BLAAUW, 1909. C. J. RUTTEN—PEKELHARING, 1910, enz.

den prikkel toeneemt en omgekeerd, daar het produkt van beiden steeds dezelfde constante drempelwaarde oplevert. Deze zeer belangrijke produktregel is door de onderzoekingen van BLAAUW [1]) en FRÖSCHEL [2]) voor phototropie en van Mevrouw RUTTEN—PEKELHARING [3]) en MAILLEFER [4]) voor geotropie geheel afdoende bewezen en heeft bovendien, zooals bij BLAAUW nader is uitgewerkt, [5]) nog een veel verder gaande strekking.

Ook hier neemt FITTING [6]) weer een afwijkend standpunt in. De definitie van CZAPEK meent hij niet te kunnen aanvaarden en hij definieert den praesentatietijd als eene functie van reactie- en relaxatietijd, waarbij hij de formule geeft: praesentatietijd $> \frac{y}{x+1}$, waarin y den reactietijd en x de verhouding tusschen relaxatie- en expositietijd voorstelt. De boven aangehaalde onderzoekingen hebben echter bewezen, dat deze opvatting onjuist is en dat voor een bepaalde plant onder bepaalde omstandigheden de praesentatietijd alleen eene functie van de intensiteit van den prikkel is.

Nog ten vorigen jare schreef POLOWZOW [7]): „Die Reaktions-„zeit ist ein Begriff, der schon längst in der Wissenschaft „eingebürgert ist und einen ganz bestimmten Sinn hat. Anders „verhält es sich mit dem Begriffe der Präsentationszeit. Ihr „Wesen und ihre Begrenzung scheinen mir weder experimen-„tell noch theoretisch sicher zu sein." Zeer terecht laat BLAAUW [8]) hierop volgen: „Man könnte aber diesen Ausspruch

[1]) A. H. BLAAUW, 1909.
[2]) P. FRÖSCHEL, 1908.
[3]) C. J. RUTTEN—PEKELHARING, 1910.
[4]) A. MAILLEFER, 1909.
[5]) A. H. BLAAUW, 1909, blz. 40—48.
[6]) H. FITTING, 1905, blz. 364.
[7]) W. POLOWZOW, 1909, blz. 135.
[8]) A. H. BLAAUW, 1909, blz. 128.

„eher umkehren." Niet het minst dank zij het onderzoek van BLAAUW zelf behoort de praesentatietijd tot de zoowel experimenteel als theoretisch het best bekende verschijnselen der prikkelphysiologie.

Zonder aarzelen heb ik dan ook den praesentatietijd gekozen als criterium, om daarmede den temperatuurinvloed te meten. Noodzakelijk was het voor dit onderzoek over eene theoretisch en experimenteel goed bekende grootheid te beschikken, die eene fundamenteele plaats in het prikkelproces innam en bovendien bij verschillende temperaturen quantitatief kon worden bepaald, terwijl in de derde plaats bekend moest zijn, waarvan deze grootheid bij constante temperatuur quantitatief afhankelijk was. Aan deze voorwaarden voldoet de praesentatietijd en, zooals nader blijken zal, deze alleen.

De praesentatietijd bood bovendien nog een ander voordeel boven de andere hier besproken grootheden. Als eerste schakel van den prikkelketen is de praesentatietijd het minst van alle afhankelijk van de andere schakels en geeft de meeste kans, den temperatuurinvloed duidelijk te vertoonen, vrij van den invloed van bijomstandigheden.

Reactietijd.

De reactietijd is dikwijls voorwerp van onderzoek geweest, zonder dat altijd overeenstemming heeft geheerscht over de vraag, wat onder reactietijd te verstaan is.

Reeds DARWIN [1]) spreekt in het klassieke, door hem met zijn zoon uitgegeven werk over „the power of movement in plants", herhaaldelijk over den tijd, die verloopt van het begin der prikkeling tot het begin der reactie, maar neemt daarbij nu eens waar met behulp van een mikroskoop, dan

[1]) CH. en F. DARWIN, 1880, blz. 458 en 461 en andere plaatsen.

weder met het ongewapend oog. Vandaar dat hij zeer uiteenloopende waarden opgeeft ook in gevallen, waar deze zeker dichter bijeen zouden gelegen hebben, zoo zij op dezelfde wijze waren waargenomen.

Beide wijzen van bepalen van den reactietijd zijn later toegepast, het meest de waarneming met het ongewapend oog. Dat op deze wijze werkelijk een vast punt in het reactieproces wordt waargenomen, is door BLAAUW nader uiteengezet en met behulp eener kromme, voorstellende den krommingshoek als functie van den tijd, bewezen. [1]) De bezwaren van POLOWZOW [2]) tegen het waarnemen van „eben merklichen Bewegungen" meen ik dan ook als afdoende weerlegd te kunnen laten rusten. Alleen wil ik er nog op wijzen, dat de resultaten van FRÖSCHEL, BLAAUW, Mejuffrouw PEKELHARING en MAILLEFER tastbare bewijzen zijn voor de bruikbaarheid dezer methode van waarneming.

Stellen wij nu de vraag, welke winst er op theoretisch gebied te boeken valt uit de onderzoekingen over den reactietijd, dan valt het resultaat zeer tegen. De factoren, waarvan de reactietijd afhankelijk is, zijn nog slechts ten deele bekend en zijn op het oogenblik zeker niet in algemeen geldende regels samen te vatten. Ook is er op tal van punten tegenspraak tusschen de onderzoekers, die zich hiermede hebben beziggehouden.

Is dus op dezen grond het gebruik van den reactietijd als maatstaf ter quantitatieve beoordeeling van den temperatuurinvloed buitengesloten, daar komt nog een tweede reden bij, die het gewenscht maakte bij dit onderzoek den reactietijd buiten beschouwing te laten.

Wanneer men de cijfers doorziet, die gepubliceerd zijn voor

[1]) A. H. BLAAUW, 1909, blz. 31—35.
[2]) W. POLOWZOW, 1909, blz. 137.

den reactietijd onder verschillende omstandigheden, valt het op, hoe ver uiteenloopende waarden de reactietijd aannemen kan, zonder dat dit verschijnsel in vele gevallen ons iets te zeggen heeft over het eigenlijke prikkelproces. Wanneer bij 0° C. de reactietijd oneindig wordt, [1]) zegt ons dit verder niets, dan dat bij 0° C. de groei stilstaat, zonder dat hier uit het gedrag van den reactietijd iets valt af te leiden omtrent den invloed dezer temperatuur op het prikkelproces. Of wanneer bij prikkeling met eene kracht 0.03 mg. eerst na 150 minuten reactie optreedt, [2]) zijn deze 150 minuten niet als uitdrukking der reactiesnelheid direct vergelijkbaar met de 36 minuten reactietijd bij prikkeling met 1 mg., want in het eerste geval was pas na 130 minuten de prikkeldrempel bereikt, in het tweede geval reeds na 4 minuten 20 seconden. Evenmin worden de getallen vergelijkbaar, zoo men van beide eenvoudig den praesentatietijd aftrekt.

Zooals de zaken op het oogenblik staan, is er met den reactietijd — ondanks het groote feitenmateriaal, dat reeds bijeengebracht is — feitelijk niet veel aan te vangen. Wanneer ik dus in § 23 een overzicht geef der door mij waargenomen reactietijden, is dat niet, om ze bij dit onderzoek verder te benutten, maar omdat ze mogelijk later nuttig kunnen blijken ter toetsing van nieuwe denkbeelden betreffende den reactietijd.

Relaxatietijd.

Fitting, aan wien wij dit begrip te danken hebben, definieert den relaxatietijd als „die Zeitdauer, die nötig ist, bis die „durch eine Reizung von kürzerer Dauer als die Präsentations-„zeit ausgelösten und auf die Reaktion hinzielenden Vorgänge „nach Beseitigung des Reizanlasses gerade so weit ausklingen,

[1]) F. Czapek, 1895, blz. 272.
[2]) C. J. Rutten—Pekelharing, 1910, blz. 300.

„dasz bei intermittierender Wiederholung gleicher Reizungen „eine geotropische Krümmung nicht mehr eintritt." [1])

Het behoeft geen betoog, dat wij hier met eene minder elementaire grootheid in het prikkelproces te doen hebben dan bij den praesentatietijd. Immers, reeds het invoeren der intermitteerende prikkelmethode maakt de zaak ingewikkelder, terwijl het bovendien de vraag is, of de relaxatietijd een plaats als afzonderlijke grootheid in het prikkelproces verdient. [2]) Afgezien van deze bezwaren, is de relaxatietijd niet voldoende bekend wat betreft zijne afhankelijkheid van allerlei factoren, dat deze bruikbaar zou zijn voor een onderzoek als hier is uitgevoerd. Daartoe zou een uitgebreid voor-onderzoek moeten voorafgaan. Vandaar dat de relaxatietijd hier verder geheel buiten beschouwing blijft.

Krommingshoek.

Als maatstaf voor den temperatuurinvloed zou tenslotte hebben kunnen dienen de grootte van den krommingshoek. Hierbij waren echter verschillende bezwaren te voorzien.

In de eerste plaats is de grootte van den krommingshoek sterk afhankelijk van den tijd van waarneming, zonder dat met zekerheid te zeggen valt, dat gelijke tijden hier ook tevens vergelijkbare tijden zullen zijn.

In de tweede plaats is de krommingshoek moeilijk nauwkeurig te meten en wordt de speelruimte tusschen minimum (0°) en maximum (90°) betrekkelijk snel, d.i. bij geringe verschillen in prikkelsterkte, doorloopen, zoodat hij als maat voor quantitatief onderzoek onbruikbaar is.

Daar komt nog bij — en dit geldt in meerdere of mindere

[1]) H. Fitting, 1905, blz. 334.
[2]) Vgl. A. H. Blaauw, 1909, blz. 130.

mate ook de andere genoemde grootheden behalve den praesentatietijd — dat de krommingshoek als laatste schakel in den prikkelketen de minst zelfstandige is, ook door de voorafgaande schakels beïnvloed wordt en het meest den invloed van allerlei andere voorwaarden naast dien van den prikkel ondervindt.

Tenslotte — en ook dit geldt weer mutatis mutandis evenzeer de andere genoemde grootheden — verschillende krommingshoeken zullen vergelijkbaar zijn, zoo ze hun ontstaan danken aan prikkels, gelijk aan de drempelwaarde. Maar hoe het staat met de vergelijkbaarheid van krommingshoeken of reactietijden, die hun ontstaan danken aan prikkels van ongelijke grootte, daarover kunnen we niets met zekerheid zeggen.

Was dus op grond van deze beschouwingen uitgemaakt, dat de invloed der temperatuur op het prikkelproces zou worden nagegaan aan den praesentatietijd, de vijf mogelijkheden, door BACH gesteld ten opzichte van tijdstip en duur van inwerking der temperatuur, bleven daarmede nog open.

Dit vijftal gevallen echter is wel theoretisch denkbaar, maar de praktijk stelt aan de verwezenlijking zeer nauwe grenzen.

BACH geeft als mogelijke proefvariaties: [1])

a) Inductie en reactie beide bij temperaturen tusschen 0 en 40°.

b) Inductie en reactie beide bij kamertemperatuur na verblijf bij temperaturen tusschen 0 en 40°.

c) Inductie bij temperaturen tusschen 0 en 40°, reactie bij kamertemperatuur.

---

[1]) Vgl. boven blz. 17.

d) Inductie bij kamertemperatuur, reactie bij temperaturen tusschen 0 en 40°.

e) Inductie en reactie bij kamertemperatuur, daartusschen temperaturen tusschen 0 en 40°.

Van de gevallen *d*) en *e*) kunnen we reeds dadelijk zeggen, dat zij — tenminste wanneer men van den praesentatietijd gebruik wil maken — niet te verwezenlijken zijn. [1]) Hoogstens kan men ze benaderen. Wat toch is het geval? Om den invloed van een bepaalde temperatuur op een physiologisch proces na te gaan is het noodzakelijk, dat deze temperatuur gedurende eenigen tijd inwerkt. Reeds SACHS wees hierop, toen hij schreef: [2]) „Jede Temperatur wirkt auf die Vegetationspro-„cesse, ob sie in die Zeit der Keimung oder später fallen, „nur dann, wenn sie eine bestimmte Zeit hindurch anhält."

Hoe lang deze tijd genomen moet worden, om het volle effect der temperatuur te verkrijgen, hangt af van den aard van het proces, van de onderzochte temperatuur en van het verschil tusschen deze en de voorafgegane temperatuur. Dat deze tijd van noodzakelijke voorverwarming vrij aanzienlijk kan zijn, blijkt voldoende uit de literatuur. Zoo vinden wij voor den temperatuurinvloed op den groei eenige krommen bij SACHS [3]), die in dit opzicht leerrijk zijn. De krommen (Plaat III en IV bij SACHS) geven ons een beeld van de verandering in de groeisnelheid van geëtioleerde Fritillaria- en Dahlia-planten bij verandering der temperatuur in het donker. De

[1]) CZAPEK (1895, blz. 72) heeft eenige proeven gedaan, die onder *e*) gerekend moeten worden. Hij prikkelde eenige uren en verhinderde door glazen buisjes de kromming. Lupinewortels, die na 4 uur prikkelen overgebracht werden bij 2° C. verloren daar sneller het vermogen tot reageeren, dan 5 uur geprikkelde wortels, die blijvend bij 20—25° C. gehouden werden. Door het verschil in prikkelduur zijn deze proeven niet bewijzend. Langs dezen weg is echter bij gebruik maken van den praesentatietijd geen resultaat te verwachten, daar het vermogen om te reageeren dan te snel verloren gaat.

[2]) J. SACHS, 1860, blz. 358.

[3]) J. SACHS, 1872.

temperatuur was afwisselend stijgend en dalend, met een verschil van ongeveer 10° C. tusschen maximum en minimum. Gemiddeld komen de buigpunten (16 in getal) in de groeikrommen juist een uur later dan die in de temperatuurkrommen, wat dus wil zeggen, dat nog een uur nadat de temperatuur weer is gaan dalen, de groeisnelheid nog stijgend blijft onder den invloed van de voorafgegane stijging van temperatuur en omgekeerd.

Andere voorbeelden van de langzame doorwerking van temperatuursveranderingen vinden we bij Mejuffrouw MATTHAEI [1]) voor de assimilatie, daar zij haar proefbladen anderhalf uur voorverwarmde vóór de eerste waarneming, en bij KUIJPER [2]), die bij 25° en 30° een uur liet verloopen vóór de eerste waarneming, voor de ademhaling, terwijl uit de literatuur gemakkelijk nog meer gevallen zouden zijn bijeen te brengen, waaruit de noodzakelijkheid van een zekeren tijd van voorverwarming blijkt.

Tusschen inductie en reactie verloopt bij Avena bij geotropie gewoonlijk niet meer dan 35 à 50 minuten. Het is dus niet mogelijk in dit tijdsverloop gelegenheid te vinden, om een bepaalde temperatuur dusdanig te doen inwerken, dat deze haren invloed kan doen gelden op de reactie, te minder, daar van deze 35 à 50 minuten nog afgaan de minuten, noodig om de proefplanten op de gewenschte temperatuur te brengen. Vandaar dat ik, omdat ik met den praesentatietijd wilde werken, geen pogingen gedaan heb, om op deze wijze den invloed der temperatuur op het prikkelproces na te gaan.

Uit het tot dusver gezegde volgt ook, dat het verschil tusschen de gevallen *a*) en *c*) van BACH theoretisch belangrijker schijnt dan het in werkelijkheid is.

---

[1]) G. L. C. MATTHAEI, 1905, blz. 62.
[2]) J. KUIJPER, 1910, blz. 170.

In de meeste gevallen zal het weinig of geen verschil maken, of de proefplanten na de inductie verplaatst worden naar eene andere temperatuur, daar deze nieuwe temperatuur de inductie in het geheel niet meer kan beïnvloeden en de reactie slechts in geringe mate.

De praesentatietijd zal dus — zoo deze theoretische beschouwingen juist zijn — dezelfde moeten zijn, of de proefplanten na de inductie verplaatst worden bij 20° C., dan wel blijven bij de temperatuur, waarbij prikkeling plaats vond. Alleen wanneer het temperaturen geldt, waarbij ieder uur langer verblijf schade doet (35° C. en hooger) of waarbij andere functies gestoord worden en daardoor als beperkende factoren optreden (0° C.), zal ook bij verdere inwerking dezer temperaturen een beïnvloeden van den praesentatietijd gezien worden, welke invloed dan echter aan deze nevenomstandigheden moet worden toegeschreven.

Voor den reactietijd doen onze beschouwingen een klein verschil verwachten al naar gelang de proefplanten na de inductie bij 20° C. gebracht worden, of blijven bij de temperatuur, waarbij geprikkeld werd.

Achterstaande tabel, waarin de op dit punt betrekking hebbende cijfers uit de tabellen IIIB, VIIIA en IXD aan het slot van hoofdstuk III bijeengebracht zijn, toont hoezeer de proeven deze theoretische beschouwingen bevestigen.

Uit deze tabel, die niet alleen over uiteenloopende, zoowel hooge als lage temperaturen gaat, maar ook proeven geeft na verschillenden duur van voorverwarming, blijkt duidelijk, dat tusschen 5° C. en 30° C. de praesentatietijd niet anders gevonden wordt, of de planten, nadat de inductie bij verschillende temperaturen heeft plaats gehad, verplaatst worden bij 20° C., dan wel ook gedurende den reactietijd bij die temperaturen gelaten worden. De afwijkingen in het percentage gekromden

Prikkel-duur.	Datum.	Nummer.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Percent gekromde planten.	Gemiddeld perc.	Reactietijd.
5° Celsius.				4 uur voorverwarmen.			
13′	15-VI-10	C 269	25	16	64%	58%	60′
	15-VI-10	*C 272	25	13	52%		70′
11′	15-VI-10	C 268	25	12	48%	44%	60′
	15-VI-10	*C 271	25	10	40%		70′
9′	15-VI-10	C 267	25	9	36%	36%	60′
	15-VI-10	*C 270	25	9	36%		75′
* Gedurende den reactietijd bij 5° C.							
25° Celsius.				1 uur voorverwarmen.			
3′	12-VIII-10	C 373	17	10	59%	56%	45′
	12-VIII-10	*C 374	17	9	53%		55′
2′	12-VIII-10	C 371	15	6	40%	40%	45′
	12-VIII-10	*C 372	15	6	40%		45′
* Gedurende den reactietijd bij 25° C.							
30° Celsius.				6 uur voorverwarmen.			
1′30″	10-VIII-10	C 369	15	5	33%	32%	55′
	10-VIII-10	*C 370	16	5	31%		55′
* Gedurende den reactietijd bij 30° C.							

in beide gevallen liggen geheel binnen de foutengrenzen.

De reactietijd vertoont bij 25° C. en 30° C. geen noemenswaardig verschil, bij 5° C. daarentegen is de reactietijd telkens ongeveer 10 minuten langer, wanneer de proefobjecten na de prikkeling bij 5° C. blijven, dus geheel overeenkomstig onze verwachting. De getallen, die in nevensstaande tabel onder het hoofd reactietijd geplaatst zijn, geven eigenlijk niet den reactietijd (in de meeste dezer gevallen kromde zich minder dan 50 %), maar het aantal minuten, dat verliep van het begin der prikkeling tot op het oogenblik, waarop het maximum aantal gekromden bereikt was. Voor de hier beoogde vergelijking konden deze waarden zonder bezwaar in plaats van de reactietijden — waarvan zij trouwens maar weinig verschillen — gebruikt worden.

De vergelijking van de gevallen *a*) en *c*) van BACH geeft nog aanleiding tot eene tweede opmerking. Indien er werkelijk verschil te constateeren valt tusschen deze beide gevallen, dan zal de invloed der temperatuur op den praesentatietijd, waarom het bij dit onderzoek te doen is, niet duidelijker aan den dag treden, wanneer we behalve de inductie ook nog de reactie bij verschillende temperaturen doen plaatsvinden; integendeel zal de zaak hierdoor gecompliceerder worden en zal het in sommige gevallen twijfelachtig kunnen worden, of eene optredende afwijking in de reactie — die we óók ter beoordeeling van den praesentatietijd noodig hebben — toegeschreven moet worden aan een beïnvloeden van de perceptie of van de reactie. Door ook de reactie bij eene reeks verschillende temperaturen te doen plaatsvinden (geval *a*) kunnen wij zelfs geheel op een dwaalspoor gebracht worden, zooals b.v. bij 0° C., waar de reactie geheel onmogelijk is door stilstand van den groei, maar toch de praesentatietijd zeer wel meetbaar is, mits de planten na

de inductie weer op gunstiger temperatuur gebracht worden. [1])

Wat tenslotte geval *b*) van BACH betreft, hierin zijn zeer uiteenloopende gevallen vereenigd. Het onderzoek bij kamertemperatuur na een korter of langer verblijf bij eene daarvan verschillende temperatuur zal, wanneer het *onmiddellijk* na de overbrenging bij kamertemperatuur geschiedt, resultaten moeten opleveren, weinig verschillend van die, welke men verkrijgt bij onderzoek in de temperatuur, die voorafging. Immers, de kamertemperatuur doet niet onmiddellijk hare werking gelden, maar behoeft daartoe eenigen tijd. Het verwondert mij dan ook, dat BACH [2]) bij prikkeling „sofort nach der Abkühlung" op 4—10° C. (ná overbrenging bij 20—25° C.) voor Viciakiemplanten een praesentatietijd van ongeveer 10 minuten vindt (tegen 5 minuten normaal bij 20—25° C.), waar hij, volgens zijne eigene cijfers, bij 4—10° C. prikkelend een minstens nog tweemaal grootere praesentatietijd had moeten vinden. Ik leid er uit af, dat er inderdaad na de overbrenging toch nog eenigen tijd verstreek vóór de prikkeling.

Het onderzoek onmiddellijk na overbrenging in een nieuwe temperatuur leert ons dus niets nieuws, maar geeft alleen een veel minder nauwkeurige bepaling van de waarden, gevonden voor praesentatie- en reactietijd bij de oude temperatuur. De tweede vraag, die hier onder *b*) thuishoort — en dit is een nieuw gezichtspunt — is, hoelang de invloed van een bepaalde temperatuur blijft nawerken, na verplaatsing bij eene nieuwe temperatuur. Deze vraag is met het oog op het elimineeren van foutenbronnen bij proeven over geotropie zeker niet van belang ontbloot en de cijfers van BACH hebben in dit opzicht zeker groote waarde, maar een antwoord op de vraag naar de afhankelijkheid van het geotropisch prikkelproces van de

[1]) Vgl. F. CZAPEK, 1898, blz. 195 vv.; vgl. ook onder § 10.
[2]) H. BACH, 1907, blz. 74 en 69.

temperatuur is bij deze vraagstelling niet te verwachten. Aan de proeven van BACH, waarbij werd nagegaan, hoelang een verblijf bij een temperatuur van 4°—10° C. nawerkt (na overbrenging bij 20°—25° C.) op praesentatie- en reactietijd, had moeten voorafgaan eene bepaling dezer grootheden bij die temperaturen zelve, en deze laatste bepaling zou het van de eerste in belangrijkheid gewonnen hebben.

Na al hetgeen tot dusver gezegd werd behoeft de keuze van tijdstip en duur der temperatuur-inwerking nauwelijks verdere motiveering. Daar ik alleen den invloed der temperatuur op den praesentatietijd wilde nagaan, liet ik de te onderzoeken temperaturen alleen vóór en tijdens de prikkeling inwerken.

§ 5. Beschrijving der methode in bijzonderheden.

De proefplanten werden bij den aanvang der proef in den thermostaat (zie § 7) geplaatst bij de temperatuur, waarvan de invloed moest worden nagegaan, en dan na een verblijf van één of meer uren in den thermostaat geprikkeld. Na de prikkeling werden zij teruggebracht bij kamertemperatuur (18—21° C.), waar dan verder de reactie afgewacht en met tusschenruimten van 5 minuten bij rood licht nagegaan werd.

Gedurende de latente periode (tusschen de prikkeling en het zichtbaar worden der reactie) werden de planten niet op den klinostaat geplaatst, daar Mevrouw RUTTEN—PEKELHARING [1]) aantoonde — en ik dit ook zelf bij enkele voorproeven bevestigd vond — dat hetzelfde resultaat verkregen wordt, zoo men de geprikkelde planten gewoon verticaal plaatst.

[1]) C. J. RUTTEN—PEKELHARING, 1910, blz. 258 en 259.

Eén uur voorverwarmen werd als minimum aangenomen, daar — gegeven de constructie van den thermostaat — eerst na dien tijd het bakje met aarde volledig op temperatuur was gekomen.

Dat deze tijd van voorverwarmen noodig, maar ook tevens voldoende was, werd door eenige thermoëlectrische bepalingen vastgesteld.

Steeds werd echter de praesentatietijd ook na een langeren tijd van voorverwarmen bepaald, om te zien, of soms de temperatuur-invloed zich pas na langeren tijd ten volle deed gelden, en om op deze wijze rekening te kunnen houden met den tijdfactor in den zin van BLACKMAN. Wanneer dus in de hieronder volgende tabellen naast elkaar voorkomen kolommen voor 1 uur, 2 uur, 4 uur enz. voorverwarmen, dan is dit eigenlijk niet geheel juist, daar het 1e uur niet gelijk staat met de volgende uren, omdat in het eerste uur inbegrepen is het op temperatuur komen, wat wel bij de coleoptielen sneller zal gaan dan bij de aarde, maar toch een belangrijk deel van het 1e uur in beslag neemt. (Vgl. § 8).

De eerste bepaling gold altijd den praesentatietijd na een verblijf van één uur bij de te onderzoeken temperatuur. Daarna volgde eene bepaling na 4 uur (of soms na 6 of 8 uur) voorverwarmen. Bleek er geen verandering in den praesentatietijd op te treden (zooals van 0° tot 25° C.), dan werden geen verdere bepalingen bij die temperatuur verricht; trad er wel verandering op, dan werd gestreefd naar het verkrijgen van een zoo volledig mogelijk beeld van die verandering door het doen van bepalingen na 1, 2, 4, 6, 12 en 24 uur en soms ook nog na 8, 18 en 48 uur voorverwarmen.

De temperaturen, waarbij bepalingen gedaan werden, lagen tusschen 0° en 40° C., opklimmend met 5° C. Alleen tusschen 35° en 40° C. werden, omdat de praesentatietijd daar

zoo buitengewoon snel toeneemt, ook nog bij 37°, 38° en 39° C. proeven genomen. Bij 40° C. was de praesentatietijd na één uur verblijf in den thermostaat reeds geklommen tot 260 minuten, zoodat geen bepalingen bij hoogere temperaturen werden uitgevoerd. Evenmin werd de praesentatietijd beneden 0° C. bepaald, daar de te verwachten resultaten niet opwogen tegen de te nemen moeite.

Alle proeven geschiedden in de donkere kamer (zie § 7) van het Utrechtsche Laboratorium, in een speciaal voor dit doel vervaardigden electrischen thermostaat (zie § 7), zoodat in dit opzicht zoo groot mogelijke vergelijkbaarheid tusschen de proeven onderling bereikt is.

Steeds werden de planten geprikkeld onder een hoek van 90° C., door de bakjes met planten (zie § 6) door middel van de as met brug in den thermostaat verticaal te stellen.

Om den praesentatietijd in een gegeven geval te bepalen, ging ik als volgt te werk. Een stel planten werd geprikkeld gedurende een tijd, waarvan ik vermoedde, dat hij ongeveer gelijk was aan den praesentatietijd. Uit het percentage gekromden leidde ik dan af, of ik korter of langer moest prikkelen, om den praesentatietijd te bereiken. Zooveel mogelijk werd de reeks bepalingen daarna uitgebreid tot deze liep van een prikkelduur met 0 % tot een met 100 % gekromden. Uit deze reeks was de praesentatietijd zelve (50 % gekromden) dan altijd met groote nauwkeurigheid te bepalen.

Aanvankelijk nam ik het aantal planten voor iedere proef groot, meest 50 of 100 voor elke bepaling, in de hoop op deze wijze geheel onafhankelijk te worden van de individueele variabiliteit (zie § 8). Later heb ik mij om de enorme uitbreiding, die het onderzoek kreeg, moeten beperken en werden gemiddeld 25 planten per proef gebruikt.

Alle proeven zijn voorzien van een serieletter en een nummer,

terwijl de waarnemingen tijdens de proeven werden opgeteekend door invullen van vooraf gehectografeerde formulieren.

Serie A, proeven 1—222, loopende van 20 October tot 31 December 1909, omvat uitsluitend voorproeven ter oriënteering ten opzichte van het materiaal en om den invloed van andere uitwendige omstandigheden dan de temperatuur na te gaan. De paragrafen 6 en 8 berusten goeddeels op deze proeven.

Serie B, proeven 1—81, loopende van 15 Januari tot 19 Februari 1910, omvat eveneens voorproeven, voornamelijk met het oog op de zuiverheid der lucht en den invloed van den thermostaat. Alleen de eerste bepaling van den praesentatietijd bij 0° C., na 1 uur voorverwarmen, en eenige cijfers bij 30° C., na 1 uur voorverwarmen, zijn verder uit deze serie.

Alle andere hier aangevoerde proeven behooren tot serie C, proeven 1—374, loopende van 24 Februari tot 12 Augustus 1910.

Ten einde een juist denkbeeld te geven van de wijze, waarop ik te werk ging, beschrijf ik hier één bepaling van den praesentatietijd uitvoerig en wel die van den praesentatietijd na 4 uur verblijf bij 30° C. Ik druk daartoe over de proefprotocollen met alle daarop voorkomende bijzonderheden.

C Proef 25. Datum : 11-III-1910.

Prikkelduur : 3′30″. Temp. : 30° C. % 100.
Bakje : 4, 5, 6. Oud : 4 d. Lang : 10—25 m.M.
Temp. vertrek : 21° C. Vocht : 75°.
In thermostaat : 4^{u}. Voorverwarmen : 240′.
Horizontaal : 8^{u}—8^{u}3′30″.

Aantal : 60. Gekromd na:

30 min. : 12.	35 min. : 30.	40 min. : 47.
45 min. : 50.	50 min. : 56.	55 min. : 58.
60 min. : 60.	65 min. : —	70 min. : —
75 min. : —	80 min. : —	85 min. : —

C Proef 30. Datum : 14-III-1910.

Prikkelduur : 3′. Temp. : 30° C. % 82.
Bakje : 3, 4. Oud : 4 d. Lang : 10—25 m.M.
Temp. vertrek : 18° C. Vocht : 60°.
In thermostaat : 10u15′. Voorverwarmen : 250′.
Horizontaal : 2u25′—2u28′.

Aantal : 50. Gekromd na:

30 min. : 0.	35 min. : 9.	40 min. : 17.
45 min. : 26.	50 min. : 32.	55 min. : 36.
60 min. : 40.	65 min. : 41.	70 min. : 37.
75 min. : —	80 min. : —	85 min. : —
90 min. : 15.		

C Proef 33. Datum : 16-III-1910.

Prikkelduur : 2′30″. Temp. : 30° C. % 74.
Bakje : 3, 4. Oud : 4 d. Lang : 10—25 m.M.
Temp. vertrek 18° C. Vocht : 70°.
In thermostaat : 9u50′. Voorverwarmen : 240′.
Horizontaal : 1u50′—1u52′30″.

Aantal : 50. Gekromd na:

30 min. : —	35 min. : 5 ?	40 min. : 12.
45 min. : 24.	50 min. : 30.	55 min. : 33.
60 min. : 37.	65 min. : —	70 min. : 32.
75 min. : —	80 min. : —	85 min. : 14.

C Proef 41. Datum : 19-III-1910.

Prikkelduur : 2′. Temp. : 30° C. % 44.
Bakje : 5, 6. Oud : 4 d. Lang : 10—25 m.M.
Temp. vertrek : 17° C. Vocht : 70°.
In thermostaat : 10u. Voorverwarmen : 245′.
Horizontaal : 2u5′—2u7′.

Aantal : 50. Gekromd na:

30 min. : 4 ?	35 min. : —	40 min. : 17.
45 min. : 17.	50 min. : 20.	55 min. : 22.
60 min. : 20.	65 min. : —	70 min. : 20.
75 min. : —	80 min. : —	85 min. : —

C Proef 45. Datum : 21-III-1910.

Prikkelduur : 1′30″. Temp. : 30° C. % 30.
Bakje : 5, 6. Oud : 4 d. Lang : 20—30 m.M.
Temp. vertrek : 17° C. Vocht : 70°.
In thermostaat : 10u35′. Voorverwarmen : 240′.
Horizontaal : 2u35′—2u36′30″.

Aantal : 40. Gekromd na:

30 min. : —	35 min. : 4 ?	40 min. : —
45 min. : 6.	50 min. : 11.	55 min. : 12
60 min. : 12.	65 min. : 12.	70 min. : —
75 min. : 10.	80 min. : —	85 min. : —

C Proef 46. Datum : 21-III-1910.

Prikkelduur : 1′. Temp. : 30° C. % 0.
Bakje : 7, 8. Oud : 4 d. Lang : 10—25 m.M.
Temp. vertrek : 17° C. Vocht : 70°.
In thermostaat : 10u35′. Voorverwarmen : 250′.
Horizontaal : 2u44′—2u45′.

Aantal : 45. Gekromd na :

30 min. : 0.	35 min. : —	40 min. : 0.
45 min. : 0.	50 min. : 0.	55 min. : 0.
60 min. : 0.	65 min. : —	70 min. : —
75 min. : —	80 min. : —	85 min. : —

Vatten wij het resultaat dezer zes proeven in een tabel samen, op dezelfde wijze als verder alle cijfers in den vorm van tabellen aan het slot van het tweede hoofdstuk zijn weergegeven, dan krijgen wij het volgende:

TABEL IXC.

30° Celsius. 4 uur voorverwarmen.

Prikkelduur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent gekromde planten.
3′30″	C 25	11-III-1910	60	60	—	—	100
3′	C 30	14-III-1910	50	41	—	—	82
2′30″	C 33	16-III-1910	50	37	—	—	74
2′	C 41	19-III-1910	50	22	—	—	44
1′30″	C 45	21-III-1910	40	12	—	—	30
1′	C 46	21-III-1910	45	0	—	—	0

De praesentatietijd is dus na 4 uur voorverwarmen op 30° C. (op 10″ afgerond): 2′10″.

Dit geval is zeer eenvoudig, daar geen der bepalingen

herhaald behoefde te worden, omdat zij onmiddellijk voldoende overeenstemming vertoonden: bij korteren prikkelduur daalde het procent gekromden geregeld. Meestal was dit na de eerste bepaling niet het geval en moesten enkele of alle bepalingen één of meermalen herhaald worden, tot de gemiddelden een regelmatige afdaling vertoonden bij dalenden prikkelduur. Vandaar dat aan alle tabellen de kolommen „totaal aantal" en „totaal gekromden" toegevoegd zijn.

§ 6. Materiaal.

Bij al mijn proeven heb ik mij uitsluitend bediend van de coleoptielen van Avena sativa als proefmateriaal. Bij deze keuze werd ik geleid door de overtuiging, dat het voor alles aankwam op een proefobject, dat zeer nauwkeurig quantitatief werk mogelijk maakte, en deze zelfde overweging heeft mij ook weerhouden van het uitbreiden van mijn onderzoek op andere planten. Bovendien is een zoo volledig mogelijk onderzoek bij één object meer waard dan een onderzoek, dat over meerdere planten gaat, maar bij alle halverwege blijft steken, en voor een uitgebreid onderzoek van meerdere objecten was de voor dit onderzoek beschikbare tijd niet voldoende.

Alle gebruikte materiaal was afkomstig van eenzelfde partij haver, in October 1909 bij de Firma W. C. Verkerk te Utrecht gekocht. Met het oog op de variabiliteit zou het waarschijnlijk beter geweest zijn, indien ik alleen met een zuivere lijn gewerkt had, maar toen ik dit bedacht, waren mijne proeven reeds in gang en was het dus daarvoor te laat.

De coleoptielen van Avena leenen zich, gelijk reeds herhaaldelijk gebleken was, bij uitstek voor geotropische onderzoekingen. De eenvoudige vorm van het coleoptiel maakt het mogelijk zeer scherp het eerste begin der reactie waar te nemen.

Voor alle anatomische bijzonderheden kan ik volstaan met te verwijzen naar ROTHERT [1]), terwijl BLAAUW [2]) eene beschrijving geeft van eene methode ter kweeking van het materiaal, die met een enkele wijziging ook door mij gevolgd werd.

Daar het kweeken van het materiaal in voldoende hoeveelheden voor mijn proeven mij niet altijd even goed gelukt is, geef ik eene uitvoerige beschrijving der methode, welke mij de beste resultaten opleverde. Voor alle andere bijzonderheden betreffende het materiaal verwijs ik naar § 8, waar de eigenaardigheden der Avena-coleoptielen bij de bespreking der foutenbronnen weder ter sprake komen.

De gepelde haverkorrels werden door BLAAUW [3]) in schotels van aardewerk in water opgeweekt, door Mevrouw RUTTEN—PEKELHARING [4]) op nat zaagsel. Mij voldeed zeer veel beter de methode, ook door PRINGSHEIM [5]) toegepast, de korrels goed vlak uitgespreid op nat filtreerpapier op te weeken. De kieming heeft dan veel regelmatiger plaats. Om het filtreerpapier nat te houden, werd dit gelegd op een onderstboven gekeerde platte glazen schaal, die zelf in een aarden schotel met water stond, waarin het filtreerpapier afhing. Deze schotel werd met een tweede schotel toegedekt.

Na twee dagen waren ongeveer 50% der korrels op deze wijze voldoende ver en voldoende gelijk gekiemd, om verder te kunnen worden uitgeplant. Dit geschiedde in dezelfde zinken bakjes van 20 × 3 × 3 c.M., die ook BLAAUW en Mevrouw RUTTEN—PEKELHARING gebruikt hadden. Alleen plantte ik meestal niet ééne rij, maar twee rijen per bakje, zoodat in ieder bakje 30 tot 36 planten kwamen. Na twee dagen verblijf in

[1]) W. ROTHERT, 1894.
[2]) A. H. BLAAUW, 1909.
[3]) A. H. BLAAUW, 1909, blz. 11.
[4]) C. J. RUTTEN—PEKELHARING, 1910, blz. 254.
[5]) E. PRINGSHEIM JR., 1909.

het donker, in geheel met dubbel zwart doek bekleede en van boven evenzoo toegedekte houten draagbakken van 50 × 30 × 20 c.M., hadden de coleoptielen voldoende lengte (10 tot 35 m.M.) bereikt, om voor de proeven gebruikt te worden. Niet volkomen rechte exemplaren of planten, waarvan het hypocotyl zich had ontwikkeld, werden vooraf verwijderd en dikwijls daarbij het getal gemakshalve op 25 per bakje teruggebracht. Tevens werden de bakjes 's morgens op den tweeden dag met behulp van een fijne spuitflesch gegoten.

De grootste moeilijkheid, waarmede ik bij het kweeken van het materiaal te kampen gehad heb, was het uitgroeien der hypocotylen. Aanvankelijk kwam dit bijna nooit voor, later (na Maart 1910 ongeveer) had ik er veelvuldig last van. Herhaaldelijk moest ik om deze reden het geheele materiaal wegdoen. Wanneer nl. het hypocotyl uitgroeit, doet het dit in de richting, waarin het zich bevindt, daar het niet geotropisch gevoelig is. Dientengevolge komt het meestal scheef boven den grond en dan komt ook het coleoptiel scheef te staan. Dit laatste kromt zich daarop geotropisch en is dan voor de proef onbruikbaar.

Ook Blaauw vermeldt dit uitgroeien der hypocotylen als een moeilijkheid en had eveneens, zooals hij mij mondeling meedeelde, daarvan den meesten last in het voorjaar. Hij meent daarbij een ongunstigen invloed te moeten toeschrijven aan te lage temperatuur bij het kweeken [1]), een opvatting, die ik op grond mijner ervaringen niet kan deelen. Eerder ben ik geneigd te meenen, dat hooge temperaturen het uitgroeien der hypocotylen in de hand werken, hoewel ook bij hooge temperatuur rechte planten zeer wel te verkrijgen zijn, zooals mij bleek bij proeven, waarbij de proefobjecten 24 uur bij 30° of 35° C. gehouden werden.

[1]) A. H. Blaauw, 1909, blz. 12.

De hoofdoorzaak moet, naar het mij voorkomt, gezocht worden in gebrek aan frissche lucht, hoewel ik geen voor deze meening bewijzende proeven kan aanvoeren. De kweekmethode in de dubbel toegedekte houten bakken bevordert de luchtverversching niet, terwijl bovendien laboratoriumslucht in 't algemeen zeer schadelijk is (vgl. § 8). Het zou dan ook voor de hand gelegen hebben, de houten bakken, waarin de haverplantjes gekweekt werden, buiten in de open lucht te zetten, ware het niet, dat ook bij het kweeken eene constante of tenminste bijna constante temperatuur noodzakelijk was. Aanvankelijk kweekte ik al mijn materiaal in de laboratoriumskas, die geheel vrij van het laboratorium staat, electrisch verlicht en met een centrale verwarming gestookt wordt. Daar had ik alleen last van het uitgroeien der hypocotylen, wanneer op zonnige dagen de temperatuur steeg, en soms van Zaterdag op Maandag, omdat ik des Zondags de houten bakken niet luchtte. Na 9 Maart heb ik de kas moeten verlaten, daar het niet mogelijk was de temperatuur op zonnige dagen laag genoeg te houden tengevolge der zonnewarmte. De eenige ruimte, die ik toen kon gebruiken voor het kweeken, was de donkere kamer, waarin ik ook mijn proeven deed. Geheel binnen in het gebouw gelegen bleef deze vrij goed op temperatuur en een electrische ventilator stelde mij in staat, den geheelen dag krachtig te luchten. Toch veroorzaakte het uitgroeien der hypocotylen mij hier veel moeite. Zoodra de buitentemperatuur het dan ook maar eenigszins toeliet, heb ik daarom verder de genoemde kweekbakken buiten geplaatst en dan had ik altijd volkomen recht materiaal. Zoolang ik in de kas of in de donkere kamer kweekte, contrôleerde ik de temperatuur met den thermograaf. Meest bleef de temperatuur tusschen 18 en 22° C., slechts een enkele maal kwam zij hooger, en dan nog slechts voor korten tijd.

§ 7. Toestellen en donkere kamer.

De thermostaat.

De bijzondere eischen, waaraan een voor dit onderzoek bruikbare thermostaat moest voldoen, hebben er toe geleid, dat volgens mijne aanwijzingen een thermostaat bepaald voor dit doel geconstrueerd [1]) en voor het Botanisch Laboratorium te Utrecht aangekocht werd. De buitengewone welwillendheid en mildheid, waarmede Professor WENT uit de subsidie van het laboratorium hiervoor gelden beschikbaar stelde, hebben het mij mogelijk gemaakt, aan den thermostaat al die inrichtingen te laten aanbrengen, die ik voor mijne proeven gewenscht achtte.

De wijze van verwarming en de regeling der temperatuur zijn nagevolgd van toestellen, in gebruik in het VAN 'T HOFF-laboratorium te Utrecht. [2]) Aan den Heer J. W. DE GROOT, instrumentmaker van het VAN 'T HOFF-laboratorium dank ik menige inlichting en vele mij zeer nuttige raadgevingen.

De vereischten, waaraan de thermostaat moest voldoen, waren de volgende:

1°. De temperatuur moest gedurende langen tijd zonder toezicht op tenminste 0°.1 C. constant gehouden kunnen worden.

2°. De temperatuur moest overal in den thermostaat volkomen gelijk zijn.

3°. Bij de verwarming mocht geen gas gebezigd worden. [3])

4°. De thermostaat moest snel geopend en gesloten kunnen worden zonder belangrijk warmteverlies.

---

[1]) De thermostaat werd geleverd door de firma D. B. KAGENAAR Sr., Van Wijckskade, Utrecht. De kosten bedragen met inbegrip van den thermoregulateur, roertoestellen en verwarmingslampen ongeveer f 200.—.

[2]) Een beschrijving dier toestellen is te vinden bij C. EUWEN, Piëzochemische onderzoekingen. Diss. Utrecht 1910.

[3]) Zie § 8, zuiverheid der lucht.

5°. Door den thermostaat moest lucht doorgevoerd kunnen worden. [1])

8°. Door den thermostaat moest een van buitenaf draaibare as gaan, zoodat de planten bij proeven over geotropie onder een willekeurigen hoek geplaatst konden worden zonder den thermostaat te openen.

7°. De thermostaat moest voor proeven over phototropie bruikbaar zijn, dus planparallele glazen voorwanden en de noodige diepte voor voldoende verval van lichtsterkte hebben. [2])

Ten einde aan deze zeven vereischten te voldoen, moest de thermostaat van de in botanische laboratoria meest gebruikelijke vormen in de eerste plaats afwijken door zijne sluiting. De gewone sluiting met een dubbele deur heeft altijd een temperatuursverschil van eenige tienden van graden tusschen de voor- en achterzijde van de binnenruimte ten gevolge. Vandaar dat als grondvorm (zie fig. 3 en de platen 1 en 2) werd aangenomen een door een deksel C met moeren luchtdicht sluitbare binnenbak A, geheel vrij staande in een grootere met water gevulde buitenbak B, zoodat de watermantel continu den binnenbak aan alle zijden omspoelde en in zijn geheel door roeren in beweging kon worden gehouden. Hiertoe waren in den linkervoorhoek en in den rechterachterhoek twee roertoestellen DD geplaatst, die van een verticaal recht blad ter volle hoogte van den thermostaat voorzien waren en door een electromotor gedreven werden met eene snelheid van 200 omwentelingen per minuut.

De buitenbak had een breedte van 40 c.M., een hoogte van

---

[1]) Zie § 8, zuiverheid der lucht.

[2]) Aanvankelijk was het de bedoeling dit onderzoek ook uit te breiden tot de phototropie. Door gebrek aan tijd heb ik mij echter tot de geotropie moeten bepalen.

40 c.M. en eene diepte van 60 c.M. Bij den binnenbak waren deze maten respectievelijk 30, 30 en 50 c.M.

In de tweede plaats was verwarming door gas uitgesloten en werd daarom electriciteit gebezigd. In den watermantel waren onder den binnenbak vier rechte gloeilampen E in koperen buizen F aangebracht, die met een stopcontact op de lichtleiding van het laboratorium aangesloten werden. Van deze vier lampen is er slechts één in de schetsteekening aangegeven. Voor de regeling van de temperatuur werd eveneens van electriciteit gebruik gemaakt. De thermoregulateur R (zie ook fig. 4 en de afzonderlijke beschrijving) bestond uit een open thermometer met zeer groot kwikreservoir en wijde capillair, waarin een platinadraad op en neer geschoven kon worden, die bij stijging van de temperatuur tot de gewenschte hoogte contact maakte met het stijgende kwik. Deze regulateur stond in een keten (zie plaat 2) met een accumulatorenpaar, een weerstandsbank en een relais, dat zoodra de temperatuur voldoende gestegen was en dus de stroomketen der accumulatoren gesloten werd, automatisch den stroom der verwarmingslampen onderbrak.

De nauwkeurigheid dezer inrichting liet niets te wenschen over. Het kwik in den regulateur steeg 6 m.M. per graad temperatuursverhooging en het kostte dus volstrekt geen moeite den platinadraad, door hem met de hand op en neer te schuiven, zóó in te stellen, dat de temperatuur blijvend op 0°.1 C. constant was.

Voor het openen van den thermostaat was het noodig het waterniveau ongeveer 5 c.M. te doen dalen, zoodat de deksel C van den binnenbak vrij kwam. Om warmteverlies te voorkomen, werd dit water door een dicht bij den bodem in den buitenbak aangebrachte wijde buis G overgevoerd naar een anderen bak, die met behulp van twee katrollen aan de

zoldering op en neer bewogen kon worden, waarbij dan het water in den thermostaat toe- of afvloeide. Deze tweede bak was ingericht volgens het beginsel van een hooikist, zoodat het

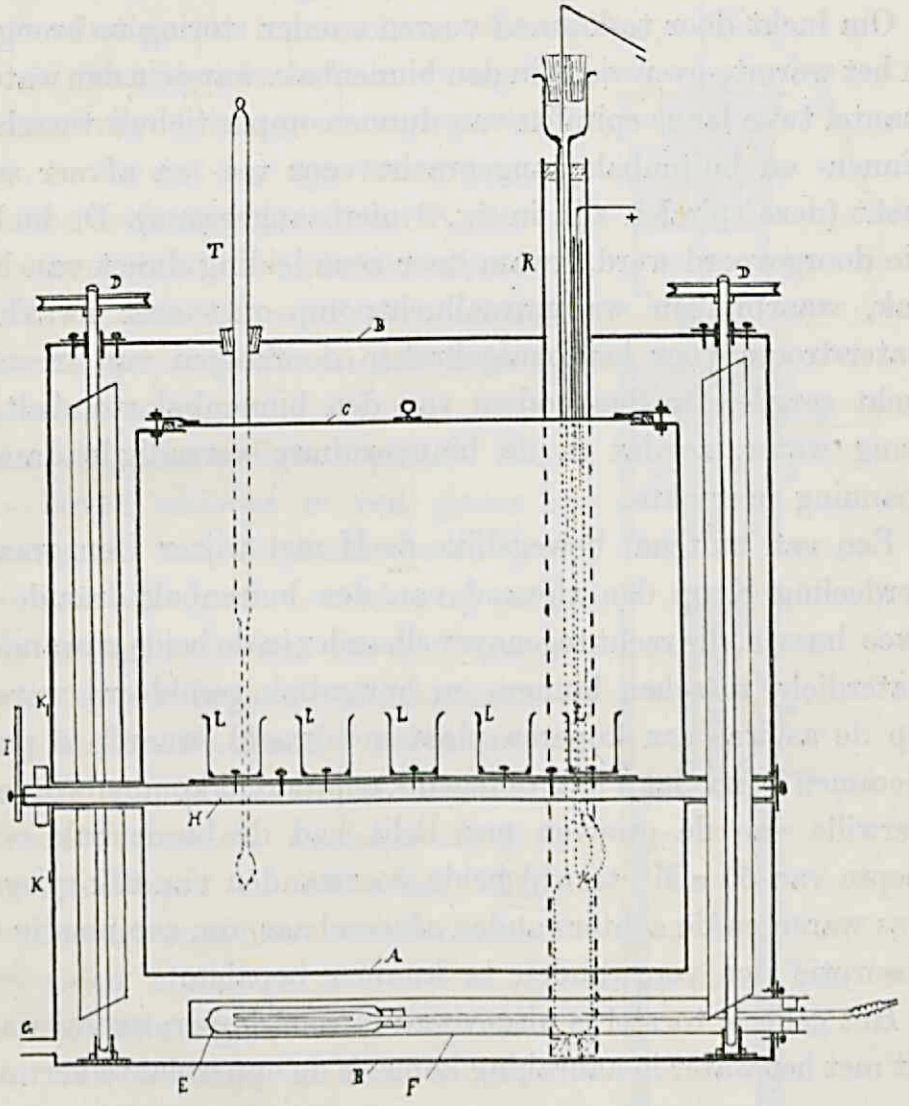


Fig. 3. Schaal 1 : 5. Afmeting 40 × 40 c.M.

warmteverlies bij het heen- en terugvloeien van het water zeer gering was. Doordat de afvoerbuis wijd was en de ronde deksel (die iets meer dan de helft van den bovenwand van den

binnenbak innam) met slechts zes moeren bevestigd was, nam het openen en weer sluiten slechts enkele minuten, terwijl de temperatuur daardoor maar enkele tienden van graden daalde, welk warmteverlies zeer spoedig weer hersteld werd.

Om lucht door te kunnen voeren zonder storing te brengen in het warmte-evenwicht in den binnenbak, waren in den watermantel twee lange spiralen van dunne compositiebuis tusschen binnen- en buitenbak aangebracht voor toe- en afvoer van lucht (deze spiralen zijn in fig. 3 niet aangegeven). De lucht, die doorgevoerd werd, kwam door eene leiding direct van het dak, waarbij een waterstraalluchtpomp met zeer zwakken waterstroom voor het onafgebroken doorzuigen van frissche lucht zorgde. Op den bodem van den binnenbak stond altijd eenig water, zoodat in de binnenruimte verzadigde dampspanning heerschte.

Een van buitenaf bewegelijke as H met wijzer I en graadverdeeling K op den zijwand van den buitenbak draaide in twee bussen, die recht tegenover elkander in de beide zijwanden waterdicht tusschen binnen- en buitenbak gesoldeerd waren. Op de as was een koperen plaat geschroefd, waarop 5 paar klemmen L, zoodat 5 bakjes tegelijk geprikkeld konden worden. Terwille van de proeven met licht had de binnenbak eene diepte van 50 c.M., terwijl beide voorwanden van dik spiegelglas waren en de achterwanden afneembaar, om zoo noodig de absorptie der voorwanden te kunnen bepalen.

Het geheele toestel is uitgevoerd in rood koper; overal waar dit met het water in aanraking komt, is de oppervlakte vertind.

De thermoregulateur. (Fig. 4).

Ook de thermoregulateur werd geconstrueerd volgens aanwijzingen van den Heer DE GROOT, instrumentmaker bij het VAN 'T HOFF-laboratorium. De regulateur bestaat uit een

open thermometer met zeer groot kwikreservoir A en wijde dikwandige capillair B. De door mij gebruikte regulateur had een reservoir van $2\frac{1}{2}$ c.M. inwendige doorsnede en 10 c.M. hoogte. In den kwikpeer A is een platinadraad D ingesmolten, die in de aangesmolten buis C uitkomt, waar de draad in contact is met kwik, dat op zijn beurt weer contact heeft met den draad K, die er voortdurend in ondergedompeld blijft. De draad K wordt verbonden met den eenen pool van den accumulator.

In de dikwandige capillair B, die boven uitloopt in een glazen trechter E, kan de platinadraad F, die door de kurk L steekt, op en neer bewogen worden, om den regulateur op een bepaalde temperatuur in te stellen. De draad F wordt met den anderen pool van de accumulatoren verbonden, waaraan ook de weerstandsbank en het relais, dat den hoofdstroom moet onderbreken, verbonden zijn.

De geheele regulateur is omgeven door een koperen mantel G met houten klossen H en I, om het glaswerk op te doen rusten. Ter hoogte van den kwikpeer zijn 4 rijen openingen in den koperen mantel aangebracht.

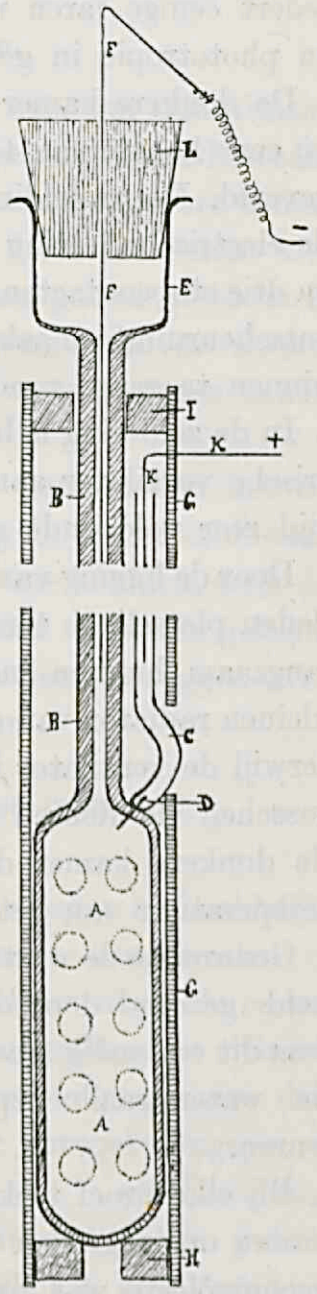


Fig. 4. Schaal 1:2.
Totale hoogte 50 c.M.

De donkere kamer.

Alle proeven hadden plaats in de donkere kamer van het Botanisch Laboratorium te Utrecht, welke donkere kamer sedert eenige jaren uitsluitend voor proeven over geotropie en phototropie in gebruik is.

De donkere kamer heeft een oppervlak van 3 × 3 Meter, bij eene hoogte van $4\frac{1}{2}$ Meter en is van binnen geheel dofzwart geverfd. De gasleiding is reeds sedert jaren buiten gebruik, de electrische leiding geeft de beschikking over een vast licht en drie stopcontacten. Een dubbele deur met een halven Meter tusschenruimte maakt het mogelijk, de kamer te verlaten of binnen te gaan, zonder dat licht binnendringt.

In de zoldering is boven een koker van zwart doek een electrische ventilator aangebracht, waardoor de kamer in korten tijd zeer voldoende gelucht kan worden.

Door de ligging van de donkere kamer midden in het gebouw deden plotselinge temperatuurswisselingen buiten slechts zeer langzaam hunnen invloed gelden. Bovendien kon door een kleinen radiator van de centrale verwarming gestookt worden, terwijl de ventilator in verband met sproeien in de kamer en tusschen de deuren het mogelijk maakte, de temperatuur in de donkere kamer desgewenscht eenige graden beneden de temperatuur van het gebouw te houden.

Gedurende de wintermaanden werd voor voldoende vochtigheid gezorgd door dagelijks eenige malen te sproeien, later was dit onnoodig, daar het water van den thermostaat en van de waterstraalluchtpomp voor de vochtigheid voldoende waren.

Bij elke proef teekende ik de vochtigheidstoestand van de kamer op in graden van een spiraalhygrometer, die te voren gecontrôleerd was voor de punten 0° en 100°. Natuurlijk was dit slechts een zeer ruwe wijze van meten, maar voor het

beoogde doel was dit voldoende. Ik zorgde er voor, dat de vochtigheid zooveel mogelijk 70° of hooger was; slechts een enkele maal daalde de vochtigheid tot 60°.

§ 8. Foutenbronnen.

Daar het bij dit onderzoek te doen was, om quantitatief zoo betrouwbaar mogelijke resultaten, heb ik bijzondere zorg besteed aan het opsporen der foutenbronnen en aan het nemen van maatregelen ter elimineering van deze. De eerste vier maanden van dit onderzoek werden bijna geheel hierdoor in beslag genomen en de eerste 300 proeven (waarvan slechts een enkele in deze paragraaf vermeld wordt) waren schier uitsluitend hieraan gewijd.

De resultaten van dit vooronderzoek vormen den inhoud van deze paragraaf. Gemakshalve breng ik de verschillende punten, die hier ter sprake komen, onder drie hoofden, eerst de foutenbronnen gelegen in het materiaal, dan die welke gelegen zijn in de omstandigheden, om tenslotte iets te zeggen over de persoonlijke fout van den waarnemer.

A. Foutenbronnen gelegen in het materiaal.

Individueele variabiliteit.

De individueele variabiliteit is reeds vroeger herhaaldelijk als een van de gevaarlijkste foutenbronnen aangewezen.

ROTHERT [1]) zegt er bij de bespreking zijner methode onder meer het volgende van: „Die Krümmungsfähigkeit variirt „nicht nur sehr erheblich mit der Entwickelungsphase der „Objecte, sondern sie ist auch bei gleicher Entwickelungsphase „individuell in weiten Grenzen variabel; ..... zur Erzielung „zuverlässiger Werthe ist es daher erforderlich, in jedem „einzelnen Versuch nicht nur mit möglichst gleichartigen,

[1]) W. ROTHERT, 1894, blz. 12.

„sondern überdies mit möchlichst zahlreichen Objecten zu „experimentiren."

Toch is het aantal planten, waarmede hij werkte („jede Gruppe umfasste in der Regel 4—10 Exemplare"), te klein, om hem te vrijwaren voor fouten, veroorzaakt door het mogelijk optreden van extreme varianten.

Ook BACH [1]) spreekt zich in denzelfden zin uit: „In allen „meinen Untersuchungen legte ich groszen Wert darauf, sie „auf eine möglichst umfangreiche Zahl von Versuchen aus- „zudehnen; denn nur durch diese statistische Methode können, „wie die Erfahrung lehrt, die sehr störenden, nicht ausschalt- „baren individuellen Verschiedenheiten der einzelnen Ver- „suchspflanzen derselben Art ausgeglichen werden."

Meestal heeft BACH dan ook een veel grooter aantal planten dan ROTHERT voor iedere proef gebruikt.

Ook de resultaten van Mevrouw RUTTEN—PEKELHARING [2]) deden mij groote moeilijkheden op dit punt voorzien. Mevrouw RUTTEN—PEKELHARING had in ditzelfde laboratorium onder dezelfde omstandigheden met hetzelfde materiaal gewerkt en de volgende tabellen, samengezocht uit hare cijfers op blz. 261—266, toonen, hoezeer de variabiliteit bij haar onderzoek zich deed gelden:

Afwijkingshoek 90°. .

Temperatuur.	Aantal.	Gekromd.	Percent.	Prikkelduur.
22°.5	12	12	100	4′36″
23°.5	12	6	50	4′36″

Afwijkingshoek 45°.

Temperatuur.	Aantal.	Gekromd.	Percent.	Prikkelduur.
24°	12	12	100	6′5″
24°	13	6	46	6′6″

[1]) H. BACH, 1907, blz. 58.
[2]) Mevrouw RUTTEN—PEKELHARING, 1910, blz. 261—266.

Afwijkingshoek 135°.

Temperatuur.	Aantal.	Gekromd.	Percent.	Prikkelduur.
23°	13	8	61	5′42″
23°	13	7	54	5′40″
23°	11	5	45	5′42″

Afwijkingshoek 40°.

Temperatuur.	Aantal.	Gekromd.	Percent.	Prikkelduur.
24°	12	10	83	7′11″
24°	14	7	50	7′21″
23°	15	0	0	7′

Statistische behandeling scheen ook mij het belangrijkste hulpmiddel, om deze moeilijkheid te boven te komen. Vandaar dat ik aanvankelijk 100 planten per proef gebruikte, welk aantal ik echter spoedig tot 50 en later zelfs tot ongeveer 25 moest inkrimpen, daar het mij ondoenlijk was, anders voortdurend over voldoende materiaal te beschikken.

Er is echter nog een tweede methode, om deze moeilijkheid te ontgaan, of tenminste de nauwkeurigheid zoo min mogelijk door de variabiliteit te laten beïnvloeden en deze tweede methode is mij nog meer van nut geweest dan het opdrijven van het aantal proefobjecten. De afwijkingen van het gemiddelde, die hier onder individueele variabiliteit worden samengevat, worden zeker goeddeels, zoo niet uitsluitend veroorzaakt door verschillen in de uitwendige omstandigheden, waarvan de zuiverheid der lucht misschien wel de voornaamste is. Gelukt het, deze verschillen op te heffen, of ze aanzienlijk te verminderen, dan zal daarmede de amplitude der variabiliteit zeker ook kleiner worden. Ik ben langs dezen weg er redelijk goed in geslaagd, de variabiliteit te beperken, tenminste mijne cijfers vertoonen onderling veel beter overeenstemming dan

die van Mevrouw RUTTEN—PEKELHARING, zonder dat dit uitsluitend kan worden toegeschreven aan het grooter aantal planten, dat ik voor iedere bepaling gebruikte.

Nutaties.

Aan het slot zijner beschouwingen over het nuteeren van Avena zegt ROTHERT [1]): „Eine erschöpfende Untersuchung „der Oscillationen lag nicht in meiner Absicht; ich habe „dieselben nur darum berücksichtigen müssen, weil sie bei „meinen heliotropischen Versuchen eine Quelle von Täuschun„gen bilden konnten und mich anfänglich auch thatsächlich „irre führten." Deze woorden — ook de laatste — kan ik geheel overnemen ten opzichte mijner geotropische proeven en zij geven ook de motiveering der hier volgende opmerkingen.

Aanvankelijk streefde ik er naar, elke „nog juist waarneembare kromming" als positief resultaat te noteeren. Aldus voortwerkende vond ik praesentatietijden, aanzienlijk korter dan Mevrouw RUTTEN—PEKELHARING opgaf voor proeven onder dezelfde omstandigheden genomen en met hetzelfde object. Hierdoor wantrouwend geworden verrichtte ik contrôleproeven, waarbij ik door iemand anders van een aantal gemerkte bakjes er eenige niet, andere wel liet prikkelen, terwijl ik daarna bij allen de reactie waarnam. Het resultaat was, dat ik ook in de niet geprikkelde bakjes krommingen waarnam, in één geval zelfs tot 30 procent. Ik stelde dus daarna de eischen hooger, waaraan de „nog juist waarneembare kromming" moest voldoen, en meende na een aantal daarop betrekking hebbende proeven met vrij groote zekerheid de geotropische topkromming van de nutatiekromming te kunnen onderscheiden, hoewel ik mij niet ontveinsde, dat in grens-

[1]) W. ROTHERT, 1894, blz. 33.

gevallen hier altijd de kans op een kleine fout overbleef.

Latere proeven bewezen mij, dat ik nog afdoender maatregelen nemen moest.

Bedoelde proeven gaven namelijk bij het teruggaan der negatief geotropische reactie eene duidelijke reactie in tegengestelden zin te zien. In de meeste gevallen was deze reactie zwak en betrof slechts 5—15 % der planten, hoewel bij deze dan ook een duidelijke en snel weer teruggaande topkromming gezien werd. Toen ik echter eenige malen achtereen deze krommingen waarnam bij 25—80 % mijner proefplanten, deed zich de noodzakelijkheid gevoelen, de oorzaak van dit verschijnsel op te sporen. Nadere beschouwing der cijfers, het vervolgen der reactie gedurende eenige uren en het gedrag van niet-geprikkelde planten deden mij de verklaring zoeken in sterke autonome nutaties. [1])

Gaan wij daartoe een oogenblik nader in op wat van de nutaties bij Avena bekend is. ROTHERT [2]) deelt mede, dat de nutaties van Avena eene periode van wisselende lengte hebben; uit zijne cijfers voor de oscillaties in de heliotropische kromming na $3\frac{1}{2}$, 5, $6\frac{1}{2}$ uur laat zich eene periode van omtrent 180 minuten afleiden. Ook deelt ROTHERT mede, dat hij meermalen waarnam, hoe de top van een coleoptiel in 60 minuten een rechtlijnigen weg van 1 c.M. kan afleggen, welke waarneming ik uit eigen ervaring kan bevestigen, wat duidt op eene periode van ongeveer 120 minuten.

De richting der sterkste nutatie is steeds dezelfde ten

---

[1]) Juist in de dagen, dat ik mij met dit verschijnsel bezighield, kwam mij in handen een stuk van E. PRINGSHEIM JR. (1909) over heliotropie, waarin deze eene dergelijke ervaring op heliotropisch gebied beschrijft. PRINGSHEIM besluit daar tot eene werkelijke, negatief heliotropische reactie. Ik ben van meening, dat ook voor het door hem medegedeelde geval de verklaring hoogstwaarschijnlijk in nutaties te zoeken is.

[2]) W. ROTHERT, 1894, blz. 27—33.

opzichte van den bilateraal symmetrischen bouw van het coleoptiel. Het coleoptiel is namelijk aan den top niet cirkel-, maar ellipsvormig en de hoofdrichting der nutatie is in het vlak van de korte as dezer ellips. Daar ik de gekiemde haverkorrels altijd evenwijdig aan elkander uitplantte, had ik ruimschoots gelegenheid, de nutaties in beide richtingen te vergelijken. Wanneer ik de zwaartekracht liet inwerken in de richting van de korte as van genoemde ellips (dit is tevens de richting der lengteas van den zaadkorrel) vond ik den praesentatietijd het kortst (zie beneden onder stand planten); vandaar dat mijne voorproeven (serie A en B) alle met aldus georiënteerde planten plaats hadden. Later, na de ervaringen, die ik hier mededeel, heb ik de zwaartekracht altijd loodrecht op de richting der sterkste nutatie laten inwerken (serie C).

Bezien wij nu met het oog op deze gegevens genoemde krommingen in tegengestelden zin nader, dan blijkt, hoe goed deze als nutaties te verklaren zijn. Daartoe geef ik de cijfers van een sterk sprekend geval uitvoerig, zooals ik die in mijn proefprotocollen vind opgeteekend.

B Proef 75. Datum: 18—II—1910.

Prikkelduur: 4′40″. Temp. 20° C.

Buiten den thermostaat.

Aantal 21. Gekromd na:

30 min. : 11—	35 min. : 17—	40 min. : 21—
45 min. : 21—	50 min. : 14—	55 min. : 6—
60 min. : 1—?11+?	65 min. : 1—?16+	70 min. : 1—?17+
75 min. : 1—?17+	80 min. : 0—10+?	85 min. : 0—3+?
90 min. : 3—? 3+?	95 min. : 3—?0+	100 min. : —
105 min. : —	110 min. : —	115 min. : —
120 min. : 0—8+	130 min. : 0—10+	140 min. : —
150 min. : 0—5+	160 min. : —	180 min. : 0—5+?

Hierbij valt op te merken:

1°. Percentage gekromden (100 %) te hoog (normaal 60—80 %).

2°. Reactietijd te kort (30 min. in plaats van 36 min.).

3°. Buitengewoon snel teruggaan der reactie.

4°. Sterke positieve reactie na 70—75 minuten.

5°. Snel teruggaan dezer positieve reactie.

6°. Oscilleeren der reactie, na 40 minuten sterkste negatieve, na 70 minuten sterkste positieve reactie, na 95? minuten weer negatief, na 120—150 minuten weer positief.

Dit klopt volkomen met de veronderstelling, dat de geotropische prikkeling hier juist heeft plaats gehad op het oogenblik, dat de nuteerende coleoptielen verticaal stonden en op het punt waren zich te krommen in de richting der door de prikkeling te verkrijgen negatief geotropische kromming. Stellen we de nutatieperiode hier op 70 minuten — en hiertegen kan op grond van ROTHERT's cijfers geen bezwaar gemaakt worden, daar deze zelf aangeeft, dat de periode een wisselende lengte heeft — en berekenen we dan, wanneer wij maximale krommingen in positieve en negatieve richting moeten waarnemen, dan vinden we:

	Maximum uit nutatie berekend.	Maximum waargenomen.
negatief	35 min.	40 min.
positief	70 min.	65—75 min.
negatief	105 min.	95? min.
positief	140 min.	120—150 min.

De overeenkomst tusschen de berekende en de waargenomene tijden is zoo sprekend als maar verwacht kan worden.

Door deze veronderstelling nu, dat wij hier met nutaties te doen hebben, worden de zooeven opgesomde zes punten

volledig verklaard, terwijl niet wel is in te zien, hoe punt 6 op eenige andere manier verklaarbaar zou zijn. Twee vragen blijven nog onopgehelderd: in de eerste plaats, waarom deze tegenkrommingen slechts bij een deel mijner proeven aan den dag zijn getreden en dan, waarom bijna alle exemplaren hier tegelijk in dezelfde richting nuteerden.

Wat het eerste punt betreft, de tegenkrommingen zijn duidelijk geworden, zoodra de lucht in de donkere kamer grootere zuiverheid verkreeg; ook dit stemt weer overeen met wat wij van nutaties weten. [1]) Dat ik ze slechts zelden waarnam, vindt zijne verklaring in het feit, dat dit verschijnsel alleen aan den dag kan treden bij prikkeling gedurende een tijd, weinig langer dan den praesentatietijd; bovendien heb ik deze krommingen met opzet uitgesloten in serie C, waar ik loodrecht op de hoofdrichting der nutatie geprikkeld heb.

De tweede vraag moet ik onbeantwoord laten. Het gelijk en in dezelfde richting nuteeren van een tegelijkertijd gekweekt stel planten — een feit, dat ook ROTHERT vermeldt [2]) — duidt er overigens wel op, dat de nutaties niet zoo volkomen autonoom en onafhankelijk van uitwendige omstandigheden zijn, als gewoonlijk wordt voorgesteld.

De geotropische kromming doet zich dus aanvankelijk voor als eene versterkte en bepaald gerichte nutatie, wat in zooverre geheel overeenstemt met de opvatting van DARWIN [3]), die de heliotropische en geotropische verschijnselen onder de gemodificerde nutaties rekent.

Lengte der planten.

De lengte der Avena-coleoptielen is, naar uit een aantal opzettelijk met het oog hierop genomen voorproeven bleek,

[1]) O. RICHTER, 1909, blz. 488.
[2]) W. ROTHERT, 1894, blz. 32.
[3]) CH. en F. DARWIN, 1880.

van geen invloed op de grootte van den praesentatietijd bij geotropie, mits de afmeting der coleoptielen tusschen 10 en 35 m.M. gelegen is. Dit stemt volkomen overeen met wat BLAAUW [1]) hierover mededeelt voor den phototropischen praesentatietijd.

Ouderdom der planten.

Met eene zeer enkele uitzondering werd gewerkt met planten, die 4 dagen oud waren, van welke 4 dagen zij 2 dagen hadden liggen weeken en 2 dagen uitgeplant in de bakjes gekweekt waren. Bij uitzondering werden planten gebruikt, die 5 dagen oud waren. Bij een aantal voorproeven kon geen verschil gevonden worden tusschen planten oud 4 en oud 5 dagen.

Stand der planten.

Over de richting, waarin het coleoptiel geprikkeld wordt, zegt ROTHERT [2]): „Trotz seiner deutlich dorsiventralen Structur „verhält sich der Cotyledo [3]) physiologisch wie ein radiäres „Organ; wenigstens beobachtete ich keine merklichen Diffe„renzen der Krümmungsfähigkeit in Abhängigkeit davon, „welche Seite des Cotyledo der Lichtquelle zugekehrt war." Ook BLAAUW [4]) beschouwt het coleoptiel van Avena als physiologisch radiair. Toch is dit, tenminste ten opzichte der geotropie, niet geheel juist, al is het verschil ook slechts gering.

De praesentatietijd voor geotropie wordt iets korter gevonden, wanneer men prikkelt in de richting der korte as van den elliptischen top, dan in de richting loodrecht daarop. Zoo vond ik de navolgende verschillen: A proeven 201—212, van 171 exx. 42 gekromd, dus 25 % in het eene geval, van

[1]) A. H. BLAAUW, 1909, blz. 12.
[2]) W. ROTHERT, 1894, blz. 30.
[3]) Zoo noemt ROTHERT het coleoptiel.
[4]) A. H. BLAAUW, 1909, blz. 11.

142 exx. 83 gekromd, dus 58 % in het andere geval. Evenzoo B proeven 78—81, van 50 exx. 19 gekromd, dus 38 % in het eene geval, van 50 exx. 24 gekromd, dus 48 % in het andere geval. Niet onwaarschijnlijk hangt dit samen met de sterkere nutatie in het vlak waarin we het hooger percentage gekromden vinden.

Daar ik alle planten altijd evenwijdig georiënteerd voor mijne proeven gebruikte, kon dit verschil niet tot fouten aanleiding geven.

Voorbehandeling der planten.

Bach [1]) heeft aangetoond dat een verblijf gedurende een aantal uren bij 4—10° C. nog een duidelijke nawerking geeft op de grootte van den praesentatietijd, ook wanneer men de planten eerst $1\frac{1}{2}$ uur na de overbrenging bij 20° C. geotropisch prikkelt. Op grond dezer mededeeling hechtte ik eerst groote waarde aan het kweeken bij een temperatuur, die zoo weinig mogelijk van 20° afweek. Later, toen gebleken was, dat de invloed van kleine temperatuursverschillen weer geheel verloren gaat gedurende het 1e uur voorverwarmen, heb ik mij t. o. van de kweektemperatuur meer vrijheid veroorloofd, daarbij echter zorgdragende, dat de proefplanten de laatste uren voor het begin der proef doorbrachten bij eene temperatuur, die ten hoogste eenige graden van 20° C. afweek.

B. Foutenbronnen gelegen in de omstandigheden.

Zuiverheid der lucht.

Aan Richter [2]) komt de verdienste toe, den invloed van verontreinigingen der atmosfeer op physiologische processen uitvoerig te hebben nagegaan en met nadruk te hebben

---

[1]) H. Bach, 1907, blz. 72—76.
[2]) O. Richter, 1909 en 1906 en de daar geciteerde literatuur.

gewezen op het feit, dat hierin een zeer gevaarlijke foutenbron gelegen is.

Van den aanvang af was ik dan ook bedacht op verweer tegen dit gevaar. In de donkere kamer was de gasleiding blijvend afgesloten. De thermostaat werd electrisch verwarmd. Bovendien werd de donkere kamer met behulp van den electrischen ventilator eenige keeren per dag gelucht, waarbij de versche lucht betrokken werd uit de ruime portalen en gangen van het laboratorium, waar evenmin gas gebrand werd, daar het laboratorium bijna geheel electrisch verlicht wordt. Door den thermostaat werd lucht doorgevoerd, die onmiddellijk van het dak van het laboratorium aangevoerd werd.

Zoo meende ik dan voldoende maatregelen getroffen te hebben tegen bederf van de atmosfeer, waarin ik mijne proeven moest nemen, maar de ondervinding heeft mij geleerd, dat men in dit opzicht niet te spoedig tevreden moet zijn.

De thermostaat bleek later het Trojaansche paard te zijn, waarmede de kwade dampen ongemerkt door mijzelven waren binnengehaald. Ter waarschuwing van anderen wil ik mijne ervaringen hiermede eenigszins uitvoerig mededeelen, vooral ook hierom, omdat deze bron van fouten mij, alles samengenomen, zeker een maand heeft opgehouden.

Einde December 1909 kwam de thermostaat, geheel uit rood koper vervaardigd, van binnen vertind en van buiten bruin gelakt, in mijn bezit en ving ik dus mijne proeven in de donkere kamer in den thermostaat aan.

Vóór ik den 1sten Januari 1910 met tien dagen vacantie ging, deed ik enkele voorloopige bepalingen bij 20°, 25° en 30° met één uur voorverwarmen.

Toen ik den 15den Januari de proeven hervatte, kon ik er

niet in slagen, den praesentatietijd bij 30° weer te krijgen, zooals ik dien op den 31sten December had waargenomen. Ik dacht aan allerlei storende invloeden, die zich in den thermostaat konden doen gelden, aan phototropie, aan hydrotropie, aan aërotropie, aan thermotropie, maar alle mogelijke proefvariaties en combinaties, die ik aanwendde, konden mij geen licht verschaffen over de oorzaak van het mislukken mijner proeven. Tenslotte was ik zoover, dat ik met zekerheid had uitgemaakt, dat de oorzaak niet gelegen was in eenige polariteit van mijn toestel. Toen deed ik eene bepaling bij 20° in de donkere kamer buiten den thermostaat en kreeg bij prikkeling gedurende 4′30″ — dus boven den praesentatietijd — van 70 planten 0 gekromden. Dus moest de oorzaak òf in de donkere kamer, òf in de proefobjecten gelegen zijn. Om dit uit te maken, verrichtte ik eenige proeven in de donkere kamer in de laboratoriumskas en daar reageerden de planten uitnemend. Dus was de donkere kamer bedorven en toen viel mijn verdenking op de lak en verdere deelen van den thermostaat, die bij verwarming de lucht in de donkere kamer konden verontreinigen.

De thermostaat werd geledigd en gedurende een week droog op een vulkachel verhit, terwijl ik ondertusschen naging, of de donkere kamer er in dien tijd op verbeterde. Het succes was volkomen: 10 Februari werd de thermostaat — die intusschen reeds twee maanden oud was — uit de donkere kamer verwijderd en 's avonds nog een half uur met den ventilator gelucht; 11 Februari werd des morgens te 9 uur de ventilator in gang gezet, te 10u15′ een stel planten 4′30″ geprikkeld: resultaat 36% gekromd; doorgeventileerd en te 3u35′ een tweede stel planten 4′30″ geprikkeld: resultaat 74% gekromd. Een duidelijke demonstratie dus, dat de donkere kamer na verwijdering van den thermostaat door ventileeren weer bruikbaar geworden was.

Door de ervaring wijs geworden, ben ik verder nooit zuinig geweest in het gebruiken van den electrischen ventilator en heb ik bovendien geregeld contrôleproeven buiten den thermostaat verricht, om mogelijke verontreinigingen der lucht onmiddellijk op het spoor te komen.

Deze contrôleproeven bewezen tevens, dat de verhitting van den thermostaat afdoende geholpen had, daar eene daling van het reactievermogen der proefobjecten door verblijf in de donkere kamer daarna niet meer voorkwam.

Zooals reeds gezegd, was de atmosfeer in de donkere kamer als zuiver te beschouwen, wanneer de praesentatietijd bij 20° C. 4′20″ bedroeg. Later kwam hierin verandering: ná 18 Mei daalde de praesentatietijd bij 20° C. op 3′ (vgl. de tabellen VI en VII voor 20° C. in hoofdstuk II). Vrij zeker moet dit worden toegeschreven aan het feit, dat het gebouw na dien tijd niet meer verwarmd en veel beter dan in den winter gelucht werd. Bovendien kan hiertoe ook medegewerkt hebben, dat van Februari tot Mei de thermostaat altijd verwarmd werd, en wel telkens hooger, terwijl ná 18 Mei bij lagere temperaturen gewerkt werd. Daar mijn uitgangspunt de praesentatietijd 4′20″ voor 20° C. was, heb ik van alle verdere waarnemingen (ná 18 Mei) den praesentatietijd met $^{13}/_{9}$ vermenigvuldigd, waardoor de resultaten vergelijkbaar werden met de waarden, verkregen vóór 18 Mei. Dat door deze verandering in de omstandigheden de praesentatietijd niet alleen bij 20° C. deze verandering onderging, maar ook bij andere temperaturen, blijkt uit de beide waarnemingen van den praesentatietijd bij 0° C. De eerste bepaling bij 0° C. geschiedde van 26—29 Januari 1910, de tweede van 17—20 Juni 1910. De eerste gaf een praesentatietijd van 72′, de tweede van 48′ en $^{13}/_{9} \times$ 48′ = 69′20″. De overeenstemming dezer waarden is zeer merkwaardig, wanneer men in aanmerking neemt, dat de eerste

bepaling buiten in de sneeuw, de tweede in den thermostaat plaats had, wat licht een klein verschil had kunnen opleveren.

Bij de proeven in de sneeuw waren de proefobjecten toch onder den invloed der minder zuivere laboratoriumslucht, daar het verblijf buiten slechts kort duurde en bovendien de houten bakken, waarin de planten buiten gezet werden, gevuld waren met laboratoriumslucht.

Zonder aarzelen heb ik dan ook den factor $^{13}/_{9}$ aangenomen als bruikbaar voor alle temperaturen. Doordat ik mij geregeld overtuigde van het constant blijven van mijn uitgangspunt (ná 18 Mei dus 3′ praesentatietijd bij 20°), kon ik tenslotte alle waarden als direct vergelijkbaar samenvoegen.

Temperatuur.

Als foutenbron neemt de temperatuur een zeer ondergeschikte plaats in bij dit onderzoek. De thermostaat kon, zooals boven reeds gezegd is, gemakkelijk gedurende langen tijd op 0°.1 C. constant gehouden worden. Aanvankelijk deed ik dit alleen bij bepalingen, waarbij de planten 6 uur of minder in den thermostaat bleven; gedurende den nacht werd het roertoestel stop gezet, zoodat dan de temperatuur op 0°.3 C. constant bleef. Later, toen alles goed was ingeloopen, bleef het roertoestel ook 's nachts werken, wanneer dat noodig was. De cijfers voor 35°—40° C. zijn alle gevonden bij eene op 0°.1 C. constante temperatuur.

Gedurende het geheele onderzoek werd van denzelfden thermometer met verdeeling in 0°.1 C. gebruik gemaakt. In den loop van het onderzoek werd deze thermometer op het Physisch Laboratorium met een in 0°.05 C. verdeelden thermometer vergeleken. Van groot belang is met het oog op mogelijke fouten de kennis van het juiste verloop der temperatuur bij

het op temperatuur komen der planten in den thermostaat. In het Physisch Laboratorium heb ik hiervoor eenige thermo-electrische bepalingen gedaan, en heb daarbij in de eerste plaats nagegaan, in hoeveel tijd de lucht in den thermostaat volkomen de temperatuur van den watermantel aanneemt en in de tweede plaats, in hoeveel tijd de aarde in de bakjes dit doet. De Avena-coleoptielen zijn te klein, om deze zelf voor de temperatuurbepaling te gebruiken. Het bleek dan, dat bij een aanvankelijk temperatuurverschil van 15° C. tusschen bakje en thermostaat, na sluiting van den thermostaat de lucht in de binnenruimte na 45 min. volkomen op temperatuur was, de aarde na 45 min. nog 0°.4 achter, en na 60 min. nog 0°.1 achter was. Daar de coleoptielen zelve wel langzamer de temperatuur aannemen dan de lucht, maar zeker sneller dan de aarde in de bakjes, waren zij dus na 1 uur voorverwarmen minder dan 0°.1 C. van de gewenschte temperatuur verwijderd. Met het oog op de foutenbronnen uit anderen hoofde kon dit als volkomen voldoende beschouwd worden.

Als minimumtijd van voorverwarmen werd dus 1 uur gekozen, welke tijd tusschen 0° C. en 25° C. tevens voldoende was, om ook op het physiologisch proces de temperatuurinvloed ten volle te doen gelden.

Vochtigheidstoestand.

Nergens heb ik eenigen invloed op den praesentatietijd waargenomen van de meerdere of mindere vochtigheid der lucht, maar ik mag daarbij niet verzwijgen, dat ik ook in 't geheel niet getracht heb een dergelijken invloed op het spoor te komen. Integendeel heb ik altijd de vochtigheidstoestand van de donkere kamer zooveel mogelijk constant gehouden en in den thermostaat steeds gezorgd voor verzadigde dampspanning, door een deel van den bodem met water te bedekken.

Belichting bij het waarnemen.

Het waarnemen geschiedde altijd op dezelfde plaats in de donkere kamer en bij hetzelfde roode licht. Daarvoor werd gebruikt een gewoon electrisch lampje onder een SACHS'sche klok, gevuld met eene saffranine-oplossing van 2 $^0/_{00}$.[1])

Dat het waarnemen bij eenzelfde licht geen overbodige voorzorg is, bleek mij toen ik eenige bakjes eerst bezien had met het roode electrische lampje, waarbij ik den thermometer aflas, en ze daarna bij de saffraninelamp (die veel meer licht geeft) bracht. In het eerste geval telde ik 50 % gekromden en in het tweede geval bijna 100 %. Dat dit niet aan mij lag, bleek hieruit, dat twee andere personen, die ik aan dezelfde proef onderwierp, evenzoo bij de saffraninelamp tweemaal meer gekromden telden dan met het kleine roode lampje.

C. Foutenbronnen gelegen in den waarnemer.

Hiertoe behoort eigenlijk alleen de persoonlijke fout, en deze is eene constante en kan dus buiten rekening gelaten worden. Ook kan de persoonlijke fout hier niet zeer groot zijn, gezien de goede overeenkomst mijner cijfers met die van Mevrouw RUTTEN—PEKELHARING.

Een kleine bron van fouten kan er bovendien nog schuilen in de meerdere of mindere vermoeidheid van het oog van den waarnemer, maar de hierdoor veroorzaakte fouten zullen toch nooit meer dan grootheden van de tweede orde zijn.

---

[1]) Vgl. A. H. BLAAUW, 1909, blz. 78.

HOOFDSTUK II.

Beschrijving der Proeven.

§ 9. Algemeen Overzicht.

In de volgende 12 paragrafen zijn de proeven beschreven, genomen bij de temperaturen 0° C., 5° C., 10° C. enz. tot 40° C. toe, en bij 37° C., 38° C. en 39° C. Iedere paragraaf handelt over de bepalingen bij één temperatuur en deelt alle daarop betrekking hebbende bijzonderheden mede, terwijl aan het einde van iedere paragraaf de resultaten in één (bij 0° en 20° in twee) tabellen zijn samengevat. In § 22 vindt men dan de samenvatting der resultaten, terwijl § 23 eenige waarnemingen en opmerkingen omtrent den reactietijd geeft.

Boven 40° C. heb ik mijne waarnemingen niet uitgestrekt, daar de praesentatietijd na 1 uur verblijf bij 40° C. reeds bijna niet te bepalen was. De verlenging van den praesentatietijd voor één graad temperatuurstijging is van 37° C. op 38° C. 2′10″; van 38° C. op 39° C. 11′30″; van 39° C. op 40° C. 237′, zoodat een bepaling van den praesentatietijd bij 41° C. geen de minste kans op resultaat bood.

Beneden 0° C. heb ik mijne proeven evenmin voortgezet, daar de te verwachten uitkomsten niet opwogen tegen de aan deze bepaling ten koste te leggen tijd en moeite. De praesentatietijd bij 0° C. was reeds 72′ en dus kon voor —5° C. nog een aanzienlijk langere praesentatietijd verwacht worden, wat dus veel moeite veroorzaken zou, daar het voortdurend

toezicht vereischt, om den thermostaat op die temperatuur te houden. Bovendien was ik niet geheel zeker, dat de thermostaat zonder schade een dergelijke temperatuur zou kunnen verdragen. En tenslotte was van te voren te zeggen, dat bij —5° C. groei evenmin mogelijk zou zijn als bij 0° C. en dus de reactie eerst zou kunnen optreden na overbrenging bij hooger temperatuur, zonder dat van proeven bij deze temperatuur nieuwe gezichtspunten te verwachten waren.

De bepalingen geschiedden om de 5 graden Celsius, en alleen tusschen 35° C. en 40° C. werden daartusschen nog proeven genomen, omdat daar de praesentatietijd zeer snel met de temperatuur toeneemt. Bij alle andere temperaturen achtte ik de verrichte waarnemingen voldoende, om een vrij volledig beeld te geven van den praesentatietijd als functie van de temperatuur en als functie van den duur der inwerking van de temperatuur.

De wijze van bespreking in dit hoofdstuk is als volgt. Voor iedere temperatuur worden eerst meegedeeld de bijzonderheden over de wijze van verwarmen (of afkoelen) van den thermostaat, dan de verkregen cijfers terwijl daarna de beschouwingen volgen, waartoe deze cijfers aanleiding geven.

De samenstelling der resultaten tot tabellen behoeft weinig verduidelijking. De tabellen zijn genummerd I tot XIV en bij iedere temperatuur behoort één tabel, behalve bij 0° C. en bij 20° C., die beide van twee tabellen voorzien zijn. Deze tabellen, die voor de verschillende uren voorverwarmen het percentage gekromde proefobjecten opgeven bij verschillenden prikkelduur, zijn samenvattingen van de tabellen aan het slot van dit hoofdstuk. Zoo is tabel I samengesteld uit de voorlaatste kolom van tabel IA aan het slot van dit hoofdstuk, tabel IX uit de voorlaatste kolommen van IXA, IXB, IXC, IXD, IXE en IXF aan het slot van dit hoofdstuk, enz.

Aan den voet van iedere kolom in deze tabellen vindt men het resultaat van de kolom, nl. den praesentatietijd voor de omstandigheden aan het hoofd van de kolom. Bovendien volgt dan in de tabellen III—V en XI—XIV nog een tweede waarde voor den praesentatietijd, verkregen door de eerste met $^{13}/_{9}$ te vermenigvuldigen, waardoor de resultaten van alle tabellen numeriek volkomen vergelijkbaar worden. [1])

Wat de aanduiding der proeven door letters en nummers betreft in de tabellen aan het slot van dit hoofdstuk, zij nog eens herinnerd aan hetgeen in § 5 gezegd is, dat de series A en B bijna uitsluitend voor voorproeven dienden, terwijl het eigenlijke feitenmateriaal in serie C proeven 1—374 gelegen is. Deze proeven vindt men alle stuk voor stuk in de tabellen weergegeven.

Overal waar gemiddelden van het percentage gekromden in de tabellen zijn opgegeven, werden deze gemiddelden berekend door het totaal aantal planten te nemen en het totaal aantal gekromden en daaruit het percentage gekromden te berekenen. Het is dus mogelijk, dat bijvoorbeeld het gemiddelde van 30 % en 50 % niet wordt 40 %, maar 45 %, wanneer namelijk de 30 % waren 15 van de 50 en de 50 % waren 75 van de 150. Het totaal wordt dan 200, waarvan 90 gekromd, dus 45 %. Zoo sterk afwijkende gevallen komen echter in de tabellen niet voor.

§ 10. Proeven bij 0° Celsius.

De bepaling van den praesentatietijd bij 0° C. geschiedde tweemaal, den eersten keer in de laatste week van Januari 1910, toen er overvloedig sneeuw was gevallen, buiten in de

---

[1]) Vgl. het in § 8B onder zuiverheid der lucht gezegde.

smeltende sneeuw, den tweeden keer op de gewone wijze in den thermostaat.

De eerste bepaling geschiedde als volgt: een der zwart bekleede draagbakken werd van binnen met een laag sneeuw voorzien en zoo buiten in de sneeuw geplaatst. Na een uur ongeveer werd de bak naar de donkere kamer gebracht, het bakje met proefplanten in den bak in de smeltende sneeuw geplaatst, de bak toegedekt en weer buiten in de smeltende sneeuw gezet. Na een half uur werd dan de geheele bak op zijn kant gezet en zóó de planten gedurende den gewenschten tijd geprikkeld. Daarna werden zij voor de reactie weer bij 20° in de donkere kamer geplaatst. Ten einde de planten spoediger op eene voor de reactie gunstige temperatuur te brengen, werden alle bakjes, zoodra zij in de donkere kamer kwamen eenige malen ondergedompeld in water van 20° C. Bij de latere bepaling in den thermostaat geschiedde dit niet. Toch is tusschen deze beide bepalingen noch in den praesentatietijd, noch in den reactietijd noemenswaardig verschil op te merken.

Bij de proeven in den thermostaat werden om de roertoestellen schermen van kopergaas geplaatst en daarna de thermostaat zooveel als mogelijk met geklopt ijs opgevuld, terwijl tijdens de proeven sterk geroerd werd. Zoo kon, zonder dat verder voortdurend toezicht noodig was, de temperatuur gemakkelijk op 0°.1 C., nauwkeurig op 0° C. gehouden worden. De bakjes werden dan op de gewone wijze op de brug in den thermostaat geplaatst en, na één uur of langer voorverwarmd te zijn, geprikkeld.

De beide volgende tabellen geven de resultaten dezer proeven, tabel I voor de bepaling in de sneeuw, tabel II voor die in den thermostaat.

TABEL I. 0°Celsius.

Prikkel-duur.	1 uur voor-verwarmen.
885′	100 %
180′	97 %
90′	70 %
75′	59 %
60′	16 %
45′	0 %
30′	0 %
Praesen-tatietijd.	72′

TABEL II. 0° Celsius.

Prikkel-duur.	1 uur voor-verwarmen.	4 uur voor-verwarmen.	Gemid-delde.
60′	68 %	76 %	70 %
45′	52 %	33 %	45 %
30′	24 %	24 %	24 %
25′	0 %	0 %	0 %
15′	0 %	0 %	0 %
Praesen-tatietijd.	44′	51′	48′
Praesen-tatietijd × $^{13}/_{9}$.	64′	74′	69′

De verhouding der praesentatietijden uit deze twee tabellen voor 0° C. levert ons den factor $^{13}/_{9}$, welken zelfden factor wij bij 20° C. ook zullen vinden voor de verhouding der praesentatietijden bepaald tusschen Januari en Mei en tusschen Mei en Augustus. Reeds in § 8B werd gewezen op de goede overeenstemming tusschen deze beide bepalingen bij 0° C. en bij 20° C., welke overeenstemming ons het recht geeft, dezelfde verhouding ook voor andere temperaturen te veronderstellen en dus alle praesentatietijden, ná 18 Mei bepaald, te vermenigvuldigen met $^{13}/_{9}$ en hen dan als vergelijkbaar te

beschouwen met de vóór 18 Mei bepaalde praesentatietijden.

Langer dan 4 uur werd niet voorverwarmd, daar ik uit de cijfers na 1 uur en na 4 uur meen te mogen besluiten, dat de tijdfactor hier geen groote rol speelt. Wel is bij 45′ prikkeling het percentage gekromden na 4 uur voorverwarmen belangrijk lager dan na 1 uur voorverwarmen, maar bij 30′ prikkelen is het gelijk en bij 60′ zelfs hooger. Natuurlijk zou een langdurig verblijf bij 0° C. wel schadelijken invloed hebben, maar waarschijnlijk zou dit in hoofdzaak een groeikwestie zijn, en dus het onderwerp, waar het hier om gaat, slechts zijdelings raken.

De eerste proef uit tabel I, prikkelduur 14¾ uur, levert het duidelijk bewijs, dat reactie bij 0° C. onmogelijk is: de planten waren, toen zij uit den bak kwamen, volkomen recht, en — voor zoover dat met ongewapend oog bepaald kon worden — in het geheel niet gegroeid, terwijl in denzelfden tijd bij 20° C. de groei ongeveer 1 c.M. bedraagt. Na 30 minuten verblijf in de donkere kamer waren zij reeds alle zeer sterk gekromd, welke kromming snel tot 90° voortging. [1])

§ 11. Proeven bij 5° Celsius.

De proeven bij 5° Celsius geschiedden alle in den thermostaat, die daartoe door geregeld toevoegen van kleine stukjes ijs onder voortdurend sterk roeren op temperatuur gehouden werd. Dank zij de groote watermassa van den thermostaat (ongeveer 50 L.) vereischte het geen buitengewone zorg, om hem op 0°.1 C. constant te houden.

---

[1]) Met gebruikmaking van dit feit is een zeer demonstratieve collegeproef over het stilstaan van den groei bij 0° C. mogelijk. Een stel Avena-kiemplantjes wordt een dag te voren horizontaal gelegd in een ijskast, en tijdens het college volkomen recht er uitgehaald en verticaal gezet. Reeds na 15 minuten zijn de eerste krommingen duidelijk zichtbaar.

De resultaten bij 5° C. verkregen zijn samengevat in onderstaande tabel III.

Tabel III.		5° Celsius.	
Prikkelduur.	1 uur voorverwarmen.	4 uur voorverwarmen.	Gemiddelde.
13′	60 %	58 %	59 %
11′	57 %	44 %	50 %
9′	46 %	36 %	41 %
Praesentatietijd.	9′40″	11′50″	11′
Praesentatietijd × $^{13}/_{9}$.	14′	17′10″	16′

Wat betreft de vermenigvuldiging van den praesentatietijd met $^{13}/_{9}$ zij verwezen naar § 8B.

Langer dan 4 uur werd niet voorverwarmd, daar uit deze cijfers in verband met die voor 10° C. en voor 0° C. werd afgeleid, dat een langduriger verblijf bij 5° C. geen belangrijke wijziging in den praesentatietijd zou brengen, of m. a. w., dat de tijdfactor hier buiten rekening gelaten kan worden.

§ 12. Proeven bij 10° Celsius.

Voor de proeven bij 10° C. werd de thermostaat afgekoeld door toevoeging van kleine stukjes ijs onder sterk roeren op dezelfde wijze als bij 5° C.

De resultaten, verkregen bij 10° C. zijn samengevat in de hieronder volgende tabel IV.

Tabel IV.		10° Celsius.	
Prikkelduur.	1 uur voorverwarmen.	4 uur voorverwarmen.	Gemiddelde.
9′	78 %	—	78 %
8′	63 %	64 %	63 %
7′	45 %	46 %	45 %
6′	20 %	41 %	33 %
5′	24 %	—	24 %
Praesentatietijd.	7′20″	7′20″	7′20″
Praesentatietijd × $^{13}/_{9}$.	10′40″	10′40″	10′40″

De vermenigvuldiging van den praesentatietijd met $^{13}/_{9}$ geschiedt, om dezen vergelijkbaar te maken met de waarden voor 20°—35° C. (vgl. § 8B). Daar de praesentatietijden, gevonden na 1 uur en na 4 uur verblijf bij 10° C., volkomen aan elkander gelijk waren, werd niet langer voorverwarmd, maar besloten, dat de tijdfactor hier buiten rekening kon worden gelaten.

§ 13. Proeven bij 15° Celsius.

Eene constante temperatuur van 15° C. in den thermostaat

werd verkregen met behulp van de waterleiding eenerzijds en den thermoregulateur en de verwarmingslampen andererzijds. De temperatuur van de donkere kamer was 20° C. Zou het

TABEL V. 15° Celsius.

Prikkelduur.	1 uur voorverwarmen.	4 uur voorverwarmen.	24 uur voorverwarmen.	Gemiddelde.
7′	96 %	97 %	100 %	97 %
6′	72 %	79 %	97 %	81 %
5′	70 %	74 %	67 %	71 %
4′	46 %	46 %	45 %	46 %
3′	33 %	32 %	33 %	33 %
2′	0 %	0 %	—	0 %
Praesentatietijd.	4′10″	4′10″	4′10″	4′10″
Praesentatietijd $\times$ $^{13}/_{9}$.	6′	6′	6′	6′

mogelijk zijn met behulp van de verwarmingslampen en den regulateur den thermostaat op 15° C. te houden, zonder dat deze toezicht noodig had, dan moest gezorgd worden voor

eene voortdurende afkoeling tot even onder 15° C. Deze afkoeling werd verkregen door zeer langzaam water uit de leiding (met een temperatuur van ongeveer 10° C.) door den thermostaat te laten stroomen, zonder dat het waterniveau hierbij steeg of door te snel afvloeien daalde. Indien de verwarmingslampen niet gebrand hadden, zou de thermostaat langzaam tot ongeveer 10° C. afgekoeld zijn; nu verhinderde de verwarmingsinrichting de afkoeling beneden 15° C., zoodat zonder eenig toezicht de temperatuur op 0°.1 C. constant op 15° C. bleef.

De resultaten, verkregen bij 15° C., zijn samengevat in vorenstaande tabel V.

Voor de vermenigvuldiging van den praesentatietijd met $^{13}/_{9}$ wordt verwezen naar § 8B.

Zooals uit deze tabel ten duidelijkste blijkt, verandert de praesentatietijd na 1 uur verblijf bij 15° C. niet meer. De tijdfactor is hier dus van geen beteekenis.

§ 14. Proeven bij 20° Celsius.

Het vereischte, zooals vanzelf spreekt, geen bijzondere maatregelen, om den thermostaat op 20° C. te houden, daar dit ook de temperatuur van de donkere kamer was, en eventueele schommelingen in de temperatuur van de laatste geen invloed uitoefenden op de temperatuur van de watermassa in den thermostaat tijdens den duur der proeven.

Bij 20° C. werd een reeks bepalingen van den praesentatietijd uitgevoerd, daar de praesentatietijd bij 20° C. het uitgangspunt van mijn onderzoek was. Door een reeks van voorproeven (in de series A en B) stelde ik mij grondig op de hoogte van den praesentatietijd bij 20° C., en verder werden geregeld contrôlebepalingen uitgevoerd, daar alleen aan de verandering van den praesentatietijd bij 20° C. beoordeeld kon worden,

of de omstandigheden, en als functie daarvan de gevoeligheid van het proefmateriaal, aan verandering onderhevig was.

Inderdaad trad een dergelijke verandering op. De bepalingen bij 20° C., 25° C., 30° C. en 35° C., die mij van Februari tot April bezig hielden, en de eerste bepaling bij 0° C. in Januari, geschiedden terwijl de praesentatietijd bij 20° C. 4′20″ was; alle overige proeven hadden plaats onder omstandigheden, waarbij de praesentatietijd voor 20° C. slechts 3′ bedroeg (vgl. hierover ook § 8B).

Vandaar dat hieronder twee tabellen volgen, waaruit de praesentatietijd bij 20° C. opgemaakt is. De eerste tabel, het resultaat van proeven op 25 Februari en 6 April, geeft den praesentatietijd 4′20″; de

TABEL VI. 20° Celsius.

Prikkelduur.	1 uur voorverwarmen.	8 uur voorverwarmen.	Gemiddelde.
5′	—	88 %	88 %
4′40″	82 %	76 %	79 %
4′20″	52 %	56 %	54 %
4′	28 %	48 %	38 %
Praesentatietijd.	4′20″	4′10″	4′20″

TABEL VII. 20° Celsius.

Prikkelduur.	1 uur voorverwarmen.
5′30″	93 %
5′	85 %
4′	73 %
3′	51 %
2′	20 %
Praesentatietijd.	3′
Praesentatietijd $\times$ $^{13}/_{9}$.	4′20″

tweede, het resultaat van proeven op 20 Mei, 28 Mei, 30 Mei, 3 Juni, 15 Juni en 15 Juli, geeft den praesentatietijd 3′. Alle praesentatietijden, bepaald ná 18 Mei, moeten dus vermenigvuldigd worden met een factor $^{4'20''}/_{3'}$, dat is met $^{13}/_{9}$, zooals ook aan den voet van alle desbetreffende tabellen geschied is.

De verhouding der praesentatietijden uit deze twee tabellen voor 20° C. levert ons dus den factor $^{13}/_{9}$, denzelfden factor, dien wij ook verkregen uit de beide bepalingen van den praesentatietijd bij 0° C. (tabel I en II). Met dezen factor zijn verder de praesentatietijden uit de tabellen III—V en XI—XIV vermenigvuldigd, om zoodoende eene doorloopende reeks van vergelijkbare uitkomsten te verkrijgen (vgl. § 8B).

De cijfers in tabel VI voor het percentage gekromden na 1 uur of na 8 uur verblijf in den thermostaat toonen — zooals ook te verwachten was —, dat de praesentatietijd bij langer verblijf in den thermostaat bij 20° C. niet verandert. De verschillen liggen binnen de foutengrenzen. De tijdfactor kan dus hier buiten rekening gelaten worden.

§ 15. Proeven bij 25° Celsius.

De regeling van de temperatuur gaf hier als bij alle temperaturen boven 20° C. tot geen moeilijkheden aanleiding. Was eenmaal de regulateur nauwkeurig op 25° C. ingesteld, dan kon de thermostaat gerust aan zichzelven worden overgelaten, zonder dat afwijkingen van meer dan 0°.1 C. te vreezen waren. Om de accumulatoren te sparen, liet ik hier slechts één der vier verwarmingslampen branden, waardoor de benoodigde warmte over langeren tijd verdeeld werd toegevoerd en dus de accumulatoren met den stroomonderbreker korteren tijd werkzaam waren.

De resultaten der waarnemingen bij 25° C. zijn samengevat in onderstaande tabel VIII.

TABEL VIII. 25° Celsius.

Prikkelduur.	1 uur voorverwarmen.	2 uur voorverwarmen.	4 uur voorverwarmen.	6 uur voorverwarmen.	Gemiddelde.
4′	100 %	—	—	—	100 %
3′30″	92 %	83 %	86 %	100 %	89 %
3′	60 %	80 %	64 %	84 %	66 %
2′30″	55 %	56 %	60 %	60 %	59 %
2′	44 %	24 %	20 %	34 %	34 %
1′30″	20 %	16 %	16 %	56 %	27 %
1′	0 %	0 %	0 %	25 %	6 %
Praesentatietijd.	2′20″	2′20″	2′20″	2′20″	2′20″

De groote overeenstemming in het percentage gekromden bij proeven na 1, 2, 4 en 6 uur voorverwarmen toont duidelijk, dat hier nog geen sprake is van een zich eerst met den tijd openbarenden temperatuurinvloed. De tijdfactor blijft dus ook hier nog buiten beschouwing. De kleine schommelingen in het percentage gekromden liggen geheel binnen de fouten-

grenzen. Alleen bij 1′30″ en 1′ prikkelen na 6 uur voorverwarmen vinden we twee waarden, die sterk afwijken. In de gemiddelde waarden wordt hun invloed echter weer geneutraliseerd.

§ 16. Proeven bij 30° Celsius.

Het was bij 30° C., dat zich voor het eerst de tijdfactor deed gelden en de praesentatietijd aan verandering onderhevig

TABEL IX. 30° Celsius.

Prikkel-duur.	1 uur voor-verwarmen.	2 uur voor-verwarmen.	4 uur voor-verwarmen.	6 uur voor-verwarmen.	12 uur voor-verwarmen.	24 uur voor-verwarmen.
4′30″	95 %	—	—	—	—	—
4′	72 %	95 %	—	—	—	—
3′30″	50 %	82 %	100 %	96 %	94 %	—
3′	30 %	40 %	82 %	80 %	—	95 %
2′30″	—	32 %	74 %	68 %	85 %	—
2′	0 %	0 %	44 %	57 %	72 %	51 %
1′30″	—	—	30 %	32 %	42 %	47 %
1′	—	—	0 %	—	0 %	26 %
Praesen-tatietijd.	3′30″	3′10″	2′10″	1′50″	1′40″	1′40″

bleek te zijn bij langer verblijf in den thermostaat. Vandaar dat hier bepalingen van den praesentatietijd geschiedden na 1, 2, 4, 6, 12 en 24 uur verblijf in den thermostaat.

De resultaten der proeven na deze verschillende tijden van voorverwarming zijn vervat in vorenstaande tabel IX.

Deze tabel laat aan duidelijkheid niets te wenschen over: de geregelde afname van den praesentatietijd bij langer verblijf bij 30° C. is boven allen twijfel verheven. Er is in deze tabel niet alleen een stijging van het percentage gekromden wanneer men in de verticale kolommen van beneden naar boven gaat, maar evenzoo, wanneer men in de horizontale rijen van links naar rechts gaat. Vooral het feit, dat deze stijging zoo regelmatig in alle rijen optreedt, is zeer overtuigend.

Stellen wij den praesentatietijd bij 30° C. als functie van den tijd van voorverwarmen grafisch voor, dan krijgen wij bijgaande kromme (fig. 5).

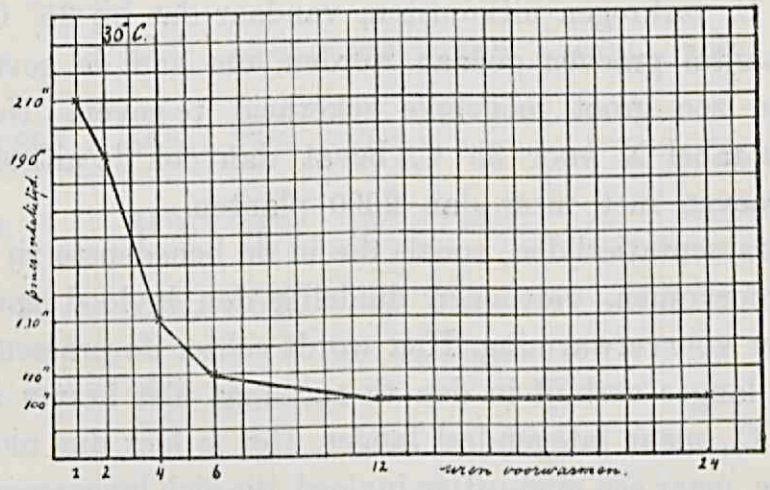


Fig. 5. Praesentatietijd bij 30° Celsius.
De afstand tusschen de horizontale strepen bedraagt 10 secunden.

Uit deze kromme — die in grove trekken gelijkt op eene logarithmische kromme — blijkt dus, dat de gunstige invloed

der hoogere temperatuur, die zich uit in eene verkorting van den praesentatietijd, zich eerst langzamerhand ten volle doet gelden. In het 1e uur daalt de praesentatietijd van 260″ bij 20° C. tot 210″, in het tweede uur op 190″, in het 3e en 4e uur op 130″, in het 5e en 6e uur op 110″ en in het 7e tot 12e uur op 100″, waarna de praesentatietijd niet meer afneemt. De theoretische bespreking van dit verschijnsel, en hoe dit met de theorie van BLACKMAN te rijmen is, stellen wij uit tot het derde hoofdstuk.

§ 17. Proeven bij 35° Celsius.

Daar de praesentatietijd zeer duidelijk veranderde bij langeren duur der voorverwarming, werden bepalingen gedaan na 1, 2, 4, 6, 18, 24 en 48 uur voorverwarmen.

Het resultaat bij 35° C. was volkomen tegengesteld aan de bij 30° C. verkregen uitkomsten; vandaar dat bij 35° C. een groot aantal proeven gedaan werden, om aan de gevonden waarden zoo groot mogelijke zekerheid te geven. Nevenstaande tabel X voor 35° C. bevat dan ook de uitkomsten van proeven met meer dan 2000 planten.

De praesentatietijden, zooals die in de benedenste rij dezer tabel voorkomen, vertoonen duidelijk den invloed van den duur der voorverwarming. Hier wordt echter de praesentatietijd bij langer verblijf in den thermostaat niet korter zooals bij 30° C., maar integendeel langer. Het is hier dus niet een gunstige, maar een ongunstige invloed, die zich langzamerhand doet gelden. Deze schadelijke invloed werkt de eerste uren het sterkst, wordt dan zwakker, totdat na 18 uur — of waarschijnlijk al vroeger — de praesentatietijd constant wordt en bij langere voorverwarming niet meer verandert.

TABEL X. 35° Celsius.

Prikkel-duur.	1 uur voor-verwarmen.	2 uur voor-verwarmen.	4 uur voor-verwarmen.	6 uur voor-verwarmen.	18 uur voor-verwarmen.	24 uur voor-verwarmen.	48 uur voor-verwarmen.
7′	—	—	—	—	100%	90%	89%
6′	92%	87%	90%	100%	65%	60%	65%
5′30″	100%	95%	76%	—	—	—	—
5′	100%	80%	74%	83%	53%	48%	45%
4′30″	85%	65%	67%	—	—	—	—
4′	62%	53%	50%	50%	28%	30%	30%
3′30″	83%	49%	29%	—	—	—	—
3′	60%	28%	17%	31%	19%	30%	—
2′30″	54%	37%	7%	—	—	—	—
2′	24%	22%	10%	14%	—	—	—
1′30″	12%	5%	—	—	—	—	—
1′	0%	—	—	—	—	—	—
Praesen-tatietijd.	2′30″	3′30″	4′	4′	5′	5′	5′

Wanneer we dit gedrag bij 35° C. grafisch voorstellen, krijgen we de kromme van fig. 6.

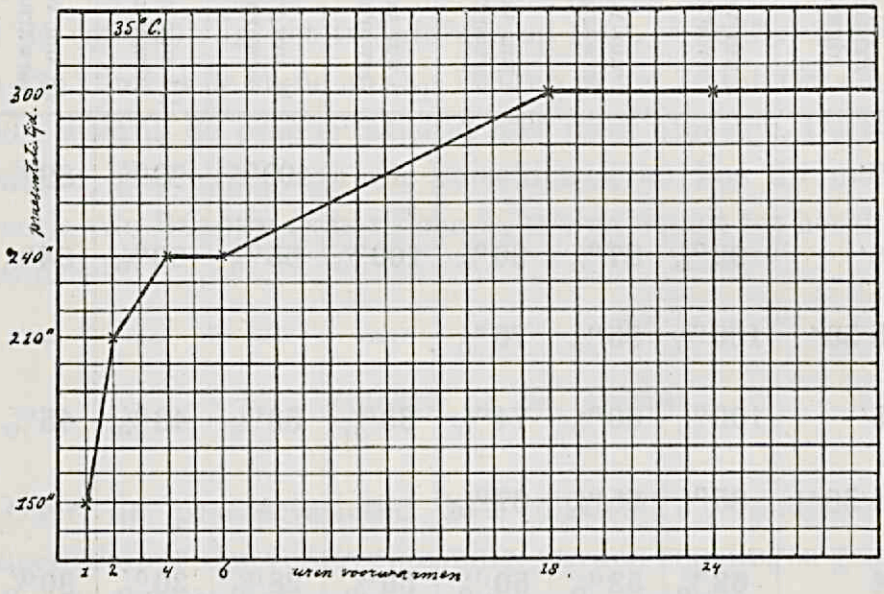


Fig. 6. Praesentatietijd bij 35° Celsius.
De afstand tusschen de horizontale strepen bedraagt 10 secunden.

Ook deze kromme vertoont min of meer het verloop van eene logarithmische kromme, echter met het belangrijke verschil dat hier een stijging te zien is, waar fig. 5 ons voor 30° C. eene dalende lijn deed zien.

In hoofdstuk III zal de theoretische beteekenis van deze kromme nader besproken worden.

§ 18. Proeven bij 37° Celsius.

Gedurende de proeven bij 37° C. en hooger werd met bijzondere zorg gewaakt voor het constant blijven der temperatuur. Ook bij de proeven met 24 uur voorverwarmen bleef de temperatuur op 0°.1 C. constant, wat noodzakelijk was, daar de praesentatietijd hier zeer snel met de temperatuur verandert.

De tijdfactor deed zich bij hoogere temperatuur in toenemende mate gelden; toch kon ook bij 37° C. nog het tijdstip bereikt worden, waarna de praesentatietijd bij langeren duur der voorverwarming niet meer veranderde.

Onderstaande tabel geeft de bij 37° C. verkregen resultaten.

TABEL XI. 37° Celsius.

Prikkelduur.	1 uur voorverwarmen.	2 uur voorverwarmen.	6 uur voorverwarmen.	24 uur voorverwarmen.
30′	100%	—	—	—
25′	—	—	100%	—
20′	—	87%	84%	68%
15′	—	100%	52%	52%
10′	80%	46%	32%	33%
9′	86%	—	—	—
8′	92%	—	—	—
7′	62%	—	—	—
5′	29%	—	—	—
Praesentatietijd.	6′30″	11′	15′	15′
Praesentatietijd × $^{13}/_{9}$.	9′20″	16′	21′40″	21′40″

Daar iedere bepaling veel tijd kostte en het gedrag van den praesentatietijd bij 37° C. niet principiëel verschilde van dat bij 35° C., werden slechts vier bepalingen gedaan, en wel na 1, 2, 6 en 24 uur voorverwarming. Het beloop der kromme werd hierdoor voldoende aangegeven.

Voor de vermenigvuldiging der praesentatietijden met den factor $^{13}/_{9}$ zij verwezen naar § 8B.

De sterke stijging van den praesentatietijd gedurende de eerste uren der verwarming op 37° C. valt nog meer in het oog, wanneer we de hier gevonden waarden grafisch voorstellen. We krijgen dan de kromme van fig. 7, waarbij er op gewezen wordt, dat de schaal op de ordinaat-as in fig. 7 anders is dan in de figg. 5 en 6. Daar was de afstand tusschen 2 horizontale lijnen 10″, hier 1′, dus de stijging is hier 6 maal zwakker voorgesteld dan in de beide vorige teekeningen.

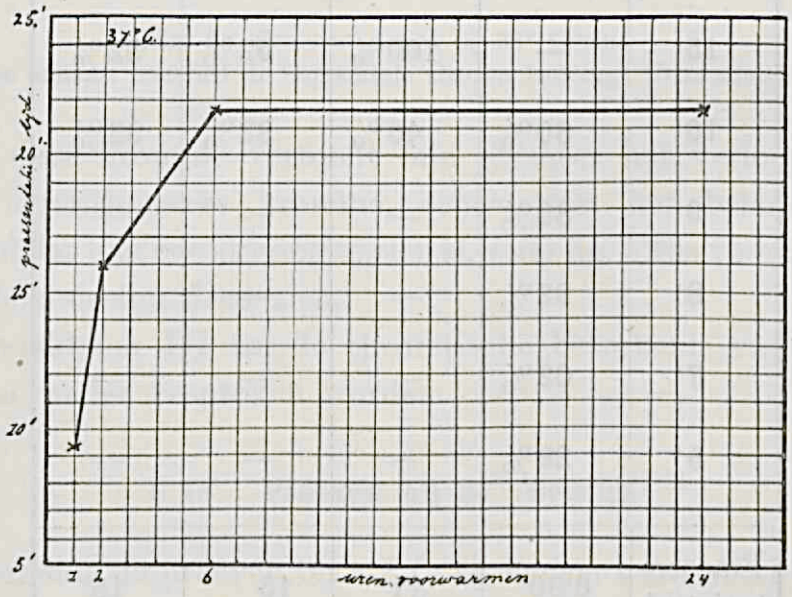


Fig. 7. Praesentatietijd bij 37° Celsius.
De afstand tusschen de horizontale strepen bedraagt 1 minuut.

Volgens deze kromme is dus na 6 uur het tijdstip bereikt, waarna langere inwerking der temperatuur van 37° C. geen

verandering meer brengt in den praesentatietijd. Te oordeelen naar de plotselinge ombuiging der kromme in dit punt is het waarschijnlijk, dat de voor 6 uur gevonden praesentatietijd iets te hoog ligt en het punt, waar de kromme begint horizontaal te loopen, meer naar rechts behoort te liggen. Ook vergelijking met de voor 35° C. en 38° C. gevonden krommen maakt dit waarschijnlijk.

De verdere bespreking dezer uitkomsten heeft plaats in hoofdstuk III.

§ 19. Proeven bij 38° Celsius.

De schadelijke invloed van deze temperatuur doet zich niet slechts gedurende de eerste uren gelden, maar aanzienlijk veel langer, zelfs is de verlenging van den praesentatietijd in het tweede twaalftal uren veel grooter dan in het eerste twaalftal. Dit wekt het vermoeden, dat na een nog langer verblijf bij 38° C. in het geheel geen geotropische reactie meer te verkrijgen zou zijn. Trouwens, na 24 uur voorverwarmen moest reeds vier uur geprikkeld worden om eene reactie bij 52 % der proefplanten te verkrijgen.

Hoewel de planten uiterlijk niets geleden schenen te hebben, en ook na verwijdering uit den thermostaat de volgende dagen normaal doorgroeiden, waren toch de geotropische krommingen bij die objecten, welke 12 en 24 uur voorverwarmd waren, in het algemeen zwak en min of meer onregelmatig.

De uitkomsten, verkregen bij 38° C., zijn weer samengevat in de achterstaande tabel XII.

De vermenigvuldiging der praesentatietijden met den factor $^{13}/_{9}$ heeft plaats om deze uitkomsten direct vergelijkbaar te maken met de resultaten der overige tabellen (vgl. § 8B). De invloed van den duur der voorverwarming komt in deze

TABEL XII. 38° Celsius.

Prikkel-duur.	1 uur voor-verwarmen.	2 uur voor-verwarmen.	4 uur voor-verwarmen.	6 uur voor-verwarmen.	12 uur voor-verwarmen.	24 uur voor-verwarmen.
300′	—	—	—	—	—	52%
240′	—	—	—	—	—	52%
180′	—	—	—	—	—	44%
120′	—	—	—	—	—	16%
100′	—	—	—	—	75%	—
80′	—	—	—	—	—	0%
75′	—	—	—	—	74%	—
60′	—	—	—	—	65%	0%
45′	—	—	—	57%	37%	—
40′	—	—	100%	60%	—	0%
35′	—	—	—	41%	—	—
30′	100%	92%	64%	24%	22%	0%
20′	100%	83%	28%	0%	—	—
15′	96%	60%	—	—	—	—
10′	70%	31%	18%	—	—	—
8′	52%	36%	—	—	—	—
5′	21%	12%	—	—	—	—
Praesentatietijd.	8′	13′20″	26′	37′	52′	240′
Praesentatietijd × $^{13}/_{9}$.	11′30″	19′10″	38′	53′	75′	347′

tabel buitengewoon duidelijk uit. Zoo vinden wij bijvoorbeeld midden in de tabel in één rij — dus bij denzelfden prikkelduur van 30′ of 20′ — het percentage gekromden dalen van 100 % tot 0 %, alleen onder invloed van den langeren duur der voorverwarming.

Wanneer wij de uitkomsten van tabel XII grafisch voorstellen, krijgen wij de kromme van fig. 8, die op dezelfde schaal geteekend is als fig. 7. De praesentatietijd stijgt hier echter zoo snel, dat de waarde bij 24 uur voorverwarmen ver buiten de figuur valt; immers, in tabel XII zien we, dat de praesentatietijd na 24 uur voorverwarmen reeds tot 347 minuten gestegen is.

De kromme vertoont aanvankelijk weer gelijkenis met een logarithmische lijn; daar de toename van 12 tot 24 uur echter weer grooter is dan van 1 tot 12 uur, is deze gelijkenis hier slechts zeer zwak.

Tabel XIII. 39° Celsius.

Prikkelduur.	1 uur voorverwarmen.	2 uur voorverwarmen.
60′	100 %	—
40′	83 %	66 %
20′	57 %	40 %
15′	—	13 %
10′	40 %	14 %
Praesentatietijd.	16′	28′
Praesentatietijd × 13/9.	23′	40′

§ 20. Proeven bij 39° Celsius.

Met het oog op de bij 38° C. verkregen resultaten werden bij 39° C. slechts twee bepalingen gedaan, en wel na 1 en na 2 uur voorverwarmen. Zooals te verwachten was, bleek de schadelijke invloed der hooge temperatuur hier nog veel grooter te zijn dan bij 38° C., zoodat

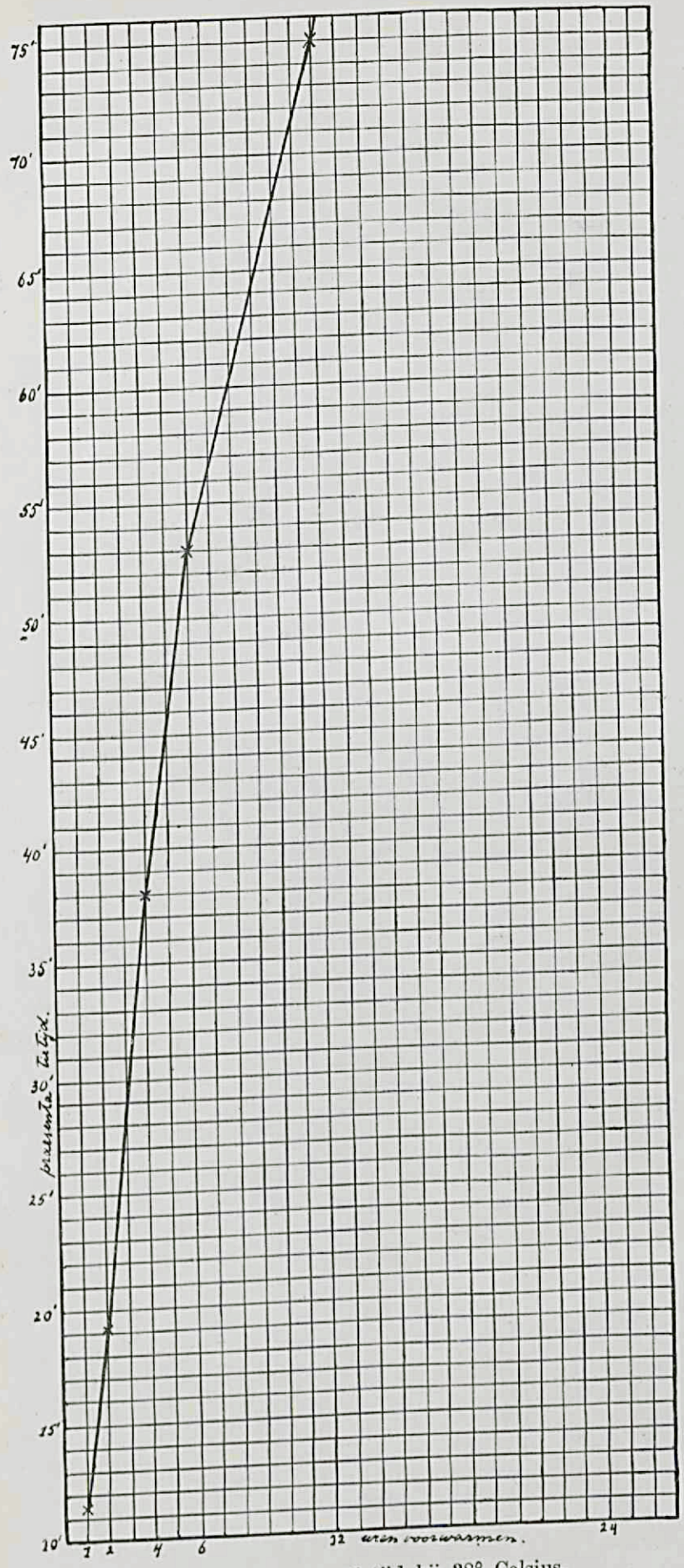


Fig. 8. Praesentatietijd bij 38° Celsius.
De afstand tusschen de horizontale strepen bedraagt 1 minuut.

aanzienlijk hoogere waarden gevonden werden voor den praesentatietijd na 1 uur en na 2 uur voorverwarmen.

De resultaten der proeven bij 39° C. zijn samengebracht in vorenstaande tabel XIII.

Voor de vermenigvuldiging der praesentatietijden met den factor $^{13}/_{9}$ zij verwezen naar § 8B.

TABEL XIV.
40° Celsius.

Prikkelduur.	1 uur voorverwarmen.
210′	46 %
180′	50 %
120′	0 %
90′	0 %
60′	0 %
30′	0 %
20′	0 %
10′	0 %
Praesentatietijd.	180′
Praesentatietijd $\times$ $^{13}/_{9}$.	260′

§ 21. Proeven bij 40° Celsius.

Bij 40° C. werd slechts ééne bepaling van den praesentatietijd gedaan, namelijk na 1 uur voorverwarmen. Onder deze omstandigheden was de praesentatietijd reeds zóó lang, dat er weinig kans was op positief resultaat, wanneer nog langer voorverwarmd werd. Bovendien zijn de bij deze temperatuur verkregen waarden toch niet direct vergelijkbaar met de bij lagere temperaturen gevonden praesentatietijden na 1 uur voorverwarmen, daar de proefobjecten niet slechts gedurende het uur voorverwarmen blootgesteld worden aan de schadelijke temperatuur, maar bovendien nog gedurende den prikkelduur, die bij 1 uur voorverwarmen reeds 3 uur bedraagt voor 50 % gekromde exemplaren. Nevensstaande tabel geeft de samenvatting der proeven bij 40° C. Zooals blijkt uit deze tabel werd alleen bij prikkeling gedurende 3 en $3\frac{1}{2}$ uur resultaat verkregen. Ook daar waren de krommingen nog flauw en onregelmatig.

De vermenigvuldiging met $^{13}/_{9}$ geschiedt om vergelijkbaarheid met de andere cijfers te verkrijgen (vgl. § 8B).

§ 22. Samenvatting der proeven.

Doel dezer paragraaf is, het feitenmateriaal der voorafgaande 12 paragrafen overzichtelijk samen te vatten, zonder dat daaraan hier ter plaatse reeds theoretische beschouwingen vastgeknoopt worden.

Het gemakkelijkst geschiedt dit door het geven eener tabel, waarin alle bepaalde praesentatietijden voorkomen, en door eenige grafische voorstellingen, waarbij zooveel mogelijk ook alle cijfers gebruikt worden.

De volgende tabel (zie pag. 92), geeft in hare horizontale rijen de waarden voor den praesentatietijd, behoorende bij de temperatuur aan het begin der rij. De cijfers zijn overgenomen uit de benedenste rijen der tabellen I tot XIV uit de voorafgaande paragrafen en zijn door de omrekening, die daar reeds heeft plaats gehad, alle direct met elkander vergelijkbaar.

Uit deze tabel zien wij, dat van 0° C. tot 25° C. de praesentatietijd niet verandert met den duur der voorverwarming, zoodat daar dan ook volstaan kan worden met twee bepalingen voor iedere temperatuur. Bij 30° C. neemt de praesentatietijd af bij langeren duur van voorverwarming; bij 35°—40° C. neemt de praesentatietijd bij langeren duur van voorverwarming toe, en wel des te sneller, naarmate de temperatuur hooger is. Bij 40° C. was het alleen mogelijk den praesentatietijd te bepalen na 1 uur voorverwarmen.

De zeer uiteenloopende waarden van den praesentatietijd maakten het ondoenlijk, eene grafische voorstelling te geven, waarin verschillen van eenige tientallen secunden tot hun recht kwamen en die tevens zich tot de hoogste der gevonden praesentatietijden uitstrekte. Vandaar dat voor de platen

3 en 4 een dusdanige schaal gekozen is, dat wel die kleine verschillen zichtbaar zijn, maar de extreme waarden buiten de teekening vallen.

Overzicht der praesentatietijden.

Temperatuur.	1 uur voorverwarmen.	2 uur voorverwarmen.	4 uur voorverwarmen.	6 uur voorverwarmen.	12 uur voorverwarmen.	24 uur voorverwarmen.
0°	72′	—	72′	—	—	—
5°	16′	—	16′	—	—	—
10°	10′40″	—	10′40″	—	—	—
15°	6′	—	6′	—	—	—
20°	4′20″	—	—	[1])4′10″	—	—
25°	2′20″	2′20″	2′20″	2′20″	—	—
30°	3′30″	3′10″	2′10″	1′50″	1′40″	1′40″
35°	2′30″	3′30″	4′	4′	[2])5′	5′
37°	9′20″	16′	—	21′40″	—	21′40″
38°	11′30″	19′10″	38′	53′	75′	347′
39°	23′	40′	—	—	—	—
40°	260′	—	—	—	—	—

[1]) Na 8 uur voorverwarmen. [2]) Na 18 uur voorverwarmen.

Plaat 3, waarbij de wijze van voorstelling van VAN ITERSON [1]) gevolgd is, geeft op de abscis-as de temperatuur, opklimmende bij 1° Celsius, op de ordinaat-as den praesentatietijd, opklimmende bij 2 minuten. Van 0° C. tot 25° C. vinden wij bij iedere temperatuur slechts één waarde voor den praesentatietijd in de teekening; bij 30° C. en hooger zijn meerdere waarden aangegeven, welke genummerd zijn 1 tot 6. De kruisjes, voorzien met een 1 zijn de waarden, gevonden na 1 uur voorverwarmen, die met een 2 na 2 uur, met een 3 na 4 uur, met een 4 na 6 uur, met een 5 na 12 uur, met een 6 na 24 uur voorverwarmen. De dikke zwarte lijn geeft den praesentatietijd na 1 uur voorverwarmen, de dunne lijn vanaf 25° C. na 12 uur voorverwarmen, waartusschen liggen een stippellijn voor den praesentatietijd na 2 uur en een onderbroken lijn voor dien tijd na 4 uur voorverwarmen.

Plaat 4 geeft op dezelfde coördinaten in hoofdzaak hetzelfde beeld, alleen is hier de wijze van afbeelden van BLACKMAN gevolgd, waarbij de waarden na verschillende uren voorverwarmen zoo uitgezet zijn, dat ze voor iedere temperatuur afzonderlijk door een kromme verbonden kunnen worden. Hiertoe zijn bij die temperaturen, waarbij rekening gehouden moest worden met den tijdfactor, de uren voorverwarming op de abscis-as uitgezet gedacht, met de ordinaat van de betreffende temperatuur als uitgangspunt. Of anders gezegd: het vlak van teekening is het praesentatietijd-temperatuurvlak; voor iedere temperatuur tusschen 30° C. en 40° C. komt daar een tweede vlak bij, het praesentatietijd-voorverwarmingstijd-vlak bij die temperatuur. Deze vlakken, die alle evenwijdig aan elkander loodrecht op het vlak van teekening zouden moeten staan, zijn omgeslagen in het vlak van teekening, waardoor

[1]) G. VAN ITERSON JR., 1910.

de krommen A_0—A_6, B_0—B_6 enz., die het verband tusschen den praesentatietijd en den voorverwarmingstijd bij een bepaalde temperatuur geven, in het vlak van teekening zijn komen te liggen. Ook van deze krommen vallen bij 38° C.—40° C. eenige punten buiten de teekening. Het meer of minder steil verloopen dezer krommen is afhankelijk van de schaal, die gekozen wordt voor den duur van voorverwarming. Ten einde een beeld te verkrijgen, dat zich zoo nauw mogelijk aansluit bij de voorstelling van BLACKMAN, is de afstand tusschen 2 verticale lijnen gelijk gesteld aan 2 uur.

De gevolgtrekkingen, waartoe deze krommen aanleiding geven, worden in hoofdstuk III gemaakt, waar dan tevens de door BLACKMAN ontwikkelde ideeën aan deze feiten getoetst zullen worden.

§ 23. Overzicht en bespreking der reactietijden.

Bij de bespreking van den reactietijd in § 4 werd er reeds op gewezen, dat dit onderzoek zich slechts zijdelings bezig houdt met den reactietijd. De invloed der temperatuur op den reactietijd is niet opzettelijk door mij nagegaan en slechts in zooverre als het onderzoek van den praesentatietijd mij ook cijfers over den reactietijd geleverd heeft, kan ik over dit punt iets zeggen.

De waarden, die hier volgen voor den reactietijd, zullen den temperatuurinvloed niet volkomen nauwkeurig weergeven. Na de inductie werden de proefplanten altijd weer teruggebracht bij 20° C., zoodat de reactie ten deele nog den invloed dezer temperatuur kon ondergaan. In § 4 heb ik uiteengezet, dat deze invloed slechts zeer gering kan zijn, daar vergelijkende proeven, waarbij een deel der planten bleef bij de temperatuur, waarbij geprikkeld was en een ander deel verplaatst werd bij

20° C., aantoonden, dat voor 5° C. en 25° C. en 30° C. de reactietijd in deze beide gevallen vrijwel gelijk was. Vandaar dat ik de hier volgende cijfers met gerustheid meen te mogen gebruiken, om er den temperatuurinvloed op den reactietijd aan na te gaan.

Vóór ik tot de samenvatting der resultaten op dit punt overga, eerst een enkel woord over de wijze, waarop de reactietijden uit de proefverslagen zijn afgeleid.

Als reactietijd werd de tijd genomen van het begin der prikkeling tot het oogenblik, dat bij 50 % der planten eene juist waarneembare kromming genoteerd werd. In de tabellen aan het slot van dit hoofdstuk vindt men in de laatste kolom deze waarden voor den reactietijd. Ook bij die proeven, waarbij het percentage gekromden slechts 40—50 % bedroeg, staat een reactietijd opgegeven, hoewel daar eigenlijk niet van reactietijd mag gesproken worden. De hier voor reactietijd gekozen tijd is gerekend van het begin der prikkeling tot het oogenblik, waarop het grootste aantal gekromde planten genoteerd werd; ver afwijken van den reactietijd doet deze tijd zeker niet.

De hierna volgende tabel (zie pag. 96) is eene samenvatting van een deel der gevonden reactietijden. Het scheen mij namelijk toe, dat het van groot belang was, de reactietijden zooals die bij iedere temperatuur gevonden werden, over eenige rubrieken te verdeelen. Eerst wanneer hier de resultaten voldoende gespecificeerd worden, komen de verschillen duidelijk aan het licht.

Uit de reactietijden, zooals die in de tabellen aan het slot van dit hoofdstuk vermeld staan, heb ik bijeengezocht de reactietijden, behoorende bij een prikkelduur ongeveer gelijk aan den praesentatietijd (dus met 40—60 % gekromde exemplaren), en de reactietijden behoorende bij een prikkelduur, waarbij ongeveer alle planten zich kromden (dus 90—

100 % gekromde exemplaren). Van elk dezer twee groepen heb ik daarna voor iedere temperatuur den gemiddelden reactietijd bepaald en de aldus verkregen waarden zijn in onderstaande tabel samengebracht.

Deze splitsing in twee rubrieken, de eene met een prikkelduur ongeveer gelijk aan den praesentatietijd, de andere veel langer, stelt ons tevens in staat, de bewering van

Overzicht der reactietijden.

Temperatuur.	Bij proeven met 90—100 % gekromden.		Bij proeven met 40—60 % gekromden.	
	Reactietijd.	Aantal proefplanten.	Reactietijd.	Aantal proefplanten.
5°	—	—	63′	224
10°	—	—	49′	378
15°	36′	142	49′	206
20°	36′	145	51′	338
25°	36′	261	43′	195
30°	36′	361	57′	537
35°	38′	364	54′	677
37°	41′	107	58′	119
38° [1])	43′	138	64′	112

[1]) De proeven met prikkelduur > 50′ zijn buiten rekening gelaten.

BACH [1]), dat de reactietijd reeds bij een prikkeling gedurende den praesentatietijd zijn minimum bereikt, aan mijne resultaten te toetsen. Bovendien kunnen nu de zoo gevonden waarden inderdaad als vergelijkbaar beschouwd worden, voorzoover wij daar bij den huidigen stand onzer kennis van den reactietijd over kunnen oordeelen.

Deze tabel leert ons twee dingen en wel:

1°. De reactietijd is van 10° C.—35° C. onafhankelijk van de temperatuur.

2°. De reactietijd is bij prikkeling gedurende den praesentatietijd langer dan bij prikkeling van langeren duur.

Beide conclusies zijn in tegenspraak met de resultaten van BACH, waarvan in de inleiding sprake was. Deze toch vond, dat de reactietijd een geheel analoge afhankelijkheid van de temperatuur vertoonde als de praesentatietijd. Voor Avena is dit zeker niet het geval; of het bij Vicia Faba zoo is, schijnt mij door wat BACH van zijne proeven mededeelt niet uitgemaakt. Uit zijne cijfers is niet op te maken, in hoeverre de uitkomsten, verkregen na verschillenden prikkelduur, voldoende gescheiden zijn gehouden.

Bij het vergelijken der reactietijden na prikkeling van verschillenden duur heeft BACH zijne resultaten zeker te veel samengevoegd tot groepen, terwijl bovendien hier alleen uit gemiddelden van een zeer groot aantal proefobjecten met eenige zekerheid gevolgtrekkingen gemaakt kunnen worden, zoodat in de meeste gevallen het aantal der door BACH gebruikte planten hiervoor te gering was. Dat het verschil in reactietijd in deze gevallen aan BACH ontgaan is, behoeft ons dus niet te verwonderen.

---

[1]) H. BACH, 1907, blz. 79.

Ten opzichte van den reactietijd stemmen dus mijne resultaten meer overeen met die van CZAPEK, die bij 15° C., 20° C. en 25° C. denzelfden reactietijd vond.

Daar, zooals gezegd, de reactietijd eigenlijk buiten dit onderzoek lag, stap ik hiermede van dit onderwerp af.

Bijlage : Tabellen.

De hier volgende 42 tabellen bevatten het bewijsmateriaal voor de tabellen van hoofdstuk II. In deze tabellen is iedere proef afzonderlijk vermeld met het nummer en den datum, waarop de proef genomen werd.

In iedere tabel, die gaat over één temperatuur met één bepaalden duur van voorverwarming, vindt men achter den prikkelduur (in de eerste kolom) vermeld de daarbij behoorende proeven met het aantal planten en het aantal daarvan gekromde exemplaren. De beide volgende kolommen geven dan het totaal aantal proefplanten bij dien prikkelduur en het totaal aantal daarvan gekromde exemplaren, terwijl ook het percentage op dit totaal betrekking heeft. De laatste kolom geeft daarna den reactietijd voor iedere proef afzonderlijk.

TABEL I A.

0° Celsius. 1 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
885′	B 24	26-I-10	28	28	28	28	100%	900′
180′	B 26	27-I-10	30	29	30	29	97%	210′
90′	B 28	27-I-10	33	23	33	23	70%	140′
75′	B 33	28-I-10	26	13	56	33	59%	135′
	B 34	29-I-10	30	20				110′
60′	B 27	27-I-10	30	3	57	9	16%	—
	B 32	28-I-10	27	6				—
45′	B 31	28-I-10	29	0	29	0	0%	—
30′	B 22	26-I-10	26	0	26	0	0%	—

TABEL II A.

0° Celsius. 1 uur voorverwarmen.

Prikkelduur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
60′	C 277	18-VI-10	50	34	100	68	68%	110′
	C 281	20-VI-10	50	34				100′
45′	C 278	18-VI-10	50	30	75	39	52%	90′
	C 282	20-VI-10	25	9				—
30′	C 279	18-VI-10	50	12	75	18	24%	—
	C 283	20-VI-10	25	6				—
25′	C 274	17-VI-10	25	0	75	0	0%	—
	C 275	17-VI-10	50	0				—
15′	C 273	17-VI-10	50	0	50	0	0%	—

Tabel II B.

0° Celsius. 4 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
60′	C 286	20-VI-10	25	19	—	—	76%	95′
45′	C 285	20-VI-10	40	13	—	—	33%	—
30′	C 284	20-VI-10	25	6	—	—	24%	—
25′	C 276	17-VI-10	50	0	—	—	0%	—

Tabel III A.

5° Celsius. 1 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
13′	C 266	15-VI-10	50	30	—	—	60%	60′
11′	C 265	15-VI-10	49	28	—	—	57%	55′
9′	C 264	15-VI-10	50	23	—	—	46%	65′

TABEL III B.

5° Celsius. 4 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
13′	C 269	15-VI-10	25	16	50	29	58%	55′
	*C 272	15-VI-10	25	13				70′
11′	C 268	15-VI-10	25	12	50	22	44%	60′
	*C 271	15-VI-10	25	10				70′
9′	C 267	15-VI-10	25	9	50	18	36%	—
	*C 270	15-VI-10	25	9				—

* C 270—272 gedurende den reactietijd bij 5° C.

TABEL IV B.

10° Celsius. 4 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
8′	C 254	4-VI-10	16	12	61	39	64%	45′
	C 261	13-VI-10	45	27				45′
7′	C 253	4-VI-10	20	11	70	32	46%	45′
	C 260	13-VI-10	50	21				55′
6′	C 252	4-VI-10	23	10	68	28	41%	50
	C 259	13-VI-10	45	18				50′

TABEL IV A.

10° Celsius. 1 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
9′	C 255	11-VI-10	50	39	50	39	78%	40′
8′	C 249	4-VI-10	25	14	73	46	63%	55′
	C 256	11-VI-10	48	32				40′
7′	C 246	3-VI-10	30	15	195	87	45%	55′
	C 250	4-IV-10	25	8				—
	C 257	11-VI-10	50	28				40′
	C 258	13-VI-10	90	36				50′
6′	C 247	3-VI-10	30	9	45	9	20%	—
	C 251	4-VI-10	15	0				—
5′	C 248	3-VI-10	29	7	29	7	24%	—

TABEL V A.

15° Celsius. 1 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
7′	C 203	18-V-10	33	32	49	47	96%	35′
	C 230	27-V-10	16	15				35′
6′	C 214	20-V-10	15	12	50	36	72%	40′
	C 220	26-V-10	10	8				45′
	C 229	27-V-10	25	16				50′
5′	C 204	18-V-10	25	20	80	56	70%	35′
	C 219	26-V-10	14	6				55′
	C 228	27-V-10	25	17				55′
	C 233	28-V-10	16	13				45′
4′	C 213	20-V-10	15	8	52	24	46%	35′
	C 227	27-V-10	25	11				50′
	C 232	28-V-10	12	5				50′
3′	C 212	20-V-10	15	5	30	10	33%	—
	C 231	28-V-10	15	5				—
2′	C 211	20-V-10	15	0	15	0	0%	—

TABEL V B.

15° Celsius. 2 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
7′	C 205	18-V-10	32	31	32	31	97%	35′
6′	C 210	19-V-10	13	13	28	22	79%	35′
	C 221	26-V-10	15	9				50′
5′	C 206	18-V-10	33	27	58	43	74%	35′
	C 222	26-V-10	12	6				55′
	C 236	28-V-10	13	10				40′
4′	C 209	19-V-10	33	17	48	22	46%	50′
	C 235	28-V-10	15	5				—
3′	C 208	19-V-10	50	18	65	21	32%	—
	C 234	28-V-10	15	3				—
2′	C 207	19-V-10	31	0	31	0	0%	—

TABEL V C.

15° Celsius. 24 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
7′	C 226	27-V-10	16	16	16	16	100%	40′
6′	C 225	27-V-10	16	16	32	31	97%	35′
	C 240	28-V-10	16	15				40′
5′	C 224	27-V-10	17	15	42	28	67%	40′
	C 239	28-V-10	25	13				50′
4′	C 223	27-V-10	15	7	55	25	45%	50′
	C 238	28-V-10	40	18				45′
3′	C 237	28-V-10	15	5	15	5	33%	—

TABEL VI A.

20° Celsius. 1 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
4′40″	C 5	25-II-10	50	41	—	—	82%	40′
4′20″	C 4	25-II-10	50	26	—	—	52%	55′
4′	C 6	25-II-10	50	14	—	—	28%	—

TABEL VI B.

20° Celsius. 8 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
5′	C 62	6-IV-10	50	44	—	—	88%	40′
4′40″	C 63	6-IV-10	50	38	—	—	76%	45′
4′20″	C 64	6-IV-10	50	28	—	—	56%	50′
4′	C 65	6-IV-10	50	24	—	—	48%	55′

TABEL VII A.

20° Celsius. 1 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
5′30″	C 237	28-V-10	30	28	30	28	93%	30′
5′	C 242	30-V-10	25	15	81	68	85%	50′
	C 345	3-VI-10	13	13				40′
	C 355	15-VII-10	18	15				35′
	C 263	15-VI-10	25	25				35′
4′	C 215	20-V-10	24	19	121	88	73%	35′
	C 238	28-V-10	25	16				35′
	C 241	30-V-10	25	15				55′
	C 244	3-VI-10	17	16				40′
	C 354	15-VII-10	30	22				35′
3′	C 216	20-V-10	13	6	101	52	51%	45′
	C 240	30-V-10	25	10				60′
	C 243	3-VI-10	16	13				40′
	C 353	15-VII-10	22	13				35′
	C 262	15-VI-10	25	10				50′
2′	C 239	30-V-10	25	5	25	5	20%	—

TABEL VIII A.

25° Celsius. 1 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
4′	C 82	12-IV-10	36	36	36	36	100%	40′
3′30″	C 83	12-IV-10	25	23	25	23	92%	40′
	C 84	12-IV-10	40	26				40′
3′	C373	12-VIII-10	17	10	74	45	60%	45′
	*C374	12-VIII-10	17	9				50′
2′30″	C 85	12-IV-10	45	26	45	26	55%	40′
	C 95	14-IV-10	25	12				45′
2′	C371	12-VIII-10	15	6	55	24	44%	45′
	*C372	12-VIII-10	15	6				45′
1′30″	C 96	14-IV-10	25	5	25	5	20%	—
1′	C 97	14-IV-10	25	0	25	0	0%	—

* C 372 en 374 gedurende den reactietijd bij 25° C.

TABEL VIII B.

25° Celsius. 2 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
3′30″	C 75	9-IV-10	50	38	75	62	83%	40′
	C 98	14-IV-10	25	24				35′
3′	C 76	9-IV-10	25	20	25	20	80%	35′
2′30″	C 77	9-IV-10	25	14	25	14	56%	45′
2′	C 86	13-IV-10	25	6	25	6	24%	—
1′30″	C 87	13-IV-10	25	4	25	4	16%	—
1′	C 99	14-IV-10	25	0	25	0	0%	—

TABEL VIII C.

25° Celsius. 4 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
3′30″	C 69	8-IV-10	25	19	50	43	86%	35′
	C 100	14-IV-10	25	24				35′
3′	C 70	8-IV-10	25	16	25	16	64%	40′
2′30″	C 71	8-IV-10	25	15	25	15	60%	45′
2′	C 88	13-IV-10	25	5	25	5	20%	—
1′30″	C 89	13-IV-10	25	4	25	4	16%	—
1′	C 90	13-IV-10	25	0	25	0	0%	—

TABEL VIII D.

25° Celsius. 6 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
3′30″	C 68	7-IV-10	50	50	50	50	100%	40′
3′	C 72	8-IV-10	25	21	25	21	84%	40′
2′30″	C 73	8-IV-10	25	10	50	30	60%	40′
	C 78	9-IV-10	25	20				35′
2′	C 74	8-IV-10	20	3	45	16	34%	—
	C 79	9-IV-10	25	13				45′
1′30″	C 80	9-IV-10	25	14	25	14	56%	40′
1′	C 81	9-IV-10	24	6	24	6	25%	—

TABEL IX A.

30° Celsius. 1 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
4′30″	B 39	4-II-10	32	30	61	58	95%	30′
	B 40	4-II-10	29	28				35′
4′	C 14	4-III-10	50	36	50	36	72%	50′
3′30″	B 41	4-II-10	32	13	62	31	50%	60′
	B 42	4-II-10	30	18				60′
3′	B 43	4-II-10	32	3	57	17	30%	—
	C 43	21-III-10	25	14				55′
2′30″	C 51	24-III-10	49	21	49	21	43%	55′
2′	C 39	19-III-10	45	0	45	0	0%	—

TABEL IX B.

30° Celsius. 2 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
4′	C 53	24-III-10	40	38	40	38	95%	40′
3′30″	C 26	12-III-10	50	41	50	41	82%	35′
3′	C 29	14-III-10	50	12	145	57	40%	—
	C 44	21-III-10	45	21				65′
	C 52	24-III-10	50	24				60′
2′30	C 32	16-III-10	50	16	50	16	32%	—
2′	C 40	19-III-10	50	0	50	0	0%	—

TABEL IX C.

30° Celsius. 4 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
3′30″	C 25	11-III-10	60	60	—	—	100%	35′
3′	C 30	14-III-10	50	41	—	—	82%	45′
2′30″	C 33	16-III-10	50	37	—	—	74%	45′
2′	C 41	19-III-10	50	22	—	—	44%	55′
1′30″	C 45	21-III-10	40	12	—	—	30%	—
1′	C 46	21-III-10	45	0	—	—	0%	—

TABEL IX D.

30° Celsius. 6 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
3′30″	C 27	12-III-10	50	48	50	48	96%	40′
3′	C 31	14-III-10	48	38	48	38	80%	40′
2′30″	C 34	16-III-10	50	34	50	34	68%	50′
2′	C 42	19-III-10	46	26	46	26	57%	55′
1′30″	C 369	10-VIII-10	15	5	31	10	32%	—
	*C 370	10-VIII-10	16	5				—

* C 370 gedurende den reactietijd bij 30° C.

TABEL IX F.

30° Celsius. 24 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal. aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
3′	C 58	26-III-10	40	38	—	—	95%	40′
2′	C 59	26-III-10	45	24	—	—	51%	60′
1′30″	C 60	26-III-10	40	19	—	—	47%	60′
1′	C 61	26-III-10	45	12	—	—	26%	—

TABEL IX E.

30° Celsius. 12 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
3′30″	C 38	19-III-10	50	47	50	47	94%	35′
3′	C 36	17-III-10	50	33	150	99	66%	45′
	C 47	23-III-10	50	30				50′
	C 54	25-III-10	50	36				45′
2′30″	C 35	16-III-10	50	39	100	85	85%	50′
	C 55	25-III-10	50	46				35′
2′	C 48	23-III-10	50	44	100	72	72%	35′
	C 56	25-III-10	50	28				55′
1′30″	C 49	23-III-10	50	30	90	38	42%	50′
	C 57	23-III-10	40	8				—
1′	C 50	23-III-10	40	0	40	0	0%	—

TABEL X A.

35° Celsius. 1 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
5′30″	C 109	18-IV-10	40	40	40	40	100%	30′
5′	C 110	18-IV-10	40	40	40	40	100%	35′
4′30″	C 132	23-IV-10	20	17	20	17	85%	40′
4′	C 126	22-IV-10	25	19	50	31	62%	35′
	C 102	15-IV-10	25	12				50′
3′30″	C 133	23-IV-10	20	14	70	58	83%	45′
	C 111	18-IV-10	25	24				35′
	C 142	25-IV-10	25	20				40′
3′	C 127	22-IV-10	25	15	25	15	60%	40′
2′30″	C 128	22-IV-10	20	9				55′
	C 134	23-IV-10	20	10	65	35	54%	50′
	C 141	25-IV-10	25	16				45′
2′	C 140	25-IV-10	25	6	25	6	24%	—
1′30″	C 139	25-IV-10	25	3	25	3	12%	—
1′	C 147	27-IV-10	20	0	20	0	0%	—

TABEL X B.

35° Celsius. 2 uur voorverwarmen.

Prikkelduur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
5′30″	C 135	23-IV-10	20	19	20	19	95%	35′
5′	C 131	22-IV-10	20	16	20	16	80%	40′
4′30″	C 136	23-IV-10	20	13	20	13	65%	50′
4′	C 130	22-IV-10	20	9	93	49	53%	50′
	C 148	27-IV-10	23	5				—
	C 156	29-IV-10	50	35				45′
3′30″	C 137	23-IV-10	20	12	70	34	49%	50′
	C 143	25-IV-10	25	11				55′
	C 157	29-IV-10	25	11				60′
3′	C 129	22-IV-10	20	8	43	12	28%	40′
	C 158	29-IV-10	23	4				—
2′30″	C 138	23-IV-11	18	7	43	16	37%	—
	C 144	25-IV-10	25	9				—
2′	C 145	25-IV-10	20	5	45	10	22%	—
	C 149	27-IV-10	25	5				—
1′30″	C 146	25-IV-10	20	2	42	2	5%	—
	C 150	27-IV-10	22	0				—

TABEL X C.

35° Celsius. 4 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
6′	C 103	15-IV-10	25	20	42	37	90%	35′
	C 123	21-IV-10	17	17				35′
5′30″	C 112	18-IV-10	25	19	25	19	76%	40′
5′	C 113	18-IV-10	25	16	37	27	74%	45′
	C 192	13-V-10	12	11				35′
4′30″	C 114	18-IV-10	25	17	43	29	67%	45′
	C 115	20-IV-10	18	12				45′
4′	C 104	15-IV-10	25	8	118	58	50%	—
	C 116	20-IV-10	32	18				45′
	C 187	12-V-10	23	13				50′
	C 189	13-V-10	38	19				55′
3′30″	C 117	20-IV-10	18	8	38	11	29%	50′
	C 124	21-IV-10	20	3				—
3′	C 118	20-IV-10	18	2	29	5	17%	—
	C 191	13-V-10	11	3				—
2′30″	C 125	21-IV-10	19	0	41	3	7%	—
	C 188	12-V-10	22	3				—
2′	C 190	13-V-10	10	1	10	1	10 %	—

TABEL X D.

35° Celsius. 6 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
6′	C 162	2-V-10	16	16	16	16	100%	35′
	C 160	2-V-10	38	36				35′
5′	C 169	4-V-10	25	22	83	69	83%	40′
	C 185	11-V-10	20	11				55′
	C 161	2-V-10	20	10				55′
	C 168	4-V-10	20	14				45′
4′	C 183	9-V-10	25	12	101	51	50%	60′
	C 184	11-V-10	36	15				50′
	C 159	2-V-10	33	11				—
3′	C 167	4-V-10	24	10	97	30	31%	60′
	C 182	9-V-10	40	9				—
	C 166	4-V-10	24	3				—
2′	C 181	9-V-10	25	5	63	9	14%	—
	C 186	11-V-10	14	1				—

TABEL X E.

35° Celsius. 18 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
10′	C 107	16-IV-10	25	25	25	25	100%	35′
7′	C 174	7-V-10	12	12	32	32	100%	35′
	C 119	21-IV-10	20	20				40′
6′	C 105	16-IV-10	25	7	81	53	65%	—
	C 120	21-IV-10	20	13				45′
	C 175	7-V-10	36	33				40′
5′	C 108	16-IV-10	25	10	60	32	53%	45′
	C 121	21-IV-10	20	10				50′
	C 176	7-V-10	15	12				50′
4′	C 106	16-IV-10	25	7	25	7	28%	—
3′	C 122	21-IV-10	18	0	32	6	19%	—
	C 177	7-V-10	14	6				65′

TABEL X F.

35° Celsius. 24 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd
7′	C 164	4-V-10	20	18	20	18	90%	45′
6′	C 151	28-IV-10	25	15	25	15	60%	60′
	C 152	28-IV-10	20	8				70′
5′	C 165	4-V-10	18	7	63	30	48%	50′
	C 195	14-V-10	25	15				50′
4′	C 153	28-IV-10	20	6	20	6	30%	—
	C 154	28-IV-10	20	6				—
3′	C 163	4-V-10	24	3	64	19	30%	—
	C 196	14-V-10	20	10				60′

TABEL X G.

35° Celsius. 48 uur voorverwarmen.

Prikkelduur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
7′	C 173	6-V-10	19	15	54	48	89 %	55′
	C 200	16-V-10	35	33				45′
6′	C 172	6-V-10	20	13	20	13	65 %	60′
5′	C 171	6-V-10	24	5	60	27	45 %	—
	C 193	14-V-10	16	10				55′
	C 202	16-V-10	20	12				55′
4′	C 170	6-V-10	19	2	46	14	30 %	—
	C 194	14-V-10	10	4				50′
	C 201	16-V-10	17	8				60′

TABEL XI A.

37° Celsius. 1 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
30′	C 302	25-VI-10	32	32	32	32	100%	40′
10′	C 301	25-VI-10	29	23	29	23	80%	50′
9′	C 304	25-VI-10	22	19	22	19	86%	40′
8′	C 310	27-VI-10	25	23	25	23	92%	40′
7′	C 303	25-VI-10	25	12	50	31	62%	60′
	C 309	27-VI-10	25	19				40′
5′	C 300	25-VI-10	28	8	28	8	29%	—

TABEL XI B.

37° Celsius. 2 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
20′	C 306	25-VI-10	24	21	24	21	87%	40′
15′	C 312	27-VI-10	25	25	25	25	100%	40′
10′	C 305	25-VI-10	23	9	48	22	46%	—
	C 311	27-VI-10	25	13				55′

TABEL XI C.

37° Celsius. 6 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
25′	C 308	25-VI-10	25	25	25	25	100%	50′
20′	C 315	27-VI-10	19	16	19	16	84%	35′
15′	C 307	25-VI-10	25	12	50	26	52%	60′
	C 314	27-VI-10	25	14				45′
10′	C 313	27-VI-10	19	6	19	6	32%	—

TABEL XI D.

37° Celsius. 24 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
20′	C 318	28-VI-10	25	17	—	—	68%	60′
15′	C 317	28-VI-10	19	10	—	—	52%	60′
10′	C 316	28-VI-10	24	8	—	—	33%	—

TABEL XII A.

38° Celsius. 1 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
30′	C 320	7-VII-10	33	33	33	33	100%	45′
20′	C 326	8-VII-10	30	30	30	30	100%	40′
15′	C 338	11-VII-10	25	24	25	24	96%	35′
10′	C 337	11-VII-10	20	16	50	35	70%	40′
	C 319	7-VII-10	30	19				60′
8′	C 336	11-VII-10	25	13	25	13	52%	45′
5′	C 325	7-VII-10	33	7	33	7	21%	—

TABEL XII B.

38° Celsius. 2 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
30′	C 340	11-VII-10	25	23	—	—	92%	40′
20′	C 328	8-VII-10	29	24	—	—	83%	45′
15′	C 332	9-VII-10	25	15	—	—	60%	55′
10′	C 327	8-VII-10	32	10	—	—	31%	—
8′	C 339	11-VII-10	25	9	—	—	36%	—
5′	C 331	9-VII-10	25	3	—	—	12%	—

TABEL XII C.

38° Celsius. 4 uur voorverwarmen.

Prikkelduur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
40′	C 330	8-VII-10	25	25	—	—	100%	50′
30′	C 322	7-VII-10	25	16	—	—	64%	55′
20′	C 329	8-VII-10	25	7	—	—	28%	—
10′	C 321	7-VII-10	33	6	—	—	18%	—

TABEL XII D.

38° Celsius. 6 uur voorverwarmen.

Prikkelduur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
45′	C 335	9-VII-10	23	13	—	—	57%	70′
40′	C 324	7-VII-10	17	10	—	—	60%	70′
35′	C 334	9-VII-10	22	9	—	—	41%	75′
30′	C 333	9-VII-10	25	6	—	—	24%	—
20′	C 323	7-VII-10	17	0	—	—	0%	—

TABEL XII E.

38° Celsius. 12 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
100′	C 364	9-VIII-10	16	12	—	—	75%	100′
75′	C 363	9-VIII-10	19	14	—	—	74%	100′
60′	C 362	9-VIII-10	17	11	—	—	65%	95′
45′	C 361	9-VIII-10	16	6	—	—	37%	—
30′	C 360	9-VIII-10	18	4	—	—	22%	—

TABEL XIII A.

39° Celsius. 1 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
60′	C 349	13-VII-10	20	20	—	—	100%	75′
40′	C 348	13-VII-10	30	25	—	—	83%	65′
20′	C 347	13-VII-10	28	16	—	—	57%	65′
10′	C 346	13-VII-10	25	10	—	—	40%	70′

TABEL XIII B.

39° Celsius. 2 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
40′	C 359	15-VII-10	29	10	58	38	66%	—
	C 352	13-VII-10	29	28				50′
20′	C 358	15-VII-10	28	4	58	23	40%	—
	C 351	13-VII-10	30	19				55′
15′	C 357	15-VII-10	30	4	30	4	13%	—
10′	C 356	15-VII-10	29	3	59	8	14%	—
	C 350	13-VII-10	30	5				—

TABEL XIV A.

40° Celsius. 1 uur voorverwarmen.

Prikkel-duur.	Nummer.	Datum.	Aantal gebruikte planten.	Aantal gekromde planten.	Totaal aantal.	Totaal gekromd.	Percent.	Reactietijd.
210′	C 298	24-VI-10	31	14	31	14	46%	240′
180′	C 297	24-VI-10	26	13	26	13	50%	210′
120′	C 296	24-VI-10	29	0	29	0	0%	—
90′	C 295	24-VI-10	26	0	26	0	0%	—
60′	C 293	22-VI-10	28	0	56	0	0%	—
	C 294	24-VI-10	28	0				—
30′	C 19	10-III-10	50	0	50	0	0%	—
20′	C 290	22-VI-10	20	0	20	0	0%	—
10′	C 18	10-VI-10	50	0	75	0	0%	—
	C 288	22-VI-10	25	0				—

HOOFDSTUK III.

Bespreking der Resultaten.

§ 24. Vergelijking der resultaten met die van oudere onderzoekingen.

In § 2 werd een kort overzicht gegeven van de tot dusver gepubliceerde waarnemingen over den invloed der temperatuur op de geotropie. Van de daar genoemde mededeelingen zijn het in de eerste plaats de artikelen van Czapek en Bach, waarvan de uitkomsten met die van dit onderzoek moeten vergeleken worden.

Czapek [1]) kwam tot het resultaat, dat de praesentatietijd bij kiemwortels van Lupinus albus van 15° C. tot 30° C. onafhankelijk was van de temperatuur, bij hoogere temperaturen tot dicht bij de schadelijke temperaturen zeer weinig steeg, beneden 15° C. zeer snel toenam.

Bach [2]) daarentegen vond bij kiemplanten van Vicia Faba, dat de temperatuur tusschen 14° C. en 35° C. voortdurend een duidelijken invloed op den praesentatietijd uitoefende, waardoor deze van 14° C. tot 30° C. voortdurend afnam, daarna weer iets toenam.

Wat nu mijn eigen resultaten betreft, zoo is uit de tabel in § 22 te zien, dat de praesentatietijd bij Avena sativa van

---

[1]) F. Czapek, 1898, vgl. ook boven blz. 12.

[2]) H. Bach, 1907, vgl. ook boven blz. 12.

0° C. tot 30° C. eene geregelde daling vertoont, daarboven eerst langzaam, daarna zeer snel stijgt.

De resultaten betreffende den praesentatietijd bevestigen dus hetgeen door CZAPEK en BACH gevonden werd, alleen blijft het een open vraag, waarom CZAPEK van 15° C. tot 30° C. geen daling van den praesentatietijd vond. Mogelijk ligt een verklaring in de theorie der beperkende factoren, zooals die in § 1 werd uiteengezet. We zouden dan kunnen veronderstellen, dat een der andere voor het reactieproces noodige factoren niet in voldoende mate aan het proces deelnam, waardoor stijging van temperatuur geen verkorting van den praesentatietijd meer kon teweeg brengen. In dat geval is het resultaat een kromme, die vanaf een zekere temperatuur horizontaal verloopt, dus zooals CZAPEK dat gevonden heeft. Mijn eigen cijfers geven trouwens van 25° C. tot 35° C. voor den praesentatietijd na 1 uur voorverwarmen iets dergelijks (zie de platen III en IV). Ook daar is bij stijging van de temperatuur van 25° C. tot 35° C. weinig verandering in den praesentatietijd (de dikke lijn na 1 uur voorverwarmen op plaat IV) en eerst na langeren duur der voorverwarming treedt het optimum duidelijk aan den dag, (de kromme na 12 uur voorverwarmen op plaat IV). In § 27 kom ik nader hierop terug. Hier zij er alleen op gewezen, dat het verschil tusschen de resultaten van CZAPEK en BACH zijn grond kan vinden in verschillenden duur der voorverwarming.

De in § 2 aangehaalde cijfers van CZAPEK en BACH maken het ons niet mogelijk, met zekerheid gevolgtrekkingen te maken over de geldigheid van den regel van VAN 'T HOFF. De reeks cijfers is daartoe niet volledig genoeg en ook is de nauwkeurigheid voor dit doel niet toereikend. Toch zijn er wel aanwijzingen in te vinden, dat de praesentatietijd voor iedere 10° C. temperatuurstijging 2 à 3 maal kleiner wordt.

Zoo vinden wij uit de cijfers van CZAPEK: $\frac{K_5}{K_{15}} = \frac{45'}{20'} = 2.5$,

en uit de cijfers van BACH kunnen we afleiden $\frac{K_{20}}{K_{30}} = \frac{7'5}{2'} = 3.7$,

waarden, die niet in strijd behoeven te zijn met den regel van VAN 'T HOFF, in aanmerking genomen de wijze, waarop zij verkregen zijn.

De proeven van HABERLANDT [1]) met bij zeer lage temperatuur gekweekte proefobjecten en van FRANCIS DARWIN [2]) met planten, die aan de inwerking van hooge temperaturen waren blootgesteld geweest, hadden meer bijzonder ten doel, feitenmateriaal voor de statolithentheorie te verzamelen. Daar ik mij bij mijn onderzoek in het geheel niet met de statolithentheorie heb bezig gehouden, zijn er slechts enkele punten, waarbij van overeenkomst of verschil met de resultaten dezer onderzoekers sprake kan zijn. Overeenkomst is er in zooverre als ook bij Avena door verblijf bij zeer lage of zeer hooge temperaturen de praesentatietijd zeer verlengd wordt; verschil blijkt daarin, dat hier zelfs na een verblijf van 15 uur bij 0° C. (proef B 24, tabel I A) het vermogen om zich geotropisch te krommen nog niet verloren was gegaan, zooals dat in de proeven van HABERLANDT het geval was na een langdurig verblijf bij een temperatuur van eenige graden Celsius boven 0° C.

In welke opzichten mijne uitkomsten over den reactietijd afwijken van die van CZAPEK en BACH werd reeds in § 23 besproken.

§ 25. De regel van VAN 'T HOFF.

Volgens de theorie van BLACKMAN, zooals deze in § 1 werd uiteengezet, volgen de chemische reacties in het organisme

[1]) G. HABERLANDT, 1902 en 1903, vgl. ook boven blz. 13.
[2]) F. DARWIN, 1903, vgl. ook boven blz. 13.

den regel van VAN 'T HOFF, die zegt, dat de reactiesnelheid 2 à 3 maal grooter wordt bij iedere 10° C. stijging van de temperatuur.

A priori was niet te zeggen, in hoeverre de praesentatietijd bij geotropie als functie van de temperatuur zich naar dezen regel zou gedragen. Bij phototropie zou men dit wel hebben kunnen verwachten, omdat daarvoor door BLAAUW [1]) waarschijnlijk gemaakt is, dat de perceptie plaats heeft door middel van een photo-chemisch systeem. Bij geotropie is het echter niet zoo voor de hand liggend, aan perceptie door een chemisch systeem te denken, zoodat daar de kans gering scheen, dat de regel van VAN 'T HOFF in toepassing zou kunnen worden gebracht. Alleen waarnemingen en cijfers konden hierin beslissen.

Wanneer we met het oog op den regel van VAN 'T HOFF ons afvragen, welk proces het is, waarvan we hier de snelheid nagaan, dan spreekt het vanzelf, dat dit niet is het proces, dat gewoonlijk in tegenstelling met de perceptie „de reactie" genoemd wordt. Maar wel zal de praesentatietijd ons iets kunnen zeggen over de snelheid van het perceptieproces of van eenig ander proces, waarvan de drempelwaarde voor geotropie in dit geval afhankelijk mocht zijn.

De praesentatietijd werd bij hoogere temperatuur telkens kleiner gevonden; daar de snelheid eener chemische omzetting telkens grooter moet worden, wanneer de temperatuur stijgt, heb ik de snelheid van het chemisch proces, waarvan de lengte van den praesentatietijd afhankelijk is, omgekeerd evenredig gesteld met den praesentatietijd. Ik ging dus niet na, of de regel van VAN 'T HOFF doorging voor den praesentatietijd, maar voor de reciproke waarden van den praesentatietijd.

---

[1]) A. H. BLAAUW, 1909.

Deze methode is ook theoretisch zeer wel te verdedigen, daar de praesentatietijd kleiner moet worden, wanneer de perceptie sneller verloopt of de drempelwaarde lager wordt en omgekeerd.

Den temperatuurcoëfficient voor 10° C. stijging van temperatuur bepalen wij dus in dit geval niet door te nemen de verhouding $\frac{K_{30}}{K_{20}}$, $\frac{K_{20}}{K_{10}}$ enz., maar omgekeerd $\frac{K_{20}}{K_{30}}$, $\frac{K_{10}}{K_{0\,?0}}$ enz.

Bepalen wij nu den temperatuurcoëfficient uit de in dit onderzoek gevonden waarden voor den praesentatietijd bij verschillende temperaturen, dan vinden wij (vgl. de tabel in § 22):

$$\frac{K_0}{K_{10}} = \frac{72'}{10'40''} = 6.8, \quad \frac{K_5}{K_{15}} = \frac{16'}{6'} = 2.6, \quad \frac{K_{10}}{K_{20}} = \frac{10'40''}{4'20''} = 2.5,$$

$$\frac{K_{15}}{K_{25}} = \frac{6'}{2'20''} = 2.6, \quad \frac{K_{20}}{K_{30}} = \frac{4'20''}{1'40''} = 2.6, \quad \frac{K_{25}}{K_{35}} = \frac{2'20''}{2'30''} = 0.93,$$

$$\frac{K_{30}}{K_{40}} = \frac{1'40''}{260'} = 0.0064.$$

Uit deze cijfers blijkt, dat van 5° C. tot 30° C. de regel van VAN 'T HOFF doorgaat voor den praesentatietijd bij geotropie. De temperatuurcoëfficient voor 10° C. stijging van temperatuur is hier 2.6.

Bij 0° C. is de praesentatietijd aanzienlijk hooger dan volgens den regel van VAN 'T HOFF het geval zou moeten zijn; vermoedelijk hangt dit o.a. samen met den groeistilstand bij 0° C. Ook bij eene enkelvoudige chemische reactie buiten het organisme neemt echter de temperatuurcoëfficient bij lagere temperaturen gewoonlijk toe, zoodat wij hier mogelijk ook met een zuiver chemisch verschijnsel te doen hebben.

Boven 30° C. doet zich zeer spoedig in toenemende mate

de schadelijke invloed der hoogere temperatuur gelden, zoodat ook daar de temperatuurcoëfficient niet meer aan den regel beantwoordt.

Vragen we ons nu af, wat het feit, dat het proces, waarvan de snelheid omgekeerd evenredig is met den praesentatietijd — of, zooals we kortheidshalve verder zeggen zullen, dat de praesentatietijd den regel van VAN 'T HOFF volgt, ons te zeggen heeft over den aard van de perceptie, dan moet daarop geantwoord worden, dat op grond van dit feit in dit opzicht niet met zekerheid conclusies getrokken kunnen worden.

Er volgt volstrekt niet uit, dat de geheele perceptie niet anders is dan één enkelvoudig chemisch proces; het eenige wat er uit afgeleid kan worden, is dat de praesentatietijd ten opzichte der temperatuur afhankelijk is van een chemisch proces, dat als functie van de temperatuur den regel van VAN 'T HOFF volgt.

Wanneer wij verder gaan redeneeren over den aard van dit proces, komen we voor verschillende mogelijkheden te staan, waartusschen wij op grond der totdusver bekende feiten niet met zekerheid kunnen kiezen.

Het is denkbaar, dat de perceptie zelve dit chemisch proces zou zijn, of beter gezegd, dat de perceptie zou plaats vinden door het direct ingrijpen der zwaartekracht in een chemisch proces, hoewel ik mij geen voorstelling van een dergelijke werking kan vormen en die ook niet waarschijnlijk acht.

In de tweede plaats kunnen we aldus redeneeren: De praesentatietijd is de eene factor van de drempelwaarde bij geotropie; wordt de praesentatietijd korter, dan kan dat zijn omdat de drempelwaarde lager geworden is. Elke chemische omzetting, die invloed uitoefent op de hoogte van de drempelwaarde, kan dus het chemisch proces zijn, dat hier door de temperatuur beïnvloed wordt.

Een derde voorstellingswijze, waardoor wij ons dezen temperatuurinvloed kunnen verklaren, zou kunnen uitgaan van de statolithentheorie. Wanneer ik deze voorstellingswijze hier geef, wijs ik er met nadruk op, dat ik mij hiermede niet vóór de statolithentheorie verklaar. Ik werk deze beschouwing alleen daarom uit, om te doen zien, dat de gevonden resultaten ook voor een geheel andere beschouwing pasklaar gemaakt kunnen worden. De redeneering wordt dan aldus:

Voor de perceptie zijn zetmeelkorrels noodig, en wanneer we de grootte van den prikkel evenredig stellen met de hoeveelheid werkzame energie, dan zal de prikkel te sterker zijn, naarmate het aantal zetmeelkorrels grooter is. De vorming en oplossing der zetmeelkorrels zijn chemische processen en het is zeer wel mogelijk, dat de vorming van zetmeelkorrels bij stijging van temperatuur sneller gaat en dat deze versnelling den regel van VAN 'T HOFF volgt. Bij zeer hooge temperaturen zou dan de oplossing der zetmeelkorrels meer bespoedigd moeten worden. De waarnemingen van HABERLANDT bij lage, en van FRANCIS DARWIN bij hooge temperaturen, waarvan in § 2 sprake was, zouden met deze redeneering zeer wel in overeenstemming gebracht kunnen worden.

In de vierde plaats kunnen wij ons denken, dat de perceptie verband houdt met eene enzymwerking. Dan zal vermoedelijk de perceptie sneller gaan, wanneer de hoeveelheid enzym grooter is en zou dus de vorming van het enzym het bovenbedoelde chemische proces kunnen zijn, of ook de enzymwerking zelve.

Welke der genoemde verklaringswijzen de juiste is, kan, zooals gezegd werd, op het oogenblik niet met zekerheid uitgemaakt worden. Het meest waarschijnlijk is, naar het mij voorkomt, dat er hierbij eene enzymwerking in het spel is.

De hier voor den temperatuurinvloed gevonden resultaten kunnen zeer wel in overeenstemming gebracht worden met wat er in dit opzicht over enzymen bekend is, terwijl wij bovendien hiermede ons geheel aansluiten aan BLACKMAN, die zoo mogelijk de cel zuiver als een complex van katalytische reacties zou willen beschouwen.

Ik gaf deze beschouwingen om duidelijk te doen uitkomen, dat, al volgt de praesentatietijd als temperatuurfunctie den regel van VAN 'T HOFF, daarmede niet bewezen is, dat de geotropische perceptie een enkelvoudig chemisch proces is; op grond van dit feit alleen kunnen wij geen zekere conclusies trekken over den aard der perceptie.

Resumeerende vinden wij dus, dat BLACKMAN's theorie, wat betreft den regel van VAN 'T HOFF, door dit onderzoek bevestigd wordt. Evenals bij het onderzoek van Mejuffrouw MATTHAEI over de assimilatie en van KUIJPER over de ademhaling wordt ook hier voor gemiddelde temperaturen de reactiesnelheid voor iedere 10° C. stijging der temperatuur evenveel malen grooter. De temperatuurcoëfficient bedraagt 2.6.

Van de in de inleiding genoemde publicaties over dit onderwerp rest ons thans nog ter bespreking de mededeeling van VAN ITERSON en Mejuffrouw VAN AMSTEL, die op grond hunner proeven tot het resultaat kwamen, dat de theorie van BLACKMAN verworpen moest worden, daar de regel van VAN 'T HOFF bij de door hen onderzochte alcoholgisting niet van toepassing bleek. Zij toch vonden reeds ver beneden het optimum van de temperatuur voor dit proces waarden, aanzienlijk lager dan de theorie eischte.

Het komt mij voor, dat de resultaten van hun onderzoek niet in strijd zijn met de theorie van BLACKMAN, mits de tijdfactor op de juiste wijze in rekening gebracht wordt.

Hoe ik mij dit voorstel zal in § 28 nader worden uiteengezet.

§ 26. Optimum en tijdfactor.

Een der hoofdpunten in de theorie van BLACKMAN is de stelling, dat het optimum geen primaire, algemeen geldende relatie voorstelt tusschen de temperatuur en een physiologisch proces, maar verschuifbaar is met den tijd van waarneming. In nauw verband hiermede staat het door BLACKMAN van zoo groot belang geachte feit, dat bij hoogere, schadelijke temperaturen de intensiteit van een physiologisch proces in de opeenvolgende uren afneemt, welke afname het sterkst is in de eerste uren van het verblijf bij een bepaalde hooge temperatuur. Verder zij nog herinnerd aan de wijze, waarop BLACKMAN de theoretische waarde voor een bepaalde hooge temperatuur meent te kunnen verkrijgen, nl. door extrapolatie uit de tijdkrommen, die de intensiteit van het proces na 1, 2, 3 en meer uren voorstellen, door welke extrapolatie de waarde na een tijd 0 verkregen wordt (vgl. ook § 1).

Wij zullen thans nagaan in hoeverre deze beschouwingen van BLACKMAN door de resultaten van dit onderzoek bevestigd worden. Daartoe beginnen wij met de vraag, of de schadelijke invloed der hooge temperaturen zich als eene tijdfunctie gelden doet. De bij 30° C. verkregen uitkomsten laten wij daarbij voorloopig buiten beschouwing.

De tijdkrommen voor 35° C. en 37° C. geven ons inderdaad een beeld (plaat IV), dat vergelijkbaar is met het diagram van BLACKMAN, dat als fig. 1 op blz. 4 weergegeven werd. Natuurlijk moet hierbij in het oog worden gehouden, dat waar BLACKMAN stijgende krommen had, hier dalende optreden en omgekeerd (vgl. het in § 25 hierover gezegde).

De cijfers, die in dit verband van belang zijn, zijn de bij 35° C. tot 39° C. gevonden waarden, die ik hier nog eenmaal afdruk (vgl. de tabel in § 22).

Temperatuur.	1 uur voorverwarmen.	2 uur voorverwarmen.	4 uur voorverwarmen.	6 uur voorverwarmen.	12 uur voorverwarmen.	24 uur voorverwarmen.
35°	2′30″	3′30″	4′	4′	5′	5′
37°	9′20″	16′	—	21′40″	—	21′40″
38°	11′30″	19′10″	38′	53′	75′	347′
39°	23′	40′	—	—	—	—

Bij 35° C. vinden wij na 1 uur eene waarde ongeveer 100″ grooter dan volgens den regel van VAN 'T HOFF verwacht kon worden, na 2 uur een nog 60″ grootere waarde, na 4 uur eene nog 30″ grootere waarde, terwijl na 6 uur dezelfde waarde als na 4 uur gevonden wordt. Reeds eene oppervlakkige beschouwing dezer verschillen toont ons, dat wij hier niet met een zuiver logarithmische lijn te doen hebben en dat extrapolatie naar een tijd 0 ons niet brengt op de theoretische waarde volgens den regel van VAN 'T HOFF. Indien uit deze kromme iets kon afgeleid worden voor de waarde na een tijd 0 — maar het verloop is daarvoor te onregelmatig, — dan zou het dit zijn, dat de praesentatietijd na een tijd 0 hoogstens enkele tientallen secunden moest zijn. Immers, in het 3e en 4e uur samen is de toename 30″, in het 2e uur alleen 60″, dus zou de toename in het 1e uur zeker meer dan 120″ geweest moeten zijn, wat een

praesentatietijd van minder dan 30″ na een tijd 0 zou geven, dus een waarde ongeveer half zoo groot als volgens den regel van VAN 'T HOFF verwacht moet worden.

Nog erger staat het met de extrapolatie uit de tijdkromme bij 37° C. Daar vinden wij in het 3e—6e uur eene toename van 5′40″, waarvan zeker niet meer dan de helft, dus minder dan 3′ voor het 3e uur alleen gerekend mag worden, in het 2e uur eene toename van 6′40″, dus meer dan tweemaal zooveel, wat voor het 1e uur een toename van meer dan 12′ zou geven, waardoor de praesentatietijd na een tijd 0 negatief zou worden.

Bij 38° C. wordt de kromme geheel onregelmatig, want daar vinden wij voor de toename in het 2e uur 7′40″, 3e + 4e uur 19′, 5e + 6e uur 15′, 7e tot 12e uur 22′, 12e tot 24e uur 272′. Van extrapoleeren kan hier in het geheel geen sprake zijn.

Onze conclusie is dus, dat wel de schadelijke invloed der hooge temperaturen zich als eene tijdfunctie voordoet, dat bij 35° C. tot 37° C. deze invloed zich ook in de eerste uren het sterkst doet gevoelen, maar dat bij 38° C. van een logarithmisch verloop niets meer te bespeuren valt en dat eene extrapolatie uit de na verschillenden duur van verwarming verkregen waarden, zooals BLACKMAN zich die voorstelt, ons niet levert de waarden, die wij volgens den regel van VAN 'T HOFF op grond der bij lagere temperaturen gevonden waarden zouden verwachten.

De vraag rijst, of met het oog op deze resultaten de voorstelling van BLACKMAN verworpen moet worden, of wat anders de reden is, dat deze extrapolatie bij de assimilatiekrommen van Mejuffrouw MATTHAEI het gewenschte resultaat opleverde, maar hier in ons geval niet.

Het antwoord op deze vraag ligt in de stelling, dat ook de gunstige werking van hooge temperaturen in meerdere of mindere mate eene functie van den tijd van voorverwarming

is, een punt, waarmede BLACKMAN in het geheel geen rekening heeft gehouden.

Het sterkste bewijs voor deze stelling zie ik in de door mij bij 30° C. gevonden waarden voor den praesentatietijd, die ik hierbij nog eens uit de tabel in § 22 afdruk:

	1 uur	2 uur	4 uur	6 uur	12 uur	24 uur
30° C.	3′30″	2′30″	2′10″	1′50″	1′40″	1′40″

De waarde, zooals die naar den regel van VAN 'T HOFF verwacht kan worden, wordt hier eerst na 12 uur verwarmen bereikt en blijft dan gehandhaafd. Dat hier de gunstige invloed der hoogere temperatuur eerst na eenigen tijd volledig aan het licht treedt, blijkt uit deze cijfers zoo overtuigend, dat dit nader aan te toonen in dit geval volkomen overbodig is. Wat misschien niet bij den eersten oogopslag blijkt, is de schadelijke werking der temperatuur van 30° C. Toch is deze aanwezig. De grafische voorstelling op plaat IV doet ons dit onmiddellijk zien, wanneer we letten op de kromme, die den praesentatietijd bij 30° C. na verschillenden duur van voorverwarming voorstelt. Daar toch stijgt de stippellijn, die de theoretische waarde na een tijd 0 verbindt met de experimenteel gevonden waarde na 1 uur voorverwarmen van 1′40″ tot 3′30″, terwijl bij 25° C. na 1 uur een waarde van 2′20″ bereikt wordt, wel een bewijs, dat ook bij 30° C. een dergelijke lage waarde reeds na 1 uur bereikt had kunnen worden, indien niet een schadelijke invloed dit tegenhield.

Bij 30° C. vinden wij dus een in geringe mate schadelijken invloed der hooge temperatuur en bovendien een gunstigen invloed, die zich eerst doet gelden met den tijd van verwarmen en dan den schadelijken invloed geheel overwint, zoodat tenslotte de waarde bereikt wordt, die beantwoordt aan den regel van VAN 'T HOFF.

Het is echter niet alleen op grond mijner eigen resultaten bij 30° C., dat ik de meening uitspreek, dat de gunstige invloed eener hoogere temperatuur zich eerst na eenigen tijd ten volle doet gelden. Eenerzijds zijn er in de literatuur verschillende plaatsen, waar deze zelfde gedachte te vinden is, en andererzijds zijn er op dit gebied verschillende feiten, die door deze beschouwing eene ongedwongene verklaring vinden.

Reeds in 1860 schreef SACHS [1]): „Jede Temperatur wirkt „auf die Vegetationsprocesse, ob sie in die Zeit der Keimung „oder später fallen, nur dann, wenn sie eine bestimmte Zeit „hindurch anhält." Bij SACHS zelven is hiervan een voorbeeld te vinden in zijne verhandeling over den invloed der temperatuur op den groei. [2]) Op plaat III en IV worden daar boven elkander temperatuurkrommen en de bijbehoorende groeikrommen afgebeeld, en de buigpunten der groeikrommen komen gemiddeld één uur later dan die der temperatuurkrommen, wat bewijst, dat gedurende het eerste uur der temperatuurstijging de groei nog geheel voortging onder den invloed der voorafgegane daling.

Voorbeelden uit later tijd vinden wij bij die onderzoekers, die zich hebben beziggehouden met de theorie van BLACKMAN. Mejuffrouw MATTHAEI [3]) wachtte, na hare proefbladen op temperatuur gebracht te hebben, nog 1½ uur voor zij hare proeven begon, en BLACKMAN [4]) voegt bij het vermelden van dit feit er aan toe: „Hardly any investigators have allowed „a shorter preliminary time." VAN ITERSON en Mejuffrouw VAN AMSTEL [5]) moesten bij het onderzoek van de alcoholgisting na het op temperatuur brengen eerst 20 à 25 c.M³. gas laten

[1]) J. SACHS, 1860, blz. 358.
[2]) J. SACHS, 1872.
[3]) G. L. C. MATTHAEI, 1905, blz. 62.
[4]) F. F. BLACKMAN, 1905, blz. 286.
[5]) G. VAN ITERSON Jr. en Mejuffrouw J. VAN AMSTEL, 1910, blz. 109.

ontwijken, voordat de ontwikkeling (bij onschadelijke temperaturen) voldoende regelmatig werd.

Den sterksten steun vind ik echter bij KUIJPER. Deze vermeldt [1]), hoe hij bij 25° C. en 30° C. ongeveer een uur moest laten verloopen vóór hij zijne eerste waarneming over de ademhaling kon doen, daar hij anders een zeer lage opbrengst aan CO_2 vond. Hij voegt er aan toe, en ik leg den vollen nadruk op deze woorden: „blijkbaar is de CO_2-productie niet dadelijk „op de hoogte, die met den graad van verwarming overeen„stemt." En in de bespreking der resultaten zegt KUIJPER naar aanleiding zijner resultaten tusschen 30° C. en 40° C. [2]): „M. i. hebben we hier te doen met twee over elkaar grijpende „processen, die te samen de oorzaken zijn van de CO_2-af„scheiding bij de normale ademhaling. Het eene wordt door „hooge temperatuur benadeeld en wel bijna direct zeer sterk, „het andere daarentegen neemt tamelijk geleidelijk toe „tijdens het verblijf onder de hooge temperatuur." Zooals blijkt onderscheidt KUIJPER dus ook een gunstigen en een schadelijken invloed der hoogere temperaturen, welke beide invloeden zich in verschillend tempo doen gelden.

In de tweede plaats zie ik in het feit, dat ook de gunstige invloed eener hoogere temperatuur tijd behoeft, om zich ten volle te doen gelden, de verklaring der afwijkingen van de theorie van BLACKMAN, zoowel wat betreft de geldigheid van den regel van VAN 'T HOFF, als ook ten opzichte van de verplaatsbaarheid van het optimum en de mogelijkheid om door extrapolatie de theoretische waarden voor een tijd 0 te verkrijgen.

Wat toch is het geval? BLACKMAN gaat uit van de veronderstelling, dat de intensiteit van een physiologisch proces na

[1]) J. KUIJPER, 1910, blz. 170.
[2]) J. KUIJPER, 1910, blz. 206.

stijging van temperatuur onmiddellijk de waarde zal aannemen, die bij die temperatuur behoort, en daarna, zoo het een schadelijke temperatuur is, den schadelijken invloed eerst langzamerhand zal ondervinden. Zooeven heb ik aangetoond, dat herhaaldelijk gebleken is, dat deze bij een bepaalde temperatuur behoorende hooge reactie-snelheid niet onmiddellijk wordt aangenomen en dit verklaart nu ook, waarom door extrapolatie de waarde na een tijd 0 volgens den regel van VAN 'T HOFF meest niet kan gevonden worden. De reden ligt hierin, dat deze waarde na een tijd 0 in de meeste gevallen slechts in theorie bestaat, niet in werkelijkheid.

Indien er geen schadelijke invloed werkzaam was, zou deze waarde na korter of langer tijd bereikt kunnen worden, maar nu heeft de schadelijke invloed de intensiteit van het proces reeds weer doen dalen, voor nog die hooge waarde bereikt is. Van den aanvang af zullen dus de te vinden waarden lager zijn dan volgens BLACKMAN's theorie het geval moest zijn.

Om deze reden zal het ook niet mogelijk zijn door extrapolatie de theoretische waarden na een tijd 0 te vinden, daar de experimenteel gevonden kromme door de punten na 1, 2 en meer uren zijn beginpunt na een tijd 0 niet heeft bij de waarde, berekend volgens den regel van VAN 'T HOFF, maar bij een veel lagere waarde.

Niet alleen bij schadelijke temperaturen, dus boven het optimum, zal deze langzame inwerking van den gunstigen invloed der hoogere temperaturen te lage waarden doen vinden, ook bij die temperaturen, die nog niet direct schadelijk genoemd kunnen worden, zullen wij hetzelfde kunnen vinden. Voor een gegeven geval hangt nu het resultaat geheel af van de relatieve snelheid dezer twee invloeden. Indien de gunstige invloed zich bijna onmiddellijk doet gelden, de schadelijke daarentegen langen tijd noodig heeft, om zijn

volle werking uit te oefenen, zullen wij een geval krijgen, zooals de assimilatie die door Mejuffrouw MATTHAEI onderzocht werd. Heeft daarentegen ook de gunstige invloed eenigen tijd noodig, om de reactiesnelheid te brengen op de hoogte, die bij de hoogere temperatuur behoort, dan zien wij krommen optreden, zooals KUIJPER gevonden heeft bij de ademhaling of zooals ik zelf hier voor den geotropischen praesentatietijd beschreven heb. Bij zeer hooge temperaturen treedt dan zeer sterk de schadelijke invloed op den voorgrond, evenwel met beginwaarden, die lager zijn dan zij hadden moeten zijn, wilde het mogelijk zijn, door extrapoleeren er de waarde voor een tijd 0 uit te verkrijgen. Bij iets lagere temperaturen zien wij eerst weer den schadelijken invloed en daarna nog een kleinen gunstigen invloed, zooals bij KUIJPER, of ook de gunstige invloed doet zich gedurende langen tijd gevoelen, nadat eerst een kort inwerkende schadelijke invloed aan den dag is getreden, zooals in mijne proeven bij 30° C. Wanneer de gunstige en schadelijke invloed elkander ongeveer in evenwicht houden, zullen wij voortdurend veel lagere waarden vinden, dan volgens de theorie van VAN 'T HOFF verwacht moet worden, terwijl de tijdkrommen bij niet al te hooge temperaturen een zeer vlak verloop zullen hebben. Dit is het geval, dat volkomen beantwoordt aan de resultaten van VAN ITERSON en Mejuffrouw VAN AMSTEL. In § 28, waar dit onderzoek nader besproken wordt, zal deze mogelijkheid ter verklaring hunner cijfers verder overwogen worden.

Tot dusver werd nog niet gesproken over het optimum en over de vraag, of dit verplaatsbaar is met den tijd van waarneming. De krommen op plaat III geven ons het antwoord op deze vraag. Op deze plaat is de praesentatietijd na één uur voorverwarmen aangegeven door een dikkere lijn. Deze

lijn vertoont geen duidelijk optimum maar gedraagt zich analoog aan de door CZAPEK gevonden kromme; bij 25° C. is de praesentatietijd 2′20″, bij 30° C. 3′30″, bij 35° C. 2′30″. Het optimum zou hier dus eigenlijk liggen bij 25° C. Gaan wij de dunne lijn na, die loopt door de punten, voorstellende den praesentatietijd na 12 uur voorverwarmen, dan zien wij dat deze een uitgesproken optimum heeft bij 30° C.; de waarden van zooeven zijn dan respectievelijk 2′20″, 1′40″, 5′. Eene verdere verplaatsing van het optimum dan deze kleine verschuiving van 25° C. naar 30° C. is echter niet mogelijk.

Resumeerende vinden wij dus, dat de tijdfactor zich in sterke mate doet gelden en wel niet alleen bij den schadelijken, maar ook bij den gunstigen invloed der hooge temperaturen. Het optimum is hier slechts zeer weinig verschuifbaar met den tijd van waarneming.

§ 27. Beperkende factoren.

Met een enkel woord zij hier in herinnering gebracht, wat wij in § 1 mededeelden over BLACKMAN's opvattingen over beperkende factoren. Stel, dat wij den invloed van een of anderen factor op een physiologisch proces nagaan en dat de intensiteit van dit proces bij verandering van dien factor voortdurend toeneemt, dan zal deze toename doorgaan, tot een der andere factoren, waarvan het proces ook afhankelijk is, aan de stijging van de intensiteit een limiet stelt. In § 1 werd als voorbeeld genoemd de assimilatie als functie van het CO_2-gehalte (vgl. fig. 2 op blz. 6). Bij stijging van het CO_2-gehalte zal ook de assimilatie grooter worden, tot een punt bereikt is, waarop de beschikbare hoeveelheid lichtenergie (verondersteld, dat deze tijdens de proeven constant gehouden

werd) geen grootere assimilatie toelaat. Dan blijft de assimilatie verder constant, ook bij voortgaande stijging van het CO_2-gehalte. Schijnbaar is dus de assimilatie bij verdere toename onafhankelijk van het CO_2-gehalte. Inderdaad treedt echter de lichthoeveelheid als beperkende factor op.

Op dezelfde wijze kunnen bij physiologische proeven allerlei omstandigheden, juist door het feit, dat zij tijdens de proeven constant gehouden werden, optreden als beperkende factoren. Het is duidelijk, dat met deze mogelijkheid rekening gehouden moet worden, daar anders gemakkelijk onjuiste conclusies getrokken kunnen worden. Zoo zou b.v. in het zooeven gestelde geval de conclusie voor de hand liggen, en deze conclusie is ook inderdaad algemeen getrokken, dat boven een zeker CO_2-gehalte verdere stijging van het CO_2-gehalte geen invloed uitoefent op de assimilatie, terwijl in werkelijkheid deze invloed wel bestaat, maar door de werking van de lichthoeveelheid als beperkende factor niet aan den dag kan treden.

Wij zullen nu trachten na te gaan, in hoeverre bij dit onderzoek beperkende factoren hunnen invloed hebben doen gelden. In het algemeen zal de invloed van een beperkenden factor daaraan te herkennen zijn, dat bij eene stijgende of dalende kromme min of meer plotseling een horizontaal verloop optreedt (vgl. fig. 2 op blz. 6). Wanneer wij nu de kromme, gevonden voor den praesentatietijd bij verschillende temperaturen, na 1 uur voorverwarmen (de dikke lijn op de platen III en IV) nader bezien, dan blijkt, dat van 25° C. tot 35° C. een min of meer horizontaal verloop optreedt. Hier zou men dus aan een beperkenden factor kunnen denken. In dit geval zouden wij bij 30° C. te doen hebben met een factor, die na meerdere uren inwerking der hoogere temperatuur, zijn beperkenden invloed verliest, d.w.z. dusdanig

verandert, dat hij aan een grootere intensiteit van het proces niet langer in den weg staat.

Wij zouden ons b.v. kunnen voorstellen, dat bij deze temperatuur een grootere hoeveelheid van een enzym voor het proces noodig was en dat deze grootere hoeveelheid enzym eerst nadat de temperatuur eenige uren ingewerkt heeft, verkregen wordt.

Met grooter waarschijnlijkheid kunnen wij deze beschouwing toepassen op de door CZAPEK verkregen cijfers, gelijk reeds in § 24 werd opgemerkt. Deze vond (vgl. § 2, blz. 12) voor den praesentatietijd bij stijging van de temperatuur eene daling van 0° C. tot 15° C., maar van 15° C. tot 30° C. een gelijkblijven. Hier ligt het voor de hand te veronderstellen, dat een der andere factoren, waarvan de praesentatietijd afhankelijk is, een verdere daling tegenhield en zich dus als beperkende factor in den zin van BLACKMAN deed gelden. Mogelijk zou de praesentatietijd van 15° C. tot 30° C. nog een verdere afname vertoond hebben, indien de tijd van voorverwarming, waarover CZAPEK niets mededeelt, langer genomen was.

Een tweede punt in de kromme, waar misschien een andere invloed werkzaam is dan de bij het verder verloop der kromme bestudeerde invloed der temperatuur, is bij 0° C., waar de praesentatietijd plotseling buitengewoon groot wordt. Was de temperatuurcoëfficient van 15° C. op 5° C. nog 2.6, van 10° C. op 0° C. vinden wij 6.8. Het is denkbaar, dat dit toegeschreven moet worden aan een eigenaardigheid van hetzelfde chemische proces, waarvan de temperatuurcoëfficient tusschen 5° C. en 30° C. 2.6 is. In § 28 zullen eenige gevallen aangehaald worden van chemische reacties, waarbij de temperatuurcoëfficient bij bestudeering in vitro aan verandering onderhevig bleek te zijn bij verandering van temperatuur. Waar wij hier echter met een plotselingen sprong te doen

hebben, lijkt mij dit onwaarschijnlijk. Het schijnt mij toe, dat de oorzaak misschien gezocht moet worden in het feit, dat juist ook bij deze temperatuur een vrijwel volledige groeistilstand optreedt. Staat de plotselinge stijging van den praesentatietijd hiermede in verband, dan zouden wij hier weder met een secundairen invloed te doen hebben en dit verschijnsel dus kunnen beschouwen als een voorbeeld voor BLACKMAN's theorie der beperkende factoren. De gegevens zijn echter niet voldoende, om hierover iets met zekerheid te zeggen. De noodzakelijkheid, dat het verband tusschen temperatuur en groei van BLACKMAN's standpunt onderzocht worde, doet zich hier duidelijk gevoelen.

§ 28. Het onderzoek van VAN ITERSON en Mejuffrouw VAN AMSTEL.

Dit onderzoek is het eenige, waarvan de schrijvers zich tegen de theorie van BLACKMAN hebben uitgesproken. Vandaar, dat het noodzakelijk is, eenigszins uitvoerig na te gaan, in hoeverre de door hen verkregen resultaten reden geven tot verwerping van BLACKMAN's opvattingen. [1])

VAN ITERSON en Mejuffrouw VAN AMSTEL hebben onderzocht den invloed der temperatuur op de alcoholgisting en op de inversie van rietsuiker. [2])

Als maatstaf voor de snelheid der alcoholgisting werd genomen de hoeveelheid CO_2 in cM^3., welke zich per seconde ontwikkelt bij de vergisting eener glucose-oplossing door persgist. De gist werd met eene bekende hoeveelheid water aangewreven en naast de suikeroplossing voorverwarmd. Wanneer

[1]) Het hier volgende overzicht onthoudt zich van de mededeeling der détails. Daarvoor zij verwezen naar het oorspronkelijke stuk.

[2]) Daar beide processen dezelfde resultaten opleverden en alleen het eerste in den breede wordt medegedeeld, bespreek ik ook alleen het eerste.

beide oplossingen de temperatuur van het bad hadden aangenomen, vond menging plaats. Eerst nadat 20 à 25 c.M.^{3} gas waren gevormd, werd de ontwikkeling voldoende regelmatig. Daarna werd eene hoeveelheid gas opgevangen, die hoogstens 100 c.M^3. bedroeg en de tijden bepaald, welke verliepen voor de ontwikkeling van de achtereenvolgende 2-, 5-, 10- of

Temperatuur in gr. C.	Snelheid na 5 min. voor-verwarmen.	Snelheid na 10 min. voor-verwarmen.	Snelheid na 15 min. voor-verwarmen.	Snelheid na 20 min. voor-verwarmen.
20°	—	—	—	0.087
25°	—	—	—	0.139
30°	—	—	—	0.199
33°	—	—	—	0.239
36°	—	—	—	0.298
39°	—	—	—	0.360
42°	—	—	—	0.385
45°	—	—	—	0.405
46°	0.41^5	0.39^5	0.37	0.34
47°	0.42^5	0.38	0.33^5	0.30^5
48°	0.40	0.36	0.30^5	0.27
50°	0.40	0.23^5	0.20^5	0.17^5
52°	0.29^5	0.13^5	0.10	0.06^5
53°	0.16^5	0.10^5	0.05^5	0.02
54°	0.12	0.04	6.01^5	—
55°	0.06	—	—	—
56°	0.02	—	—	—
57°	0.00	—	—	—

25-tallen van c.M³., al naarmate de snelheid der gasontwikkeling kleiner of grooter was.

Bij de bepaling van het verband tusschen de beginsnelheid der gisting en de temperatuur bij constante gist- en suikerconcentratie, bleken de waargenomen gistingssnelheden tot en met 45° C. onafhankelijk te zijn van den tijd van voorverwarmen, mits deze maximaal 20′ genomen wordt. Boven 45° C. blijkt de gistingssnelheid wel afhankelijk te zijn van den voorverwarmingstijd en gaat ze ook tijdens de gistingsproef achteruit. Bij verschillende van dergelijke schadelijke temperaturen werd dan ook de gistsuspensie 5, 10, 15 en 20 minuten voorverwarmd, daarna met de suikeroplossing gemengd en de gistingssnelheid bepaald.

De aldus gevonden beginsnelheden der gisting zijn te vinden in de vorenstaande, van VAN ITERSON overgenomen tabel.

Uit deze tabel blijkt, dat de plaats van het optimum beinvloed wordt door den tijd van voorverwarmen.

De beneden 45° C. gevonden waarden toetsende aan den regel van VAN 'T HOFF, vinden de schrijvers:

$$\frac{V_{30}}{V_{20}} = 2.3, \quad \frac{V_{35}}{V_{25}} = 2.0, \quad \frac{V_{40}}{V_{30}} = 1.8, \quad \frac{V_{45}}{V_{35}} = 1.5.$$

De conclusie uit deze cijfers is dan: „Het blijkt dus, dat „de waarde van het quotient bij hooge temperatuur aan„merkelijk geringer is dan voor lagere; alleen voor deze „laatste temperaturen bereikt het de waarde, die volgens „den regel was te verwachten."

Na er op gewezen te hebben, dat deze daling van den temperatuurcoëfficient volgens BLACKMAN zou moeten worden toegeschreven aan een schadelijken invloed, maar dat gedurende voorverwarmingstijden als door hen gebruikt daarvan niets gebleken is, heet het dan verder: „Met den meesten

„nadruk moet er dan ook op gewezen worden, dat reeds „op grond van het verloop der optimumkromme beneden „schadelijke temperaturen de theorie van DUCLAUX en „BLACKMAN moet verworpen worden."

Ook ten opzichte van de bij schadelijke temperaturen, dus boven 45° C. gevonden waarden, komt VAN ITERSON tot de conclusie, dat zij de theorie van BLACKMAN niet bevestigen. De waarden, gevonden voor de gistingssnelheden na een tijd van 0′ voorverwarmen vertoonen zeer duidelijk een optimum, zoowel wanneer men ze vindt door extrapoleeren uit de tijdkrommen, die met behulp der vorenstaande tabel geconstrueerd kunnen worden, als wanneer zij op andere wijze worden afgeleid. De schadelijke invloed als tijdfunctie vertoont in de verte niet een dergelijk verval in de eerste minuten dat bij extrapolatie naar een tijd 0 de theoretische waarden volgens den regel van VAN 'T HOFF te voorschijn zouden komen.

In zijne slotbeschouwingen noemt VAN ITERSON als hoofdresultaat, waartoe zijne onderzoekingen hebben geleid, dit, dat de kromme, welke betrekking heeft op een voorverwarmingstijd van 0 minuten, een zeer geprononceerde optimumkromme is, terwijl de tweede reden, waarom BLACKMAN's theorie verworpen moet worden, gelegen is in de sterke afwijkingen van den regel van VAN 'T HOFF reeds lang vóór het bereiken der schadelijke temperaturen.

Vóór wij tot de beantwoording der vraag, of deze conclusie van VAN ITERSON voldoende gemotiveerd is, overgaan, moeten wij ons eerst rekenschap geven van de geldigheid van den regel van VAN 'T HOFF op chemisch gebied.

In de eerste plaats moet er op gewezen worden, dat de wet van VAN 'T HOFF alleen mag worden toegepast op homogene systemen. Heeft men te doen met reacties, waarbij vaste en

opgeloste stoffen op elkander inwerken of ook gasvormige stoffen aan de reactie deelnemen, dan is de geldigheid van dezen regel niet verzekerd.

In de tweede plaats is de regel van VAN 'T HOFF niet absoluut in zooverre, dat verandering van den temperatuurcoëfficient bij verandering van temperatuur herhaaldelijk geconstateerd is. Zoo geeft PLOTNIKOW [1]) den temperatuurcoëfficient voor de reactie tusschen aethyleen en broom bij —78° C. als 6.2, een enorm hooge waarde.

TRAUTZ en VOLKMANN [2]) geven voor de verzeeping van aethylacetaat door barytwater de volgende temperatuurcoëfficienten:

$$\frac{10°}{0°} = 1.96, \quad \frac{20°}{10°} = 2.04, \quad \frac{30°}{20°} = 1.90, \quad \frac{40°}{30°} = 1.75,$$

$$\frac{50°}{40°} = 1.60, \quad \frac{60°}{50°} = 1.45.$$

Voor de verzeeping van propylacetaat werden de volgende temperatuurcoëfficienten gevonden:

$$\frac{10°}{0°} = 1.63, \quad \frac{20°}{10°} = 2.00, \quad \frac{30°}{20°} = 1.81, \quad \frac{40°}{30°} = 1.70,$$

$$\frac{50°}{40°} = 1.55, \quad \frac{60°}{50°} = 1.43.$$

Ook COHEN [3]) wijst er op, dat de temperatuurcoëfficient bij een chemische reactie bij verandering van temperatuur in het algemeen aan verandering onderhevig is. Bij hooge temperaturen neemt de temperatuurcoëfficient af, bij lagere stijgt hij.

---

[1]) J. PLOTNIKOW, 1905, blz. 632.
[2]) M. TRAUTZ en K. TH. VOLKMANN, 1908, blz. 68 en 78.
[3]) E. COHEN, 1907, blz. 39.

Wanneer wij ons nu afvragen, wat wij verwachten kunnen bij de toepassing van den regel van VAN 'T HOFF op botanisch gebied, dan volgt uit het tot dusver gezegde tweeërlei.

In de eerste plaats zullen wij bij reacties in het organisme een verandering van den temperatuurcoëfficient bij verandering van temperatuur kunnen aantreffen, zonder dat dit van chemisch standpunt moet aangemerkt worden als eene afwijking van den regel van VAN 'T HOFF.

Bovendien zullen zich bij toepassing van den regel van VAN 'T HOFF op biologisch gebied nog andere afwijkingen kunnen doen gelden, omdat wij hier niet te doen hebben met homogene systemen. Daar komt nog bij, dat slechts zelden met recht een reactie in het levend organisme zoozeer onafhankelijk zal zijn van verdere chemische omzettingen in de cel, dat eene beschouwing van deze ééne reactie alleen niet tot fouten aanleiding zal geven.

Het is dus te verwachten, dat in vele gevallen de wet van VAN 'T HOFF voor de reactiesnelheid op biologisch gebied meer nog dan op chemisch gebied eene benaderingswet zal zijn.

Uitgaande van deze beschouwingen kunnen we nu de bezwaren door VAN ITERSON tegen de theorie van BLACKMAN in het midden gebracht, gemakkelijk uit den weg ruimen.

VAN ITERSON meent op grond der door hem gevonden temperatuurcoëfficienten met den meesten nadruk te kunnen verklaren, dat BLACKMAN's theorie verworpen moet worden. Vergelijken wij deze coëfficienten met de boven aangehaalde door TRAUTZ gevonden waarden, dan zien wij, dat VAN ITERSON vond voor de alcoholgisting: 2.3, 2.0, 1.8 en 1.5, terwijl TRAUTZ voor de verzeeping van aethylacetaat achtereenvolgens vond: 1.96, 2.04, 1.90, 1.75, 1.60, 1.45, zoodat de waarden van VAN ITERSON volstrekt niet zooveel meer afwijken van den regel

van VAN 'T HOFF, dan de op zuiver chemisch gebied gevonden waarden.

Ook afgezien hiervan echter is het feit, dat bij de alcoholgisting, zooals die door VAN ITERSON werd onderzocht, afwijkingen optreden van den regel van VAN 'T HOFF, nog geen reden om de opvatting te verlaten, dat bij de verklaring van reactiesnelheden op botanisch gebied uitgegaan moet worden van de wetten der physische chemie. Deze afwijkingen toch kunnen zeer wel hun ontstaan danken aan de bovengenoemde oorzaak, dat een levend organisme geen homogeen systeem is. Hier hebben wij zelfs het geval, dat een der aan de reactie deelnemende stoffen, de zymase, opgesloten is binnen den celwand der gist en dat dus de reactie alleen kan plaats vinden, nadat eerst de suikeroplossing door den celwand gediffundeerd is, terwijl de gistingsprodukten bovendien voortdurend moeten worden afgevoerd. Waar nu de diffusiesnelheid slechts ongeveer 20% toeneemt per 10° C. temperatuurstijging [1]) en de reactiesnelheid der gisting 150 à 200%, ligt het voor de hand te vermoeden, dat bij hoogere temperaturen de door de diffusie geleverde hoeveelheid actieve stof onvoldoende zal blijken. De diffusie kan hier dus als beperkende factor in den zin van BLACKMAN optreden.

Tenslotte is ook de mogelijkheid niet uitgesloten, dat de in § 26 besproken, eerst met den tijd van verwarming tot uiting komende, gunstige invloed der hoogere temperaturen ook hier een rol speelt. Dan zou ook daardoor een te lage waarde voor de beginsnelheid der gisting na een voorverwarmingstijd 0 veroorzaakt kunnen worden. Zelfs zou ik zeggen, dat de cijfers in de hierboven van VAN ITERSON overgenomen tabel deze opvatting steunen.

---

[1]) Vgl. COHEN, 1907, blz. 126.

Bij zeer hooge temperaturen van 50° C.—54° C, zien wij een logarithmisch verval met den tijd van voorverwarming.

Bij 48° C., 47° C. en 46° C. verdwijnt het logarithmisch karakter van dezen schadelijken invloed, en vinden we, tusschen de na de opeenvolgende tijden van voorverwarming gevonden snelheden ongeveer gelijke verschillen.

Dit is juist wat wij zouden verwachten, wanneer de schadelijke invloed hier door een gunstigen invloed wordt tegengewerkt en bijna in evenwicht gehouden.

Op grond van al deze overwegingen acht ik dus het onderzoek van VAN ITERSON en Mejuffrouw VAN AMSTEL niet bewijzend voor de er uit getrokken conclusie, dat de theorie van BLACKMAN verworpen moet worden.

Het optimum was hier niet verplaatsbaar in die mate, als naar BLACKMAN's theorie verwacht kon worden. Alleen een kleine verschuiving van 25° C. naar 30° C. kon verkregen worden door verlenging van den duur der voorverwarming. Zeker hangt dit samen met het optreden van den gunstigen invloed der hoogere temperaturen als tijdfunctie.

De extrapolatie uit de krommen, die de intensiteit van het proces na opeenvolgende uren van voorverwarming voorstellen, moet volgens BLACKMAN de intensiteit geven, die het proces na een oneindig kleinen tijd van voorverwarming zou hebben en deze waarde moet dezelfde zijn als berekend wordt met behulp van den regel van VAN 'T HOFF, uitgaande van de bij lagere temperaturen gevonden waarden.

Bij het hier onderzochte geval gaf deze extrapolatie waarden aanzienlijk afwijkend van de theoretisch berekende. De verklaring voor deze afwijking moet gezocht worden in het feit, dat BLACKMAN's theorie geen rekening houdt met den eveneens als tijdfunctie aan den dag tredenden gunstigen invloed van hoogere temperaturen. Houdt men wel rekening met dit feit, dan zijn de verkregen resultaten niet in strijd met de opvatting, dat het optimum zijn ontstaan dankt aan de inwerking van secundaire invloeden.

De meening van BLACKMAN, dat het optimum geen primaire algemeen geldende relatie tusschen physiologische processen en de temperatuur uitdrukt, wordt dus door dit onderzoek bevestigd.

De wijze, waarop de praesentatietijd met de temperatuur verandert, toont, dat wij hier te doen hebben met een temperatuurinvloed op een chemisch proces. De perceptie van den zwaartekrachtprikkel door planten is dus gebonden aan een chemisch proces.

§ 29. Samenvatting der resultaten.

Het resultaat van dit onderzoek is, dat de theorie van BLACKMAN, die bij de verklaring van physiologische processen uitgaat van de wetten der physische chemie, van toepassing is op den invloed der temperatuur op den praesentatietijd bij geotropie bij coleoptielen van Avena sativa, mits ook voor den gunstigen invloed der hoogere temperaturen de tijdfactor in rekening gebracht wordt.

De regel van VAN 'T HOFF geldt voor het hier onderzochte geval tusschen 5° C. en 30° C.; de coëfficient voor 10° C. stijging van de temperatuur is 2.6.

Van 0° C. tot 25° C. wordt bij verwarming gedurende één of meer uren op een bepaalde temperatuur dezelfde praesentatietijd gevonden na 1 uur of na meer uren verblijf bij die temperatuur.

Bij 30° C. doet zich zeer duidelijk de invloed van den tijd van voorverwarming gelden. In het 1e uur overweegt een schadelijke invloed, in het 2e en de volgende uren doet zich in afnemende mate een gunstige invloed gelden.

Bij 35° C. en hooger overweegt van het 1e uur af de schadelijke invloed der hooge temperatuur. Deze schadelijke invloed doet zich in de opeenvolgende uren in afnemende mate gelden. Een met den tijd van voorverwarmen optredende gunstige invloed treedt hier niet meer aan den dag.

Bij 37° C. is het gedrag van den praesentatietijd soortgelijk als bij 35° C., alleen is de schadelijke invloed hier veel sterker.

Bij 38° C. is de schadelijke invloed blijvend werkzaam, tenminste zelfs na 24 uur voorverwarmen kon nog geen afname van den schadelijken invloed gevonden worden. Bij 39° C. en 40° C. is dit nog in veel sterkere mate het geval.

LITERATUURLIJST.

J. VAN AMSTEL, zie VAN ITERSON.

H. BACH. Ueber die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Aussenbedingungen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLIV, 1907.

W. L. BALLS. Temperature and Growth. Annals of Botany. Vol. XXII, 1908.

A. H. BLAAUW. Die Perzeption des Lichtes. Recueil des Trav. Botan. Néerlandais, Vol. V, 1909.

F. F. BLACKMAN. Optima and limiting factors. Annals of Botany, Vol. XIX, 1905.

F. F. BLACKMAN. The Manifestations of the Principles of Chemical Mechanics in the Living Plant. Opening address of the Section of Botany of the British Association. Nature, Vol. 78, 1908.

E. COHEN. Vorträge für Aerzte über Physikalische Chemie. 1. Aufl. Leipzig, Engelmann, 1901. 2. Aufl. Leipzig, Engelmann, 1907.

F. CZAPEK. Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. XXVII, 1895.

F. CZAPEK. Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, 1898.

CH. and F. DARWIN. The power of movement in plants. London 1880.

F. DARWIN. The statolith-theory of Geotropism. Proc. of the Royal Society of London. Vol. LXXI, 1903.

E. Duclaux. Traité de Microbiologie. Paris. 1899.

H. Fitting. Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLI, 1905.

P. Fröschel. Untersuchung über die heliotropische Präsentationszeit (I. Mitteilung). Sitz. ber. d. Kais. Akad. der Wiss., Wien, Math.-naturw. Kl., 1. Abt., Bd. CXVII, 1908.

P. Fröschel. Untersuchung über die heliotropische Präsentationszeit (II. Mitteilung). Sitz. ber. d. Kais. Akad. der Wiss., Wien, Math.-naturw. Kl., 1. Abt., Bd. CXVIII, 1909.

G. Haberlandt. Ueber die Statolithenfunktion der Stärkekörner. Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XX, 1902.

G. Haberlandt. Zur Statolithentheorie der Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, 1903.

G. van Iterson Jr. en Mejuffrouw J. van Amstel. Over het temperatuuroptimum van physiologische processen. Versl. v. d. Wis- en Natuurk. afd. v. d. Kon. Akad. van Wetenschappen. 1910.

J. Kuijper. Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen. Recueil des Trav. Botan. Néerlandais. Vol. VII, 1910.

B. Lidforss. Ueber den Geotropismus einiger Frühjahrspflanzen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, 1903.

A. Maillefer. Étude sur le géotropisme. Bull. de la soc. vaudoise des sc. nat., 5e série, Vol. XLV, Juin 1909.

G. L. C. Matthaei. Experimental Researches on Vegetable Assimilation. Phil. Trans. Series B, Vol. 197, 1905.

C. J. Pekelharing zie C. J. Rutten—Pekelharing.

W. Pfeffer. Pflanzenphysiologie II. 1e druk 1881, 2e druk 1904.

J. Plotnikow. Reaktionsgeschwindigkeiten bei tiefen Temperaturen. Zeitschr. für phys. Chemie. Bd. LIII, 1905.

W. Polowzow. Untersuchungen über Reizerscheinungen bei den Pflanzen. Jena, 1909.

Ernst Pringsheim Jr. Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. IX, 1909.

O. Richter. Pflanzenwachstum und Laboratoriumsluft. Ber. d. d. botan. Ges., Bd. XXI, 1903.

O. Richter. Ueber den Einfluss verunreinigter Luft auf Heliotropismus und Geotropismus. Sitz. ber. d. Kais. Akad. der Wiss., Wien, Math.-naturw. Kl., 1. Abt., Bd. CXV, 1906.

O. Richter. Ueber das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLVI, 1909.

C. J. Rutten—Pekelharing. Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes. Recueil des Trav. Botan. Néerlandais. Vol. VII, 1910.

W. Rothert. Ueber Heliotropismus. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. VII, Heft 1, 1894.

J. Sachs. Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. II. 1860.

J. Sachs. Ueber die obere Temperatur-Grenze der Vegetation. Flora, Bd. XLVII, 1864.

J. Sachs. Ueber den Einfluss der Lufttemperatur und des Tageslichts auf die stündlichen und täglichen Aenderungen des Längenwachstums (Streckung) der Internodien. Arb. des bot. Inst. in Würzburg, Bd. I, Heft II, 1872.

A. M. Smith. On the Application of the Theory of Limiting Factors to Measurements and Observations of Growth in Ceylon. Annals of the Royal. Botan. Gardens of Peradeniya, Vol. III, 1906.

A. M. Smith. Respiration of Hydrilla verticillata. Proc. of the Cambridge Phil. Soc., Vol. XIV, 1907.

M. Trautz en K. Th. Volkmann. Der Temperaturkoefficient chemischer Reaktionsgeschwindigkeiten I. Zeitschr. für phys. Chemie, Bd. LXIV, 1908.

H. Vöchting. Ueber den Einfluss niederer Temperatur auf die Sprossrichtung. Ber. d. d. botan. Ges., Bd. XVI, 1898.

INHOUD.

Bladz.

INLEIDING. 1—15

§ 1. NIEUWE BESCHOUWINGEN OVER DEN INVLOED DER TEMPERATUUR OP PHYSIOLOGISCHE PROCESSEN 1

De optimumkromme geanalyseerd. DUCLAUX. COHEN. BLACKMAN. Het begrip reactiesnelheid in de physiologie. De regel van VAN 'T HOFF. Het optimum verschuifbaar met den tijd van waarneming. Beperkende factoren.

Mejuffrouw MATTHAEI, SMITH, BALLS, BLACKMAN, KUIJPER, VAN ITERSON en Mejuffrouw VAN AMSTEL.

§ 2. OUDERE ONDERZOEKINGEN OVER DEN INVLOED DER TEMPERATUUR OP DE GEOTROPIE..... 11

CZAPEK. BACH. HABERLANDT. DARWIN. Psychroklinie. VÖCHTING. LIDFORSS. MAILLEFER.

§ 3. DOEL VAN DIT ONDERZOEK..... 14

Den invloed der temperatuur op de geotropie nagaan met toepassing van BLACKMAN's ideeën. Korte aanduiding der methode.

HOOFDSTUK I. METHODE .....16—66

§ 4. ALGEMEENE BESCHOUWINGEN..... 16

Mogelijke proefvariaties. De verandering van den praesentatietijd gekozen als maatstaf voor

Bladz.

den temperatuurinvloed. Perceptietijd. Praesentatietijd. Reactietijd. Relaxatietijd. Krommingshoek. Tijdstip en duur der inwerking van de verschillende temperaturen. Bespreking van het hiervoor door BACH gegeven schema.

§ 5. BESPREKING DER METHODE IN BIJZONDERHEDEN 33

Wijze van verwarming.

Omvang en begrenzing van het onderzoek.

Aantal proeven en aantal planten ter proef.

Nummering der proeven.

Beschrijving van een proef in bijzonderheden.

§ 6. MATERIAAL 40

Coleoptielen van Avena sativa. Voordeelen en nadeelen van dit materiaal. Het kweeken van het materiaal.

§ 7. TOESTELLEN EN DONKERE KAMER..... 44

De thermostaat. Vereischten. Sluiting. Roerinrichting. Verwarming. Nauwkeurigheid. Luchtverversching. Vochtigheid. As met brug.

De thermoregulateur.

De donkere kamer. Ventilatie. Verwarming. Vochtigheid.

§ 8. FOUTENBRONNEN 51

A. Foutenbronnen gelegen in het materiaal. Individueele variabiliteit. Nutaties. Lengte. Ouderdom. Stand. Voorbehandeling.

B. Foutenbronnen gelegen in de omstandigheden. Zuiverheid der lucht. Temperatuur. Vochtigheid. Belichting bij het waarnemen.

C. Foutenbronnen gelegen in den waarnemer. Persoonlijke fout.

Bladz.

HOOFDSTUK II. Beschrijving der proeven.... 67—128

§ 9. Algemeen overzicht 67

Temperatuur, waarbij bepalingen werden verricht. Wijze van bespreking. Samenstelling der tabellen. Vergelijkbaarheid der proeven.

§ 10. Proeven bij 0° Celsius..... 69

§ 11. Proeven bij 5° Celsius..... 72

§ 12. Proeven bij 10° Celsius..... 73

§ 13. Proeven bij 15° Celsius..... 74

§ 14. Proeven bij 20° Celsius..... 76

§ 15. Proeven bij 25° Celsius..... 78

§ 16. Proeven bij 30° Celsius..... 80

§ 17. Proeven bij 35° Celsius..... 82

§ 18. Proeven bij 37° Celsius..... 84

§ 19. Proeven bij 38° Celsius..... 87

§ 20. Proeven bij 39° Celsius..... 89

§ 21. Proeven bij 40° Celsius..... 90

§ 22. Samenvatting der proeven 91

§ 23. Overzicht en bespreking der reactietijden 94

Wijze van bepalen van den reactietijd.

Tabel der reactietijden.

De invloed der temperatuur op den reactietijd. Czapek en Bach.

De invloed van den prikkelduur op den reactietijd. Czapek en Bach.

Bijlage. Tabellen 98

HOOFDSTUK III. Bespreking der resultaten..129—157

§ 24. Vergelijking der resultaten met die van oudere onderzoekingen 129

De cijfers van Czapek en Bach.

Waarnemingen van Haberlandt en Darwin.

Bladz.

§ 25. De regel van Van 't Hoff 131
De vraag, van welk proces hier de snelheid bepaald is.
Blackman's theorie bevestigd door dit onderzoek.
De temperatuurcoëfficient voor den praesentatietijd.
Bespreking van mogelijke gevolgtrekkingen over den aard van het perceptieproces.

§ 26. Optimum en tijdfactor..... 137
Blackman's opvattingen hierover.
De schadelijke invloed der hoogere temperaturen als tijdfunctie.
De gunstige invloed der hoogere temperaturen als tijdfunctie.

§ 27. Beperkende factoren..... 145
Wat Blackman hieronder verstaat.
De temperatuurkromme van Czapek en de in dit onderzoek gevonden kromme na één uur voorverwarmen van uit dit standpunt beschouwd.
De praesentatietijd bij 0° Celsius.

§ 28. Het onderzoek van Van Iterson en Mejuffrouw Van Amstel 148
Overzicht van dit onderzoek.
Geldigheid van den regel van van 't Hoff op chemisch gebied. Alleen voor homogene systemen. De temperatuurcoëfficient niet constant bij verandering van temperatuur. Benaderend karakter van dergelijke bepalingen op botanisch gebied.

Bladz.

Bezwaren tegen de methode van VAN ITERSON en Mejuffrouw VAN AMSTEL.

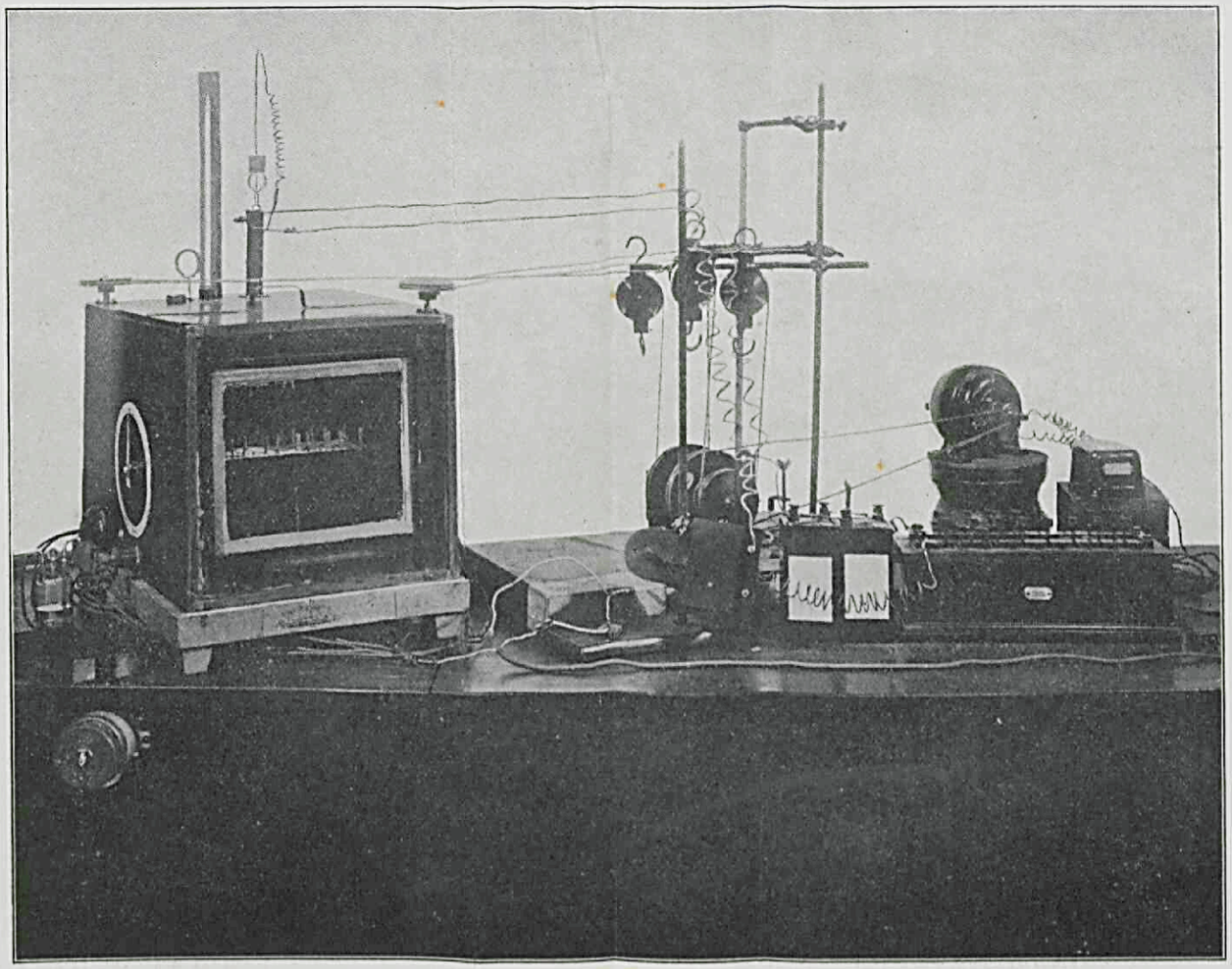
Mogelijk optreden van den gunstigen invloed der temperatuur als tijdfunctie.

§ 29. SAMENVATTING DER RESULTATEN 156

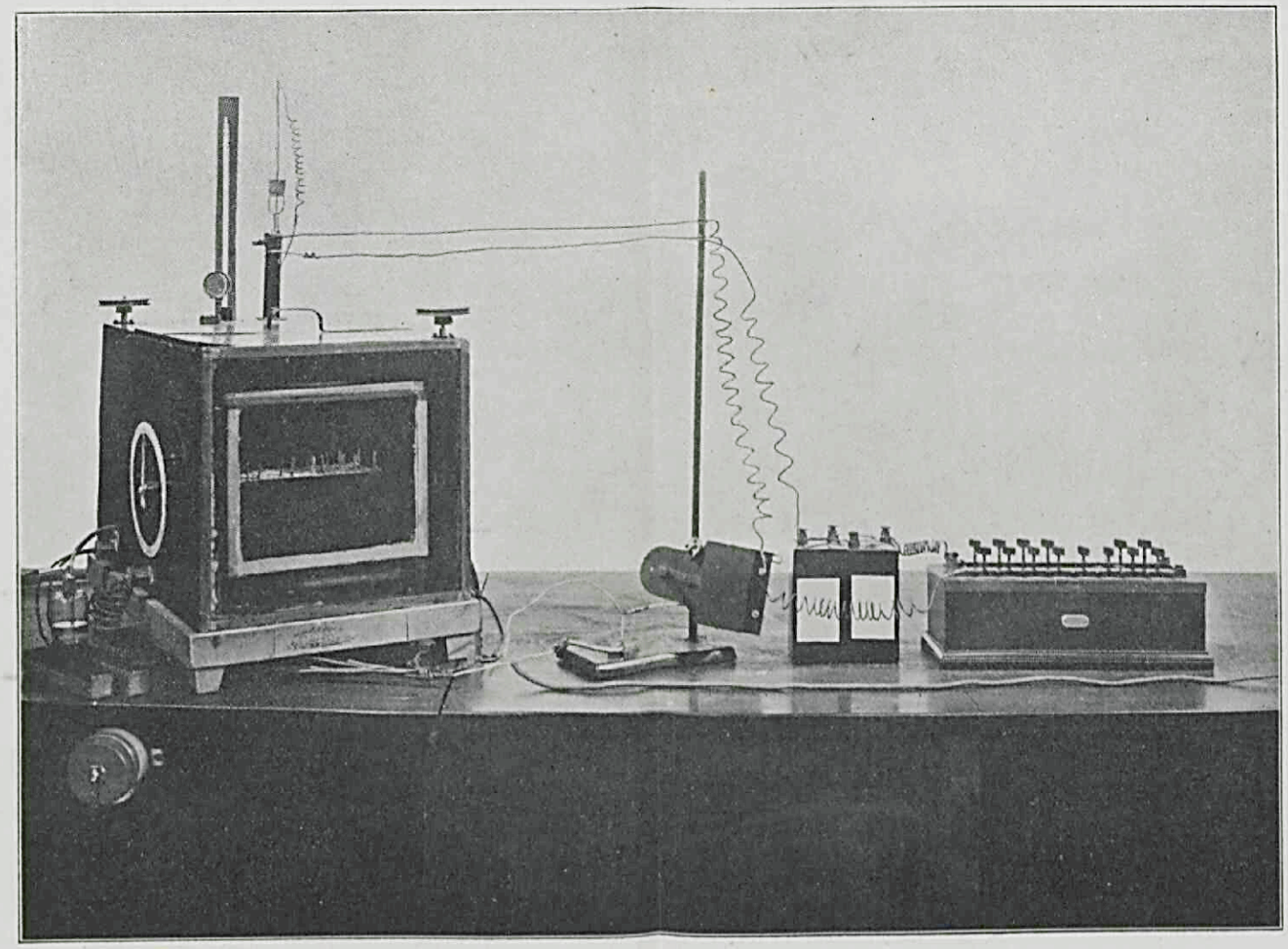
LITERATUURLIJST 159

INHOUD 163

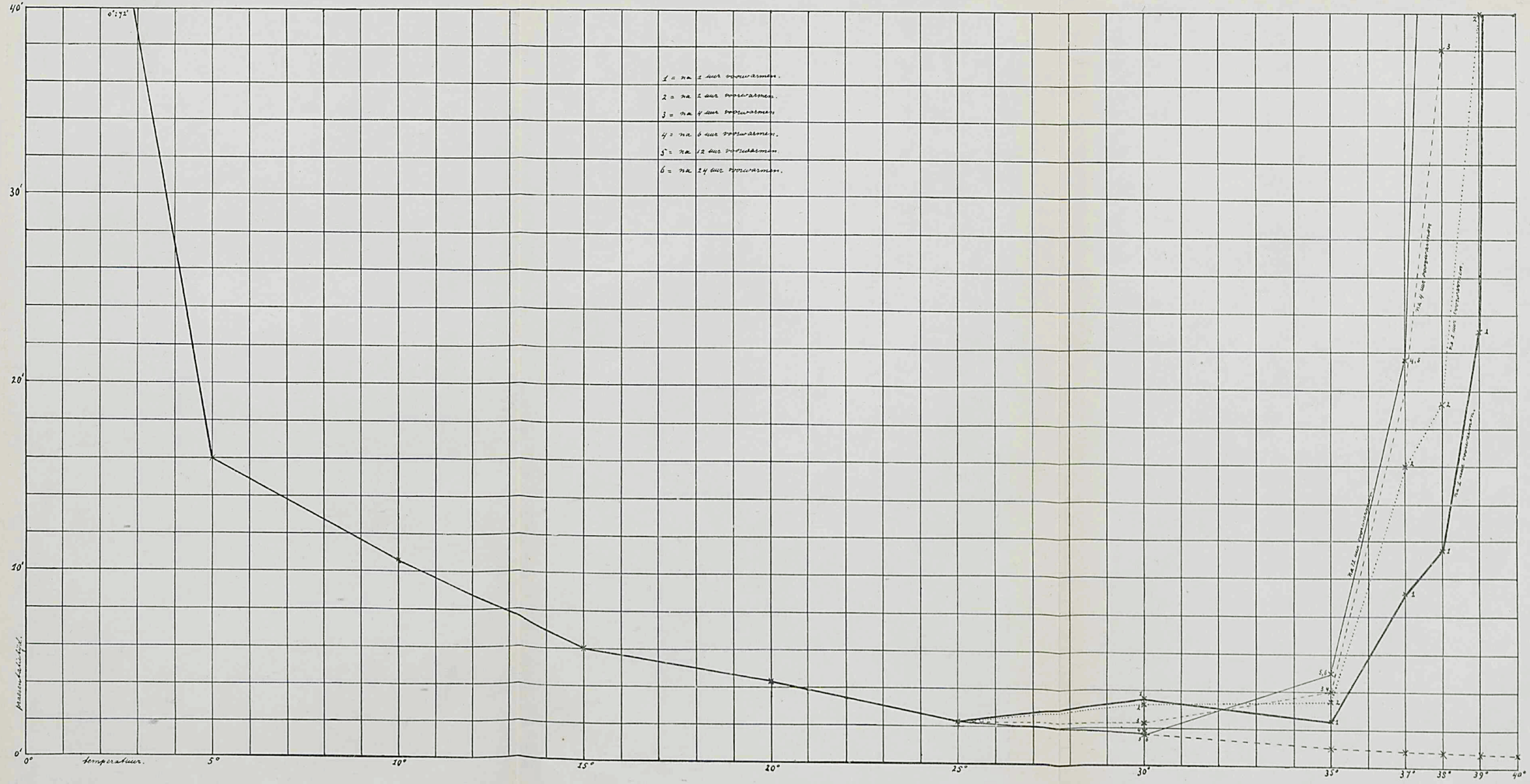
469 944



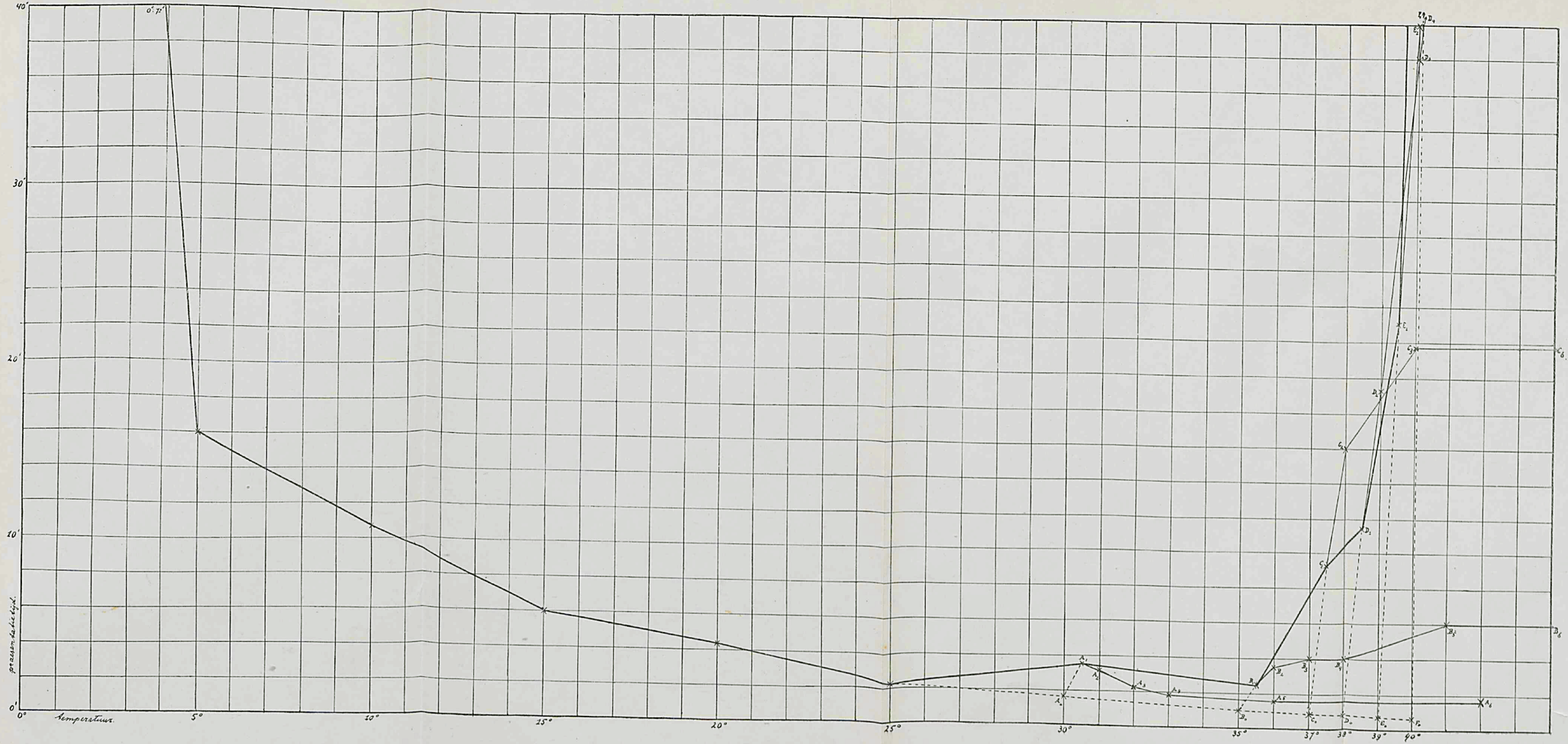
Plaat 1. De thermostaat met roerinrichting.



Plaat 2. De thermostaat zonder roerinrichting.



Plaat 3. De praesentatietijd als functie der temperatuur.
Voor de verklaring, zie § 22, blz. 93.



Plaat 4. De praesentatietijd als functie der temperatuur.
Voor de verklaring zie § 22, blz. 93.