Utrecht University Library
Partner in Science
Universiteit Utrecht

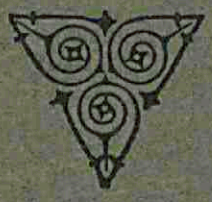
Analyse der fototropische stemmingsverschijnselen

https://hdl.handle.net/1874/273321

A v. 192
192

ANALYSE DER FOTOTROPISCHE STEMMINGSVERSCHIJNSELEN.

H. L. VAN DE SANDE BAKHUYZEN.





ANALYSE DER FOTOTROPISCHE STEMMINGSVERSCHIJNSELEN.

Diss. Utrecht 1920

ANALYSE DER FOTOTROPISCHE STEMMINGSVERSCHIJNSELEN.

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 DR. H. VISSCHER, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER GODGELEERDHEID, VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAT DER UNIVERSITEIT TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER WIS- 'EN NATUURKUNDE TE VERDEDIGEN OP DINSDAG 6 JULI 1920, DES VOORMIDDAGS TE 11 UUR,

DOOR

HENDRIK LEO VAN DE SANDE BAKHUYZEN

GEBOREN TE UTRECHT.

UNIVERSITEITS BIBLIOTHEEK UTRECHT

M. DE WAAL. — 1920. — GRONINGEN

AAN DEE GERHARDS.

Aan het eind van mijn academische studie gekomen, is het mij een aangename taak mijn dank te betuigen aan U, Hooggeleerde Heeren, Hoogleeraren van de Wis- en Natuurkundige faculteit der Utrechtsche Hoogeschool, die tot mijn wetenschappelijke ontwikkeling hebben bijgedragen.

U Hooggeleerde WENT, Hooggeachte Promotor ben ik zeer erkentelijk. Door Uw onderwijs hebt Gij mij geleerd, hoe de meeningen over een onderwerp steeds veranderen, en hoe men om verder te komen, nooit angstvallig aan vroegere meeningen moet vasthouden. Ten zeerste dank ik U voor Uw belangstelling en vriendschap, die Gij mij steeds betoond hebt.

Een aangename herinnering zal ik steeds behouden aan den tijd, dien ik onder Uw leiding, Hooggeleerde JORDAN, heb doorgebracht. Door Uw interessante colleges hebt Gij bij mij groote belangstelling gewekt voor Uw vak.

Zeer dank ik U, Hooggeleerde Heeren NIERSTRASZ, PULLE, WICHMANN en VAN ROMBURGH voor het aandeel, dat Gij gehad hebt in mijn wetenschappelijke vorming.

Bijzonder stel ik op prijs, Hooggeleerde ORNSTEIN, de hulp, die Gij mij verleendet bij de bewerking van verschillende wiskundige berekeningen. Ik dank U voor de bereidwilligheid, waarmee Gij mij van raad gediend hebt.

§ 1. INLEIDING.

Men kan in de langzame ontwikkeling, die het vraagstuk der fototropie in de laatste tien jaren heeft ondergaan, eenige tijdstippen vastleggen, die hierop een kritieken invloed gehad hebben. Voor 1909 dacht men, dat de fototropische reactie van de plant alleen afhankelijk was van de lichtsterkte, waarmee men deze eenzijdig belichtte. Men zag, dat de sterkte en de snelheid der reactie afhingen van de intensiteit en onderzocht daarom den invloed van verschillende intensiteiten op de fototropische krommingsverschijnselen; de minimum lichtsterkte, die een nog juist zichtbare kromming gaf, noemde men intensiteitsdrempel.

Nu hebben in 1909 BLAAUW en FRÖSCHEL gevonden, dat niet de lichtsterkte, doch de lichtenergie, het product van intensiteit en belichtingstijd, den doorslag gaf. Zij vonden, dat, om een nog juist zichtbare kromming te geven, de plant met iedere willekeurige intensiteit kon worden belicht, mits men den belichtingstijd in omgekeerde verhouding met deze liet veranderen. Zoo kwam men er toe, den intensiteitsdrempel te verwerpen, en een energiedrempel aan te nemen; deze ligt bij coleoptielen van Avena bij ongeveer 20 M. K. S. Doch niet alleen voor het optreden van de positieve drempelkromming geldt de regel, dat het product $i \times t$ een constante is, ook de drempelwaarde voor de negatieve kromming is gebonden aan een bepaalde energie, mits deze in betrekkelijk korten tijd wordt toegediend. Zoo geeft BLAAUW als drempelwaarde voor de negatieve kromming bij Phycomyces ongeveer 100.000 M. K. S. op; bij Avena werden door hem geen negatieve krommingen gevonden. De oorzaak hiervan is echter, dat BLAAUW deze bij een veel te hooge energie verwachtte, zooals later door CLARK en ARISZ is aangetoond.

Onze kennis van het verband tusschen lichtenergie en kromming werd aanmerkelijk uitgebreid door ARISZ, die vond, dat ook de krommingssterkte een functie is van de energie. Hierbij nam de drempelkromming met de daarbij behoorende drempelwaarde geen extreme plaats in de reeks

der krommingssterkten in, doch het bleek, dat dit tamelijk willekeurig gekozen grootheden waren. Ook beneden 20 M.K.S. werden door ARISZ krommingen gevonden, men moet alleen nauwkeuriger waarnemen om deze te zien. Hiermee verloor de drempelwaarde haar theoretische beteekenis en werd zij teruggebracht tot een energie, die een gemakkelijk zichtbare kromming geeft, waarbij men zich steeds bewust moet zijn, dat de grootte van de drempelwaarde slechts afhangt van de nauwkeurigheid van den waarnemer; zij heeft dus alleen practische beteekenis.

Deze onderzoekingen hadden ons echter niet nader tot het wezen van de fototropie gebracht. Er waren zeer veel theoriën opgebouwd, om de fototropische verschijnselen te verklaren, echter geen enkele van deze was in staat, om een bevredigende oplossing te geven. De eerste, die in deze richting een ernstige poging deed, was DE CANDOLLE in 1832. Hij bracht de fototropische kromming in verband met het verschijnsel, dat de plantendeelen in het donker sneller groeien dan in het licht. Wanneer de plant nu eenzijdig belicht wordt, zou de achterkant „geëtioleerd" worden en sneller gaan groeien dan de voorkant; het gevolg hiervan moet zich uiten in een kromming naar de lichtbron.

Tegen deze theorie zijn van verschillende zijden, o. a. door SACHS, bezwaren geopperd. Ten eerste konden de negatief fototropische krommingen van wortels e. d. hiermee niet verklaard worden, daar deze, evenals positief fototropische stengels, in het donker sneller groeiden en men dus juist een kromming naar de lichtbron toe zou verwachten. Bij Phycomyces verder kon er geen sprake van zijn, dat de achterkant zwakker belicht werd dan de voorkant, daar de sporangiëndragers geheel doorzichtig zijn. Tenslotte was het in het geheel niet te begrijpen, waarom eenzelfde orgaan bij lage intensiteiten positief, bij hooge negatief zou reageeren. Deze feiten brachten SACHS er toe om aan te nemen, dat de kromming niet tot stand komt door ongelijke belichting aan voor- en achterkant, doch afhangt van de richting „in welcher der Lichtstrahl die Pflanzensubstanz durchsetzt". Nu is eigenlijk nooit een werkelijk bewijs voor deze theorie gegeven, d. w. z. alle argumenten, die als bewijs werden aangevoerd, konden op eenvoudige wijze verklaard worden, zonder dat men de richting van de lichtstraal in de plant als oorzaak van de krommingsrichting behoefde aan te nemen.

Tegen deze theorie van SACHS zijn de meeste onderzoekers in dien tijd opgekomen en men kwam terug tot de opinie, dat de kromming tot stand kwam door verschil in belichting aan voor- en achterkant. Nu kende men wel den invloed, die een langdurige alzijdige belichting had, doch men dacht, dat de groei niet veranderd werd door een belichting van korten duur, zooals PFEFFER (Pflanzenphysiologie II, p. 109) samenvat: „Es scheint durch einen plötzlichen Beleuchtungswechsel der Regel nach keine auffällige transitorische Reaction veranlasst zu werden." Daarom dacht men, dat het mogelijk was, „dass der tropistische Effect nicht ohne weiteres nach den Erfolgen bemessbar ist, die ein Agens bei allseitig gleicher (diffuser) Einwirkung hervorruft, dass vielmehr die einseitige Angriffsweise besondere tropistische und anderweitige Auslösungen und Reactionen veranlassen kann"; verder dat: „die Wachstumstätigkeit durch die einseitige Reizung ... erheblich modificiert wird". (PFEFFER II, p. 632). De ongelijke belichting aan voor- en achterkant kan hierbij bewerkstelligd worden door een eenzijdige belichting of door de plant tusschen twee lichtbronnen in te zetten, zóó, dat de eene kant sterker belicht wordt dan de andere. Het verschil in belichting zou hierbij dan als specifieke prikkel werken en deze zou gepercipieerd worden als een fototropische prikkelingstoestand (phototropische Erregung); deze zou een bijzonder mechanisme in werking stellen, waardoor een ongelijke groei aan voor- en achterkant optrad, die het middel was, waardoor de plant zich kon instellen op de lichtrichting.

Dit alles moest veranderen, toen BLAAUW [1]) in 1914 en VOGT [2]) in 1915 hun onderzoekingen over den invloed van een alzijdige belichting op den lengtegroei publiceerden. Dit is de tweede groote stap, die ons zeer dicht bij het doel, de verklaring der fototropie, gebracht heeft. Deze onderzoekingen verschillen in twee belangrijke punten van de vroegere, die in deze richting uitgevoerd waren. Ten eerste werden de waarnemingen gedaan met een horizontaalmicroscoop, die het mogelijk maakte, den groei in tijdintervallen van 3—5 min. te meten; de eerste waarneming viel

---

[1]) A. H. BLAAUW. Licht und Wachstum. I. Zeitschr. f. Bot. 1914.

[2]) E. VOGT. Uber den Einflusz des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa. Zeitschr. f. Bot. 1915.

direct na de belichting, waardoor alle veranderingen, die er plaats grepen, nauwkeurig waargenomen konden worden. Een tweede verschil met vroeger was, dat men niet den invloed van een bepaalde lichtintensiteit bestudeerde, waarmee doorbelicht werd, doch dat men een bepaalde energie toediende; hiertoe kwam men juist door de nieuwe gezichtspunten, die BLAAUW en FRÖSCHEL op het gebied der fototropie geopend hadden.

BLAAUW en VOGT vonden nu, dat reeds eenige minuten na het begin der belichting de groeisnelheid veranderingen onderging.

Hierbij kan de geheele „Photogroeireactie" als nawerking optreden. Dit stemt dus volkomen overeen met dat, wat reeds in de fototropie gevonden was, nl. dat de kromming kon optreden als nawerking van een eenzijdige belichting. BLAAUW vond als reactietijd bij Phycomyces ± 3 min., bij VOGT is dit niet precies te zeggen, daarvoor schommelen zijn getallen te veel. De fotogroeireactie wordt dus evenzoo „geïnduceerd" als de fototropische kromming.

Nu blijkt het, dat de soort van fotogroeireactie bij verschillende planten niet dezelfde is, bij Phycomyces is het een vermeerdering van groeisnelheid, die op den voet gevolgd wordt door een vermindering hiervan; bij Helianthus en Avena is de volgorde precies omgekeerd.

Waar nu VOGT niet ingaat op de theoretische waarde van zijn resultaten, legt BLAAUW zijn fotogroeireactie ten grondslag aan de verschijnselen, die we bij de fototropie waarnemen. BLAAUW verdedigt hierbij de oude theorie van DE CANDOLLE en vat dus de eenzijdige belichting op als een bijzonder geval van de alzijdige. Een alzijdige belichting geeft een alzijdig gelijke fotogroeireactie, een eenzijdige belichting zal alleen hierin verschillen, dat ze een ongelijke fotogroeireactie geeft aan voor- en achterkant. Hierbij oefent niet het lichtverschil, maar het licht zelf, als energie, een invloed uit op den lengtegroei van elke cel; doch daar de voorkant anders belicht wordt dan de achterkant, zullen beide ongelijke groeiveranderingen vertoonen. Het gevolg van deze ongelijke groeiveranderingen aan voor- en achterkant zal zijn, dat er een kromming optreedt naar de lichtbron toe of daarvan af. Dit is de fototropische kromming.

In tegenstelling met de theorie der specifieke „phototropische Erregung", die de plant als een onverbreekbaar

geheel, als één organisme, laat reageeren, kunnen volgens de theorie van DE CANDOLLE en BLAAUW de afzonderlijke lengtestrooken, resp. voor- en achterkant, onafhankelijk van elkaar reageeren. BLAAUW kent hierbij aan den achterkant een even belangrijke rol toe als aan den voorkant. Dit uiterst gewichtige punt, nl. dat de achterkant bij eenzijdige belichting ook licht ontvangt, is door de meeste vroegere onderzoekers geheel verwaarloosd.

Het bezwaar, dat men niet den invloed van een kortdurende alzijdige belichting kende, terwijl men wel wist, dat een kortdurende eenzijdige belichting in staat was als nawerking een fototropische kromming te geven, is dus vervallen sinds wij de fotogroeireactie hebben leeren kennen. Het verschijnsel der nawerking, de fototropische inductie, vindt haar analogon in het feit, dat ook de fotogroeireactie geïnduceerd wordt, als nawerking kan optreden. De specifieke werking van eenzijdig licht (lichtrichting of lichtverschil) vervalt hiermee. De fototropie is daardoor uit haar isolement verlost en toegankelijk geworden voor dieper en nauwkeuriger analyse; ze staat dan ook niet meer op zich zelf, doch is door de beschouwingen van BLAAUW een onderdeel geworden van het hoofdstuk, dat den invloed van het licht op den lengtegroei behandelt.

Het tweede bezwaar, dat ingebracht is tegen de „mechanische theorie" van DE CANDOLLE, is het feit, dat de negatieve fototropie van lucht- en grondwortels er niet door verklaard zouden kunnen worden. Ik wil hierop echter niet verder ingaan en verwijs alleen naar de uiteenzettingen van BLAAUW [1]). Hierbij sluit zich nauw aan het bezwaar, dat er bij Phycomyces geen lichtverschil tusschen voor- en achterkant zou bestaan. Ook hier verwijs ik naar de verhandelingen van BLAAUW (L. u. W. I en III).

Een derde bezwaar had men leeren kennen, en dit heeft wel het meeste hoofdbrekens gekost, toen door N. J. C. MÜLLER, OLTMANNS e. a. gevonden werd, dat eenzelfde orgaan nu eens positief, dan weer negatief fototropisch kon reageeren, al naar gelang van de lichtintensiteit (sinds 1909 al naar gelang van de lichtenergie). Ook dit punt is door BLAAUW behandeld en bij Phycomyces voldoende opge-

---

[1]) A. H. BLAAUW. Licht und Wachstum. III. Meded. van de Landbouwhoogeschool. Deel XV no. 1, 1918.

helderd (L. u. W. III), door de eenzijdige belichting als bijzonder geval van de alzijdige te beschouwen.

Door de onderzoekingen en beschouwingen van BLAAUW is de fototropie een kwestie geworden van fotogroeireacties. De begrippen van fototropische „prikkelingstoestand" (Erregung, Excitatie), „gevoeligheid" en „stemming" worden hierdoor overgebracht naar het gebied der fotogroeireacties. Het begrip „Wachstumsempfindlichkeit" wordt door BLAAUW weliswaar genoemd, doch is verder nog niet uitgewerkt. Nu is de „gevoeligheid", „stemming" voor lichtprikkels door de meeste onderzoekers, ook door BLAAUW, opgevat als een perceptieproces; alleen ARISZ, die het stemmingsproces bij Avena uitvoerig onderzocht heeft, komt tot andere conclusies en brengt deze verschijnselen terug tot reactieprocessen. Door de uiteenzettingen van ARISZ kregen de verschijnselen, die zich voordeden bij tweezijdige belichting en eenzijdige belichting, voorafgegaan door een alzijdige, een zeer eenvoudige verklaring en konden verklaard worden als een combinatie van elkaar tegenwerkende reactieprocessen. Deze primaire reactieprocessen waren voor ARISZ echter van fototropischen aard. Sinds we nu door BLAAUW en VOGT de fotogroeireactie hebben leeren kennen als de primaire reactie, ligt het voor de hand de verklaringen van ARISZ om te gaan werken, waarbij de stemmingsverschijnselen verklaard worden als een combinatie van fotogroeireacties, die elkaar tegenwerken. Dit is nu gedaan in dit geschrift, waarin dus aansluiting gezocht is tusschen de inzichten van ARISZ en die van BLAAUW.

Daar nu de fototropische- en stemmingsverschijnselen het uitvoerigst bij Avena sativa onderzocht zijn, en daar VOGT en SIERP hier tevens een fotogroeireactie gevonden hebben, heb ik vanuit bovengenoemd standpunt de feiten, die ik in de literatuur over Avena kon verzamelen, trachten te analyseeren. Hierbij heb ik voornamelijk gebruik gemaakt van de publicaties van PRINGSHEIM [1]), CLARK [2]) en ARISZ [3]).

Geheel in overeenstemming met ARISZ is hier nergens

---

1) E. PRINGSHEIM. Studiën zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit. Cohn's Beitr. IX 1909.

2) O. L. CLARK. Uber negativen Phototropismus bei Avena sativa. Zeitschr. f. Bot. 1913.

3) W. H. ARISZ. Onderzoekingen over Fototropie. Diss. Utrecht 1914 en Rec. des travaux bot. néerl. vol. XII. 1915. Ik citeer steeds uit zijn dissertatie.

een verandering van het perceptievermogen aangenomen. Het begrip „perceptie" heb ik zooveel mogelijk vermeden, omdat al deze kwesties kunnen besproken worden zonder de een of andere theorie op te stellen over den aard der perceptie. Dienovereenkomstig zullen we dan ook niet eerst de middelen bespreken, waardoor de fotogroeireactie tot stand komt (fotochemische processen, vernietiging van lichtgevoelige deeltjes, die veranderingen van groeisnelheid in het leven roept enz.), maar in de eerste plaats het primaire effect van de fotogroeireactie. Slechts op deze wijze is het secundaire effect van de fotogroeireactie nl. de fototropische kromming te begrijpen. Daarna zullen we het verloop van de fotogroeireactie, die zich uit in een verandering van groeisnelheid, bespreken; hiermee hangt ten nauwste samen het verloop van de fototropische kromming. Pas, wanneer deze vraagstukken voldoende opgehelderd zijn, mogen we nog een stap teruggaan en spreken over de oorzaak van de fotogroeireactie en de processen, die tusschen prikkel en reactie ingeschakeld zijn. Eerst hier komen we op het gebied der perceptie.

In de eerste plaats zullen we nu na een beschouwing van de fotogroeireactie, de eenzijdige belichting, de tweezijdige, en de eenzijdige, voorafgegaan door een alzijdige, behandelen; de verschijnselen, die zich hierbij voordoen, laten zich op eenvoudige wijze verklaren. De eenzijdige belichting, gevolgd door een alzijdige, en twee opeenvolgende belichtingen van tegenovergestelden kant vertoonen complicaties, die eerst in § 21 zullen besproken worden.

Het getallenmateriaal, dat mij ten dienste stond, heb ik zoo schematisch mogelijk behandeld. Men moet dus niet te veel waarde hechten aan de absolute cijfers, ook al omdat in sommige gevallen het feitenmateriaal zelf niet volledig en volkomen betrouwbaar is. Ik wil hier dan ook slechts een analytische methode aangeven, die men toe kan passen op verschillende, schijnbaar tegenstrijdige verschijnselen, waardoor deze een verklaring vinden; deze methode heeft echter tevens heuristische waarde.

De beschouwingen in dit geschrift zijn mutatis mutandis ook toe te passen op de fototropische- en stemmingsverschijnselen van andere planten.

HOOFDSTUK I.

DE FOTOGROEIREACTIE.

§ 2. DE FOTOGROEIREACTIE BIJ PHYCOMYCES, HELIANTHUS EN SINAPIS.

Door BLAAUW zijn in de laatste jaren bij verschillende planten fotogroeireacties beschreven, waarbij hij zijn objecten steeds vierzijdig met horizontaal invallend licht belichtte. Bij sporangiëndragers van Phycomyces uit deze reactie zich juist omgekeerd als bij de andere tot dusver bekende fotogroeireacties; er treedt eerst een vermeerdering van groeisnelheid op, die later overgaat in een vermindering hiervan. BLAAUW wijst er hier op, dat bij een eenzijdige belichting de grootste lichtsterkte op het midden van den achterkant geconcentreerd is; daar nu het midden sterker meewerkt om de kromming tot stand te doen komen dan de zijkanten, is, hoewel de absolute hoeveelheden licht aan den geheelen voorkant en achterkant gelijk zijn (afgezien van het geringe lichtverlies = absorptie in de cel), de belichting ten gunste van den achterkant verschoven.

Wanneer de groeiversnelling (= meerdere groei), waargenomen na zekeren tijd, nu toeneemt met stijgende energie, zal het middenstuk van den achterkant sterker versneld, dus langer, worden dan dat van den voorkant en moet er dientengevolge een positieve kromming optreden. De groeivertraging, die op de groeiversnelling volgt, zou dan de „antireactie" voorstellen, die bij alzijdige belichting met hooger energie het effect van de groeiversnelling tegenwerkt en ten slotte overtreft, terwijl deze bij eenzijdige belichting de positieve kromming bij hoogere energie tegenwerkt, dan opheft en tenslotte negatieve krommingen doet ontstaan. BLAAUW heeft nu berekend hoeveel de sporangiëndragers door de belichting in de groeiversnellingsperiode meer gegroeid waren, dan wanneer ze in het donker waren blijven

groeien; hij vond, dat het groeisurplus bij belichting met toenemende energie toenam van $4 \times 1/4$ M. K. S. tot 4×210 M. K. S. Ik geef hier de cijfers van BLAAUW weer (L. u. W. I. p. 685).

$4 \times 1/4$	4×1	4×4	4×30	4×210 M. K. S.
0.89	1.62	2.52	5.37	9.81 groeisurplus uitgedrukt in groeiminuten [1]).

Men ziet hieruit, dat de grootte van het groeisurplus toeneemt met de energie, evenwel niet rechtlijnig. Bij eenzijdige belichting binnen deze grenzen moeten er dus positieve krommingen optreden. Ook de maximum groeisnelheid, die bereikt wordt, uitgedrukt in procenten ten opzichte van den groei in het donker, komt hooger te liggen met stijgende energie. Boven 4×210 M. K. S. neemt het surplus weer eenigszins af en treedt de groeivertragingsperiode sterker op den voorgrond.

In Licht und Wachstum III heeft BLAAUW dit nog nader uitgewerkt voor doorbelichting, waarbij hij het effect van de fotogroeireactie na verschillenden tijd berekende.

Groeisurplus (of deficit) in groeiminuten bij doorbelichting met verschillende intensiteiten (L. u. W. III. p. 118).

	na 15 min.	na 30 min.	na 1 uur.	na 2 uur.
$4 \times 1/8$ M. K. .	+1.7	—0.1	—0.4	— 0.1
4×1 M. K. . .	+2.3	+1.0	+0.7	+ 2.9
4×8 M. K. . .	+3.2	+2.9	+4.0	+ 9.6
4×64 M. K. . .	+4.2	+5.5	+6.5	+15.2
4×4000 M. K. .	+2.5	+4.2	—0.2	—16.4

Men ziet hieruit, dat de groeiversnelling van $4 \times 1/8$ M. K. tot 4×64 M. K. steeds toeneemt met stijgende intensiteit, hoewel niet rechtlijnig; deze is echter bij doorbelichting met 4×4000 M. K. na 15 en 30 min. aanzienlijk verminderd en na 1 uur zelfs overgegaan in een groeideficit. BLAAUW zegt dan „Obwohl ich nur eine hohe Intensität geprüft habe, so lehren die Zahlen schon unabweisbar, dass in sehr inten-

[1]) BLAAUW verstaat hieronder de gemiddelde groeisnelheid in μ's per minuut in het donker voor de proef.

siven Bestrahlungen negative Krümmungen hervortreten müssen. Und das ist gerade was wir vom Phototropismus dieser Phycomyces-zelle kennen" (L. u. W. III. p. 119). Ik wil er hier echter op wijzen, dat voor het optreden van een negatieve kromming geen groeideficit, dat met stijgende intensiteit toeneemt, vereischt wordt, doch dat deze ook reeds kan optreden als het groeisurplus afneemt met toenemende lichtsterkte. Ook de maximumgroeisnelheid, die bereikt wordt, neemt toe tot 4×64 M. K. en is bij 4×4000 M. K. S. weer afgenomen.

Bij een kortdurende 4-zijdige belichting van hypocotylen van Helianthus globosus [1]) treedt er eerst een vermindering van groeisnelheid op, die ongeveer na 60—80 min. overgaat in een zwakke vermeerdering hiervan; deze fotogroeireactie is dus omgekeerd aan die van Phycomyces en beter te vergelijken met die van Avena, zooals Vogt en Sierp deze vonden. Ook bij Helianthus neemt het effect van de fotogroeireactie, hier bestaande in een groeideficit, toe met stijgende energie, terwijl ook de minimumgroeisnelheid lager komt te liggen. Hoewel hier de grootte van het deficit toeneemt van 4×4 M. K. S. tot $4 \times 1.050.000$ M. K. S. (L. u. W. II schema's p. 498) treedt er reeds zeer spoedig een „antireactie" op, die maakt, dat er in de groeivertragingsperiode twee minima ontstaan. Bij eenzijdige belichting met een lichtenergie binnen deze grenzen moet er dus een positieve kromming optreden, daar het groeideficit, hoewel niet rechtlijnig, toeneemt met stijgende energie en de voorkant sterker belicht wordt dan de achterkant. Wat de vermeerdering van groeisnelheid aangaat, die op de vermindering hiervan volgt, is het sterk te betwijfelen, of deze identiek is met de boven besproken antireactie, die de groeivertraging zelf tegenwerkt en 2 minima doet ontstaan; wel is deze te vergelijken met de gelijksoortige vermeerdering van groeisnelheid bij Avena, die insgelijks volgt op de vermindering hiervan; wij zullen hierop in § 17 terugkomen. Ook bij doorbelichting neemt de groeivertraging toe met stijgende intensiteit, hier moeten dus theoretisch eveneens positieve krommingen optreden. Dit kon Blaauw nu experimenteel toetsen en zelfs stemde de grootte van de kromming, die berekend was uit de fotogroeireactie, voldoende overeen met de in de proef gevondene.

---

1) A. H. Blaauw, Licht und Wachstum. II. Zeitschr. f. Bot. 1915.

Ook bij wortels van Lepidium en Sinapis (L. u. W. III) vond BLAAUW een fotogroeireactie, die echter alleen duidelijk was bij doorbelichting; deze uit zich in een vermindering van groeisnelheid. Hij bepaalde bij eenige intensiteiten het groeideficit na 2 uur en vond, dat dit steeg met toenemende intensiteit; ook hier is echter de toename niet rechtlijnig.

Groeideficit na 2 uur in groeiminuten bij doorbelichting met verschillende intensiteiten

8 M. K.	64 M. K.	1500 M. K.	intensiteit
zeer gering	8.8	24	groeideficit

Bij eenzijdige belichting zou nu het midden van den achterkant aan den top sterker belicht worden dan het midden van den voorkant; hierdoor is de belichting weer, evenals bij Phycomyces, ten gunste van den achterkant verschoven. Daar er hier echter een groeideficit ontstaat, dat toeneemt met stijgende intensiteit, moet er een negatieve kromming optreden, wat met de waarnemingen overeenkomt.

---

§ 3. DE FOTOGROEIREACTIE BIJ AVENA SATIVA.

De fotogroeireactie bij Avena is door VOGT [1]) en SIERP [2]) onderzocht. In mijn voorloopige mededeeling [3]) van dit geschrift heb ik echter alleen de publicatie van VOGT kunnen behandelen, daar het stuk van SIERP eerst later verschenen is. Zooals VOGT de fotogroeireacties beschreven heeft, bieden deze verschillende moeilijkheden, indien men ze als basis wil gebruiken voor de fototropische verschijnselen. Deze bezwaren vervallen echter geheel, indien men de fotogroeireacties beschouwt, zooals SIERP die gevonden heeft. Wij zullen evenwel toch eerst de resultaten van VOGT bespreken, waaraan we dan die van SIERP laten aansluiten.

VOGT heeft coleoptielen van Avena verticaal van boven bestraald met licht van verschillende sterkte, terwijl de belichtingstijd varieert tusschen 1 minuut en eenige uren. Door deze opstelling staat er echter een minimaal oppervlak

---

[1]) VOGT l.c.

[2]) H. SIERP. Uber den Einflusz geringer Lichtmengen auf die Zuwachsbewegungen der Koleoptile von Avena sativa. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1919 Bd. 37, p. 123.

[3]) Fotogroeireactie en lichtstemming bij Avena sativa. Zittingsversl. Kon. Akad. v. Wetenschappen. Amsterdam, Mei 1919.

van de plant aan de bestraling bloot; de hoeveelheid licht, die door de plant geabsorbeerd wordt, zal dus veel geringer zijn dan wanneer het licht horizontaal inviel. Daar nu de reactie bepaald wordt door de hoeveelheid geabsorbeerd licht, moeten we de intensiteitsgetallen van VOGT door een bepaalden, coëfficient deelen, indien we ze vergelijken willen met horizontaal invallend licht. Het is echter zeer lastig zuiver theoretisch te bepalen, hoe groot deze coëfficient moet zijn, immers de uiterste top ontvangt de volle lichtsterkte, terwijl de lager gelegen zones op deze wijze veel minder licht ontvangen dan de hooger gelegen zones. De planten werden voor de proef gebruikt tegen den tijd, dat ze ongeveer het maximum van de groote periode bereikt hadden en de groei 40—80 μ per 3 min. was; nadat de groeisnelheid ongeveer constant geworden is, wordt de belichting begonnen. VOGT geeft dan tabellen, waarin de groeisnelheid per 3 min. voor en na de belichting is opgenomen. Er trad nu eenige minuten na het begin der belichting een vermindering van groeisnelheid op, die tusschen 21 en 27 min. tot een minimum voerde, waarna de groeisnelheid weer steeg, tusschen 30 en 40 min. de vroegere waarde passeerde, zoodat er nu een vermeerdering van groeisnelheid optrad, die haar maximum tusschen 30 en 50 min. bereikte, waarna ze weer daalde en in de meeste gevallen na $\pm$ 60 min. de oorspronkelijke waarde weer bereikte. Daarna traden er nog langen tijd schommelingen van de groeisnelheid met nog sterke minima en maxima op. Ik heb nu uit de tabellen van VOGT berekend, hoeveel μ's de planten gedurende de eerste vertragingsperiode minder gegroeid zijn, dan wanneer ze in het donker waren blijven doorgroeien; het groeideficit, door de belichting teweeggebracht, zullen we in het vervolg *groeivertraging* noemen. Hierbij moest ik een selectie van het getallenmateriaal uitoefenen, waarbij er vooral rekening mee werd gehouden of de plant voor de belichting een constante groeisnelheid had; deze bepaalde ik als gemiddelde van 6—8 waarnemingen (18—24 minuten); indien deze niet voldoende constant was, heb ik die proef niet gebruikt. Verder heb ik ook geen rekening gehouden met de geringe groeiversnelling, die in sommige gevallen de vertraging voorafgaat, daar deze bij eenzelfde hoeveelheid licht bij de eene plant wel, bij de andere niet voorkomt; ook SIERP betwijfelt of deze wel door de belichting ontstaat, daar ze

niet geregeld optreedt. Evenmin heb ik de belichting met hooge intensiteiten gebruikt, daar deze een sterk primaire vermeerdering van groeisnelheid bezitten en VOGT het vermoeden uitspreekt, dat dit wellicht te wijten is aan temperatuursverandering, waardoor de lucht in het coleoptiel uitzet. Tenslotte zijn er eenige planten, waarvan hij grafische voorstelling duidelijk het abnormale blijkt (bv. Tabel 8 no. 5, ook no. 12 waar het minimum reeds op 15 min. ligt en op 18 min. de oorspronkelijke groeisnelheid is wordt gepasseerd); ook deze proeven heb ik niet gebruikt. De tijd, die er verloopt tusschen het begin der belichting en het begin der groeivertraging, wisselt in de verschillende gevallen tusschen minder dan 3 min. en 15 min.; het minimum is echter zeer constant bij eenzelfde lichthoeveelheid en ligt bv. bij doorbelichting steeds op 27 min. De volgende tabel heb ik nu samengesteld uit de getallen [1]), die betrouwbaar leken; zij

TABEL I A en B.
Berekend uit de tabellen 8, 9 en 11 van VOGT.

Intensiteit in M. K.	Belichtingsduur.							
	1 min.		3 min.		15 min.		doorbelicht[2])	
	A. Groeivertr. in μ.	B. Minimum in %.	A. Groeivertr. in μ.	B. Min. in %.	A. Groeivertr. in μ.	B. Min. in %.	A. Groeivertr. in μ.	B. Min. in %.
16			39	80			83	64
64	53	68						
100	102	65	104	50	90?[3])	70	110?	67?
500					122	37	123	53
1000			294	38	76	58	147	53
1500					89	53		

geeft weer: A hoeveel μ's de groei in 't geheel vertraagd is in de eerste groeivertragingsperiode, B de minimum groeisnelheid in procenten ten opzichte van die vóór de

[1]) VOGT l.c. tabel 8, 9 en 11.

[2]) Dit komt practisch neer op een belichting gedurende 30—40 min., daar het eind der groeivertragingsperiode tusschen deze grenzen gelegen is.

[3]) In deze proef neemt de groeisnelheid de laatste 6 min. voor de belichting plotseling $\pm$ 4 μ. af; het getal voor de groeivertraging (90 μ.) is dus wellicht te hoog.

belichting. In C is 't volledige cijfermateriaal gegeven, waaruit de getallen in A en B gemiddelden zijn; over het algemeen stemmen de getallen bij eenzelfde lichthoeveelheid goed overeen maar het valt toch niet te ontkennen, dat het cijfermateriaal hier nog zeer gering is, zoodat we de getallen in A en B met de noodige reserve moeten beschouwen, vooral, wanneer deze niet het gemiddelde uit meer cijfers zijn. Verder moeten we steeds in het oog houden, dat de intensiteits- en dus ook de energiegetallen door een onbekenden factor moeten gedeeld worden, willen ze vergelijkbaar zijn met horizontaal invallend licht.

Hier volgt het volledige cijfermateriaal.

TABEL I C.

Energie.	Groeisnelheid per 3 min. voor de proef.	Groeivertraging in μ's.	Minimum in %.
3×16 [1])	39, 70, 57	40, 42, 34	76, 83, 81
1×64	71	53	68
1×100	46, 75	102, 102	56, 75
3×100	60	104	50
15×100	54? [3])	90? [3])	70
3×1000	90	294	38
15×500	40	122	37
15×1000	57	76	58
15×1500	68	89	53
∞ [2]) $\times 16$	43, 60	81, 84	62, 66
$\infty \times 100$	67, 79	110, 250	67, 48
$\infty \times 500$	47, 37	118, 128	51, 54
$\infty \times 1000$	53	147	53

Nu is door PRINGSHEIM gevonden, dat het begin der fototropische kromming reeds na 25—40 min. met een microscoop waargenomen kan worden; deze tijd werd door ARISZ nog verkort tot 15 à 20 minuten. Indien nu de eenzijdige belichting eenvoudig te beschouwen is als een bijzonder geval van de alzijdige, zal dus het lengteverschil van voor- en achterkant na 15 à 20 min. reeds zoo groot geworden moeten zijn, dat dit verschil als kromming microscopisch

---

[1]) beteekent: gedurende 3 min. met 16 M. K. verticaal van boven belicht.
[2]) en [3]) zie nooten vorige tabel.

waargenomen kan worden. Noemen we nu die helft van het oppervlak, die naar de lichtbron toegekeerd is, voorkant en de andere helft achterkant, dan zal ten gevolge van de absorptie van het licht in de plant de achterkant minder sterk licht ontvangen dan de voorkant. Indien nu de groeivertraging grooter wordt, wanneer met een hooger intensiteit gedurende eenzelfden tijd belicht wordt, zal bij een eenzijdige belichting de voorkant sterker vertraagd, dus relatief korter, worden dan de achterkant. Het gevolg van dit groeivertragingsverschil aan voor- en achterkant zal zijn, dat er een kromming optreedt, die naar de lichtbron toegekeerd is; dit verschil zal dan echter een bepaalde grootte moeten bereiken, om in een kromming waargenomen te kunnen worden. Daar nu het begin der microscopisch zichtbare kromming op 15 à 20 min. valt, moeten de getallen, die de grootte der groeivertraging tot ± 30 min. na het begin der belichting weergeven, hierover uitsluitsel verschaffen. Wanneer we nu uit Tabel I A de kolom van 1 en 3 min. raadplegen, zien we, dat de grootte der groeivertraging stijgt, wanneer de intensiteit bij gelijken belichtingsduur sterker wordt. In de 2 eerste kolommen zullen we dus positieve krommingen kunnen verwachten; uit de tabel kunnen we echter niet berekenen, hoe sterk deze na 30—40 min. (eind der 1e groeivertragingsperiode) zullen zijn, daar we niet weten, welke fractie de lichtintensiteit aan den achterkant zal zijn van die aan den voorkant.

De getallen der laatste kolom van I A stijgen eveneens, hoewel niet rechtlijnig, met toenemende intensiteit; voor 100 M. K. valt 110 goed in de volgorde, 250 uit tabel I C er echter geheel buiten (het minimum van deze proef valt eveneens uit de rij). Ook in deze kolom komen de getallen (behalve 250) goed overeen met het feit, dat eenzijdige doorbelichting steeds een positieve kromming geeft.

Van de getallen in de derde kolom van I A is het moeilijk te zeggen of zij stijgen of dalen, bovendien zijn de getallen buitengewoon onzeker, omdat ze niet een gemiddelde uit meerdere zijn. Indien we nu de getallen in de twee eerste kolommen volgens de energie rangschikken, zien we, dat de grootte van de groeivertraging toeneemt met de energie; als nu de groeivertraging steeds toenam met stijgende energie, zou de derde kolom A veel hooger getallen moeten vertoonen. Daar nu bekend is, dat na een eenzijdige be-

lichting gedurende 15 min. in de eerste anderhalf uur steeds een positieve kromming [1]) optreedt, is het wel waarschijnlijk, dat de getallen in deze derde kolom eveneens zullen toenemen met stijgende intensiteit of energie. We kunnen dus wel zeggen, dat de groeivertraging niet regelmatig toeneemt met de energie en er ergens een hiaat moet zijn. Het ligt nu voor de hand dit stuk te interpoleeren: dit moet dan een gedeelte zijn, waar de groeivertraging afneemt met toenemende energie, en hier moeten dus negatieve krommingen optreden, zooals die dan ook bij Avena gevonden zijn. De intensiteits- en energiegetallen uit tabel I kunnen we echter om de meergemelde reden niet direct vergelijken met die van horizontaal invallend eenzijdig licht, waarbij positief of negatief fototropische krommingen optreden.

Ook de minimale groeisnelheid (uitgedrukt in procenten t.o.v. de oorspronkelijke groeisnelheid) is afhankelijk van de intensiteit, waarmee gedurende een bepaalden tijd belicht is. In de eerste twee kolommen I B komt het minimum des te lager te liggen, naarmate de energie hooger is. Ook in de derde kolom I B komt dit, behalve bij 500 M. K. [2]), lager te liggen, terwijl in de laatste kolom bij doorbelichting de neiging hiertoe bestaat. Over het algemeen kunnen we dus zeggen, dat de diepte van het minimum parallel gaat met de grootte van de groeivertraging.

Uit de tabellen van VOGT blijkt dus duidelijk, dat het optreden van positieve krommingen van den uitersten top binnen 25—30 min. voldoende verklaard kan worden door de eerste groeivertragingsperiode. Wanneer echter de vermindering van groeisnelheid is afgeloopen — bij VOGT in een tijd tusschen 30 en 40 min. —, treedt er een vermeerdering van groeisnelheid op. Indien nu bij eenzijdige belichting de ongelijke groeiversnelling aan voor- en achterkant meehielp om de kromming, die door de eerste groeivertraging tot stand was gebracht, verder te doen gaan, zou de grootte van de groeiversnelling met stijgende lichtintensiteit moeten afnemen, wanneer de groeivertraging toeneemt; anders zouden beide elkaar geheel of ten deele compenseeren, en zou de kromming teruggaan, terwijl de kromming na 30—40 min. juist veel sterker wordt.

---

1) In sommige gevallen na $\pm 1^3/_4$ uur gevolgd door een negatieve kromming.
2) Ook de grootte van de groeivertraging valt bij deze proef geheel uit de rij.

We zullen echter op de moeilijkheden, die zich bij de verklaring der fototropische verschijnselen door middel van de fotogroeireactie volgens VOGT voordoen, niet verder ingaan, omdat deze niet optreden bij de fotogroeireactie van Avena, zooals SIERP deze gevonden heeft. SIERP belichtte zijn coleoptielen van twee zijden met horizontaal invallend licht en nam om de 10 min. den groei waar; de fotogroeireactie, die nu optreedt, is veel uitgerekter dan bij VOGT. In vele gevallen trad er direct na de belichting een stijging van groeisnelheid op, waarvan SIERP echter niet met zekerheid kan zeggen, dat ze van de belichting komt, omdat ze niet bij alle planten wordt waargenomen; deze periode duurt echter veel langer dan bij VOGT, zoo b.v. bij 100 M. K. S. 40 min.; bij 2000 M. K. S. treedt deze periode echter niet op en begint de groeisnelheid dadelijk te verminderen. Ook deze periode duurt bij SIERP veel langer; waar bij VOGT het einde van de groeivertragingsperiode tusschen 30 en 40 min. ligt, eindigt deze bij SIERP pas eenige uren na het begin der belichting; dit punt ligt bij 10 en 100 M. K. S. op ongeveer 2 uur, terwijl bij 2000 M. K. S. in twee van de drie gevallen de oorspronkelijke groeisnelheid gedurende den waarnemingstijd van 4 uur niet overschreden wordt. Hiermee komt volkomen overeen het feit, dat de fototropische krommingen de eerste uren in sterkte toenemen. Bij 10 en 100 M. K. S. treedt na 2 uur een vermeerdering van groeisnelheid op, die pas na 4 uur de oorspronkelijke groeisnelheid weer gaat naderen, terwijl bij 2000 M. K. S. slechts in een van de drie gevallen binnen 4 uur een zoodanige vermeerdering optreedt. Ook uit de tabellen van SIERP kunnen we de grootte van

Energie in M. K. S.	Groeivertraging in μ's.	Minimum groeisnelheid in %
10	6 [1])	92
100	92	62
2000	223	61

de groeivertraging eenigszins benaderen, hoewel de verschillende proeven niet zoo overeenstemmend zijn als bij VOGT. Ook hier neemt de groeivertraging toe en daalt de

[1]) Indien we plant I niet meetelden, zou de gemiddelde groeivertraging 30 μ zijn.

minimum groeisnelheid met stijgende energie en wel tusschen de grenzen van 10 en 2000 M. K. S.[1]) Daar SIERP nu gevonden heeft, dat de opvatting van BLAAUW ook voor Avena te verdedigen is en binnenkort van de hand van SIERP een uitvoerige mededeeling hierover te verwachten staat, zal ik hierop niet verder ingaan.

Over de beteekenis van de vermeerdering van groeisnelheid, die op de vermindering hiervan volgt, zullen we eerst in § 17 spreken. Ook deze periode is bij SIERP veel langer dan bij VOGT.

Wanneer nu bij VOGT de groeiversnellingsperiode afgeloopen is (ongeveer 40—60 min. na het begin der belichting), blijft de groeisnelheid nog gedurende langen tijd zeer wisselend en vertoont nog sterke minima en maxima. Voordat de voorloopige mededeeling van SIERP verschenen was, meende ik, dat deze volgende minima en maxima moesten opgevat worden als de reacties van lager gelegen zones. Het eerste minimum en maximum zou dan beschouwd moeten worden als de reactie van den uitersten top, terwijl langzamerhand de reactie naar lager gelegen zones zakt. Indien we de fotogroeireactie als basis aannemen ter verklaring van de fototropische verschijnselen, moet deze het eerst aan den uitersten top optreden, daar zich bij eenzijdige belichting hier het eerst een zwakke asymmetrie vertoont, die ontstaan moet zijn door een ongelijke groeivertraging aan beide kanten. Later pas gaan de lager gelegen zones zich krommen; de oorzaak hiervan moet hierin gelegen zijn, dat de fotogroeireactie pas later in deze lager gelegen zones aankomt. Op deze wijze moeten we dus een prikkelgeleiding basaalwaarts van de fotogroeireactie aannemen, terwijl de grootte van de groeivertraging in de lagere zones eveneens afhankelijk moet zijn van de energie of intensiteit, waarmee belicht is. Wanneer we echter de fotogroeireactie beschouwen, zooals SIERP deze gevonden heeft, kunnen we de prikkelgeleiding hiervan niet uit de fotogroeireactie, die de geheele plant geeft, aflezen; hier treedt nl. een vermindering van groeisnelheid op, die aanhoudt tot 2 uur na het begin der belichting. Dat de top het eerst begint te vertragen en daarna de lager

---

[1]) Ik kan het echter met SIERP niet eens zijn, wanneer hij zijn energiegetallen direct vergelijkt met die van VOGT, welke een veel kleiner reactie moeten te voorschijn roepen als dezelfde energie, die horizontaal toegediend wordt.

gelegen zones, kan men dus niet bewijzen uit de fotogroeireactie van de geheele plant, zooals SIERP deze geeft; men zou, om de prikkelgeleiding van de fotogroeireactie te bewijzen, de reacties van verschillende zones afzonderlijk moeten meten. Nu is deze prikkelgeleiding van de groeivertraging eigenlijk reeds lang bekend en door FITTING[1]) beschreven bij kiemplanten van het Paniceeën-type o.a. bij Panicum miliaceum. Hier kunnen de bovenste 2 m. m. van het hypocotyl een fototropische kromming uitvoeren, echter alleen dan, wanneer het coleoptiel eenzijdig belicht wordt; er heeft dus een geleiding van den fototropischen prikkel van uit het coleoptiel naar het hypocotyl plaats. FITTING heeft nu onderzocht, welken invloed de lengtegroei van de niet fototropisch gevoelige deelen (hypocotyl) door een directe belichting en door een belichting van den top van het coleoptiel ondervindt. Hij vond, dat èn door belichting van het coleoptiel èn door belichting van het hypocotyl zelf, de groei van dit laatste vertraagd wordt; de vertraging is echter ongeveer dubbel zoo groot, wanneer beide belicht worden. Hier summeeren zich dus de directe lichtprikkel en de invloed, die, bij de belichting van het coleoptiel alleen, op het hypocotyl uitstraalt. De grootte van de groeivertraging van het hypocotyl hangt bij de kiemplanten, die geheel, en bij die, welke gedeeltelijk belicht worden, zeer sterk af van de lichtintensiteit; ze is namelijk grooter bij hooger intensiteit. Voor de belichting gebruikte hij daglicht, terwijl meest 24 uur belicht en daarna gemeten werd, echter .... „auch schon kürzere (1—2 stündige) Belichtung .... genügt, um das Hypocotyl bei nachfolgender Verdunkelung stark im Wachstume zu hemmen" [2]) .... *„Sonach wäre .... mit der grösszten Wahrscheinlichkeit nachgewiesen, dasz die Belichtung der Koleoptilen .... einen besonderen photischen Zustand schafft, welcher durch Reizleitung in basaler Richtung das Wachstum der Hypocotyle hemmt"* [3]) .... „Dasz die phototropische Empfindlichkeit von einem anderen Lichtperzeptionsvorgange ausgehe, wie die Empfindlichkeit, die sich in der Wachstumshemmung aüssert, dafür spricht

---

[1]) H. FITTING. Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLV 1908.

[2]) FITTING l. c. p. 107.

[3]) FITTING l. c. p. 108.

nichts"[1]). Ook bij Avena vond FITTING „dasz die Belichtung der Keimblattspitze schon genügt um wenigstens das Wachstum der basalen Teile des Kotyledo zu hemmen"[2]). Ook hier treedt een nawerking van den lichtinvloed op den groei op.

Wij zien dus, dat alles er voor spreekt, een prikkelgeleiding van de fotogroeireactie van den uitersten top basaalwaarts aan te nemen. Ik wil hier nog even wijzen op de schijnbare tegenstrijdigheid, dat een alzijdige belichting bij Panicum en Setaria wel een groeivertraging, doch een eenzijdige belichting geen fototropische kromming geeft; BLAAUW tracht deze tegenstrijdigheid op te lossen, door aan te nemen, dat een eenzijdige belichting van het hypocotyl geen voldoende lichtverschil aan voor- en achterkant te voorschijn roept; dit lijkt wel de meest aannemelijke oplossing.

Dit alles brengt ons er toe, om aan te nemen, dat voor het tot stand komen van de fototropische kromming alleen het eerste deel van de fotogroeireactie, de groeivertragingsperiode, aansprakelijk te stellen is. Ook de negatieve krommingen moeten verklaard worden uit de grootte der groeivertraging in de eerste 45 min., daar ARISZ vond, dat de negatieve kromming na 45 min. reeds duidelijk zichtbaar was; in dit geval moet echter de grootte der groeivertraging afnemen met toenemende energie. In tabel I hebben we blijkbaar geen gevallen, waar we over het maximum van de groeivertraging heen zijn; we konden echter wel een hiaat constateeren tusschen de tweede en derde kolom van I A, die beiden stegen met toenemende energie. Dat bij langer belichting de groeivertraging weer stijgt, vonden we in volkomen overeenstemming met het feit, dat bij belichtingen gedurende 15 min. en langer, steeds in de eerste $1^1/_2$ uur positieve krommingen optreden. Het ligt voor de hand het hiaat aan te vullen met een dalend gedeelte, dat de beide stijgende deelen verbindt; men kan dit doen door de getallen volgens de energie te rangschikken en dan te extrapoleeren. We zullen echter in § 12 zien, dat het beter is de getallen voor één lichtsterkte te rangschikken volgens den belichtingsduur, daar de productregel na 5 min. niet meer opgaat.

De kromme nu, die weergeeft de grootte van de groei-

---

1) FITTING l. c. p. 133.
2) FITTING l. c. p. 132.

vertraging (ordinaat) als functie van de energie of belichtingsduur (abscis), bestempelen we met den naam van *groeivertragingskromme.* Daar we eerst de grootte en den aard der fototropische krommingen in de eerste $1^1/_2$ uur zullen bestudeeren, nemen we voorloopig als ordinaat, de groeivertraging, die bereikt is in de eerste $1^1/_2$ uur na het begin der belichting; later (§ 17) zullen we ook het effect van de fotogroeireactie op latere tijdstippen in rekening brengen. Bij de krommingen, binnen $1^1/_2$ uur tot stand gekomen, spelen de lagere zones van het coleoptiel nog geen belangrijke rol; bij krommingen op latere tijdstippen is dit wel het geval; het is echter waarschijnlijk, dat de lagere zones eveneens een groeivertraging zullen vertoonen, die op dezelfde wijze een functie van de energie is als die aan den uitersten top. Vooreerst zullen we dus de krommende zone zoo klein mogelijk nemen en ons dus bezighouden met de, in den eersten tijd optredende, topkrommingen. Als abscis nemen we in de volgende §§ de energie; in § 11 e.v. zullen we de groeivertraging als functie van den belichtingstijd behandelen.

Uit de getallen van VOGT en SIERP kunnen we de groeivertragingskromme niet construeeren. Wel kunnen we zeggen, dat ze een stijgend deel moet vertoonen, dat positieve krommingen, en een dalend deel, dat negatieve krommingen kan teweegbrengen. De kromme bezit dus ergens een maximum; de ligging hiervan zullen we in § 10 op andere wijze bepalen. Daar zich verder complicaties voordoen bij belichtingen gedurende 5 min. en langer (§ 12 e.v.), waardoor de productregel niet meer opgaat, zullen we hier voorloopig alleen belichtingen beschouwen, die korter dan 5 min. duren. Nu is de productregel eigenlijk nog nergens voor de fotogroeireactie bewezen, evenmin voor de sterkte der fototropische krommingen boven de drempelwaarde. We zullen echter de geldigheid van den productregel voorloopig aannemen (voor belichtingen korter dan 5 min.); we nemen dus aan, dat bij iedere energie (x) een groeivertraging (y) behoort.

HOOFDSTUK II.

DE FOTOGROEIREACTIE EN DE KROMMING IN VERBAND MET DE LICHTVERDEELING.

§ 4. DE GROEIVERTRAGING IN VERBAND MET DE LICHTVERDEELING.

Wij hebben in het eerste hoofdstuk besproken, dat de kromming tot stand kwam door ongelijke fotogroeireacties aan voor- en achterkant; in verband hiermee moeten we nu eerst de lichtverdeeling aan beide kanten nader beschouwen.

Indien we met 20 M. K. S. eenzijdig belichten, wil dit zeggen dat op den afstand van de lichtbron, waarop de plant zich bevindt, een vlakte-eenheid 20 M. K. S. ontvangt. Nu ontvangt een vlakte-eenheid in het midden van den voorkant de meeste energie, daar het licht hier loodrecht op het oppervlak invalt; de vlakte-eenheden, die verder van het midden op den voorkant gelegen zijn, zullen minder energie ontvangen, in 't algemeen volgens den cos. van den invalshoek (α). Verder zal de lichtsterkte afnemen, indien we ons van den voorkant af naar den achterkant toe in de richting van den lichtstraal bewegen. Hoe grooter hierbij de afstand tusschen 2 correspondeerende punten aan voor- en achterkant is, des te sterker zal het lichtverval zijn [1]). Echter, zooals gezegd is, ontvangen de punten, die verder van het midden op den voorkant gelegen zijn, minder licht per vlakte-eenheid; daarom zullen de punten, die verder van het midden van den achterkant gelegen zijn, een zekere fractie van slechts 20 cos α M. K. S. ontvangen, welke fractie zal afhangen van den afstand van de beide correspondeerende punten aan voor- en achterkant.

---

[1]) We verwaarloozen hierbij de mogelijke breking van den lichtstraal in de plant en nemen dus aan, dat elke lichtstraal dezelfde richting blijft behouden. De lichtverdeeling in den uitersten, paraboloïden top zal ingewikkelder zijn dan die van de lager gelegen zones, die hier besproken worden; in principe zal echter de lichtverdeeling ook hier dezelfde zijn.

Het gevolg van deze beide factoren zal zijn, dat het midden van den achterkant nog iets meer zal ontvangen dan de punten van den achterkant, die verder van het midden verwijderd zijn. De punten aan den omtrek, die gelegen zijn in het vlak, dat de voorste en achterste helft van de plant scheidt en dat loodrecht op de richting van den lichtstraal en dus ook loodrecht op de latere krommingsrichting staat, zullen een energie 0 ontvangen, indien de lichtbron puntvormig is; daar echter in de meeste gevallen de doorsnede van het coleoptiel klein is ten opzichte van de grootte der lichtbron, zullen ook deze punten nog licht ontvangen. Hoe verder we ons van dit vlak verwijderen, des te grooter wordt het energie- resp. intensiteitsverschil per vlakte-eenheid van twee correspondeerende punten aan voor- en achterkant; het grootst zal dit verschil zijn in het midden van beide kanten, waar ook de absoluut grootste lichtsterkte heerscht (resp. grootste energie is). Nu is het reageerende deel van Avena het coleoptiel, dit is een holle buis met een buiswand van 6—8 cellen dik, die ongeveer $^1/_4$ van de dikte van het coleoptiel inneemt. Daarbinnen zit het eerste blad, dat volgens de onderzoekingen van VOGT geen invloed ondervindt van de hoeveelheden licht, die een sterke fotogroeireactie geven en dat, zooals reeds lang bekend is, ook niet noodig is om de fototropische reactie van het coleoptiel tot stand te doen komen. De aanwezigheid van dit eerste blad maakt alleen, dat de lichtsterkte aan den achterkant geringer wordt, dan wanneer de holte met lucht was opgevuld [1]).

De cellen aan den binnenkant van de voorste helft zullen iets minder licht ontvangen dan de cellen aan de oppervlakte hiervan; dit lichtverschil zal echter gering zijn ten opzichte van dat tusschen de cellen van den buitenkant van den voor- en achterkant [2]); hetzelfde geldt voor de cellen van de achterste helft, waar het lichtverschil tusschen binnen-

---

[1]) Daar het blad geel van kleur is, worden hierdoor de blauwe stralen geabsorbeerd, die juist physiologisch het werkzaamst zijn.

[2]) Dit lichtverschil treedt echter op den voorgrond, wanneer men het coleoptiel halveert of in lengtestrooken verdeelt. Op deze wijze is het feit te verklaren, dat ook gespleten coleoptielen en lengtestrooken hiervan zich fototropisch kunnen krommen. (Fitting. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 44, 1907); hier is het lichtverschil aan voor- en achterkant weliswaar veel geringer dan bij het intacte coleoptiel, doch eveneens de dikte van het zich krommende orgaan. Zooals gezegd is, beïnvloedt volgens de theorie van Blauw het licht den lengtegroei van elke cel.

en buitenkant negatief is. Daar nu diè correspondeerende cellen van de voorste en achterste helft, welke het grootste energieverschil bezitten, het sterkst meedoen aan het tot stand brengen van de kromming, zullen de cellen, die aan de oppervlakte gelegen zijn, het grootste gewicht in de schaal leggen bij het krommingsproces; hierbij komt nog, dat de naar binnen gelegen cellen aan een geringer hefboomsarm aangrijpen, dan die aan de oppervlakte. Het geheele krommingsmoment van deze cellen zal dus geringer uitvallen dan dat van de oppervlaktecellen; daarom zullen we de cellen aan de binnenzijde van den cylinder verwaarloozen, omdat bovendien de dikte van den buiswand nogal gering is (ongeveer $^1/_4$ van den diameter). We nemen dus aan, dat de afstand van de cellen tot de oppervlakte van het coleoptiel oneindig klein is, zoodat we in plaats van cellen in den buiswand mogen werken met vlakte-eenheden op de oppervlakte. We beschouwen het zich krommende orgaan dus als een buis met oneindig dunnen buiswand; hiervoor geldt de boven uiteengezette lichtverdeeling. Een vlakte-eenheid aan het midden van den voorkant krijgt dan 20 M. K. S. en wanneer we afzien van de reflectie (die trouwens bij alle belichtingen een constante fractie blijft), zal een zeker deel van deze 20 M. K. S. physiologisch geabsorbeerd worden, welke geabsorbeerde energie dan aanleiding geeft tot een fotogroeireactie daar ter plaatse. De vlakteeenheden, die verder van het midden van den voorkant afgelegen zijn, zullen een fotogroeireactie vertoonen, die overeenkomt met 20 cos α M. K. S. De geheele voorkant ontvangt $2rl$ [1]) $\times$ 20 M. K. S., waarbij l de lengte en r de halve diameter van de plant voorstelt; de gemiddelde lichtsterkte per vlakte-eenheid aan den voorkant is dan $\frac{2rl}{\pi rl} \times 20 = \frac{2}{\pi} \times 20$ M. K. S., terwijl de vlakte-eenheid aan het midden 20 M. K. S. ontvangt.

Hoe is nu de lichtverdeeling bij alzijdige belichting? Wij nemen daarbij aan, dat die alzijdige belichting verkregen wordt door regelmatige rotatie van de plant voor een lichtbron; indien het aantal rotaties dan een geheel getal is (en dit is bij de te bespreken proeven steeds het geval geweest), zal de geheele lichtenergie gelijkmatig over het geheele

[1]) $2r$ is de projectie van den omtrek op de middellijn.

oppervlak van de plant verdeeld worden. Wanneer we nu de doorstraling van het licht naar den achterkant voorloopig buiten beschouwing laten, wordt de geheele hoeveelheid energie bij de eenzijdige belichting over het halve oppervlak (voorkant), bij de alzijdige belichting over het geheele oppervlak verdeeld; om dus toch een gelijke lichthoeveelheid op den geheelen voorkant te krijgen, moeten we alzijdig de dubbele energie toedienen. Indien we dus met een lichtsterkte van 4 M. K. gedurende 10 sec. alzijdig belichten, zal over het geheele oppervlak $2rl \times 40$ M. K. S., over de helft, resp. latere voor- of achterkant $^1/_2 \times 2rl \times 40 = 2rl \times 20$ M. K. S. gelijkmatig verdeeld zijn.

De gemiddelde lichtsterkte per vlakte-eenheid is weer $\frac{2rl}{\pi rl} \times 20 = \frac{2}{\pi} \times 20$ M. K. S., terwijl de vlakte-eenheid aan het midden van den voor- of achterkant eveneens $\frac{2}{\pi} \times 20$ M. K. S. ontvangt, daar bij alzijdige belichting de energie gelijkmatig verdeeld is over het geheele oppervlak.

Het bleek mij nu, dat alle veranderingen, die de fototropische reacties, teweeggebracht door eenzijdige belichting, ondergaan door de alzijdige voorbelichting, voldoende kunnen verklaard worden door aan te nemen, dat op elk punt van den omtrek de energie, die bij de eenzijdige belichting ontvangen wordt, eenvoudig opgeteld wordt bij de energie, die reeds gedurende de alzijdige voorbelichting ontvangen was.

Men moet zich hierbij afvragen, wat men nu optellen moet: de energie per vlakte-eenheid aan het midden, of wel de energie, die de geheele voorkant resp. achterkant ontvangen heeft? Nu is het zeker, dat de middenstukken het sterkst meedoen aan de kromming, daar hier het krommingsmoment het grootst is; men mag voor de kromming echter niet alleen de vlakte-eenheid aan het midden nemen, want het krommingsmoment neemt geleidelijk af van het midden naar de zijkanten, dit geldt voor vóór- en achterkant beide [1]). Daarom is het beter bij eenzijdige, resp. alzijdige belichting

[1]) De punten van den omtrek, die in het vlak, loodrecht op de krommingsrichting liggen, zullen een krommingsmoment 0 bezitten 1^0 omdat de hefboomsarm 0 is, 2^0 omdat de energie daar ongeveer 0 is; de groeivertraging, die deze punten nog vertoonen, tengevolge van het licht, dat de zijkanten ontvangen, zal tot resultaat hebben, dat de elastische spanning tusschen de voorste en achterste helft iets geringer wordt; dit geldt ook voor de cellen aan de binnenzijde daar ter plaatse.

rekening te houden met de energie van den geheelen voorkant en die te summeeren, hetzelfde bij den achterkant. Bovendien heeft VON GUTTENBERG [1]) onlangs aangetoond, dat de kromming afhangt van de geheele energie, die op het coleoptiel gevallen is en niet van de energie per vlakte-eenheid. Men maakt bij deze summatie van eenzijdige + alzijdige energie misschien een fout en wel, omdat het mogelijk zou zijn, dat een over het halve oppervlak gelijkmatig verdeelde energie (resp. fotogroeireactie) de plant minder deed krommen dan wanneer deze energie ongelijkmatig verdeeld was over datzelfde oppervlak met een maximum in het midden. Groot zal deze fout echter niet zijn; als men ze wilde vermijden, zou men voor elke vlakte-eenheid aan den voorkant de energie moeten beschouwen (energie cos α), verder hiervoor den hefboomsarm moeten bepalen, zoodat men het geheele krommingsmoment van den voorkant door integratie kon berekenen; indien men dan het lichtverval per m.m. in de plant kende, en de lichtverstrooiing enz. buiten rekening liet, zou men eveneens het krommingsmoment van den achterkant kunnen berekenen.

We zullen dus de energie, die de geheele voorkant resp. achterkant bij de voor- en nabelichting ontvangen, in rekening brengen en die summeeren. Wanneer we dit doen bij de eenzijdige belichting en hierbij b M. K. S. toevoeren, lijkt het dus, alsof de plant een rechthoekige doorsnede had, waarvan elke vlakteneenheid evenveel nl. $\frac{2}{\pi} \times b$ M. K. S. ontving.

Nu hebben we gezien, dat niet alleen de lichtsterkte in het midden van den achterkant geringer is dan in het midden van den voorkant, maar dat ook de geheele energie aan den achterkant geringer is dan die van den voorkant. Wanneer deze laatste nu $2rl \times b$ M. K. S. ontvangt, zal de geheele energie van den achterkant hiervan $\frac{1}{m}$ deel bedragen, n. l. $2rl \times \frac{b}{m}$, per vlakte-eenheid gemiddeld $\frac{2}{\pi} \times \frac{b}{m}$ M. K. S.

We noemen m dus de verhouding van de geheele energie of van de gemiddelde lichtsterkte (energie) aan voor- en achterkant.

---

1) H. VON GUTTENBERG. Untersuchungen über den Photropismus der Pflanzen I. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1919, Bd. 37 pag. 299. Ook FITTING (Jahrb. f. wiss. Bot. 1908 Bd. 45 p. 133) heeft hierop gewezen: „Bei der Frage nach der Grösze der Lichtempfindlichkeit musz man .... stets die Grösze der gereizten Strecke berücksichtigen."

Wanneer een plant in den lichtbundel geroteerd wordt, is een bepaald element gedurende de helft van den belichtingstijd aan den voorkant, gedurende de andere helft aan den achterkant, dientengevolge krijgt de latere voorkant door directe belichting $2rl \times \frac{a}{2}$ M. K. S., indien we de alzijdig toegediende energie a M. K. S. noemen; hierbij komt echter nog de energie, die deze kant ontvangen heeft gedurende den tegenovergestelden stand, omdat er licht doorstraalde (dus als tijdelijke achterkant); er komt dus nog $\frac{1}{m}$ van de directe hoeveelheid bij, samen ontvangt een helft van het oppervlak bij alzijdige belichting $2rl \times \frac{a}{2}\left(1+\frac{1}{m}\right)$ M. K. S.

Daar we nu niet weten, hoeveel energie er werkelijk physiologisch geabsorbeerd wordt van de toegediende hoeveelheid, die een bepaalde fotogroeireactie geeft, komt het alleen aan op relatieve lichthoeveelheden en mogen we den coëfficient $2rl$ wegschrappen, indien we met coleoptielen van gelijke lengte en dikte werken. We krijgen dus, dat

bij eenzijdige belichting de voorkant b M. K. S.,

de achterkant $\frac{b}{m}$ M. K. S.,

bij alzijdige belichting de voorkant $\frac{a}{2}\left(1+\frac{1}{m}\right)$ M. K. S.,

de achterkant evenveel ontvangt.

We noemen $\frac{a}{2}\left(1+\frac{1}{m}\right)$ M. K. S. gemakshalve $\frac{a}{n}$ M. K. S.

Ondanks de alzijdige voorbelichting blijft het energieverschil tusschen voor- en achterkant dus evengroot nl. $b\frac{m-1}{m}$ M. K. S. Indien er bij een eenzijdige belichting, al of niet voorafgegaan door een alzijdige, een kromming optreedt, zal deze kromming, dus het groeivertragingsverschil alleen te danken zijn aan het energieverschil aan voor- en achterkant $b\frac{m-1}{m}$ M. K. S.

---

§ 5. DE KROMMING IN VERBAND MET DE GROEIVERTRAGING.

Wanneer we de energie aan den voorkant x_v, aan den achterkant x_a noemen met de daarbij behoorende groeivertragingen y_v en y_a, kan men de kromming, die optreedt, voorstellen door het groeivertragingsverschil $y_v - y_a =$

$f(x_v) - f(x_a)$. Bij een eenzijdige belichting wordt de kromming bepaald door $f(x_v) - f\left(\frac{x_v}{m}\right)$, bij een eenzijdige belichting, voorafgegaan door een alzijdige, door $f\left(\frac{a}{n} + b\right) - f\left(\frac{a}{n} + \frac{b}{m}\right)$. We zien dus duidelijk, *dat de kromming niet direct door het lichtverschil aan beide kanten bepaald wordt* [1]); hetzelfde geldt ook, als de plant staat tusschen twee lichtbronnen van ongelijke sterkte. *Evenmin wordt de kromming in het algemeen bepaald door de verhouding der lichtsterkten van beide zijden* [1]). Zooals reeds vroeger gezegd is, behandelen we hier vooreerst alleen zwakke krommingen in de eerste $1^1/_2$ uur en zien dus af van de positieve krommingen, die later overgaan in negatieve.

Wanneer we zeggen, dat de groeivertraging een functie van de energie is, dan nemen we hiermee stilzwijgend de geldigheid van den productregel $y = f(i \times t)$ aan; indien deze niet opging, zouden we de groeivertraging y als $f(i, t)$ moeten uitdrukken. Naast den productregel, die, zooals we later zullen zien, bij belichtingen van 5 min. en langer niet meer opgaat, hebben we echter nog de „energiehypothese" [2]), die zegt, dat het primaire effect, hier dus de groeivertraging, afhankelijk is van de toegevoerde energie. Indien we nu steeds de werking van één intensiteit beschouwen, is in dat geval de belichtingsduur tevens een maat voor de energie, en mogen we toch zeggen, dat $y = f(x)$ waarbij de x dan den belichtingstijd en tevens de energie voorstelt. Hiermee maken we ons onafhankelijk van de geldigheid van den productregel.

Indien de productregel wel opgaat, is bij eenzijdige belichting de kromming $= f(i_m \times t) - f(i_1 \times t)$. Daar beide functies onafhankelijk zijn van de absolute grootte van intensiteit en tijd, zal ook de kromming den productregel gehoorzamen, als zijnde het verschil van twee constante grootheden. Het is echter geheel onjuist om te zeggen, dat de kromming alleen een functie is van $i_m \times t$, zooals algemeen gebruikelijk is.

---

1) Dit was reeds door Arisz opgemerkt. In § 8 wordt dit nog eens uit de feiten bewezen.

2) W. H. Arisz § 39. Ik gebruik hier echter het begrip „energiehypothese" in een eenigszins andere beteekenis. Daar we zooveel mogelijk het vage begrip „perceptie" willen vermijden, wordt hier steeds de groeivertraging als het primaire effect der belichting beschouwd. Onder „energiehypothese" zullen we in het vervolg verstaan, dat de groeivertraging bij één intensiteit afhangt van de toegevoerde energie.

HOOFDSTUK III.

DE FOTOTROPISCHE KROMMING.

§ 6. BETEEKENIS DER DREMPELWAARDE VOOR DE EERSTE POSITIEVE KROMMING.

In 1908 [1]) en 1909 [2]) vonden BLAAUW en FRÖSCHEL, dat er een bepaalde lichtenergie noodig was voor een minimale, nog juist zichtbare, positieve kromming; de lichtintensiteit en de belichtingsduur konden hierbij sterk gevarieerd worden, mits het product $i \times t$ slechts constant bleef. Dit noemt men den productregel, deze energie $i \times t$ noemt men drempelwaarde. BLAAUW vond, dat deze voor geëtioleerde coleoptielen van Avena 20 M. K. S. bedroeg. Aanvankelijk leek het, dat men met een werkelijke critische drempel te doen had, beneden welken er geen fototropische krommingen konden optreden, doch ARISZ [3]) bewees, dat we hier alleen te doen hebben met een experimenteele drempelwaarde, niet met een theoretische; ook beneden 20 M. K. S. vond hij nog macroscopisch zichtbare krommingen; deze zijn echter te zwak om gemakkelijk zichtbaar te zijn. Zoo bleek het dus, dat, wanneer we 20 M. K. S. de drempelwaarde noemen, dit geheel uit utiliteitsbeginselen geschiedt; we moeten hierbij steeds in het oog houden, dat de kromming, die we „gemakkelijk zichtbaar" noemen, een bepaalde sterkte heeft, afhankelijk van de nauwkeurigheid van den waarnemer.

Indien we nu met 20 M. K. S. eenzijdig belichten, zal de voorkant de volle energie 20 M. K. S. de achterkant $\frac{1}{m} \times 20$ M. K. S. ontvangen. Indien 20 M. K. S. aan den voorkant nu

---

1) P. FRÖSCHEL. Sitz. ber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien. 117. 1908.

2) A. H. BLAAUW. Die Perzeption des Lichtes. Rec. des Trav. bot. néerl. Vol. V 1909.

3) W. H. ARISZ l.c. § 7.

een groeivertraging y_v geeft en $\frac{1}{m} \times 20$ M. K. S. aan den achterkant een groeivertraging y_a, zal $y_v - y_a$ juist zoo groot zijn, dat er een gemakkelijk zichtbare positieve kromming optreedt. We kunnen dus zeggen, dat met een energieverschil $\frac{m-1}{m} \times 20$ M. K. S. een groeivertragingsverschil $y_v - y_a$ overeenkomt, dat juist zóó groot is, dat we de optredende kromming gemakkelijk met het bloote oog kunnen waarnemen. Daarom noemen we 20 M. K. S. de experimenteele drempelwaarde. Beneden 20 M. K. S. wordt het groeivertragingsverschil niet zoo groot, dat er zulk een duidelijke kromming op kan treden, ARISZ heeft echter bij 7.6 M. K. S. nog een kromming van 0.5 mm. na 2 uur gevonden en zelfs bij 1 M. K. S. met behulp van een microscoop het optreden van een kromming kunnen vaststellen. Deze onderste microscopische drempel voor de kromming behoeft experimenteel echter geenszins samen te vallen met de onderste microscopische drempel voor de fotogroeireactie resp. groeivertraging. Zoo zou er bij eenzijdige belichting nog wel een kromming, dus groeivertragingsverschil, kunnen resulteeren, terwijl de groeivertraging zelf binnen de foutengrens viel.

Dit doet dadelijk de vraag rijzen, of het groeivertragingsverschil aan voor- en achterkant, resp. de grootte van de kromming, steeds constant zal zijn, indien de verhouding der energie aan beide zijden constant blijft en verder, of dit groeivertragingsverschil resp. kromming constant zal blijven, indien het energieverschil constant blijft, terwijl de absolute waarden der energie gevarieerd worden. We kunnen dit laatste nog eenvoudiger aldus formuleeren: behoort bij eenzelfde energieverschil aan voor- en achterkant $(x_v - x_a)$ steeds eenzelfde groeivertragingsverschil $(y_v - y_a)$ dus eenzelfde krommingssterkte, onafhankelijk van de absolute grootte van x_v en zoo neen, hoe groot moet dan het verschil tusschen x_v en x_a worden om toch nog een groeivertragingsverschil $y_v - y_a$ te krijgen, zóó groot, dat juist nog een zichtbare kromming resulteert? Verder: bestaat er maar één experimenteele drempelwaarde voor een nog juist zichtbare positieve kromming; indien niet, welke beteekenis heeft dan de „gewone drempelwaarde" tenopzichte van deze andere? Ik heb hier het oog op de zoog. „Unterschiedsschwellen" en op de drempelwaarde van planten, die voor-

belicht zijn geworden. Met deze laatste zullen we ons hoofdzakelijk bezighouden, daar dit ook het uitgangspunt van onze beschouwingen was.

Zooals bekend is, hangt de energie, die een juist zichtbare positieve kromming geeft, af van den duur en de sterkte der voorbelichting. We zullen nu trachten na te gaan, in welk verband deze drempelwaarde staat tot die van niet voorbelichte planten. Indien we dus in het vervolg over drempelwaarde spreken, bedoelen we hiermee een eenzijdig toegediende energie, waardoor een kromming wordt teweeggebracht van zulk een sterkte, dat ze gemakkelijk met het bloote oog waar te nemen is; bij deze constante drempelkromming behoort dus een constant groeivertragingsverschil $y_v - y_a = q$. Nu is 20 M. K. S. de drempelwaarde voor planten, die in het donker gegroeid zijn, dus een lichtenergie 0 ontvangen hebben. Dit wordt echter anders, indien we de planten alzijdig voorbelichten. Over den invloed, die de voorbelichting heeft op de fototropische verschijnselen, die zich voordoen bij eenzijdige nabelichting, hebben v.n.l. PRINGSHEIM, CLARK en ARISZ gewerkt. De resultaten, die deze drie onderzoekers verkregen hebben, stemmen voldoende overeen; de punten, waarin ze van elkaar afwijken, zijn opgehelderd door ARISZ. Daar deze nu de uitgebreidste proeven over de combinatie van alzijdige voor- en eenzijdige nabelichting heeft verricht, die bovendien quantitatief het meest betrouwbaar lijken, zal ik in de eerste plaats de onderzoekingen van ARISZ bespreken, waaraan zich dan die van PRINGSHEIM en CLARK aansluiten. We zullen ons nu eerst bezighouden met eenzijdige nabelichtingen met hoogstens 1000 M. K. S. en alzijdige voor belichtingen beneden 2000 M. K. S., die korter dan 5 min. geduurd hebben, daar zich bij langere voorbelichting complicaties voordoen, die eerst in § 12 nader besproken zullen worden. De nabelichtingen hebben in al deze gevallen steeds onmiddellijk na de alzijdige voorbelichting plaats gehad, daar het ARISZ bleek, dat elke seconde, die tusschen voor- en nabelichting bespaard kon worden, een grootere nauwkeurigheid der resultaten mogelijk maakte. Hierdoor werd dus een uitklinken van de voorbelichting vermeden, en daardoor is het volgens onze methode mogelijk, om de toestandsverandering, die ontstaan was door de alzijdige voorbelichting, dadelijk te summeeren bij die welke ontstaat door de een-

zijdige nabelichting. Ik verwijs hier naar de tabellen 24—27 van ARISZ, die in hun geheel in een aanhangsel overgenomen zijn en welke wij in de volgende paragrafen zullen bespreken.

---

§ 7. HET ONGEVOELIGER WORDEN VOOR DE POSITIEVE REACTIE.

We zullen nu eerst de letterteekens, die we in de volgende bladzijden zullen gebruiken, hoewel deze hier en daar reeds verklaard zijn, voor het gemakkelijke overzicht, nog eens volledig opnemen.

x_v is de energie, die de voorkant krijgt, hierbij behoort een groeivertraging y_v (in $1^1/_2$ uur).

x_a is de energie, die de achterkant krijgt, hierbij behoort een groeivertraging y_a (in $1^1/_2$ uur).

$x_v - x_a$ is dus het energieverschil aan voor- en achterkant, hierbij behoort een groeivertragingsverschil $y_v - y_a$ (in $1^1/_2$ uur), dat de grootte van de kromming bepaalt; indien dit een minimum q overschrijdt, zal er een juist zichtbare kromming optreden.

a noemen we de geheele energie van de alzijdige voorbelichting; de latere voor- en achterkant krijgt hiervan elk evenveel n.l. $\frac{a}{2}\left(1 + \frac{1}{m}\right) = \frac{a}{n}$ M. K. S.

b noemen we de energie der eenzijdige nabelichting, de voorkant krijgt hiervan de volle energie b M. K. S., de achterkant $\frac{b}{m}$ M. K. S. Als de planten alzijdig voorbelicht zijn geworden, ontvangt de voorkant in het geheel $\left(\frac{a}{n} + b\right)$ M. K. S., de achterkant $\left(\frac{a}{n} + \frac{b}{m}\right)$ M. K. S. Het energieverschil blijft gelijk ondanks de alzijdige voorbelichting n.l. $b\,\frac{m-1}{m}$ M. K. S.; met dit energieverschil $x_v - x_a = b\,\frac{m-1}{m}$ M. K. S. komt een groeivertragingsverschil $y_v - y_a$ overeen; dit energieverschil is dus altijd een constante fractie $\left(\frac{m-1}{m}\right)$ van de eenzijdige nabelichting resp. drempelwaarde.

Nu is 20 M. K. S. de drempelwaarde voor planten, die in

het donker gegroeid zijn, a is dan 0; de voorkant ontvangt hierbij in het geheel 20 M. K. S., het energieverschil is $20\frac{m-1}{m}$ M. K. S., hiermee komt een groeivertragingsverschil q overeen. Indien we nu eerst alzijdig voorbelichten, zal elk der zijden vooraf $\frac{a}{n}$ M. K. S. ontvangen; als we nu daarna 20 M. K. S. toedienen, zal de absolute energie van voor- en achterkant $\frac{a}{n}$ M. K. S. grooter zijn dan wanneer we niet voorbelicht hadden, doch het energieverschil $20\frac{m-1}{m}$ M.K.S. blijft constant. We vinden echter, dat er nu geen kromming optreedt, d. w. z. het groeivertragingsverschil $y_v - y_a$ is kleiner dan q geworden. Verder vinden we uit de tabellen van ARISZ, dat, hoe grooter a resp. $\frac{a}{n}$ is, des te grooter b resp. $b\frac{m-1}{m}$ moet zijn, om nog hetzelfde ordinatenverschil q te geven. De eenvoudigste verklaring voor deze verschijnselen is de veronderstelling, dat de groeivertragingskromme een kromme lijn is met afnemende helling. *Indien de groeivertragingskromme een rechte lijn was, zou met een energieverschil* $b\frac{m-1}{m}$ *M. K. S. steeds eenzelfde groeivertragingsverschil (dus kromming) overeenkomen, waar we ons ook op de abscis bevonden (fig. 1). Indien echter de groeivertragingskromme een kromme lijn is met afnemende helling, zal het groeivertragingsverschil, overeenkomende met een abscissenverschil van* $b\frac{m-1}{m}$ *M. K. S., des te kleiner worden, naarmate de helling van de kromme geringer, dus de* x *grooter wordt (fig. 2).*

Waar we hier den hellingshoek ingevoerd hebben, moeten we ons eerst duidelijk maken, wat het wil zeggen, als we spreken over de helling van de groeivertragingskromme. Om alle verwarring uit te sluiten, leg ik er hier nog eens den nadruk op, dat de y, die bij elke x behoort, een bepaald groeideficit aangeeft en men dus niet moet integreeren om dit te vinden, zooals dit noodig is bij de figuren van BREMEKAMP [1]). De groeivertraging bij elke abscis is

---

[1]) C. E. B. BREMEKAMP, Theorie des Phototropismus. Rec. des trav. bot. Néerl. Vol XV, 1918 fig. 9—12.

dus zelf ordinaat en is niet uit de vorige ordinaten afgeleid. We kunnen nu echter achteraf toch wel de lengten van de opeenvolgende ordinaten met elkaar vergelijken en

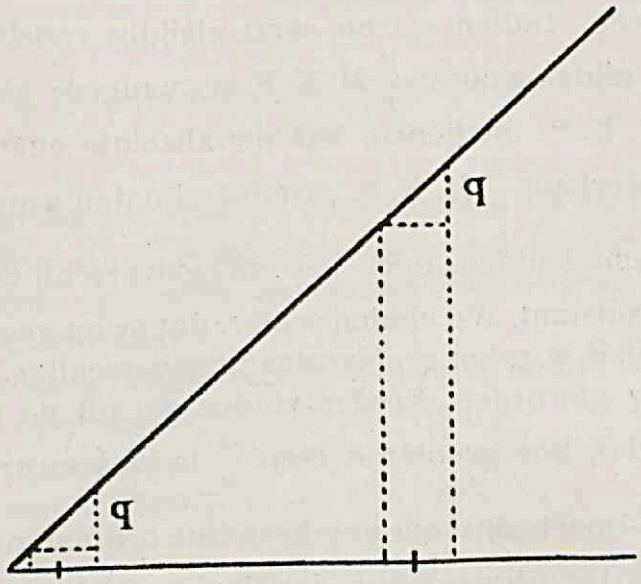


Fig. 1.

Bij een rechte lijn blijft, indien $x_v - x_a$ constant is, $y_v - y_a$ steeds gelijk.

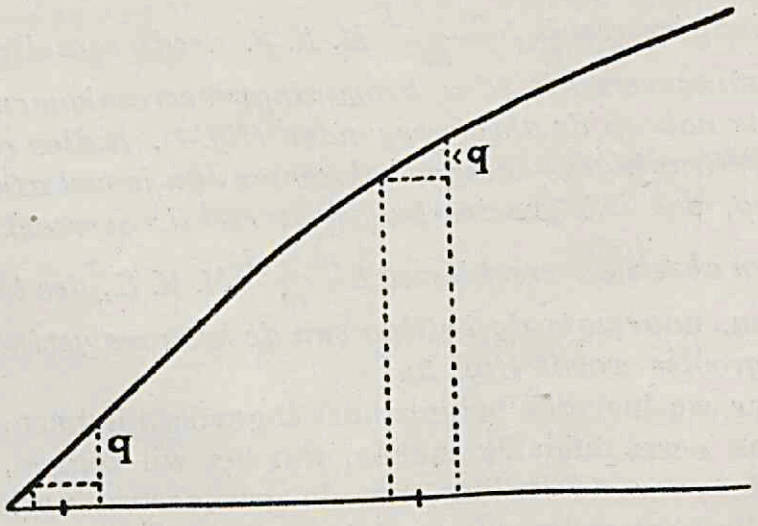


Fig. 2.

Bij een kromme lijn met afnemende helling, wordt, indien $x_v - x_a$ constant is, $y_v - y_a$ kleiner, naarmate x_v grooter is.

bestudeeren, hoe de aangroeiing van de ordinaten is ten opzichte van die der abscissen, dus $\frac{\Delta y}{\Delta x}$ bepalen. Als we zien, wat voor beteekenis dit differentiequotient heeft, kun-

nen we dit schrijven als $\frac{y_2 - y_1}{x_2 - x_1}$ of $\frac{y_v - y_a}{x_v - x_a} = \text{tg}$ van den gemiddelden hellingshoek (α) of het quotient van het groeivertragingsverschil ten opzichte van het energieverschil. Indien we $y_v - y_a$ constant $= q$ houden, zal $x_v - x_a$, dus de drempelwaarde, grooter moeten zijn, naarmate tg α kleiner, dus x_v grooter is; indien we $x_v - x_a$ constant houden, zal $y_v - y_a$, dus de kromming, des te geringer zijn, naarmate tg α kleiner, dus x_v grooter is. Het eerste kunnen we uit de tabellen 24—27 van ARISZ vinden door de +? te verbinden; we zien dan, dat de drempelwaarde stijgt met toenemende energie van de voorbelichting; het tweede vinden we, wanneer we de kolommen van boven naar beneden lezen (weer met dezelfde restricties, wat de energie betreft, als boven genoemd). Het derde verschijnsel, dat we uit bovengenoemde formule kunnen aflezen, is, dat, wanneer $x_v - x_a$ grooter wordt, $y_v - y_a$ ook grooter wordt; dit kunnen we in de tabellen vinden, door de horizontale rijen van links naar rechts te lezen.

We zien dus, dat het al of niet optreden, resp. de grootte van een kromming, niet alleen afhangt van het energieverschil $x_v - x_a$, doch tevens van den hellingshoek tusschen x_v en x_a. *Bij elk energieverschil (resp. eenzijdige nabelichting) behoort een oneindig aantal groeivertragingsverschillen (krommingssterkten); bij elk groeivertragingsverschil, i. c. drempelkromming, behoort een oneindig aantal energieverschillen i. c. drempelwaarden.* Dit is de verklaring van het feit, dat er bij elke positieve kromming een groep drempelwaarden behoort, naar gelang van de voorbelichting en is een noodzakelijk uitvloeisel van het niet rechtlijnig loopen van de groeivertragingskromme.

Dat we hier van aangroeiingen van x en y resp. van abscis- en ordinaatverschillen spreken, heeft een reëele beteekenis, daar bij iedere eenzijdige belichting een energieverschil aan voor- en achterkant ontstaat, waarbij een groeivertragingsverschil of kromming behoort. De wijze nu, waarop men vroeger het verband tusschen eenzijdige energie en kromming in beeld bracht, verschilt aanmerkelijk van die, welke hierboven geschetst is. Men verwaarloosde vroeger meestal de doorgestraalde energie, die de achterkant van het belichte orgaan ontving. De eenzijdige energie nu zou een „phototropische Erregung" in het leven roepen, die de grootte

van de kromming bepaalde; deze prikkelingstoestand y werd als ordinaat van de eenzijdig toegevoerde energie x uitgezet. De verandering, die deze y door de voorbelichting onderging, werd toegeschreven aan een afstompende invloed van het licht, die naast den fototropische invloed zou staan. Het is echter uit de bovenstaande uiteenzetting duidelijk, dat deze y resp. kromming, alleen zijn ontstaan te danken heeft aan het verschil van twee ordinaten nl. y_v en y_a, resp. behoorende tot de energie van den voorkant x_v en die van den achterkant x_a. Deze onjuiste interpretatie van de y resp. kromming ontstond door het feit, dat men niet de ordinaten, de groeivertragingen zelf, kende, wel het verschil van beide, de kromming. Mathematisch is dit uit te drukken door te zeggen, dat *de kromming niet een functie van een energieverschil* $f(x_v - x_a)$ [1] *is, doch het verschil* [2] *van twee functies* $f(x_v) - f(x_a)$, *niet het effect van het verschil van twee hoeveelheden licht, maar het verschil der effecten van beide.* Deze effecten van x_v en x_a heeft BLAAUW ons doen kennen in de „fotogroeireactie" [3]) en hierdoor is onze eerste aandacht gevestigd op de reactieprocessen, daar de voorstelling van een specifieke fototropische Erregung $f(x_v - x_a)$ onjuist gebleken is. Men kan dit kort en goed zeggen: de kromming is secundair, de fotogroeireactie primair.

Waar men vroeger een heel bijzonder soort perceptie moest aannemen, een zeer ingewikkeld mechanisme, waarbij door de ongelijke belichting een speciale krommingsgevoeligheid tot uiting zou komen, is voor het feit, dat het licht een groeivertraging geeft, geen bijzonder soort „gevoeligheid", „inductie" of „perceptie" meer noodig. Waar men vroeger de verandering der „phototropische Empfindlichkeit" alleen aan perceptieprocessen moest toeschrijven, zien we nu, dat deze geheel te verklaren is uit het niet rechtlijnig loopen der groeivertragingskromme. Deze verandering van gevoeligheid komt voor bij elk proces, waarbij het effect niet rechtlijnig toeneemt met het agens. Hiervoor zijn voorbeelden te over in de natuurkunde

---

1) $f(x_v - x_a)$, als men de energie van den achterkant in rekening bracht door b.v. de plant tusschen 2 lichtbronnen te plaatsen, anders nam men $f(x)$.

2) Eigenlijk $\varphi\ (f(x_v) - f(x_a))$.

3) Dezelfde moeilijkheden heeft men bij het oog gehad, waar men eerst den verschildrempel $y_2 - y_1$ kende en later pas de ordinaten y_2 en y_1 n.l. de „foto-electrische reactie van het oog" heeft leeren kennen.

(galvanometer, alle mogelijke spanningsverschijnselen § 19).

ARISZ heeft een verklaring van deze verschijnselen gegeven, die zeer veel op de onze lijkt. Hij verwerpt eveneens de verandering van gevoeligheid, die een verandering van het perceptievermogen zou vooronderstellen. Ook hij beschouwt de reactie van het Avenacoleoptiel als de resultante van een groot aantal zelfstandig percipieerende en min of meer onafhankelijk van elkaar reageerende strooken. De reactie (krommingsneiging) van elke strook wordt dan bepaald door de som van de energie, die deze bij de voor- en nabelichting ontvangen heeft. Door de alzijdige belichting zou een alzijdige krommingsneiging ontstaan; de krommingsneiging aan den achterkant zou nu overwonnen moeten worden door die van den voorkant, wanneer deze eenzijdig nabelicht werd. „Het is dus geenszins verwonderlijk, dat het surplus, dat aan een der zijden moet gegeven worden, om een kromming naar dezen kant te verkrijgen, grooter moet zijn, naarmate de prikkeling van den anderen kant sterker is" (ARISZ l. c. p. 117). Nu bestaat echter deze „tegengestelde krommingsneiging" ook bij zuiver eenzijdig belichte planten, immers de achterkant ontvangt steeds $\frac{1}{m}$ van de energie van den voorkant; deze wordt door ARISZ verwaarloosd. De tegengestelde krommingsneiging aan den achterkant kan echter door de voorbelichting dan pas relatief grooter worden en daardoor het effect van de eenzijdige nabelichting verkleinen, wanneer we aannemen, dat de kromme, die het verband tusschen de (alzijdige) krommingsneiging en de (alzijdige) belichting weergeeft, een kromme is met afnemende helling. Doch in welk opzicht verschilt deze dan van de groeivertragingskromme en verschilt het begrip „alzijdige krommingsneiging" van „alzijdige groeivertraging?" Dan zou men van een groeiende plant in het donker eveneens kunnen zeggen, dat ze een „alzijdige krommingsneiging" vertoont. Bovendien blijft met de voorstelling van de krommingsneiging als primaire reactie het mystieke begrip „phototropische Erregung" verbonden. Het is dus veel eenvoudiger dit begrip „krommingsneiging" te laten vervallen, en de groeivertraging als primaire reactie aan te nemen. De eenzijdige belichting is een bijzonder geval van de alzijdige, en niet omgekeerd.

Ook BREMEKAMP heeft deze tabellen van ARISZ geana-

lyseerd. Dit stuk verscheen, toen onze beschouwingen reeds in bewerking waren voor een voorloopige mededeeling [1]). De resultaten van BREMEKAMP zullen we echter eerst in § 19 bespreken.

---

§ 8. NAUWKEURIGER ANALYSE VAN HET EERSTE DEEL DER GROEIVERTRAGINGSKROMME.

We hebben tot nu toe vermeden iets naders te zeggen over het verband tusschen de helling en x, omdat onze verklaring voor de „gevoeligheidsverandering" deze nadere bepaling niet noodig heeft. Echter in ons geval kunnen we toevallig den loop der groeivertragingskromme ten deele nader bepalen, door het functioneele verband te zoeken, dat tusschen y en x bestaat. Het valt op in tabel 24 en 25, dat er voor een reactie +? steeds een bepaalde verhouding bestaat tusschen de voorbelichting en de nabelichting. Deze drempelwaarde voor +? ligt voor geëtioleerde planten lager dan de gewone drempelwaarde, want 20 M. K. S. geeft in de tabellen +. Daar we echter meer grensgevallen met +? hebben, nemen we hier deze reactie uit utiliteitsbeginselen als drempelwaarde aan. We zullen nu eerst de tabellen 24 en 25 van ARISZ bespreken, en wel beperken we ons hierbij weer tot voorbelichtingen beneden 2000 M. K. S., binnen 3 min. toegediend, en nabelichtingen van ten hoogste 1000 M. K. S. Indien we dan het quotient $\frac{\text{nabelichting}}{\text{voorbelichting}}$ bepalen, vinden we:

$\frac{1}{12.5} : 0$; $\frac{1}{10} + ?$; $\frac{1}{9.9} + ?$; $\frac{1}{9.2} + ?$; $\frac{1}{7.2} +$. We zien hier, dat het quotient voor +? zeer constant is, hoewel de hoeveelheden licht der voorbelichting nog al sterk uiteenloopen n.l. tusschen 435 en 1210 M. K. S. Hieruit kunnen we echter nog niets afleiden, daarom moeten we uitrekenen, hoeveel bij deze gecombineerde belichting de voor- en achterkant krijgen. Hierbij gebruiken we weer de letterteekens, die op p. 32 samengevat zijn. Indien voor +? de verhouding van de nabelichting tot de voorbelichting, dus van b tot a constant is, zal ook de verhouding van het energieverschil tusschen voor- en achterkant $b\frac{m-1}{m}$ ten opzichte van de energie van den voorkant

---

[1]) Zittingsversl. Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam, Mei 1919.

$\frac{a}{n} + b$ constant moeten zijn; als $\frac{b}{a}$ = constant, is ook

$$\frac{b^{\frac{m-1}{m}}}{\frac{a}{2} \cdot \frac{m+1}{m} + b}$$ constant, welke waarde we m ook toekennen.

Om nu gemakkelijker berekeningen te kunnen uitvoeren, geef ik m een bepaalde waarde n.l. 4. De achterkant krijgt dus $^1/_4$ van de energie van den voorkant, ook de gemiddelde lichtintensiteit aan den achterkant is dan $^1/_4$ van die van den voorkant; alle fouten, die de uiteenzetting van § 4 aankleven, zitten daarbij opgesloten in de waarde $^1/_4$. Ik heb deze waarde aangenomen, omdat het mij bleek, dat verschillende feiten zeer goed kloppen met deze veronderstelling. Indien men echter de verhouding der lichtsterkten aan beide kanten op de een of andere wijze kon bepalen, zou deze nog niet de waarde $^1/_4$ behoeven op te leveren, daar dit een waarde is, die niet door de belichtingssterkte alleen bepaald wordt, doch ook met de krommingssterkte in verband met de lichtverdeeling te maken heeft. De waarde $m = 4$ heeft dus slechts practische waarde; in § 11 zullen we trachten m uit de feiten te benaderen. BLAAUW heeft getracht bij Helianthus eenig inzicht te verkrijgen in de lichtverdeeling aan voor- en achterkant. Hij plaatste daartoe zeer scheeve doorsneden op een fotografische plaat en belichtte dan. Door met behulp van een schaal de lichtsterkte onder het dunne en onder het dikke deel van de doorsneden na te gaan, kwam hij er toe, aan te nemen, dat de cellen aan den voorkant $\pm$ $3^1/_2$ maal zooveel licht ontvangen als de cellen aan den achterkant. Deze, overigens zeer fraaie, methode heeft echter dit bezwaar, dat hierbij gevonden wordt de extinctie van het licht, waarvoor de fotografische plaat het gevoeligst is en waarschijnlijk niet die van het licht, dat de sterkste fotogroeireactie geeft. BREMEKAMP neemt uit theoretische overwegingen aan, dat bij Avena de gemiddelde intensiteit van den achterkant $^1/_{14}$ is van de gemiddelde intensiteit van den voorkant. Op het eerste gezicht lijkt deze fractie reeds veel te klein, wij kunnen echter hier niet ingaan op een nadere beschouwing, ik verwijs hiervoor naar § 19. Indien we hier dus $m = 4$ nemen, geschiedt dit, om berekeningen te kunnen maken; indien men voor m 3 of 5 neemt, zullen de hoofdpunten van de groeivertragings-

kromme eenige honderden M. K. S. hooger of lager mogen vallen, aan het wezenlijke van onze beschouwingen verandert het echter niets. Bij eenzijdige belichting ontvangt de achterkant dus $^1/_4$ van de energie (intensiteit) van den voorkant. Bij alzijdige belichting ontvangt de voor- en achterkant elk $\frac{a}{2}\left(1+\frac{1}{m}\right) = {}^5/_8 a$ M. K. S. (de geheele energie, die de plant krijgt, is dus eigenlijk niet a maar $^5/_4 a$ M. K. S.). Hieronder volgt een tabel, waarin de energiegetallen en de reacties overgenomen zijn uit tabel 24 en 25 van ARISZ (zie aanhangsel); hieraan heb ik toegevoegd $100 \times \frac{b\frac{m-1}{m}}{\frac{a}{n}+b} =$

$100 \times \frac{{}^3/_4 b}{{}^5/_8 a + b}$.

TABEL 2.

Samengesteld uit gegevens van tabel 24 en 25 van ARISZ.

Energie van de alzijdige voorbelichting in M. K. S.	Energie van de eenzijdige nabelichting in M. K. S.					
	4×5.5 22	8 × 5.5 44	5 × 12 60	10 × 12 120	5 × 100 500	10 × 100 1000
0=0	75+	75++	75++	75++	75++	75++
10×5.5=55	29.3+	42.1++	47.7++	58.3++	70.2++	72.5++
10×12.1=121	17+	27.6+	33.2++	46++	65.2++	69.7++
36×12.1=435	5.6 0	10.4+?	13.6+	23+	48.6++	59++
100×5.5=550	4.5 0	8.5 0	11.1+?	19.4+	44.4++	55.8++
100×12.1=1210	2.1 0	4.1 0	5.1 0	10.3+?	30++	42.7++

Verklaring:

++ alle planten sterk positief gekromd.
+ alle planten duidelijk positief gekromd.
+? enkele planten zwak positief gekromd.
0 alle planten niet gekromd.
10 × 5.5 wil zeggen ged. 10 sec. met 5.5 M. K. belicht.

29.3 is berekend uit $100 \times \frac{b\frac{m-1}{m}}{\frac{a}{n}+b} = 100 \times \frac{{}^3/_4 \,.\, 22}{{}^5/_8 \,.\, 55 + 22}$.

We vinden uit deze tabel, dat voor een drempelkromming (+?) het quotient $100 \times \frac{x_v - x_a}{x_v}$ 10.4, 11.1 en 10.3 bedraagt, terwijl de energie der voorbelichting hierbij wisselt tusschen 435 en 1210 M. K. S. We mogen wel zeggen, dat dit quotient volkomen constant is, bovendien groepeeren de cijfers, waarbij een reactie 0 of + behoort, zich geheel om deze critische waarde heen; zoo geeft een quotient 8.5 een reactie 0 en 13.6 een reactie +. We mogen de kromming (+?) nu weer voorstellen door $f(x_v) - f(x_a)$ en tevens vinden we hier, dat we ze mogen voorstellen door $\varphi\left(\frac{x_v - x_a}{x_v}\right)$. In dit geval moet f noodzakelijk $c \log x$ zijn [1]).

Dan moet dus een deel van de groeivertragingskromme logarithmisch loopen; de grenzen, waarbinnen de getallen uitsluitsel geven, kunnen we vinden door uit te rekenen, hoeveel M. K. S. de voor- en achterkant in deze gevallen krijgen. De onderste grens ligt bij een voorbelichting van 435 M. K. S. en een nabelichting van 44 M. K. S., de bovenste bij een voorbelichting van 1210 M. K. S. en een nabelichting van 120 M. K. S. In deze twee gevallen is x_v 349, x_a 316 resp. 966 en 876 M. K. S. We mogen dus zeggen, dat het deel der groeivertragingskromme, dat ligt tusschen 300 en 900 M. K. S. logarithmisch loopt; over het verdere deel der groeivertragingskromme geven de getallen in tabel 2 geen uitsluitsel (c.f. § 18 en 22). De quotienten 8.5 met een reactie 0 en 13.6 met een reactie + vallen hierbinnen. Ook de grens,

---

[1]) $f(x_v) - f(x_a) = \varphi\left(1 - \frac{x_a}{x_v}\right) = \psi\left(\frac{x_a}{x_v}\right) = \psi(\xi)$.

Hieruit zoeken we f.

$\frac{df}{dx_v} = \frac{d\psi}{d\xi} \cdot \frac{d\xi}{dx_v} = -\frac{d\psi}{d\xi} \cdot \frac{x_a}{x^2_v}$.

$-\frac{df}{dx_a} = \frac{d\psi}{d\xi} \cdot \frac{d\xi}{dx_a} = \frac{d\psi}{d\xi} \cdot \frac{1}{x_v}$. dus

$\frac{\frac{df}{dx_v}}{\frac{df}{dx_a}} = \frac{x_a}{x_v}$ of $x_v \frac{df}{dx_v} = x_a \frac{df}{dx_a} = c$.

Deze c moet een constante zijn, daar anders niet indentiek voldaan kan worden; we hebben dus $\frac{df}{dx} = \frac{c}{x}$ of $f = c \log x$.

Prof. ORNSTEIN was zoo vriendelijk mij bij de bewerking van deze en andere mathematische formules behulpzaam te zijn, waarvoor ik hem hier mijn oprechten dank uitspreek.

waarbij ++, dus een sterke positieve reactie gevonden wordt, is tamelijk nauw omgrensd; zoo geeft 27.6 +, 30 en hooger ++; de reactie ++ is echter quantitatief niet nauwkeurig genoeg omgrensd, zoodat we uit deze gegevens geen verdere conclusies mogen trekken.

Dat een nabelichting met 22 M. K. S. na een voorbelichting met 55 M. K. S. een quotient 29.3 en toch + en geen ++ geeft, is natuurlijk, daar 22 M. K. S. zonder voorbelichting ook slechts + geeft; dat + door de voorbelichting niet +? wordt, hangt waarschijnlijk ook daarmee samen, dat x_v en x_a hier beiden beneden 100 M. K. S. liggen (x_v 71 en x_a 56 M. K. S.), welk deel onder 100 M. K. S. steiler dan logarithmisch loopt, wat we in § 18 en § 22 zullen bewijzen. Na een alzijdige voorbelichting met 121 M. K. S. geeft een eenzijdige nabelichting met 44 M. K. S. + inplaats van ++ zonder voorbelichting. De achterkant krijgt hier $^5/_8 \times 121 + {}^1/_4 \times 44 = 86$ M. K. S., de voorkant 119 M. K. S.; tusschen 86 en 119 M. K. S. moet de groeivertragingskromme dus reeds een geringer helling bezitten dan tusschen 11 en 44 M. K. S.

We zien dus, dat de drempelwaarde geheel afhangt van de energie, waarmee voorbelicht is en des te hooger komt te liggen, naarmate de absolute waarde van x_v grooter is. Op deze wijze zijn we in staat op nauwkeurige wijze onderzoek te doen naar de helling van de groeivertragingskromme. We zijn nu toevallig in staat geweest, den loop van een deel der groeivertragingskromme nader te bepalen, doch ook indien we het quotient $\frac{x_v - x_a}{x_v}$ niet constant hadden gevonden, hadden we moeten concludeeren, dat de groeivertragingskromme een kromme lijn is met afnemende helling, daar de drempelwaarde grooter wordt met stijgende x.

Ook de resultaten, die PRINGSHEIM verkreeg bij de bestudeering van den invloed van alzijdige voorbelichting op den praesentatietijd, laten zich op deze wijze bewerken. Hieronder volgen de gegevens van Tabel 4 p. 438 uit de 2e mededeeling van PRINGSHEIM; de getallen geven weer $100 \times \frac{x_v - x_a}{x_v}$. De lichtsterkte bedraagt hierbij volgens de opgaven van PRINGSHEIM 2.2. M. K.

Men ziet ook hier, dat bij alzijdige voorbelichtingen gedurende 2, 3 en 5 min. het quotient $100 \times \frac{x_v - x_a}{x_v} = 45.4$,

TABEL 3.

Samengesteld uit gegevens van Tabel 4 van PRINGSHEIM.

Intensiteit van de alzijdige voor- en eenzijdige nabelichting *2.2 M.K.*

Duur van de alzijdige voorbelichting.	Energie van de eenzijdige nabelichting in M. K. S.					
	9×2.2 20	25×2.2 55	115×2.2 253	150×2.2 330	360×2.2 792	420×2.2 924
0 min.	75					
1 min.		30				
2 min.			45.4			
3 min.				43		
5 min.					49.3	
10 min.						39.6
20 min.						26.9

$$30 = 100 \times \frac{^3/_4 \times 55}{^5/_8 \times 132 + 55}.$$

43, 49.3 voldoende constant is. Bij een voorbelichting gedurende 1 min. is dit quotient 30; we zullen hieraan echter geen verdere beschouwingen vastknoopen, omdat bij deze lage energiegetallen in de berekening de waarschijnlijke fout zeer groot wordt, terwijl als praesentatietijd 20—30 seconden opgegeven is. Hier zijn de grenzen, waartusschen we een logarithmisch verloop van de groeivertragingskromme kunnen vaststellen, veel wijder; de logarithmische zone loopt hier van 230 tot 1200 M. K. S.

Het verschijnsel, dat bij voorbelichtingen gedurende langer dan 5 min. het quotient daalt en de drempelwaarde tenslotte constant wordt, vindt zijn analogon in hetzelfde verschijnsel in tabel 24 van ARISZ; we zullen dit echter pas in § 12 bij de langer durende voorbelichting uitvoeriger bespreken.

Het quotient $100 \times \frac{x_v - x_a}{x_v}$ is bij PRINGSHEIM veel grooter en ligt tusschen 43 en 49.3, terwijl in de tabel 2 (ontleend aan ARISZ) het quotient 13.6 reeds + en 30 ++ gaf. De hooge getallen bij PRINGSHEIM zijn echter waarschijnlijk daaraan te wijten, dat als gemakkelijk zichtbare kromming een grooter krommingssterkte gekozen is (terwijl dit ook gedeeltelijk te wijten is aan een afwijkende opstelling van de proef).

Ten slotte wil ik nog eenige gegevens uit tabel 28 van ARISZ bespreken, waarin deze getracht heeft het zoogenaamd ongevoeliger worden voor de eerste positieve kromming quantitatief na te gaan; hierbij werd bijzondere zorg besteed om de temperatuur constant (23° C.) te houden, door het geheel in een soort hooikist te plaatsen, waardoor tijdens de proef slechts schommelingen van 0.1° C. voorkwamen, terwijl de planten bovendien bij constante temperatuur gekweekt waren. In deze tabel wordt bepaald, met hoeveel energie men eenzijdig nabelichten moet, om na $1^1/_2$ uur een positieve kromming van 1 m.m. te verkrijgen, wanneer gedurende verschillende tijden voorbelicht wordt met 30 M. K.; de energie der eenzijdige nabelichting is hierbij in zoo kort mogelijken tijd toegediend. We zullen hier weer alleen voorbelichtingen bespreken met minder dan 2000 M. K. S. en binnen 5 min. toegediend. Indien nu gedurende 20, 30 en 60 sec. voorbelicht werd, moest met resp. 200, 365 en 800 M. K. S. eenzijdig nabelicht worden om na $1^1/_2$ uur een positieve topafwijking van 1 m.m. te verkrijgen. Indien men nu weer $100 \times \frac{x_v - x_a}{x_v}$ in deze drie gevallen bepaalt, vindt men hiervoor resp. 26.1, 29.5 en 31.2.

TABEL 4.

Samengesteld uit gegevens van tabel 28 van ARISZ.

Bepaling van de hoeveelheid energie der nabelichting, die noodig is, om na $1^1/_2$ uur een positieve kromming van 1 m.m. te verkrijgen, wanneer gedurende verschillende tijden alzijdig voorbelicht wordt met 30 M. K. Temp. 23° C.

Duur der alzijdige voorbelichting.	Energie der eenzijdige nabelichting in M. K. S.				
	200	365	800	1200	2500
20 sec.	+ (26.1)				
30 sec.		+ (29.5)			
1 min.			+ (31.2)		
2 min.				Geen positieve kromming meer te verkrijgen.	
4 min.					+
15 min.				+	
30 min.			+		

Bij deze constante krommingssterkte van 1 mm. na $1^1/_2$ uur behoort een constant groeivertragingsverschil en tevens een voldoend constante verhouding van $\frac{x_v - x_a}{x_v}$, wat ons weer doet besluiten tot een logarithmisch loopen van een deel der groeivertragingskromme. De getallen stijgen wel iets bij langer voorbelichting; bij een voorbelichting gedurende 1 min. krijgt de achterkant echter 1325, de voorkant 1925 M. K. S., hoogstwaarschijnlijk zijn we hier al voorbij de grenzen van het logarithmische deel van de groeivertragingskromme (c.f. § 10); bij een voorbelichting gedurende 20 en 30 sec. ligt de energie van voor- en achterkant tusschen 425 en 925 M. K. S.

Ten slotte moeten we nog bespreken de voorbelichtingen met 25 en 100 M. K. uit tabel 26 en 27 van ARISZ (zie aanhangsel), die niet in tabel 2 opgenomen zijn. Bij deze voorbelichtingen zijn afwijkingen te constateeren van den besproken regel, dat een quotient $100 \times \frac{x_v - x_a}{x_v} = 10$ tot 11 een reactie +?, 13 tot 30 een reactie + en 30 tot 75 een reactie ++ geeft. We vinden bij een voorbelichting met 25 M. K. gedurende 10 sec. voor een quotient 9.3 een reactie 0, voor 16.5 +?, bij een voorbelichting met 100 M. K. gedurende 10 sec. voor 6.5 een reactie 0 voor 12.1 +? Deze getallen komen voldoende overeen met die bij voorbelichtingen met 5.5 en 12.1 M. K. (tabel 2). Bij 25 M. K. gedurende 36 sec. geeft echter een quotient 13.2 een reactie 0 en deze wordt bij hooger waarden van het quotient nooit sterker dan +?, terwijl bij voorbelichtingen met 25 en 100 M. K. gedurende 10 sec. de reactie nooit sterker wordt dan +. In de drie laatste gevallen bedraagt de voorbelichting resp. 900, 250 en 1000 M. K. S., waarna dus volgens tabel 26 en 27 van ARISZ geen reactie ++ te verkrijgen is; dit is volgens den productregel in strijd met de gegevens van tabel 24 en 25, waar na een voorbelichting met 5.5 M. K. ged. 3 min. (990 M. K. S.) en 12.1 M. K. ged. 100 sec. (1210 M. K. S.) wèl een reactie ++ optreedt bij een nabelichting met 500 en 1000 M. K. S. De tabellen 26 en 28 [1]) van ARISZ spreken elkaar dan ook eenigszins tegen. In tabel 26 staat, dat bij een voorbelichting met 25 M. K. ged. 36 sec. (900 M. K. S.)

---

[1]) Bij ons tabel 4.

nooit een reactie + optreedt (zoo geeft een nabelichting met 500 en 1000 M. K. S. +?); in tabel 28 wordt daarentegen na een voorbelichting ged. 30 sec. (900 M. K. S.) door 365 M. K. S., na een voorbelichting ged. 60 sec. door 800 M. K. S. een kromming van 1 m.m. na $1^1/_2$ uur verkregen (reactie +). Daar de proeven voor tabel 28 echter met meer zorg uitgevoerd zijn (constante temp. enz.), zullen we uit de tabellen 26 en 27 niet concludeeren, dat de afwijkingen hierin aan een niet-gelden van den productregel te wijten zijn, doch moeten ze toeschrijven aan experimenteerfouten.

Uit alle gegevens mogen we dus besluiten, dat het deel der groeivertragingskromme tusschen 300 en 900 M. K. S. ongeveer logarithmisch loopt; over andere deelen van de kromme geven de getallen geen uitsluitsel, in § 18 en § 22 zullen we echter bewijzen, dat werkelijk alleen ongeveer deze zone logarithmisch loopt. Ik leg er reeds hier den nadruk op, dat aan dit logarithmisch loopen van een deel der groeivertragingskromme geen bijzondere principieele beteekenis te hechten is.

Doordat de groeivertragingskromme een zoodanige kromme lijn is, dat de drempelwaarde moet toenemen met toenemende alzijdige voorbelichting, is een van de verschijnselen, die men vroeger onder den naam van stemmingsverschijnselen samenvatte, verklaard. Hierdoor wordt tevens duidelijk, waarom dit stemmingsverschijnsel zich evengoed na alzijdige voorbelichting voordoet als wanneer men gewoon eenzijdig belicht met een energie, die hooger is dan de drempelwaarde. Dit verschijnsel heeft men ook wel met den naam van „Abstumpfung" bestempeld; het is echter duidelijk, dat dit geen specifieke invloed van het licht op de fototropische reactie is, doch een eigenschap van de groeivertragingskromme. Indien deze een rechte lijn was, zou de fototropische reactie met toenemende eenzijdige belichting steeds rechtlijnig moeten toenemen, daar $y_v - y_a$ dan evenredig met $x_v - \frac{x_v}{m}$ zou stijgen. Dat dit niet gebeurt, bewijst dus al dadelijk, dat de groeivertragingskromme geen rechte lijn kan zijn, doch dat het een kromme lijn met afnemende helling is. Het feit, dat de kromming eerst toeneemt tot ongeveer 100 M. K. S., waarna ze tot ± 250 M. K. S. op dezelfde hoogte blijft, om daarna weer te verminderen, moet daaraan liggen, dat het verschil der ordinaten van x en $^1/_4x$, dus $y_v - y_a$, eerst

grooter wordt, dan een tijdlang op dezelfde hoogte blijft en daarna weer vermindert. Men kan zich dit voor oogen stellen, door een kromme te construeeren, waarvan de helling na ± 100 M. K. S. afneemt (fig. 10 § 18). Uit tabel 2 vinden we, dat er nog een sterke positieve kromming optreedt, als de voorkant 1756, de achterkant 1006 M. K. S. krijgt, hier moet dus de y van 1756 grooter zijn dan die van 1006 M. K. S. *Men ziet hieruit, dat de groeivertragingskromme nog lang blijft stijgen als de positieve kromming reeds aan het verminderen is.*

De kromming, die in dit laatste geval van 1756 M. K. S. voor, en 1006 M. K. S. achter zal ontstaan, is natuurlijk veel minder sterk dan de kromming, die er zou ontstaan zijn, indien de achterkant $^1/_4$ van den voorkant gekregen had (1756 M. K. S. voor, 439 M. K. S. achter), iets wat plaats gehad zou hebben, indien met 1756 M. K. S. eenzijdig was belicht. Indien we de totale energie van den voorkant steeds constant houden, kunnen we door de alzijdige voorbelichting de energie van den achterkant die van den voorkant zooveel laten naderen, als we willen; hierbij vermindert natuurlijk de kromming. Dit zou echter ook gebeuren, indien de groeivertragingskromme een rechte lijn was; we mogen dit dan ook niet verwarren met dat, wat men stemming noemt. In dit laatste geval nam de kromming af, omdat $x_v - x_a$ $\left(\text{ook } \frac{x_v}{x_a}\right)$ kleiner werd; deze neemt echter ook af, als we $x_v - x_a$ constant houden en $\frac{x_v}{x_a}$ kleiner laten worden door een alzijdige voorbelichting; eveneens neemt de kromming af, als $\frac{x_v}{x_a}$ constant $= m$ blijft bij eenzijdige belichting boven 250 M. K. S. Men ziet dus, dat de grootte van de kromming geheel onafhankelijk is van het verschil of de verhouding der lichthoeveelheden aan voor- en achterkant.

Men kan nu van het gevolg, dat door de alzijdige voorbelichting teweeg gebracht wordt, n.l. het steeds dicht bij elkaar blijven liggen van x_v en x_a, gebruik maken, om hierdoor nauwkeurig de helling van de groeivertragingskromme te leeren kennen. Hierbij is het voordeelig de reactie, die optreedt, zoo klein mogelijk te kiezen, omdat in dit geval $y_v - y_a$ het geringst is; bij deze geringe krommingssterkte behoort dan tevens een geringe eenzijdige energie resp.

gering energieverschil, zoodat het quotient $\frac{y_v - y_a}{x_v - x_a}$ nadert tot $\frac{dy}{dx} = \text{tg}\,\alpha$. Men kan dan, na met verschillende energie alzijdig voorbelicht te hebben, hierbij de energie zoeken, die eenzijdig toegediend, een kromming van een bepaalde sterkte geeft. Men kan zoo de relatieve helling van de kromme op verschillende plaatsen leeren kennen, door voor het groeivertragingsverschil $y_v - y_a$, dat bij deze krommingssterkte behoort, een bepaalde waarde aan te nemen (§ 15). Echter ook qualitatief kan men op deze wijze den loop der groeivertragingskromme leeren kennen, wanneer n.l. de kromming alleen door het teeken + of — aangegeven is. We zullen nu in de volgende paragrafen de eenzijdige nabelichting zoo gering mogelijk nemen en de energie, waarmee voorbelicht wordt, laten wisselen.

---

§ 9. BETEEKENIS DER DREMPELWAARDE VOOR DE NEGATIEVE REACTIE.

We hebben in de vorige paragraaf gezien, dat de helling van de groeivertragingskromme na ongeveer 100 M. K. S. sterk vermindert; dit is de oorzaak van de „afstomping" der fototropische kromming en tevens van het ongevoeliger worden voor de positieve reactie. Daar nu bij eenzijdige belichting de positieve reactie tenslotte zoo gering wordt, dat ze zelfs de 0-lijn overschrijdt en negatief wordt, moet deze vermindering van helling der groeivertragingskromme tenslotte voeren tot een maximum in de kromme, waar de helling 0 is en tot een deel, dat daalt en waar de helling negatief is. Slechts op deze wijze kan de groeivertraging aan den voorkant, die sterker belicht wordt en dus een grooter x heeft, geringer worden dan die aan den achterkant. Nu krijgt bij eenzijdige belichting de achterkant steeds $^1/_4$ van den voorkant; deze laatste kan dus het maximum reeds ver gepasseerd zijn, terwijl x_a nog op het stijgende deel ligt. Uit tabel 2 zagen we, dat er nog een sterk positieve kromming optrad, als de voorkant 1756, de achterkant 1006 M. K. S. kreeg; de y van 1756 M. K. S. moest dus nog grooter zijn dan de y van 1006 M. K. S.; het maximum moet dus boven 1000 M. K. S. liggen. Wanneer we nu meer energie toedienen

(steeds binnen 5 min.), moeten we de punten, die de energie van den voor- en achterkant voorstellen, langs de groeivertragingskromme voortschuiven en wel zóó, dat x_v steeds $4x_a$ is; we bereiken dan tenslotte een belichting, waarbij y_v en y_a gelijk zijn: er treedt dan geen kromming op. Indien we echter nog meer energie toevoeren, zal y_v kleiner gaan worden dan y_a: er treedt dan een negatieve kromming op[1]); dit heeft plaats bij ongeveer 5000 M. K. S., echter alleen dan, wanneer deze energie binnen 5 min. is toegediend, anders treedt er een positieve kromming, al of niet gevolgd door een negatieve, op. Zoo geeft volgens de tabellen van ARISZ 5000 M. K. S. bij een intensiteit van 100 M. K. nog een positieve reactie (gevolgd door een negatieve), 6000 M. K. S. reeds een zuiver negatieve kromming, terwijl 4600 M. K. S. bij een intensiteit van 4600 M. K. een negatieve reactie geeft; we nemen als gemiddelde voor de drempelwaarde voor een zuiver negatieve reactie 5000 M. K. S. (de drempelwaarde 4000 M. K. S. voor een positieve kromming, gevolgd door een negatieve, wordt in § 17 besproken). Deze negatieve krommingen verschillen volgens ARISZ in niets van gewone positieve, b.v. de negatieve kromming, veroorzaakt door een belichting met 340 M. K. gedurende 40 sec., is na 45 min. reeds duidelijk zichtbaar, „de reactietijd voor deze negatieve kromming moet dus zeker kleiner zijn dan 45 min."[2]); ook de prikkelgeleiding heeft op dezelfde wijze plaats. Daar bij de negatieve kromming $y_v - y_a$ negatief is, is het quotient $\frac{y_v - y_a}{x_v - x_a} = tg$ gemiddelde α en tevens de hellingshoek zelf negatief; het is dus duidelijk, dat we ons op een dalend deel van de kromme bevinden. Nu blijkt de sterkte van de negatieve krommingen $(y_v - y_a)$ over het algemeen geringer te zijn dan die der positieve; de reden hiervan moet zijn, dat de helling van de groeivertragingskromme zeer gering is, bovendien is bij deze groote energiehoeveelheden de afstand van x_v en

---

1) De negatieve kromming wordt eveneens bepaald door $f(x_v) - f(x_a)$; ook hier hier mag men niet volgens het algemeene gebruik zeggen, dat de kromming een functie is van x_v, de toegevoerde energie aan den voorkant. In dit geval zou niet te begrijpen zijn, waarom er bij een lage energie een positieve, bij hooger energie een negatieve reactie optrad; juist doordat men den achterkant verwaarloosde, is men er toe gekomen, te gaan denken, dat er iets in de plant „omgeschakeld" zou worden, terwijl, wanneer men beide kanten in rekening brengt, alles zeer eenvoudig wordt.

2) W. H. ARISZ l. c. § 14 p. 42.

x_a ($= {}^1/_4 x_v$) zeer groot; indien dus de kromming nog geringer is dan bij de positieve krommingen, waar $x_v - x_a$ veel kleiner is, zal de helling, waarvan de *tg* bepaald wordt door $\frac{y_v - y_a}{x_v - x_a}$, zeer zwak moeten zijn. In hoeverre de productregel opgaat voor het dalende deel der groeivertragingskromme, is echter niet te zeggen (c. f. § 23); voor lage intensiteiten gaat hij zeker niet op, doch dat is een gevolg hiervan, dat de energie van 5000 M. K. S. hier niet binnen 5 min. kan toegediend worden. Zooals besproken is, treden na belichtingen, die langer dan 5 tot 7 min. duren, steeds positieve krommingen op, deze mogen soms gevolgd worden door negatieve, doch een zuiver negatieve kromming binnen $1^1/_2$ uur treedt er nooit op.

---

§ 10. HET GEVOELIGER WORDEN VOOR DE NEGATIEVE REACTIE.

We zien, dat de negatieve krommingen dàn optreden, als y_v kleiner is dan y_a; de x_a behoeft hierbij het maximum echter nog niet voorbij te zijn. Wanneer x_a het maximum gepasseerd is, is x_v reeds veel verder n.l. op $4x_a$; er treedt dan een sterke negatieve kromming op. Indien echter x_a het maximum voorbij is, behoeft x_v niet gelijk aan $4x_a$ te zijn om een negatieve kromming te geven, we kunnen n.l. de punten van voor- en achterkant weer dichter bij elkaar brengen; indien beide dan het maximum juist voorbij zijn en dus op het dalende deel liggen, kan er een negatieve reactie optreden. We kunnen dit nu weer bereiken door de kunstgreep van de alzijdige voorbelichting; we geven dan voor- en achterkant zooveel, dat ze beide juist over het maximum heen zijn; als we nu eenzijdig nabelichten met een energie, die alleen toegediend, een sterk positieve reactie zou gegeven hebben, zal deze nu een zwak negatieve kromming veroorzaken.

Dit verschijnsel is door CLARK en ARISZ nader bestudeerd, terwijl ook PRINGSHEIM opgeeft na alzijdige voorbelichting negatieve krommingen gevonden te hebben, niet voorafgegaan door positieve [1]).

---

1) E. PRINGSHEIM, 2de mededeeling p. 438 noot.

Zooals uit de tabellen 25 en 26 van ARISZ blijkt, heeft deze na voorbelichting met 12.1 M. K. gedurende 3 min. en 25 M. K. ged. 100 sec. zwakke negatieve krommingen waargenomen, die met ? zijn aangeduid. ARISZ zegt hierover: „de krommingen zijn hier niet uitgesproken, sommige planten van eenzelfde proef krommen zich zwak positief, maar steeds zijn er enkele, die zich negatief krommen [1])"; dat dit verschijnsel niet ontstaat door een geotropische oprichting, die een schijnbaar negatieve kromming zou geven, werd bewezen, door deze proeven op den klinostaat te controleeren. Hieronder geef ik een tabel, waarin eenige gegevens verzameld zijn uit tabel 25 en 26; hieraan heb ik toegevoegd de energie in M. K. S., die de voor- en achterkant in dit geval krijgen, op de bovengenoemde wijze berekend.

TABEL 5.

Samengesteld uit gegevens van tabel 25 en 26 van ARISZ.

Energie van de eenzijdige nabelichting in M. K. S.	Alzijdige voorbelichting.					
	12.1 M. K. ged. 3 min.			25 M. K. ged. 100 sec.		
	voorkant	achterkant	reactie	voorkant	achterkant	reactie
44	1405	1372	0	1606	1573	0
60	1421	1376	0	1622	1577	0
120	1481	1391	?	1682	1592	0
500	1861	1486	?	2062	1687	?
1000				2562	1812	?

Verklaring:

0 geen planten gekromd.

? onder de planten van een proef zijn er steeds enkele, die zich negatief krommen.

voorkant 1405 M. K. S. is berekend uit $(12.1 \times 180) \times {}^5/_8 + 44$.

achterkant 1372 M. K. S. „ „ „ $(12.1 \times 180) \times {}^5/_8 + {}^{44}/_4$.

Men ziet, dat, wanneer de achterkant in het eene geval 1400, in het andere geval ± 1700 M. K. S. krijgt, reeds hier zwak negatieve krommingen kunnen optreden; voor- en achterkant moeten hier het maximum van de groeivertragingskromme dus reeds gepasseerd zijn. Dat in het eerste

[1]) W. H. ARISZ, l.c. § 31 p. 117.

geval geen kromming optreedt bij een nabelichting met 60 M. K. S. en wel bij een met 120 M. K. S., hoewel de achterkant hier slechts 15 M. K. S. meer krijgt dan bij een nabelichting met 60 M. K. S., bewijst, dat dit alleen moet komen, doordat de helling van het dalende deel hier zeer gering is. Evenals de grootte van $x_v - x_a$, noodig voor een positieve kromming, bepaald werd door de grootte van den hellingshoek, zoo zal dit ook hier het geval zijn; daarom kan bij een voorbelichting met 25 M. K. ook niet eerder een negatieve kromming optreden, hoewel de punten van voor- en achterkant het maximum waarschijnlijk reeds voorbij zijn. Dat hier bij eenzelfde proef soms positieve krommingen, doch steeds ook eenige negatieve krommingen optreden, bewijst, dat we ons hier nabij het maximum moeten bevinden; het is te begrijpen, dat de ligging hiervan voor de verschillende proefplanten iets verschilt, ligt het iets hooger dan 1400 resp. 1700 M. K. S. dan zullen er positieve, ligt het iets lager, dan zullen er negatieve krommingen optreden. Men ziet, welk een sterken invloed de alzijdige voorbelichting heeft. Als de voorkant 1481, de achterkant 1391 M. K. S. krijgt, treedt er een negatieve reactie op; indien men met 1481 M. K. S. eenzijdig had belicht, waarbij de achterkant slechts 370 M. K. S. krijgt, zou er een sterk positieve reactie opgetreden zijn.

Bij een voorbelichting met 100 M. K. ged. 36 en 100 sec. in tabel 27 van ARISZ zijn geen krommingen aangegeven; in allen gevalle treden hier geen positieve krommingen meer op en, zooals gezegd is, moet de helling van het dalende deel zeer gering zijn. Na een voorbelichting met 450 M. K. ged. 10, 36 en 100 sec. treden er in het geheel geen duidelijke krommingen meer op [1]) terwijl door BREMEKAMP [2]) gevonden is, dat dit reeds beneden de 10 sec., bij 4000 M. K. beneden de 1 sec. plaats heeft. Men ziet, dat in al deze gevallen geen positieve krommingen meer optreden, als de achterkant meer dan 1400 M. K. S. krijgt; ditzelfde is ook te zien uit tabel 28 van ARISZ (tab. 4 hierboven), waar er na een voorbelichting met 30 M. K. ged. 2 min. geen energie te vinden is, die een positieve kromming kan geven.

Waar de besproken negatieve krommingen echter zeer zwak zijn, omdat de eenzijdige nabelichting, dus ook $x_v - x_a$

---

1) ARISZ l.c. § 31 p. 120.
2) BREMEKAMP l.c. p. 145.

en tevens $y_v - y_a$, nogal klein genomen was, zullen we sterker negatieve krommingen kunnen verwachten, als de eenzijdige nabelichting sterker is. Ook hiervan vinden we voorbeelden in tabel 25—27. Indien we n.l. nabelichten met 4500 M. K. S., een energie, die, alleen toegediend, een positieve kromming (gevolgd door een negatieve) [1]) zou gegeven hebben, geeft deze nu in verschillende gevallen een zuiver negatieve. Men ziet in deze tabellen steeds in de eerste $1^1/_2$ uur een positieve kromming optreden, als de achterkant minder dan $\pm$ 1400 M. K. S. krijgt; zoodra dit echter meer dan 1400 M. K. S. wordt, zoodra dus voorkant en achterkant beide op het dalende deel komen te liggen, treedt er een zuiver negatieve kromming op.

TABEL 6.

Samengesteld uit gegevens van tabel 25—27 van ARISZ.

Voorbelicht	Energie achterkant in M. K. S.	Reactie
10×12.1	$75 + 1125 = 1200$	$\pm$
36×12.1	$272 + 1125 = 1397$	—
10×25	$156 + 1125 = 1281$	$\pm$
36×25	$562 + 1125 = 1687$	— [2])
10×100	$625 + 1125 = 1750$	—
36×100	$2250 + 1125 = 3375$	— [2])

Verklaring:

De nabelichting heeft hier steeds plaats gehad met 4500 M. K. S. (450 M. K. ged. 10 sec.).

1200 is berekend uit $^5/_8 \times 121 + ^1/_4 \times 4500$.

$\pm$ beteekent, dat de reactie na 1 uur volgens het eerste teeken is, na 2 uur volgens het tweede.

Het feit, dat in tab. 5 na een voorbelichting met 12.1 M. K. en een nabelichting met $10 \times 12 = 120$ M. K. S. of hooger, negatieve krommingen optreden, is speciaal voor deze lichtsterkte interessant, omdat hierbij zonder voorbelichting nooit zuiver negatieve krommingen optreden, zooals blijkt uit tabel 6

---

[1]) Deze negatieve krommingen zijn echter op een eenigszins andere wijze te verklaren dan de zuiver negatieve, en treden pas tusschen $1^1/_2$ en 2 uur op. In § 17 zullen we deze krommingen bespreken.

[2]) Het feit, dat het teeken „—" bij langer voorbelichting overgaat in —? wordt in § 12 besproken.

van ARISZ. Hierin geeft 3600 M. K. S. een positieve reactie, 5000 M. K. S. een positieve gevolgd door een negatieve; hier kunnen bij deze en bij een hoogere energie nooit zuiver negatieve krommingen optreden, omdat, zooals reeds vroeger gezegd is, deze alleen mogelijk zijn, als de energie binnen 5 min. is toegediend. Bij eenzijdige belichting met 3600 M. K. S. ligt de voorkant weliswaar op het dalende deel, doch de achterkant krijgt hierbij $^{3600}/_{4} = 900$ M. K. S.; deze ligt dus nog een heel eind van het maximum af en daar het stijgende deel zeer steil is vergeleken bij het dalende, is de y van 900 M. K. S. veel kleiner dan die van 3600 M. K. S.: er moet dus een positieve kromming optreden. Indien de achterkant bij eenzijdige belichting 1400 M. K. S. ontving, zou de voorkant $4 \times 1400 = 5600$ M. K. S. krijgen, men zou dus langer dan 5 min. moeten belichten; indien echter de achterkant 1400 M. K. S. krijgt en de voorkant $^{3}/_{4}$ van 120 of van 500 meer, dan kan er nù wel een zuiver negatieve kromming optreden. Men ziet, dat de schijnbare tegenspraak op deze wijze zeer gemakkelijk op te lossen is.

Ook in tabel 16 en fig. 16 van ARISZ is dit zoog. gevoeliger worden voor de negatieve reactie te vinden. Hier is van twee tegengestelde kanten gelijktijdig belicht met gloeilampjes van 10 volt (5 K.); doch daar ARISZ in tabel 13 opgeeft, dat hij met deze lampjes als drempelwaarde voor een positieve kromming, gevolgd door een negatieve, 1900—2100 M. K. S. vond, terwijl in tabel 5 tot 10 deze drempelwaarde voor de Nernst-lamp bij alle intensiteiten op ± 4000 M. K. S. ligt, moeten de lichthoeveelheden van de gloeilampjes van 10 volt ongeveer met 2 vermenigvuldigd worden, willen ze vergelijkbaar zijn met de proeven van tabel 24—27 [1]); de lichtsterkte moet dus ongeveer gelijk aan 10 K. genomen worden.

De planten stonden in lange rijen tusschen de twee lichtbronnen, die twee Meter van elkaar verwijderd waren en kwamen daarna op den klinostaat. ARISZ vond nu, dat er een positieve kromming gevolgd door een negatieve, of een zuiver negatieve kromming (kromming naar de dichtstbijzijnde lichtbron heet positief) optrad, als de plant van de sterkst

---

1) ARISZ zelf geeft als oorzaak voor deze lage drempelwaarde op, dat de samenstelling van het licht van deze lampjes anders was, zoodat deze tabel 16 niet direct vergelijkbaar is met de tabellen 24—27, waarbij een Nernstlamp gebruikt is.

belichte zijde minstens 3700—4800 M. K. S.[1]) kreeg. Hierbij komt noch de positieve kromming, noch de negatieve kromming van de andere zijde tot uiting; ook de zuiver negatieve krommingen kan ARISZ hier niet geheel verklaren. Hij brengt dit verschijnsel in direct verband met het feit, dat de maximale kromming na ongeveer 300 M. K. S. minder sterk gaat worden; indien de eene kant dan een lichthoeveelheid krijgt „die een kromming geeft, die over de grootste maximale krommingssterkte heen is", terwijl de energie aan den anderen kant een kromming geeft, „die maximaal of vrijwel maximaal is, zou men een kromming naar de zwakste belichting kunnen verkrijgen en zouden al deze verschijnselen over tweezijdige belichtingen zich op een zeer bevredigende wijze laten verklaren[2])". Wij moeten hier echter niet direct verband zoeken met de krommingssterkte, doch met de groeivertragingskromme; we hebben immers gezien, dat de groeivertragingskromme nog lang blijft doorstijgen, nadat de krommingssterkte reeds bezig is te dalen. Evenmin als nu bij eenzijdige belichting de groeivertragingen aan beide zijden afzonderlijk tot uiting komen[3]), kunnen bij deze tweezijdige belichtingen de groeivertragingen, teweeggebracht door de twee lichtbronnen, gescheiden tot uiting komen: de kromming wordt bepaald door het groeivertragingsverschil. We moeten dus uitrekenen, hoeveel beide kanten ieder afzonderlijk ontvangen en daarbij rekening houden met het licht, dat door de plant heengestraald is. De linkerkant ontvangt van de linker lichtbron de volle energie, van de rechter slechts $^1/_4$ deel; bij den rechterkant is dit juist omgekeerd. Indien men tabel 16 op deze wijze bewerkt, vindt men, dat, wanneer de eene kant 4676 M. K. S.,[1]), de andere 1382 M. K. S.[1]) ontvangt (ged. 1 min. belicht), er nog een positieve kromming gevolgd door een negatieve optreedt; indien de eene kant 4634 M. K. S.,[1]), de andere 2070 M. K. S.[1]) ontvangt (ged. 3 min. belicht), treedt er een zuiver negatieve kromming op. Op deze wijze vind ik de ligging van het maximum tusschen 1700 en 2000 M. K. S.; deze waarde is iets hooger dan de hierboven gevonden, echter is de

---

1) Ik vermenigvuldig met 2.

2) ARISZ § 28 p. 102. Deze verklaring geldt ook voor de alzijdige voorbelichting met eenzijdige nabelichting.

3) We komen hierop nader terug in § 21.

coëfficient 2, waarmee we vermenigvuldigd hebben, misschien iets te hoog.

Ook CLARK heeft deze „Tendenz zu negativen Reaktionen" gevonden. We moeten echter bij zijn tabellen steeds in het oog houden, dat hij ook positieve reacties, gevolgd door negatieve, als zuiver negatieve opteekent, eveneens geotropische opkrommingen, die den indruk maken van negatieve krommingen (zie de opm. van ARISZ l. c. p. 121). Daardoor is de ligging van het maximum uit zijn cijfers niet te bepalen. De gegevens uit fig. 6 en protokol III van CLARK heb ik weergegeven in een tabel, die in het tabellenaanhangsel is opgenomen.

Uit al deze gegevens mogen we besluiten, dat het maximum van de groeivertragingskromme op ongeveer 1400 M. K. S. ligt, indien men tenminste $m = 4$ neemt, daar we bij de lichthoeveelheid, die de achterkant bij de alzijdige voorbelichting ontvangt: $^1/_2 \left(1 + \frac{1}{m}\right)a$, m de waarde 4 toegekend hebben. Indien we in tab. 5 $m = 5$ genomen hadden, zouden we het maximum op 1300 M. K. S., indien $m = 3$ op 1500 M. K. S. gevonden hebben. Als we m nog grooter nemen, kan het maximum nooit lager dan ± 1100 M. K. S. worden, daar de factor $1 + \frac{1}{m}$ dan tenslotte gelijk 1 wordt; als we m kleiner nemen, zal de factor $1 + \frac{1}{m}$ naderen tot 2 en krijgen we als bovenste grens ± 2200 M. K. S.

We kunnen ons dus onafhankelijk maken van de waarde van m, door te zeggen, dat het maximum van de groeivertragingskromme tusschen 1100 en 2200 M. K. S. moet liggen; nemen we voor $m = 4$, dan ligt het op ± 1400 M. K. S. (voor de grenzen van m zie § 11).

Tenslotte wil ik er hier nog eens op wijzen, dat het optreden van negatieve krommingen voldoende kan verklaard worden door aan te nemen, dat de groeivertragingskromme daalt; de grootte van de groeivertraging behoeft hier niet negatief te worden, dus over te gaan in een groeiversnelling (groeisurplus), zooals BLAAUW bij Phycomyces gevonden heeft (§ 2). Dit is vooral duidelijk bij de gevallen, waar onmiddellijk na het maximum een zwakke negatieve kromming kan optreden.

§ 11. DE GROEIVERTRAGING ALS FUNCTIE VAN DEN BELICHTINGSTIJD.

We hebben in de vorige paragrafen de grootte van de groeivertraging steeds voorgesteld als functie van de energie, we kunnen echter ook een groeivertragingskromme voor een bepaalde intensiteit beschouwen, waarbij als abscis de tijd genomen wordt, gedurende welken met die intensiteit belicht is. We beschouwen hier voorloopig eerst weer intensiteiten, die een zuiver negatieve kromming kunnen geven, waarmee dus 5000 M. K. S. binnen 5 min. toegediend kan worden; binnen deze grenzen geldt de productregel. Belichten we nu met een lichtsterkte i_4 eenzijdig, dan zal de voorkant met een intensiteit i_4, de achterkant met een intensiteit i_1 bestraald worden. Denken we ons nu de tijd-groeivertragingskrommen voor deze beide intensiteiten, dan zullen de ordinaten, die bij eenzelfden belichtingstijd x behooren, de groeivertragingen aan beide kanten voorstellen; $y_v = f(i_4, t)$, $y_a = f(i_1, t)$. De kromming wordt dan bepaald door $f(i_4, t) - f(i_1, t)$.

Voor elke intensiteit is de abscis (tijd) echter tevens een maat voor de energie, de abscissen van de $f(i_4, t)$ kromme [1]) geeft tevens de energie van den voorkant, die van de $f(i_1, t)$ kromme de energie aan den achterkant weer. Daar de productregel nu beneden 5000 M. K. S. opgaat, is $y = f(i_4, t_1) = f(i_1, t_4)$; we kunnen beide dus niet alleen uit de energie-groeivertragingskromme, maar ook uit elkaar afleiden, de $f(i_1, t)$ kromme uit de $f(i_4, t)$ kromme, door deze op $4 \times$ zoo groote abscissen uit te zetten. Zoolang nu de productregel geldt, kunnen we de tijd-kromme als energie-kromme beschouwen: $y = f(i_4, t) = f(i_4 \times t)$. Uit de tijd-kromme van den voorkant kunnen we dan eveneens de kromming vinden volgens de vroeger gebruikte formule $y_v - y_a = f(x_v) - \left(\frac{x_v}{4}\right)$

Het nadeel van deze formule is echter, dat deze gebonden is aan den productregel; dit nadeel geldt niet voor de formule $y_v - y_a = f(i_4, t) - f(i_1, t)$. Op deze wijze maken we ons onafhankelijk van de geldigheid van den productregel. Zoolang we de zone van 0 — 5000 M. K. S. beschouwen,

---

[1]) Onder $f(i_4, t)$ kromme verstaan we dus de kromme, die voor een intensiteit i_4 de groeivertraging als functie van den belichtingstijd t voorstelt.

waarin steeds positieve krommingen optreden en $y_v - y_a$ steeds positief is, moet de $f(i_4, t)$ kromme bóven de $f(i_1, t)$ kromme loopen. Na 5000 M. K. S. treden er echter negatieve krommingen op, hier moet de eerste dus ònder de laatste loopen, terwijl op ongeveer 5000 M. K. S. de krommen voor een intensiteit i_4 en i_1 elkaar snijden.

Daar we nu de achterkant-kromme uit de voorkant-kromme kunnen afleiden, door deze op $m \times$ zoo groote abscissen uit te zetten, moeten alle belangrijke punten in de

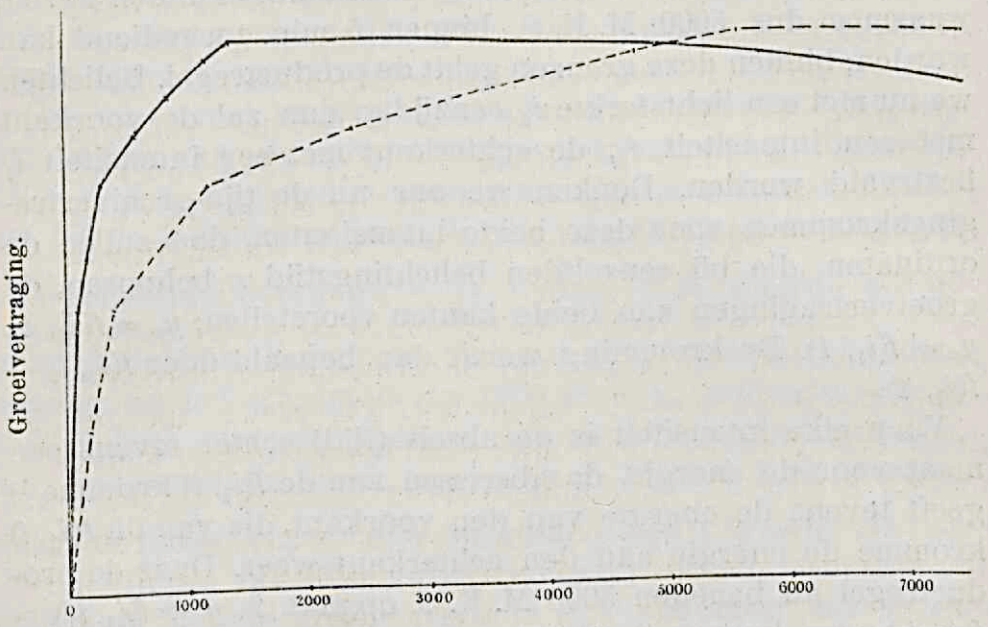


Fig. 3.

—— tijd-groeivertragingskromme voor een intensiteit i_4.
---- „ „ „ „ „ i_1.
De abscis (tijd) stelt tevens voor de energie in de $f(i_4, t)$ kromme.

laatste zich in de eerste herhalen op een $m \times$ zoo grooten afstand. We kunnen nu trachten, zoo de waarde van m te benaderen. De kromme van den voorkant bereikt haar maximum op ongeveer 1400 M. K. S.; die van den achterkant op $m \times 1400$ M. K. S., gerekend ten opzichte van de eenzijdig toegevoerde energie; op dit oogenblik is de voorkant al aan het dalen, daar m grooter is dan 1. Daar nu verder de groeivertraging aan den voorkant op 1400 M. K. S. en aan den achterkant op $m \times 1400$ M. K. S. evengroot is, moet de kromme van den voorkant die van den achterkant vóór diens maximum, dus vóór $m \times 1400$ M. K. S. snijden, daar na het snijpunt y_v kleiner wordt dan y_a: dit is de drempelwaarde voor de negatieve kromming, ongeveer 5000 M. K. S.

We zien dus (fig. 3), dat er reeds een negatieve kromming op moet treden, als de energie van den achterkant nog op het stijgende deel, dus voor het maximum ligt. 5000 M. K. S. moet dus vóór $m \times 1400$ M. K. S. liggen, of wel 5000 is kleiner dan $m \times 1400$; m moet dus grooter zijn dan $\frac{5000}{1400} = 3{,}6$. Waar wij $m = 4$ genomen hebben, ligt deze waarde dus boven het vereischte minimum. Lag het maximum op 1100 M. K. S. (§ 10), dan zou m grooter dan 4.5, lag het op 2200 M. K. S., dan zou m grooter dan 2.3 moeten zijn.

Men zou m ook kunnen bepalen uit de getallen der fotogroeireactie; wanneer men n.l. eenzijdig belicht, kent men het groeivertragingsverschil (krommingssterkte) en de groeivertraging aan den voorkant is te vinden uit de fotogroeireactie bij alzijdige belichting; op deze wijze kan men de groeivertraging van den achterkant vinden en in de groeivertragingskromme de energie, waarvan ze een functie is, opzoeken.

We kunnen nu tevens begrijpen, waarom bij belichting gedurende een bepaalden tijd de kromming niet rechtevenredig toeneemt met de intensiteit. Dit komt, doordat de groeivertraging natuurlijk niet rechtevenredig kan toenemen met de intensiteit, daar anders de groeivertraging tenslotte zoo groot zou worden, dat de groei a.h.w. negatief zou zijn. De kromme, die de groeivertraging uitdrukt als $f(i)$ moet dus een kromme lijn zijn met afnemende helling, de fototropische kromming moet dus „afgestompt" worden. Daar we nu de abscis i mogen vervangen door t (productregel) en door energie, wordt de kromming dus ook „afgestompt" door hooger energie. Bij den productregel zijn de $f(i)$, $f(t)$ en $f(i \times t)$ krommen identiek. Dit is niet zoo, als de productregel niet meer opgaat.

---

§ 12. ALZIJDIGE VOORBELICHTINGEN GEDURENDE 5 MIN. EN LANGER.

Wanneer we 5 min. alzijdig voorbelichten en daarna met een niet al te groote lichthoeveelheid eenzijdig nabelichten, vinden we in tabel 24—27 van ARISZ weer een positieve kromming optreden. Hieruit kunnen we nu conclusies trekken omtrent den loop der groeivertragingskromme, waarbij we den

tijd weer als abscis nemen. Door de alzijdige voorbelichting bevinden we ons dus op die plaats van de abscis, die 5 min. voorstelt. Wanneer we telkens slechts de groeivertragingskromme voor *één* bepaalde intensiteit beschouwen, is de abscis, tijd, tevens een maat voor de energie.

De groeivertragingskrommen na 5 min. voor verschillende intensiteiten mogen we echter niet meer uit elkaar afleiden, daar de productregel voor belichtingen langer dan 5 min. niet meer opgaat.

Wanneer we nu, met b.v. 12 M. K., alzijdig voorbelicht hebben, zullen we hierbij voorloopig de doorgestraalde energie verwaarloozen. We nemen nu aan, dat, als we nu hierna b.v. 1000 M. K. S. eenzijdig toevoeren, het onverschillig is, of deze energie toegediend wordt met 100 M. K. ged. 10 sec. of met 12 M. K. ged. $83^1/_3$ sec.; we nemen dus aan, dat voor deze niet al te groote hoeveelheden licht de productregel nog geldt. Daardoor mogen we ons bij de eenzijdige nabelichting op de groeivertragingskromme voor 12 M. K. blijven voortbewegen; de groeivertraging hangt, volgens de energiehypothese,[1]) dan, bij één intensiteit, af van de energie; we mogen dus op de kromme van 12 M. K. bij de energie, die voor- en achterkant ontvangen hebben, toevoegen de energie, die beide kanten bij de eenzijdige nabelichting ontvangen n.l. 1000 en 250 M. K. S. De grootte van de kromming kan uit de groeivertragingskromme voor 12 M. K. bepaald worden door $f\left(\frac{a}{n}+b\right)-f\left(\frac{a}{n}+\frac{b}{m}\right)$.

Als we nu iets willen te weten komen omtrent de helling van de kromme, moeten we opzoeken, welke eenzijdige energie, resp. $x_v - x_a$, bij een kromming van een bepaalde sterkte $y_v - y_a$ behoort. Het quotient $\frac{y_v - y_a}{x_v - x_a}$ is dan weer gelijk aan de *tg* van den gemiddelden hellingshoek van de kromme tusschen x_v en x_a.

In § 9 zagen we, dat dit quotient bij negatieve krommingen negatief is, waaruit we concludeerden, dat we ons in dat geval op een dalend deel van de groeivertragingskromme bevonden. Hier, na 5 min., treden er echter weer positieve krommingen op; het teeken van tg α moet dus positief, de hellingshoek eveneens positief geworden zijn:

---

[1]) Voor onze definitie van energiehypothese zie § 5.

de groeivertragingskromme moet dus op 5 min. [1]) *weer gaan stijgen.* Dit is uit de tabellen 24—27 en 28 (hier tabel 4) van ARISZ en de tabel van CLARK duidelijk te zien (zie aanhangsel).

Daar de groeivertragingskromme op 5 min. een minimum heeft, moet de helling vóór dezen tijd reeds aanmerkelijk afgenomen zijn. Dit verminderen van de helling is duidelijk te zien in de tabellen 24—27 van ARISZ, nl. waar in plaats van het teeken „—" zonder voorbelichting, nu een zwak negatieve kromming (— ?) optreedt. Deze verzwakkingen zijn niet afhankelijk van de energie der voorbelichting, doch treden alleen op bij langere voorbelichtingen. Hoewel deze verzwakkingen ook zeer duidelijk zijn bij eenzijdige nabelichtingen met 13.500 en 27.000 M. K. S., kiezen wij hier weer een zoo gering mogelijke energie der nabelichting, overeenkomstig de grondbeginselen der methode van hellingonderzoek, zooals deze aan het slot van § 8 uiteengezet zijn.

TABEL 7 (aansluitende aan tabel 6).
Samengesteld uit gegevens van tabel 24—27 van ARISZ.

Alzijdige voorbelichting			Eenzijdige nabelichting met 4500 M. K. S.
Intensiteit in M. K.	Tijd	Energie in M. K. S.	Reactie
25	36 sec.	900	—
25	100 sec.	2500	—?
100	36 sec.	3600	—
100	100 sec.	10.000	—?

De eenzijdige nabelichting heeft hier steeds met 4500 M. K. S. (450 M. K. ged. 10 sec.) plaats gehad. Dit „ongevoeliger worden voor de negatieve reactie", zooals we dit verschijnsel kunnen noemen, bewijst, dat we tengevolge van de alzijdige voorbelichting ons op een punt van de groeivertragingskromme bevinden, waar de helling van het dalende deel geringer is geworden; we moeten ons hier dus voorbij het buigpunt van het dalende deel bevinden.

---

[1]) Eigenlijk is de kromme reeds op 4—5 min. aan het stijgen. Daar we echter geen nadere grenzen kunnen bepalen, nemen we in 't vervolg aan, dat het minimum van de kromme op 5 min. ligt.

Bij nog langer voorbelichting wordt deze helling nog geringer, eindelijk 0, zoodat er op 5 min. een minimum optreedt.

Bij sterke eenzijdige nabelichtingen na voorbelichtingen ged. 5 min. treden er nog negatieve krommingen op, indien de intensiteit van de voorbelichting zwak is geweest; bij 12 en 25 M. K. zijn ook deze gedeeltelijk, bij 100 M. K. geheel verdwenen. Over de oorzaak van dit verschil kan ik niets zeggen.

Indien we nu nog langer voorbelichten, verdwijnen de negatieve reacties geheel en treden er alleen positieve krommingen bij eenzijdige nabelichting, hoe hoog deze ook zij, op. *Daar nu op 5 min. de helling van de groeivertragingskromme 0 is en daarna positief wordt, moet deze na 5 min. toenemen.* We kunnen dit ook bewijzen uit de tabellen 25—27 van ARISZ; de drempelwaarde voor de tweede positieve kromming neemt hier af tusschen 5 en 20 min.; we zouden hier kunnen spreken van een „gevoeliger worden voor de tweede positieve reactie".

Nu neemt deze helling echter niet steeds toe, doch wordt na ongeveer 20 min. constant; dit concludeeren wij uit het verschijnsel, dat na voorbelichtingen gedurende 20 min. of langer de drempelwaarde constant wordt. *De groeivertragingskromme is na 20 min. dus een rechte lijn geworden;* op welke plaats van de abscis we ons na 20 min. ook bevinden, steeds zal bij eenzelfde abscissenverschil (eenzijdige energie) eenzelfde ordinatenverschil (kromming) behooren. Er is dus geen „stemmingsverandering" meer mogelijk na 20 min., hoelang men ook met die intensiteit voorbelicht; men drukte dit vroeger aldus uit: „de plant is geadapteerd aan die bepaalde lichtsterkte".

De constante helling, die bij belichtingen van 20 min. en langer bereikt wordt, is echter geringer dan de helling, die de kromme tot ± 100 M. K. S. bezat, d. w. z. de drempelwaarde blijft hooger dan die voor geëtioleerde planten.

Ook PRINGSHEIM en CLARK hebben geheel dezelfde resultaten verkregen. Uit tabel 4 van PRINGSHEIM (2de mededeeling), hiervoor afgedrukt als tabel 3, is te zien, dat bij een lichtsterkte van 2.2 M. K. de drempelwaarde na 5 min. nog iets toeneemt, doch na 10 min. niet meer verandert; dit komt geheel overeen met tabel 24 van ARISZ voor 5.5 M. K., waar de drempelwaarde na 5 min. niet meer verandert, waar dus evenmin een gevoeliger worden voor de tweede positieve

reactie te bekennen is. De groeivertragingskrommen voor zwakke intensiteiten vertoonen dus geen deel, waarvan de helling toeneemt (c. f. § 15).

In tabel 5 van PRINGSHEIM (2de mededeeling) blijft de drempelwaarde eveneens, zelfs na een voorbelichting van 4 uur, evengroot als na een voorbelichting gedurende 15 min. Van CLARK druk ik in het aanhangsel een tabel af, die de resultaten van diens fig. 6 en protokol III weergeeft, waarbij met 16 M. K. alzijdig voor- en eenzijdig nabelicht is. Ook hier is duidelijk een afnemen van de drempelwaarde bij voorbelichtingen gedurende 5 tot 20 min. te bemerken. Ten slotte is dit nog quantitatief getoetst in tabel 28 van ARISZ, waarin bepaald is de hoeveelheid energie, die noodig is, om na $1^1/_2$ uur een positieve kromming van 1 m.m. te verkrijgen, wanneer gedurende verschillende tijden alzijdig voorbelicht wordt met 30 M. K. Er was hiervoor na een voorbelichting van 4 min. 2500 M. K. S., na een van 15 min. 1200 M. K. S. noodig, terwijl na een voorbelichting van 30 min. — 4 uur deze reeds bij 800—600 M. K. S. optrad. (tabel 4).

We kunnen dus concludeeren, dat de groeivertragingskrommen voor hoogere intensiteiten na 5 min. weer gaan stijgen, dat de helling toeneemt tot 20 min., terwijl de groeivertragingskrommen daarna rechte lijnen worden.

---

§ 13. EENZIJDIGE BELICHTINGEN GEDURENDE 5 MIN. EN LANGER.

We hebben in de beide vorige paragrafen gezien, dat we de kromming $y_v - y_a$ op twee wijzen konden vinden. De eerste bestond daarin, dat we één tijdkromme beschouwden en wel als energiekromme, zoodat de kromming kon worden voorgesteld door $f(x_v) - f\left(\frac{x_v}{m}\right)$, algemeen door $f\left(\frac{a}{n} + b\right) - f\left(\frac{a}{n} + \frac{b}{m}\right)$. Deze methode kunnen we echter niet gebruiken bij langer durende eenzijdige belichtingen, omdat de eerste uitdrukking alleen geldig is voor het gebied, waar de productregel opgaat, terwijl de tweede uitdrukking evenmin hier ter sprake kan komen. We moeten dus de andere methode gebruiken nl. twee groeivertragingskrommen beschouwen, een voor een intens. 4 en een voor een intens. 1; de

kromming wordt dan bepaald door $y_v - y_a = f(i_4, t) - f(i_1, t)$.

PRINGSHEIM, CLARK, ARISZ en BREMEKAMP hebben gevonden, dat langere eenzijdige belichting een tweede positieve kromming geeft. Om nu de drempelwaarde (intensiteits-, energie- of tijddrempel) te vinden, moet men eerst precies de grens zoeken, waarboven geen negatieve kromming meer optreedt. PRINGSHEIM noemt het gebied, dat aan de tweede positieve kromming voorafgaat, het „Indifferenz" stadium; hieronder vallen dan de negatieve krommingen, al of niet voorafgegaan door positieve, terwijl CLARK deze beide als negatieve krommingen betitelt. Uit beider tabellen zijn dus geen nauwkeurige grenzen voor de tweede positieve kromming te bepalen. ARISZ echter heeft al deze krommingen nauwkeurig uit elkaar gehouden, door de planten na de belichting op den klinostaat te zetten; hierdoor kunnen zuiver negatieve krommingen, positieve, gevolgd door negatieve en geotropische opkrommingen, die den indruk maken van negatieve krommingen en die door CLARK als zoodanig beschreven zijn, gemakkelijk uiteengehouden worden. Het voordeel van het gebruik maken van den klinostaat is tevens, dat geringe positieve krommingen, die anders snel zouden teruggaan door de tegenwerking van de zwaartekracht, nu wel tot uiting kunnen komen. In de definitie van de tweede positieve kromming wijk ik iets af van ARISZ, daar ik positieve krommingen, gevolgd door negatieve, eveneens tot de tweede positieve kromming reken, omdat we hier steeds groeivertragingen en krommingen gedurende de eerste anderhalf uur beschouwen (c. f. § 17). Volgens deze definitie tewerk gaande, vinden we uit de tabellen van ARISZ, dat bij intensiteiten van 1.4 tot 12 M. K. steeds positieve krommingen optreden; bij hooge intensiteiten kunnen negatieve krommingen optreden, wanneer althans de belichtingsduur de 5 à 7 min. niet overschrijdt.

Zoo geeft volgens tabel 7 en 8 van ARISZ een belichting met

100 M. K.	ged.	7 min.	—
	ged.	10 min.	±
250 M. K.	ged.	5 min.	+ [1])
450 M. K.	ged.	4 min.	—?
	ged.	5 min.	+? of 0
	ged.	6 min.	+?

1) Ontleend aan BREMEKAMP l.c. p. 179 en fig. 12.

Ook BREMEKAMP heeft gevonden, dat er bij belichtingen met 2.5 tot 250 M. K. gedurende langer dan 5 min. positieve krommingen optreden; vreemd is echter, dat hij nergens in zijn figuren zuiver negatieve krommingen aangeeft, ook niet daar, waar ARISZ negatieve krommingen vermeldt.

Bij hooger intensiteiten schijnt deze tijddrempel van 5 min. niet meer op te gaan; in de tabellen 9 tot 11 van ARISZ komt de tijddrempel nl. des te vroeger te liggen, naarmate de intensiteit hooger wordt; zoo treedt bij 1800 M. K. ged. 40 sec., bij 4000 M. K. ged. 2 sec., bij 20.000 M. K. ged. ± 1 sec. reeds een zwak positieve kromming op.

We zullen echter in het vervolg alleen intensiteiten beneden 450 M. K. beschouwen en mogen dus aannemen, dat de tijddrempel voor een tweede positieve kromming bij eenzijdige belichting ongeveer 5 min. is. Daar we de kromming $y_v - y_a$ konden voorstellen door $f(i_4, t) - f(i_1, t)$, moet na 5 min. de groeivertraging voor een intensiteit 4 weer grooter worden dan die voor een intensiteit 1.

Daar de groeivertragingskromme voor een hooger intensiteit vóór 5 min. onder die van een lager intensiteit liep (negatieve krommingen bij eenzijdige belichting), terwijl de eerste ná 5 min. weer boven de laatste loopt (2e positieve kromming), vertoonen beide krommen op 5 min. een tweede snijpunt. Elk paar groeivertragingskrommen, waarvan de intensiteiten zich verhouden als 4 : 1, bezit dus twee snijpunten. Het eerste ligt op een punt van de abscis (tijd), waarmee 5000 M. K. S. overeenkomt (indien binnen 5 min. met de hoogste intensiteit toegediend) en stelt den energiedrempel voor de negatieve kromming voor; het tweede ligt op 5 min. en stelt den tijddrempel voor de tweede positieve kromming voor. Bovendien heeft elke kromme een maximum op 1400 M. K. S. en een minimum op 5 min. De groeivertragingskromme zal na 5 min. dus des te steiler opwaarts loopen, naar mate ze bijeen hooger intensiteit behoort (fig. 4).

Hoe langer men belicht m. a. w. hoe verder men zich bevindt van het tweede snijpunt (drempelwaarde voor de tweede positieve kromming), des te grooter zal het groeivertragingsverschil resp. kromming worden; de kromming neemt dus toe bij langer belichting met eenzelfde intensiteit, na 20 min. neemt ze zelfs theoretisch rechtlijnig toe.

Reeds door BLAAUW en ARISZ was gevonden, dat de kromming geringer werd, indien men met een hooger inten-

siteit gedurende denzelfden tijd belichtte. Zoo geven belichtingen met

400 M. K. ged. 10 min. + [1])
450 M. K. ged. 10 min. + [2])
± 1800 M. K. ged. 10 min. + (zwak) [2])
± 4600 M. K. ged. 15 min. + ?? [2])
40.000 M. K. ged. 10 min. 0 [1])

Dit zwakker worden der positieve kromming met stijgende

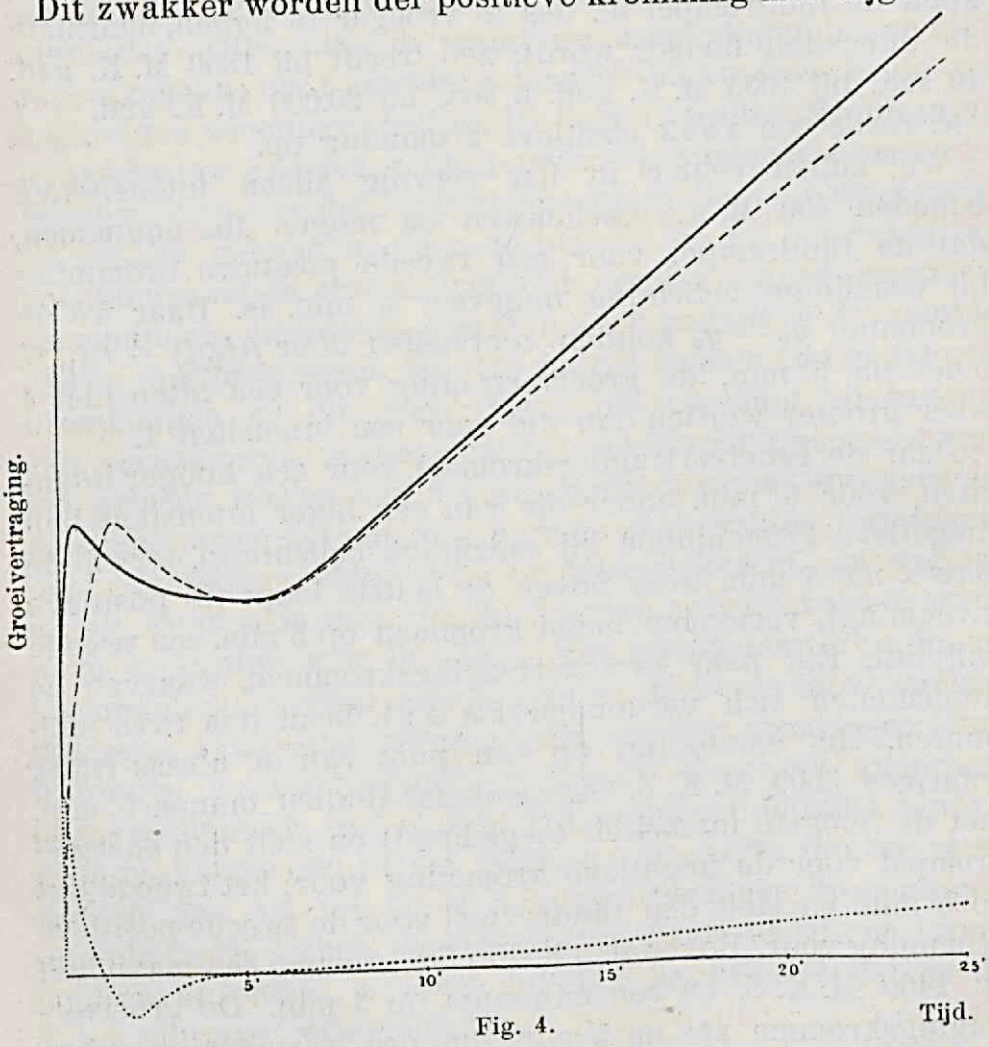


Fig. 4.

—— groeivertragingskromme voor een intensiteit 4.
- - - - " " " " 1.
..... krommingskromme na eenzijdige belichting met een intensiteit 4.

intensiteiten is door BREMEKAMP verder bewezen voor lichtsterkten van 2.5 tot 20.000 M. K. [3]) Zoo is b.v. voor eenzelfde

---

[1]) Ontleend aan A. H. BLAAUW. Die Perzeption des Lichtes, tabel 9.
[2]) Ontleend aan W. H. ARISZ, l.c. tabel 8, 9 en 10.
[3]) C. E. B. BREMEKAMP l. c. fig. 9—13.

krommingssterkte bij een belichting met 250 M. K. 10 min. noodig, bij 4000 M. K. wordt hiervoor reeds 70 min. en bij 20.000 M. K. meer dan 100 min. vereischt. Hieruit kunnen we conclusies trekken omtrent den loop van de kromme, die de groeivertraging als functie van de lichtsterkte bij constanten belichtingsduur (langer dan 5 min.) weergeeft.

Indien deze f(i) kromme een rechte lijn was, zou de kromming rechtevenredig met de lichtintensiteit moeten stijgen, daar de voorkant steeds een m × zoo groote lichtsterkte ontvangt als de achterkant; indien de f(i) kromme een logarithmisch verloop had, zou de kromming steeds even groot moeten blijven, daar $y_v - y_a = c(\log i_m - \log i_1) = c \log \frac{i_m}{i_1} = c \log m$. *Daar nu de grootte der kromming afneemt met stijgende lichtsterkte, moet de helling van deze f(i) kromme nog sterker afnemen dan die van een logarithmische kromme* (zie ook § 15 en 22). Met een 4 × zoo groote intensiteit komt dus een veel minder dan 4 × zoo groote groeivertraging overeen. Dit is a priori reeds te begrijpen, evenals we dit voor het eerste deel der groeivertragingskromme uiteengezet hebben (§ 11); immers, indien de groeivertraging rechtevenredig toenam met de lichtsterkte, zou deze bij een intensiteit van 20.000 M. K. 1000 × zoo groot moeten zijn als bij belichting met 20 M. K. gedurende dienzelfden tijd; dan zou de groeivertraging in $1^1/_2$ uur echter zoo groot zijn, dat de groei negatief werd, wat natuurlijk onmogelijk is.

In het begin van deze *f(i)* kromme zal de helling echter nog weinig afnemen, en zelfs bij benadering rechtlijnig loopen, als men het stuk maar kort genoeg kiest; in deze zone zal de kromming toe moeten nemen met stijgende intensiteit; hoe zwakker de intensiteit wordt, des te geringer zal de kromming worden, tot eindelijk de energie, die in den tijd, waarvoor de *f(i)* kromme geldt, bereikt wordt, lager dan 20 M. K. S. is en geen duidelijk zichtbare kromming meer optreedt. Bij zeer lage intensiteiten neemt de kromming bij belichting gedurende een constanten tijd langer dan 5 min. dus toe, bij iets hoogere blijft ze gelijk, bij nog hoogere intensiteit wordt de kromming weer minder; dit hangt af van het al- of niet afnemen der helling en de snelheid, waarmee dit gebeurt.

We kunnen deze kromme nu vergelijken met de kromme,

die de groeivertraging als functie van de intensiteit voorstelt bij zeer korte belichtingen, voor een energie beneden 1400 M. K. S. (§ 11). Bij deze laatste kromme konden we evenwel de i en de t verwisselen, daar de productregel hier opging ($y = f(i \times t)$). Bij de kromme voor belichtingen langer dan 5 min. kunnen we dit echter niet doen, daar de productregel hier niet meer opgaat ($y = f(i, t)$). Indien we de groeivertraging hier als functie van de intensiteit voorstellen, is dit een kromme lijn met afnemende helling; als we daarentegen de groeivertraging als functie van den belichtingstijd nemen, krijgen we een kromme, waarvan de helling eerst toeneemt (5—20 min.) en daarna constant blijft (20 min. — ∞).

De beschouwingen bij deze laatste $f(i)$ kromme zijn geheel dezelfde als die, welke we gehouden hebben bij de $f(i)$ kromme voor de eerste positieve kromming (§ 11). Ook hier wordt de fototropische kromming bij eenzijdige belichting „afgestompt" door hooger intensiteit (bij langer belichting echter niet door den tijd!).

Met deze afstomping door hooger intensiteit bij constanten belichtingsduur hangt ten nauwste samen het verschijnsel, dat de drempelwaarde des te hooger komt te liggen, naarmate men met een hooger intensiteit voorbelicht heeft. Dit verschijnsel is algemeen bekend, men drukt het meestal zoo uit, dat de plant ongevoeliger geworden is door voorafgaande belichting en wel des te meer, hoe hooger de intensiteit der voorbelichting was; dit is nu ook te vinden in tabel 24—27 van ARISZ, waar èn voor een belichting ged. 5 min. èn voor een ged. 20 min. de drempelwaarde hooger komt te liggen, als de intensiteiten toenemen van 5.5 tot 100 M. K. (bij een voorbelichting ged. 1 uur is deze evengroot als bij een ged. 20 min., de groeivertragingskrommen zijn hier rechte lijnen). Een eenvoudige beschouwing leert nu, dat de drempelwaarde steeds evengroot zou moeten blijven, indien de groeivertraging rechtevenredig toenam met de intensiteit; dit verschijnsel zullen we in § 15 nader behandelen.

§ 14. HET „INDIFFERENTIE-STADIUM".

Door PRINGSHEIM, CLARK en BREMEKAMP worden betrekkelijk groote indifferentie-zones aangegeven. De zone, waarvoor PRINGSHEIM echter „Indifferenz" opgeeft, bevatten ook de negatieve krommingen en de positieve, gevolgd door negatieve. De zone, waar CLARK en BREMEKAMP geen krommingen waarnemen, is echter bij ARISZ niet te vinden. Dit verschil zal wel daaraan toe te schrijven zijn, dat ARISZ zijn planten direct na de belichting op den klinostaat bracht, waardoor ook zwakke positieve reacties tot uiting konden komen.

De oorzaak van dit schijnbare indifferent-zijn voor het licht, dat zich vooral voordoet op de grens van de negatieve en tweede positieve krommingen, moet zeker te zoeken zijn in het feit, dat de groeivertragingskrommen voor de intensiteiten 4 en 1 na 5 min. eerst nog weinig uit elkaar loopen na hun tweede snijpunt. Het groeivertragingsverschil zal dan nog klein zijn, dit neemt echter langzamerhand toe, om constant toe te nemen na 20 min. Deze zwakke krommingen na 5 min. zijn nu wel op den klinostaat waar te nemen, echter niet, als de zwaartekracht tegenwerkt.

Wanneer men nu langer doorbelicht, zal door de optredende kromming de toename hiervan geringer worden, omdat het lichtverschil aan beide kanten $(x_v - x_a)$ geringer wordt, tenslotte 0, zoodat een „evenwichtsstand" wordt bereikt: hier vertoonen dus beide kanten een gelijke groeivertraging.

Eveneens zal men een geringe indifferentiezone om en nabij de drempelwaarde voor de negatieve kromming vinden n.l. op het eerste snijpunt van beide groeivertragingskrommen van voor- en achterkant (5000 M. K. S.); deze zal echter spoedig voorbijgaan, omdat de helling van het stijgende deel (van den achterkant) nogal groot is, zoodat er spoedig negatieve krommingen gaan optreden (fig. 3 en 4).

Men mag dus niet zeggen, dat de plant om en nabij de „omschakeling" van de positieve reactie in de negatieve „tropistisch indifferent" is voor het licht, doch er wordt wel degelijk een reactie nl. een fotogroeireactie uitgevoerd; de reacties aan beide kanten zijn hier echter gelijk en daarom kan de plant zich niet krommen. Verder is het niet noodig aan te nemen, dat de groeivertraging in het indifferente stadium 0 is, en dat daaraan een groeiversnelling (groei-

surplus) is voorafgegaan, waardoor er negatieve krommingen optreden (c.f. § 10). Het optreden van negatieve krommingen kan voldoende verklaard worden, doordat de grootte der groeivertraging daalt; de waarde hiervan kan steeds positief blijven.

---

§ 15. CONSTRUCTIE DER GROEIVERTRAGINGSKROMMEN.

Ten slotte zullen we de groeivertragingskrommen nog eens in hun geheel trachten te construeeren uit tabel 28 van ARISZ, waar opgegeven is de hoeveelheid energie, die noodig is om een positieve kromming van 1 m.m. na $1^1/_2$ uur te verkrijgen, wanneer gedurende verschillende tijden alzijdig voorbelicht wordt met 30 M. K. (tabel 4, p. 44). Hierbij zullen we dan tevens in de gelegenheid zijn, een complicatie, die we in de vorige paragrafen verwaarloosd hebben, in rekening te brengen. We kunnen hierbij een bepaalde grootte aannemen voor het groeivertragingsverschil $y_v - y_a$, dat met de kromming van 1 m.m. overeenkomt; op deze wijze kunnen we op verschillende punten van de abscis (tijd) de helling van de groeivertragingskromme construeeren. Indien we met 30 M. K. voorbelichten, krijgt de latere voorkant gedurende de helft van den tijd de volle lichtsterkte, gedurende de andere helft $^1/_4$ van de lichtsterkte, dus gedurende den geheelen tijd gemiddeld $^5/_8$ van 30 M. K. = 19 M. K.; we maken dus geen groote fout, indien we zeggen, dat het is, alsof elk der beide kanten gedurende de alzijdige voorbelichting met 19 M. K. wordt bestraald. Nu ontvangt verder de voorkant bij de eenzijdige nabelichting de volle energie, de achterkant $^1/_4$ hiervan. Daar we ons steeds op dezelfde tijd-groeivertragingskromme bevinden, zal volgens de energiehypothese bij de alzijdige voorbelichting de eenzijdige nabelichting dan gesummeerd worden als deze energie niet te groot is en in korten tijd is toegediend; dit laatste heeft nu steeds plaats gehad, zooals ARISZ vermeldt. We moeten dus bij de energie, die de achterkant reeds ontvangen heeft, $^1/_4$ van de energie der nabelichting optellen om de geheele energie van den achterkant te krijgen, bij dezelfde energie de geheele energie der nabelichting optellen, om die van den voorkant te krijgen. Er wordt gedurende verschillende tijden t_1 met 30 M. K. alzijdig voorbelicht, dit komt erop neer alsof de voor- en

achterkant gedurende t_1 met 19 M. K. zijn belicht. Vervolgens worden verschillende energieën b toegevoerd, dit komt op hetzelfde neer alsof de voorkant gedurende $\frac{b}{19} = t_2$ met 19 M. K. is nabelicht, de achterkant gedurende $\frac{t_2}{4}$ met deze lichtsterkte. Het groeivertragingsverschil wordt, daar alles op één intensiteit is herleid, $f(t_1+t_2) - f\left(t_1 + \frac{t_2}{4}\right)$, het abscissenverschil $\frac{3}{4}t_2$. Daar nu het groeivertragingsverschil bij alle proeven even groot is (kromming van 1 m.m.), is het abscissenverschil $\frac{3}{4}t_2$ een maat voor de helling van de $f(i, t)$ kromme. We zijn ons bewust, dat de constructie niet zeer nauwkeurig is, nl. het abscissenverschil $\frac{3}{4}t_2$ is niet klein genoeg ten opzichte van t_1 om de juiste waarde van $\frac{dy}{dx}$ te bepalen; we bepalen hier dus niet de tg op de plaats zelf, doch de gemiddelde $tg\,\alpha$ tusschen $t_1 + \frac{t_2}{4}$ en $t_1 + t_2$, waarbij het effect van b M. K. S., in zeer korten tijd toegediend, misschien iets anders is, dan wanneer men met 19 M. K. gedurende t_2 belicht. Men mag echter voor niet al te hooge nabelichtingen waarschijnlijk wèl den productregel aannemen.

Daar nu de kromming na $1^1/_2$ uur in alle gevallen 1 m.m. is, is het groeivertragingsverschil d. i. ordinatenverschil tusschen $20 + \frac{200}{19}$ sec. (y_v) en $20 + \frac{^1/_4 \,.\, 200}{19}$ sec. (y_a), evenzoo tusschen $30 + \frac{365}{19}$ en $30 + \frac{^1/_4 \,.\, 365}{19}$ enz. steeds gelijk. Indien we in de figuur nu voor dit ordinatenverschil, overeenkomende met een kromming van 1 m.m., een willekeurige lengte (in fig. 5 is dit 2 m.m.) aannemen, kunnen we daardoor tevens de helling (relatief) construeeren: we richten in $20 + \frac{200}{19}$ sec. een ordinaat op van de gekozen lengte en verbinden den top hiervan met het punt $20 + \frac{^1/_4 \,.\, 200}{19}$ sec., dan stelt dit de gemiddelde helling van de groeivertragingskromme tusschen beide punten voor; dit herhalen we voor alle belichtingen, die opgegeven zijn. We kunnen dit ook nog doen voor een voorbelichting 0; hier is ongeveer 20 M. K. S. voor dezelfde kromming noodig, dus $y_v - y_a$ = ordinaat

van $\frac{20}{19}$ — die van $\frac{1/4 \cdot 20}{19}$. Op deze wijze krijgen we een aantal schuine lijntjes, waarvan de helling afneemt van $1/4$ sec. tot 1 min., toeneemt van 4 tot 30 min. en hierna ongeveer constant blijft (30 min. tot 4 uur). Dat we van 2 tot 4 min. geen positieve krommingen meer aantreffen, is reeds in § 10 verklaard en komt door het feit, dat de kromme hier daalt, dus alleen negatieve krommingen te verkrijgen zijn. We kunnen nu de groeivertragingskromme voor 19 M. K. construeeren (fig. 5). We extrapoleeren de helling voor een voorbelichting 0, tot we komen op de plaats, die overeenkomt met $20 + \frac{1/4 \cdot 200}{19}$ sec.; hier trekken we een lijntje evenwijdig aan de hellende lijn, die we op de abscis geconstrueerd hebben, daar deze de helling van de kromme op die plaats voorstelde, dan extrapoleeren we weer, tot we komen aan $30 + \frac{1/4 \cdot 365}{19}$ sec. en trekken een lijntje evenwijdig aan de helling van de kromme, die we daar geconstrueerd hebben enz. Bij de voorbelichting ged. 1 min. krijgt de voorkant $(5/8 \times 60 \times 30 + 800)$ M. K. S., de achterkant $(5/8 \times 60 \times 30 + 800/4)$ M. K. S. dus resp. 1925 en 1325 M. K. S.; de voorkant ligt hierbij over, de achterkant nog vóór het maximum van de kromme ($\pm$ 1400 M. K. S.), waarbij y_{1925} nog grooter is dan y_{1325} [1]). Tusschen $60 + \frac{800}{19}$ en $60 + \frac{1/4 \cdot 800}{19}$ sec. moet dus het maximum liggen. Voor het dalende deel bezitten we geen gegevens, we moeten dit dus willekeurig construeeren met een helling, die zwak is ten opzichte van het stijgende deel; dit deel daalt tot 4 min. Hierna gaat de kromme weer stijgen; we trekken aan het eind van het dalende deel weer een lijntje evenwijdig aan de geconstrueerde helling voor 4 min. en doen na extrapolatie insgelijks voor 15 min., 30 min. en 4 uur. We zien hier duidelijk, dat de helling toeneemt tusschen 4 en 30 min. en daarna ongeveer constant blijft.

Hierbij kunnen we aansluiten de constructie der groeivertragingskrommen van $5/8 \times$ (5.5, 12.1, 25 en 100) M. K. Nu komen er bij korte voorbelichtingen met 25 en 100 M. K.

---

1) Men ziet hieruit weer, hoe gering de helling van het dalende deel moet zijn ten opzichte van die van het stijgende deel (v.g.l. § 9).

afwijkingen van den productregel voor, zooals we in § 8 geconstateerd hebben; we zagen echter, dat deze niet op-

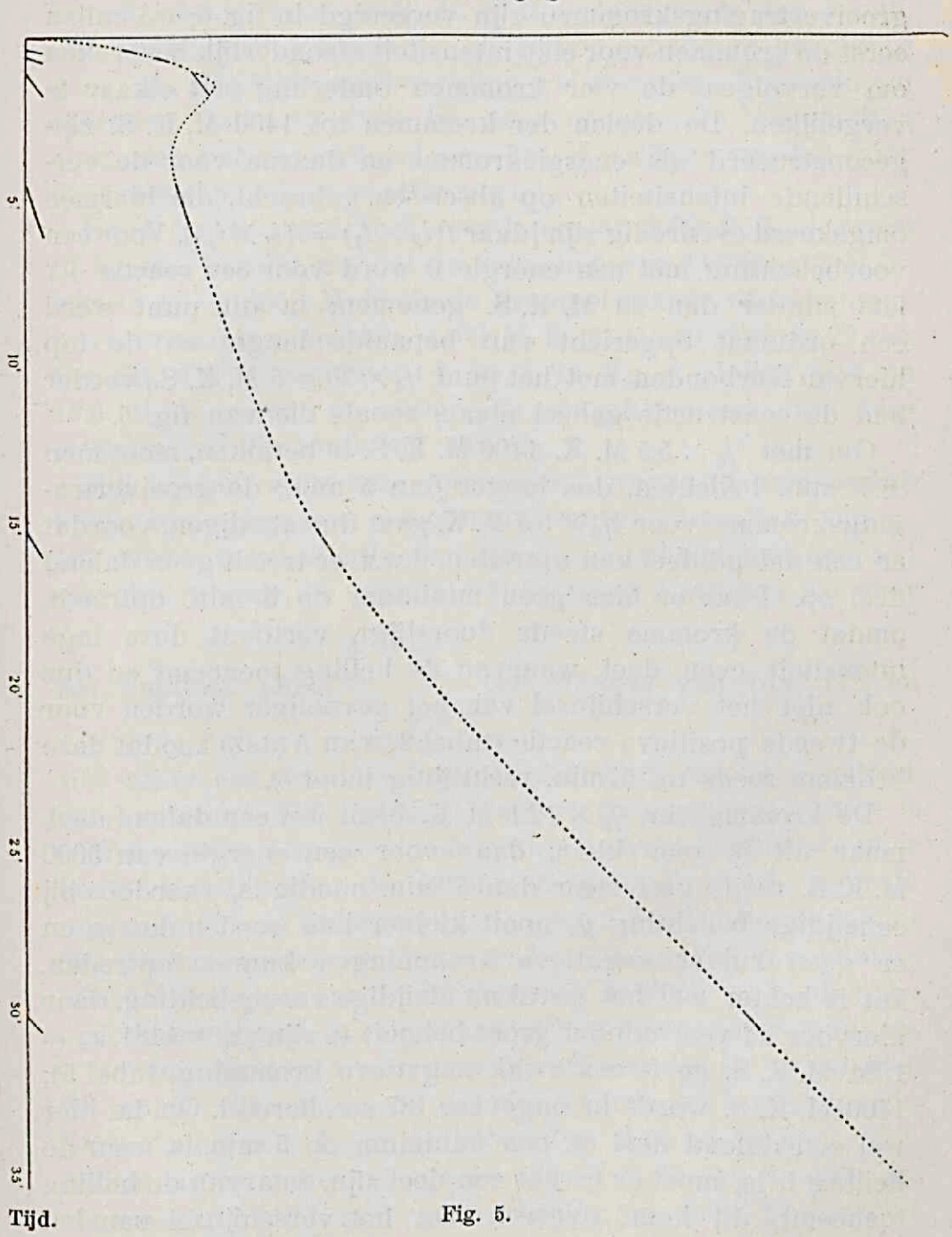


Fig. 5.

Groeivertragingskromme voor een intensiteit van $^5/_8 \times 30 = 19$ M. K.

traden bij een voorbelichting met 30 M. K. zoodat deze waarschijnlijk aan experimenteerfouten te wijten zijn. Wij zullen de groeivertragingskrommen dus construeeren, alsof

de productregel wel opging en zullen het eerste deel van de groeivertragingskrommen van $^5/_8 \times 25$ en 100 M. K. afleiden uit de gegevens van $^5/_8 \times 5.5$ en 12.1 M. K. Deze vier groeivertragingskrommen zijn vereenigd in fig. 6; we zullen eerst de krommen voor elke intensiteit afzonderlijk bespreken om vervolgens de vier krommen onderling met elkaar te vergelijken. De deelen der krommen tot 1400 M. K. S. zijn geconstrueerd als energiekromme en daarna voor de verschillende intensiteiten op abscissen gebracht, die hiermee omgekeerd evenredig zijn [daar $f(i_p \times t_1) = f(i_1 \times t_p)$]. Voor een voorbelichting met een energie 0 werd voor een reactie +? iets minder dan 20 M. K. S. genomen; in dit punt werd een ordinaat opgericht van bepaalde lengte en de top hiervan verbonden met het punt $^1/_4 \times 20 = 5$ M. K. S., verder had de constructie geheel plaats zooals die van fig. 5.

Om met $^5/_8 \times 5.5$ M. K. 1400 M. K. S. te bereiken, moet men $\pm$ 7 min. belichten, dus langer dan 5 min.; de groeivertragingskromme voor $^5/_8 \times 5.5$ M. K. gaat dus al stijgen, voordat er een dalend deel kan optreden, d.w.z. er treedt geen dalend deel op. Daar er hier geen minimum op 5 min. optreedt, omdat de kromme steeds doorstijgt, vertoont deze lage intensiteit geen deel, waarvan de helling toeneemt en dus ook niet het verschijnsel van het gevoeliger worden voor de tweede positieve reactie (tabel 24 van ARISZ) zoodat deze kromme reeds na 5 min. rechtlijnig loopt [1]).

De kromme van $^5/_8 \times 12.1$ M. K. bezit wel een dalend deel, maar dit is zeer klein, daar voor een energie van 5000 M. K. S. reeds veel meer dan 5 min. noodig is, waardoor bij eenzijdige belichting y_v nooit kleiner kan worden dan y_a en er geen zuiver negatieve krommingen kunnen optreden. Dit is echter wel het geval na alzijdige voorbelichting, daar hiervoor x_v veel minder groot behoeft te zijn ($x_v = 1481$, $x_a =$ 1391 M. K. S. geeft een zwak negatieve kromming, tabel 5); 1400 M. K. S. wordt in ongeveer 187 sec. bereikt. Omdat hier wel een dalend deel en een minimum op 5 min. is, waar de helling 0 is, moet er tevens een deel zijn, waarvan de helling toeneemt; dit komt overeen met het verschijnsel van het

---

1) Na een voorbelichting gedurende 3 min. is een even groote drempelwaarde (60 M. K. S.) opgegeven als na een voorbelichting ged. 100 sec.; na 3 min. loopt echter de kromme nog niet rechtlijnig, daar na 5 min. 60 M. K. S. een reactie 0 geeft.

gevoeliger worden voor de tweede positieve reactie (tabel 25 van ARISZ).

Bij $^5/_8 \times 25 = 15.6$ M. K. wordt 1400 M. K. S. in 90 sec. bereikt, er is voor 5000 M. K. S. echter meer dan 5 min. noodig en dus kunnen er bij zuiver eenzijdige belichting geen, na alzijdige voorbelichting wel negatieve krommingen optreden (tabel 5). Ook bij deze en hoogere intensiteiten doet zich het verschijnsel van het gevoeliger worden voor de tweede positieve reactie voor [1]).

Bij $^5/_8 \times 100 = 62.5$ M. K. wordt echter 5000 M. K. S. reeds in 80 sec. bereikt, zoodat de krommen van 62.5 en 15.6 M. K. elkaar op $\pm$ 5000 M. K. S., de drempelwaarde voor de negatieve kromming, snijden; 1400 M. K. S. wordt hier in 22 sec. bereikt. De intensiteiten 4 en 1 in fig. 4 stellen 62.5 en 15.6 M. K. voor; de groeivertragingskrommen van deze intensiteiten zijn ontleend aan fig. 6.

Wij hebben voor deze constructies, wegens de onvolledigheid van de gegevens een onnauwkeurigheid moeten begaan. Bij korte voorbelichtingen zijn de nauwkeurigste grenzen getrokken voor de reactie +?; in tabel 2 vonden we voor het quotient $100 \times \frac{b \frac{m-1}{m}}{\frac{a}{n} + b}$ een waarde van 10.4, 11.1 en 10.3 als er een reactie +? optrad, terwijl de reactie + optrad, als 't quotient 13.6 bedroeg; van een grenswaarde voor + is echter slechts één geval aanwezig; daarom hebben we voor korte belichtingen de krommen geconstrueerd, gebruik makende van de drempelwaarden +?. Bij belichtingen langer dan 5 min. is echter meestal de reactie + aangegeven, zoodat we hier als drempelwaarde „+" genomen hebben; we hebben het ordinatenverschil $y_v - y_a$ daarom hier iets grooter genomen.

Verder moeten we er nog op wijzen, dat in de tabellen 25 en 27 van ARISZ de drempelwaarde na 1 uur voorbelichten nog iets lager is geworden dan na 20 min. voorbelichten; in tabel 25 geeft 120 M. K. S. na 1 uur een reactie +?, na 20 min. geen reactie; in tabel 27 geeft na 1 uur 1000 M. K. S. een reactie +, na 20 min. geen reactie. Dit zou, indien de getallen volkomen juist waren, er op

---

[1]) Met deze kromme voor 15.6 M. K., in fig. 6 door een gebroken lijn weergegeven, is de groeivertragingskromme voor $^5/_8 \times 30 = 19$ M. K. in fig. 5 volkomen te vergelijken; hier zijn de ordinaten ongeveer de helft van die van fig. 6.

wijzen, dat de groeivertragingskrommen niet precies op 20 min. rechtlijnig gingen loopen, doch eerst iets later. Nu is in deze tabellen bij een voorbelichting gedurende 20 min. niet precies bepaald, bij welke energie tusschen 120 en 500 M. K. S. resp. tusschen 1000 en 4500 M. K. S. de reactie + begint op

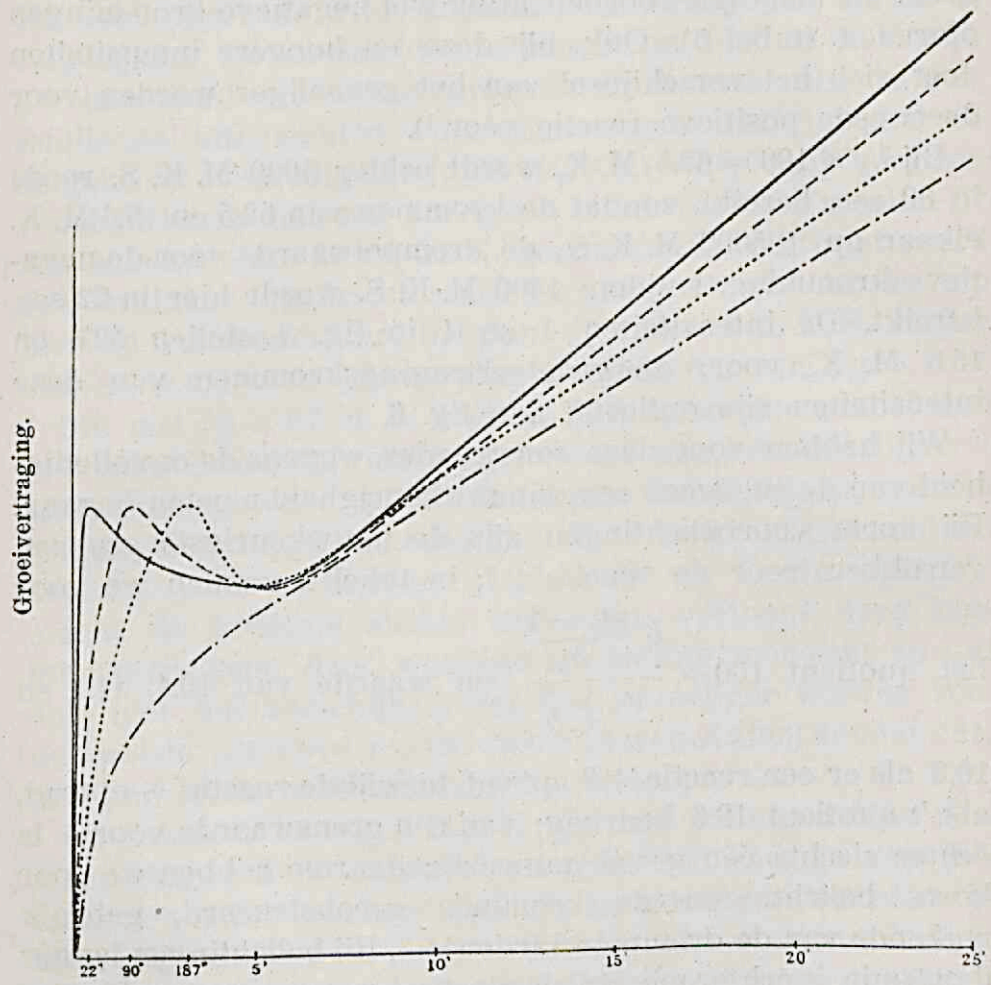


Fig. 6.

Groeivertragingskrommen geconstrueerd volgens de tabellen 24—27 van Arisz.

— · — · — voor een intensiteit $^5/_8 \times 5.5 = 3.5$ M. K.
· · · · · · · · · „ „ „ $^5/_8 \times 12.1 = 7.5$ M. K.
- - - - - - - - „ „ „ $^5/_8 \times 25 = 15.6$ M. K.
———— „ „ „ $^5/_8 \times 100 = 62.5$ M. K.

te treden, daarom behoeft de bedoelde afwijking in werkelijkheid niet zoo groot te zijn en kan de werkelijke drempelwaarde na 20 min. dichter bij die van 1 uur liggen dan bij de waarde, die na 20 min. voor de reactie + is opgegeven; in tabel 24 en 26 komt deze afwijking bovendien niet voor. We hebben daarom als drempelwaarde voor een reactie +

na een voorbelichting van 20 min. steeds de aangegeven waarde voor die van 1 uur gebruikt.

Tenslotte zullen we deze krommen nog eens in onderling verband met elkaar bespreken.

De dalende deelen zijn nogal willekeurig geconstrueerd [1]), daarom is het ook geheel onzeker, hoe groot de groeivertraging in het minimum bij elke kromme is; we kunnen echter de groeivertragingen van de verschillende intensiteiten met elkaar vergelijken. Daar nu 5 min. de tijddrempel is voor de tweede positieve kromming, moeten de krommen voor 62.5 en 15.6 M. K. elkaar op 5 min. snijden en hier dus een even groote groeivertraging vertoonen. De krommen voor 15.6 en 3.5 M. K., die zich eveneens ongeveer als 4 : 1 verhouden, bezitten geen snijpunt; dit hangt samen met het feit, dat bij een eenzijdige belichting met 15.6 M. K. gedurende 5 min. slechts 4680 M. K. S. bereikt wordt, zoodat de optredende kromming nog positief is. Volgens de figuur wordt dan ook even na 5 min. het minimum van de positieve fototropische kromming bereikt, daar de krommen van 15.6 en 3.5 M.K. elkaar hier het dichtst naderen; daarna gaan de beide krommen weer uit elkaar loopen en neemt de kromming weer toe. Wij hebben in de figuur de groeivertraging voor 7.5 M. K. even groot als die voor 62.5 en 15.6 M. K. gekozen, terwijl die voor 3.5 M. K. iets kleiner genomen is; de lengte der ordinaten op 5 min. is willekeurig gekozen bij gebrek aan feitenmateriaal. Hiervan en van de dalende deelen afgezien, is fig. 6 echter geheel volgens de tabellen 24—27 van ARISZ geconstrueerd.

Uit het feit, dat de ordinaten van 7.5, 15.6 en 62.5 M. K. op 5 min. even groot genomen zijn, terwijl het maximum eerder bereikt wordt, naarmate de intensiteit hooger is, vloeit noodzakelijk het vroeger komen liggen van het buigpunt in het dalende deel voort. Dit laatste verschijnsel kunnen we in tabel 25—27 terugvinden voor nabelichtingen met 13.500 en 27.000 M. K. S.; hier is de voorbelichtingstijd, noodig om het teeken — in —? te doen overgaan, des te korter, naarmate de intensiteit der voorbelichting grooter is.

We zien verder, dat na 5 min. de krommen steiler loopen, naarmate de intensiteit hooger is. In § 13 hebben wij dit gepostuleerd, daar bij eenzijdige belichting steeds weer

---

1) Voor de grens, waarboven de productregel niet meer kan opgaan, zie § 23.

positieve krommingen optreden; hier kunnen we dit bewijzen uit de getallen, die de drempelwaarden na een alzijdige belichting gedurende 20 min. en langer weergeven. Indien we in de tabellen 24—27 van ARISZ de drempelwaarde voor de reactie + na een voorbelichting van 1 uur opzoeken, vinden we, dat deze bij 5.5, 12.1, 25 en 100 M. K. resp. 120, 120—500, 500, 1000 M. K. S. bedragen; het verschil der ordinaten van 60 min. $+ \frac{120}{3.5}$ sec. en 60 min. $+ \frac{1/4 \cdot 120}{3.5}$ sec. en van 60 min. $+ \frac{500}{15.6}$ sec. en 60 min. $+ \frac{1/4 \cdot 500}{15.6}$ sec. enz. moet hier weer gelijk zijn, omdat de reactie steeds + is. We kunnen de helling van de groeivertragingskromme na 1 uur nu weer construeeren op de hierboven aangegeven wijze, door in het punt 60 min. $+ \frac{120}{3.5}$ sec. een loodlijn op te richten van een bepaalde lengte; dit doen we voor alle opgegeven intensiteiten. Hieronder geven we een tabel, die weergeeft het abscissenverschil $x_v - x_a$ (hier uitgedrukt in sec.), dat bij de verschillende intensiteiten noodig is, om een constant groeivertragingsverschil $y_v - y_a$ te geven.

TABEL 8.

Samengesteld uit gegevens van tabel 24—27 van ARISZ.

Intensiteit voorbelichting (i) in M. K.	Drempelwaarde (b) in M. K. S.	Benoodigde tijd $\left(\frac{b}{i}\right)$ in sec.	$x_v - x_a$ in sec. $= \frac{3/4 b}{i}$
$5/8 \times 5.5 = 3.5$	120	35	26
$5/8 \times 12.1 = 7.5$	120—500	16—66	12—50
$5/8 \times 25 = 15.6$	500	32	24
$5/8 \times 100 = 62.5$	1000	16	12

Daar voor eenzelfde ordinatenverschil bij de hoogste intensiteit het geringste abscissenverschil overeenkomt, moet deze dus het steilst loopen, de zwakste intensiteit het vlakst.

Indien nu na een alzijdige voorbelichting met toenemende intensiteiten gedurende een bepaalden tijd, langer dan 20 min., de drempelwaarde steeds constant bleef, zouden de tijden, hiervoor bij i_1, i_4, i_{16} enz. benoodigd, zich verhouden als: 16:4:1 enz. Dit onderstellende, kunnen we hier weer

op de boven aangegeven wijze de relatieve (na 20 min. constante) hellingen [α] der krommen voor de verschillende intensiteiten construeeren; $y_v - y_a$ is constant, terwijl de verschillen $x_v - x_a$ (uitgedrukt in seconden) omgekeerd evenredig zijn met de intensiteiten en zich verhouden als 16 : 4 : 1 enz. We vinden, dat in dit geval de helling sterk zou toenemen met stijgende intensiteit en de krommen wijder uiteen zouden gaan loopen ($tg\,\alpha = c\,.\,i$, daar $y_v - y_a$ constant en $(x_v - x_a)i$ hier eveneens constant is). Dit stemt nu niet overeen met wat we in § 13 gevonden hebben, nl. dat de helling van een kromme voor hooger intensiteit weliswaar grooter is, doch dat de helling zeer zwak toeneemt met stijgende intensiteit en de krommen dichter opeen gaan loopen (uit het gezegde op p. 67 volgt, dat $tg\,\alpha$ *kleiner dan* $c \log i$ moet zijn)[1]). In dit geval kan echter bij een constant groeivertragingsverschil $y_v - y_a$ geen $x_v - x_a$, omgekeerd evenredig met i, behooren, doch moet $x_v - x_a$ d. w. z. de drempelwaarde toenemen met stijgende intensiteit der voorbelichting.

Men ziet hier dus duidelijk het verband, dat er bestaat tusschen het verminderen van de helling der $f(i)$ kromme en het verschijnsel, dat de reactie èn bij langdurige zuiver eenzijdige belichting èn na langdurige alzijdige voorbelichting vermindert, indien de lichtsterkte toeneemt. Ook hier is volkomen parallelisme tusschen de verschijnselen bij eenzijdige en die na alzijdige belichting; bij beiden wordt de reactie „afgestompt" door hooger lichtintensiteit. Het is dus niet noodig den term van „hooger gestemd worden door hooge intensiteiten" te gebruiken, alle verschijnselen laten zich eenvoudig verklaren door het niet rechtlijnig loopen van de $f(i)$ kromme; dat dit a priori noodzakelijk is, hierop hebben we reeds in § 13 gewezen.

Al deze beschouwingen gelden voor nabelichtingen met niet al te groote energie; zoo geven nabelichtingen met 13.500 en 27.000 M. K. S. na 5 min. voorbelichten met 5.5 en 12.1 en 25 M. K. tendeele nog zwak negatieve krommingen.

Over de groeivertragingskrommen van hooger intensiteiten zullen we kort zijn. Ze zullen zeker het maximum hebben, op een punt, dat met 1400 M. K. S. overeenkomt (voor $^5/_8 \times 450$ en $^5/_8 \times 4000$ M. K. ligt het beneden $^5/_8 \times 10 \times 450 = 2800$

---

1) Uit de gegevens van tabel 8 kunnen we dit niet bewijzen, daar bij deze nabelichtingen de drempelwaarden niet nauwkeurig genoeg zijn aangegeven.

resp. $^5/_8 \times 1 \times 4000 = 2500$ M. K. S. volgens het in § 10 gezegde). Nu schijnt volgens de tabellen 9—11 van ARISZ bij zuiver eenzijdige belichting de tweede positieve reactie bij een korter belichtingstijd op te treden, naarmate de lichtintensiteit stijgt. Dat de kromming weer positief wordt bij langer eenzijdige belichting, moet daardoor tot stand komen, dat de kromme voor een intensiteit i_4 weer boven die van i_1 gaat loopen (zoodat $y_v > y_a$); ik wil er hier echter op wijzen, dat dit op twee manieren tot stand kan komen. Ten eerste kunnen beide krommen op hun tweede snijpunt een minimum bezitten en daarna gaan stijgen, zooals in fig. 6 voor 62.5 en 15.6 M. K. te zien is, ten tweede kunnen reeds de dalende deelen elkaar snijden en toch beide eerst op 5 min. gaan stijgen. Op deze wijze zou bij eenzijdige belichting beneden 5 min. een positieve, bij alzijdige voorbelichting beneden 5 min. gevolgd door een geringe eenzijdige nabelichting een negatieve kromming kunnen optreden; of dit juist is, moeten de experimenten uitmaken, ik wilde hier alleen op de mogelijkheid wijzen.

Bij een eenzijdige belichting met intensiteiten lager dan ongeveer 16.5 M. K. (hiermee wordt 5000 M. K. S. in 5 min. bereikt) treden in de eerste $1^1/_2$ uur alleen positieve krommingen op; de groeivertragingskrommen voor lage intensiteiten (b.v. 15.6 en 3.5 M. K. in fig. 6) bezitten dus geen enkel snijpunt [1]) en de krommen loopen vlakker, naarmate deze bij een geringer lichtsterkte behooren; dienovereenkomstig wordt ook de ordinaat op 5 min. geringer bij zwakker lichtsterkte.

Wij hebben er reeds vroeger op gewezen, dat door PRINGSHEIM en CLARK geheel dezelfde resultaten verkregen zijn als door ARISZ. De punten, waarin CLARK tot andere conclusies gekomen is, zijn door ARISZ opgehelderd; zij zijn het gevolg daarvan, dat CLARK zijn planten na afloop der belichting niet op den klinostaat geplaatst heeft en daardoor positieve, gevolgd door negatieve, en geotropische opkrommingen voor zuiver negatieve heeft aangezien. Wij drukken in het aanhangsel een tabel af, die ontleend is aan fig. 6 en protocol III van CLARK; daar beide in eenige punten verschillen, zijn in deze gevallen beide opgaven in de tabel opgenomen, de eerste is ontleend aan zijn protocol, de tweede aan zijn

---

1) Dat dit alleen zoo is, indien men als ordinaat kiest de groeivertraging, die binnen $1^1/_2$ uur bereikt is, zullen we in § 17 uiteenzetten.

fig. 6 [1]). De tabel is zoo ingericht, dat ze direct vergelijkbaar is met tabel 24—27 van ARISZ. De proeven, waar de tabel betrekking op heeft, werden speciaal genomen met het doel, om den invloed van de alzijdige voorbelichting te bestudeeren [2]), wanneer de eenzijdige nabelichting constant werd gehouden; indien we dus de nabelichting niet al te groot nemen (b.v. 480 M. K. S. 1e verticale kolom), kunnen we uit de tabel direct den aard van de helling van de groeivertragingskromme aflezen. Hier treedt echter reeds bij een alzijdige voorbelichting met 1120 M. K. S. en een eenzijdige nabelichting met 480 M. K. S. een zwak negatieve [3]) kromming op; hier krijgt de achterkant $^5/_8 \times 1120 + \frac{480}{4} = 820$ M. K. S. Waar nu CLARK bij eenzijdige belichting met 16 M. K. reeds bij 1920 M. K. S. een zwak negatieve reactie opgeeft, zou het maximum iets na $\frac{1920}{4} = 480$ M. K S. moeten liggen, zoodat het optreden van negatieve reacties zonder en na alzijdige voorbelichting niet met elkaar in tegenspraak zijn.

In de eerste verticale kolom treden na voorbelichting met geringe energie positieve [4]), na een met 1120, 1680 en 2880 M. K. S. negatieve krommingen op. Bij een voorbelichting gedurende 5 minuten is de helling van de groeivertragingskromme te gering dan dat een eenzijdige nabelichting met 480 en 960 K. K. S. een zichtbare positieve kromming zou kunnen geven, hier is als drempelwaarde 2880 M. K. S. opgegeven. Volgens de tabellen van ARISZ bedraagt de drempelwaarde hier bij 12.1 M. K. 1000 M. K. S., bij 25 M. K. 4500 M. K. S.; de drempelwaarde 2880 M. K. S. bij 16 M. K. volgens CLARK stemt voldoende hiermee overeen. Ook het ongevoeliger worden voor de negatieve reactie en het gevoeliger worden voor de tweede positieve reactie is duidelijk uit de tabel te zien.

Verder is ook te zien, dat de tijd, gedurende welken alzijdig voorbelicht en eenzijdig nabelicht wordt, gesummeerd

---

1) Fig. 2 van CLARK geeft op eenige geringe uitzonderingen na, geheel dezelfde resultaten als zijn protokol en fig. 6.

2) Indien men de tabel volgens de verticale kolommen leest, krijgt men fig. 6 van CLARK terug.

3) Het al of niet optreden van krommingen wordt door CLARK in procenten uitgedrukt; indien dit lager was dan 30 %, heb ik de reactie met een ? voorzien.

4) Het ongevoeliger worden voor de eerste positieve reactie is door CLARK niet onderzocht.

wordt. Zoo geeft een eenzijdige belichting alleen, gedurende 10 min. een negatieve, doch na een alzijdige gedurende 3 min. een positieve [1]) reactie; een eenzijdige alleen, gedurende 3 of 5 min. een negatieve, na een alzijdige gedurende 5 min. eveneens een positieve reactie [1]) enz.; hoewel de som van beide tijden in de verschillende gevallen niet constant is (bij zuiver eenzijdige belichting met 16 M. K. wordt als tijddrempel 20 min. [1]) opgegeven), ziet men toch, dat de tijden van de voor- en nabelichting gesummeerd worden.

Tabel 4 van PRINGSHEIM (hier als tabel 3 afgedrukt in § 8) voor 2.2 M. K. is geheel te vergelijken met tabel 24 van ARISZ voor 5.5 M. K., zooals reeds in § 12 is uiteengezet.

We hebben in dit hoofdstuk hoofdzakelijk den invloed van een alzijdige voorbelichting op het effect van een daaropvolgende eenzijdige nabelichting besproken; in plaats van alzijdig kan men echter ook tweezijdig voorbelichten. Men krijgt dan geheel dezelfde resultaten, zooals blijkt uit tabel 21 van ARISZ, waarin ook het ongevoeliger worden voor de eerste positieve reactie, het gevoeliger worden voor de reactie ± en voor de tweede positieve reactie terug te vinden is. Daar hier het licht niet in korten tijd toegevoerd is [2]), is deze tabel niet direct te vergelijken met zijn tabellen 24—27; dit is waarschijnlijk ook de reden, dat hier geen zuiver negatieve krommingen kunnen optreden, alleen maar een positieve gevolgd door een negatieve.

Door een alzijdige of tweezijdige voorbelichting wordt het energieverschil tusschen voor- en achterkant, dat ontstaat tengevolge van een eenzijdige nabelichting, niet gewijzigd. Daarom moet de verklaring van het feit, dat bij eenzelfde $x_v - x_a$ niet steeds dezelfde $y_v - y_a$ overeenkomt, gezocht worden in een niet rechtlijnig loopen van de groeivertragingskromme. Dit is niet zoo bij twee gelijktijdige belichtingen van tegengestelden kant; hier kan men de energie van den eenen kant die van den anderen zooveel laten naderen, als men wil, zelfs gelijk laten worden; over het algemeen zal hier de kromming geringer worden, naarmate x_v en x_a elkaar meer naderen. Dit hangt echter niet samen met de helling der groeivertragingskromme; dit zou ook zoo zijn, indien

---

1) Ook de grens voor de tweede positieve reactie is door CLARK onjuist weergegeven, om de reeds gemelde reden (§13).

2) Hier zijn weer de lampjes van 10 volt gebruikt, de lichtsterkte bedraagt dus, vergeleken met tabel 24—27, 10 M. K.

ze rechtlijnig liep (v.g.l. p. 47). Men mag bij gelijktijdige tweezijdige belichting dàn pas concludeeren, dat de groeivertragingskromme een kromme is met afnemende helling, wanneer de kromming niet alleen van het energieverschil aan beide kanten $x_v - x_a$, maar ook van de absolute grootte van x afhankelijk is [1]). In dat geval kan men spreken van een „ongevoeliger worden voor de eerste positieve reactie", hoewel men de energie, noodig voor een kromming, hier niet een drempelwaarde, doch een verschildrempel moet noemen. Ook het verschijnsel van het gevoeliger worden voor de negatieve reactie is bij deze tweezijdige belichtingen terug te vinden (§ 10), d. w. z. de eene kant behoeft minder dan 5000 M. K. S. te ontvangen om een negatieve reactie (kromming van dien kant af) mogelijk te maken. Ook hier is het beter te spreken van een verschildrempel; deze heeft hier echter een negatief effect.

---

§ 16. VERGELIJKING VAN DE GECONSTRUEERDE GROEIVERTRAGINGSKROMMEN MET DE GEGEVENS VAN DE FOTOGROEIREACTIE.

We kunnen onze resultaten tenslotte nog vergelijken met de getallen van de groeivertraging, die we in tabel I kolom A berekend hebben uit de fotogroeireacties van VOGT en met die van SIERP.

De getallen, die in de eerste tabel de grootte van de groeivertraging aangaven, stegen in de eerste beide kolommen (1 en 3 min.) met de intensiteiten en met de energie; deze hoeveelheden licht komen dus overeen met die van het eerste stijgende deel van de groeivertragingskromme; wil men ze vergelijken met die van horizontaal invallend licht, dan moeten ze dus door zulk een coëfficient gedeeld worden, dat ze nog onder 1400 M. K. S. liggen; waar het maximum ligt, is echter uit de tabel niet nader te bepalen. Ook omtrent het al of niet rechtlijnig loopen van het eerste deel der groeivertragingskromme kan men uit deze kolommen geen duidelijke conclusie trekken, daar het feitenmateriaal te gering is. De getallen voor 15 min. waren niet

---

[1]) Pas wanneer de kromming bepaald wordt door $\frac{x_v - x_a}{x_v}$, mag men concludeeren, dat de groeivertragingskromme logarithmisch loopt (§ 9, zie ook § 22).

duidelijk; daar echter na een eenzijdige belichting ged. 15 min. in de eerste $1^1/_2$ uur steeds een positieve kromming optreedt, moet de groeivertraging toenemen met stijgende intensiteit (fig. 6). De groeivertragingen zullen hier echter niet veel grooter zijn dan die van 1 en 3 min., omdat er tusschen beide een dalend deel ligt (indien de lichtsterkte hoog genoeg is). Wanneer men de tijd-groeivertragingskromme, zooals die in fig. 6 is weergegeven, uit de tabel I A zou willen construeeren, moet men de horizontale rijen van links naar rechts lezen; daar echter de getallen te onzeker zijn, zullen we hier niet verder op in gaan.

De getallen voor doorbelichting stijgen eveneens met toenemende intensiteit, evenals dit in fig. 6 te zien is; de toename der groeivertraging is echter bij lange na niet evenredig met de intensiteit, zooals we ook bij de $f(i)$ kromme voor een tijd langer dan 5 min. gevonden hebben.

De getallen, die de grootte van de groeivertraging uit de tabellen van SIERP weergeven, stijgen van 10 tot 2000 M. K. S. (§ 3); nu hebben we gevonden, dat de groeivertragingskromme op $\pm$ 1400 M. K. S. een maximum moet bezitten; hierover geven de getallen van SIERP echter geen uitsluitsel, daar 2000 M. K. S., hoewel een hooger groeivertraging gevende dan 100 M. K. S., toch reeds op het dalende deel kan liggen.

De groeivertraging volgens VOGT, opgegeven in tabel I A, is bereikt in 30—40 min., die in de tabel volgens SIERP in ongeveer 2 uur. Men ziet, dat, volgens de twee eerste kolommen van I A na 30—40 min., volgens de tabel van SIERP na 2 uur de fototropische kromming positief moet zijn, indien men eenzijdig belicht met de opgegeven (resp. gecorrigeerde) lichthoeveelheden. Het is echter geenszins noodzakelijk, dat een kromming, die in de eerste $1^1/_2$ uur positief is, na 2 uur en later positief blijft. Wij moeten hiervoor de grootte van de groeivertraging na verschillende tijden van het begin der belichting af beschouwen; dit zullen we in de volgende paragraaf doen. Voor het gemak zullen we echter eerst het verloop van de groeisnelheid, dus van de fotogroeireactie beschouwen. Echter moeten we ons steeds bewust zijn, dat de grootte en de aard der kromming niet direct met de verandering der groeisnelheid, doch met het effect van de fotogroeireactie, sinds het begin der belichting bereikt, samenhangt.

HOOFDSTUK IV.

DE FOTOTROPISCHE KROMMING NA $1^1/_2$ UUR NA HET BEGIN DER BELICHTING.

§ 17. HET VERLOOP VAN DE KROMMING OP DEN KLINOSTAAT.

Indien we de plant na de belichting op den klinostaat zetten, zien we, dat de kromming zich bij lichthoeveelheden van 10—3000 M. K. S. nog uren handhaaft, waarbij steeds lager gedeelten van de plant aan de kromming gaan deelnemen. Nu is echter reeds lang bekend, dat elke zone zich na eenigen tijd weer recht gaat strekken. Om dit verschijnsel niet te vertroebelen door geotropische terugkrommingen, moeten we de kromming en terugkromming geheel op den klinostaat tot stand laten komen. Ook dit is door ARISZ nauwkeurig onderzocht, waarbij hij gebruik maakte van een intermitteerende klinostaat; zoo vond hij „dat bij 360 M. K. S. na ± 6 uur de kromming der hooger gelegen zones aanzienlijk geringer wordt, terwijl zij aan de basis nog steeds toeneemt" (ARISZ l.c. § 5). Het gevolg hiervan is, dat de topafwijking van de geheele plant een maximum bereikt „doordat de rechtstrekking der topzones sterker is dan de toename van de kromming in de meer basaal gelegen zones" (ARISZ § 11). Het verloop van een kromming van elke zone der plant (op den klinostaat) is dus zoo, dat „elke zone een maximum bereikt en zich daarna weer rechtstrekt". Tenslotte is de geheele plant, behalve de knik in de basis volkomen recht. Daar de kromming in elke zone alleen van het groeivertragingsverschil aan beide kanten afhankelijk is, moet dus eveneens dit verschil eerst toenemen tot een maximum; daarna moet het lengteverschil weer afnemen, totdat volkomen rechtstrekking verkregen is, waarbij het lengteverschil 0, beide kanten weer even lang, geworden zijn. Wij hebben hier het verschijnsel der autotropie voor ons; dit moet dus hierin bestaan, dat het effect, dat door de vermindering der groeisnelheid aan beide kanten is teweeggebracht, weer

tenietgedaan wordt. Indien er een positieve kromming was opgetreden, waarbij de groeivertraging aan den voorkant grooter was dan aan den achterkant, moet de autotropie dus het gevolg zijn van het feit, dat er een tegenproces optreedt, dat aan den voorkant grooter is en zich uit in een groeiversnelling. Nu dacht men vroeger, dat dit proces van autonomen aard was („auto"tropie), doch SIERP maakt hierover een opmerking, [1]) die van dien aard is, dat we onze inzichten hierover zullen moeten wijzigen. Nadat hij gevonden heeft, dat na verduistering een reactie optreedt, die zich uit in een vermeerdering van groeisnelheid, zegt hij: „Ich will nur darauf hinweisen, dass wie eine Lichterhöhung auch eine Verringerung derselben bei einseitiger Beleuchtung in Betracht gezogen werden musz. Letztere hat immer die entgegengesetzte Wirkung wie die erstere. Sollte die bei allseitiger Beleuchtung festgestellten Lichtwirkungen die bei einseitiger Beleuchtung auftretenden Krümmungen erklären können, so würden wir dann vielleicht auch die Erscheinung des sogenannten Autotropismusses auf solchen Reaktionen zurückführen können. Ein Zurückkrümmen sollte, wenn die Annahme Blaauws zurecht besteht, die notwendige Folge des entgegengesetzten Verhaltens bei Lichterhöhung und Lichtverminderung sein".

Wanneer we in dezen geest het verloop van de fotogroeireactie beschouwen, kunnen we deze op de volgende wijze interpreteeren. Door de belichting neemt de groeisnelheid in elke zone den eersten tijd af, bereikt na zekeren tijd haar minimum en gaat daarna weer stijgen, totdat de oorspronkelijke groeisnelheid, die de plant in 't donker had, weer bereikt wordt [2]). Echter nu treedt er een tegenproces in, dat dan volgens SIERP een nawerking zou zijn van de verduistering en dat zich uit in een vermeerdering van groeisnelheid, die een maximum bereikt, en daarna weer even groot wordt als voor de belichting. Voor het optreden en teruggaan van de kromming moeten we nu weer de effecten van de groeivertragings- en van de groeiversnellings-perioden nagaan. De kromming treedt op, doordat aan den eenen kant de groeivertraging grooter is dan aan den anderen kant; de terugkromming moet daardoor totstand

---

[1]) H. SIERP. Ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa. Zeitschr. f. Bot. 1918 p. 718.

[2]) Den invloed van de groote periode laten we hier buiten bespreking.

komen, dat de groeiversnelling [1]) het grootst is aan den kant, naar welken de kromming gekeerd is geweest; de groeiversnelling aan den anderen kant werkt juist de kromming in de hand en moet dus geringer zijn. Hieruit volgt: *hoe grooter de groeivertraging geweest is, des te grooter is ook de daaropvolgende groeiversnelling;* beide effecten moeten even groot, doch tegengesteld zijn, zoodat na de rechtstrekking het totale effect van de fotogroeireacties 0 is.

Er zijn bij de fotogroeireactie 3 factoren, die kunnen wisselen, indien men de belichting laat varieeren, nl. 1°. de grootte der groeivertraging en groeiversnelling, 2°. de duur van beide perioden en 3°. de diepte van het minimum en de hoogte van het maximum der groeisnelheid. Met deze drie factoren moeten wij rekening houden bij de besprekingen over de grootte en het verloop van de kromming en terugkromming op den klinostaat.

We hebben hier gesproken over een sterke kromming op den klinostaat, die door 360 M. K. S. was teweeggebracht en na ± 6 uur weer terugging; het groeivertragingsverschil houdt hier dus zeer lang stand. Indien we echter met een zeer zwakke energie (13.2 M. K. S.) prikkelen, bereikt de kromming reeds na ongeveer 3 uur haar maximum (fig. 4 van ARISZ), dit komt „omdat hier maar een klein deel van de plant aan de kromming deelneemt en dit zich reeds na eenige uren rechtstrekt" [2]). Hieruit kunnen we twee dingen afleiden, 1°. dat het groeivertragingsverschil ook in de lager gelegen zones hier geringer is dan bij een energie, die een sterke kromming geeft, 2°. dat het groeivertragingsverschil zich bij zulk een zwakke energie veel korter handhaaft. Uit dit laatste gegeven kunnen we nu iets omtrent den duur van de groeivertraging aan beide kanten afzonderlijk te weten komen. Het teruggaan van de kromming (verminderen van het groeivertragingsverschil) kan principieel op tweëerlei wijzen verklaard worden. Ten eerste is het mogelijk, dat de groeivertraging aan den achterkant na eenigen tijd relatief sterker wordt, zoodat het groeivertragingsverschil met den voorkant afneemt. Dit is nu voor 13.2 M. K. S. geheel onmogelijk; de achterkant, die slechts $^1/_4 \times 13.2 = 3.3$ M. K. S. ontvangt,

---

[1]) Deze stelt het aantal μ's voor, die de plant in de groeiversnellingsperiode meer gegroeid is, dan wanneer ze in het geheel niet belicht was.

[2]) W. H. ARISZ l.c. § 11.

zal natuurlijk een veel geringer groeivertraging vertoonen, die bovendien in veel korter tijd teruggaat. Het spoedige teruggaan van de kromming bij 13.2 M. K. S. kan dus niet op deze wijze verklaard worden, maar moet zijn oorzaak vinden in den voorkant zelf; de groeivertraging van 13.2 M. K. S. handhaaft zich wel langer dan die van 3.3 M. K. S., doch gaat zelf na eenige uren eveneens terug, omdat hierna ook aan den voorkant een groeiversnelling gaat optreden. De groeiversnelling, die reeds aan den achterkant was opgetreden, werkte hierbij de kromming in de hand, doch nu wordt de groeisnelheid aan den voorkant grooter en daardoor gaat de kromming terug. De versnelling moet dus des te grooter zijn, hoe grooter de vertraging was, anders zou de kromming nooit kunnen teruggaan (ook voor deze groeiversnelling, die optreedt na de verduistering, moet dus de productregel en energiehypothese gelden), echter grooter dan de groeivertraging geweest is, kan de groeiversnelling niet worden, anders zou de kromming niet alleen teruggaan maar tevens den nulstand (volkomen rechtstrekking) weer passeeren en zou er een tegenkromming optreden, terwijl ARISZ onder 4000 M. K. S. nergens een (al of niet autotropische) tegenkromming over den nulstand heen waargenomen heeft.

De verklaring voor het autotropische teruggaan van de kromming bij 13.2 M. K. S. moest gezocht worden in het feit, dat de groeivertraging aan den voorkant (13.2 M. K. S) wel langer stand hield dan die aan den achterkant, doch na eenige uren zelf terugging; de tijd, gedurende welken de kromming stand houdt, hangt dus af van den groeivertragingsduur aan den voorkant (hoogste energie). Dit moet ook de verklaring zijn voor het autotropische teruggaan bij 360 M. K. S. (groeivertragingsduur 360 M. K. S. $> \frac{360}{4}$ M. K. S.) en voor het feit, dat de kromming hier langer stand houdt dan bij 13.2 M. K. S. (groeivertragingsduur $360 > \frac{360}{4} > 13.2 > \frac{13.2}{4}$ M. K. S.). Hieruit vloeien twee conclusies voort: 1°. *Hoe langer de groeivertragingsduur aan den voorkant stand houdt, des te langer zal de kromming zich handhaven,* 2°. *de groeivertragingsduur neemt toe met de energie van 3—360 M. K. S.*

We zien dus, dat niet alleen de grootte, maar ook de duur

der groeivertraging toeneemt met de energie; hetzelfde geldt voor de minimum groeisnelheid, die bereikt wordt (tabel I B en tabel volgens SIERP). Hieruit blijkt, dat de drie hoofdfactoren van de fotogroeireactie allen gelijktijdig en in denzelfden zin varieeren en ongeveer parallel loopen, indien men de sterkte en duur der belichting laat toenemen.

We zullen nu in deze paragraaf de fotogroeireactie en het effect ervan in telkens een zone afzonderlijk beschouwen.

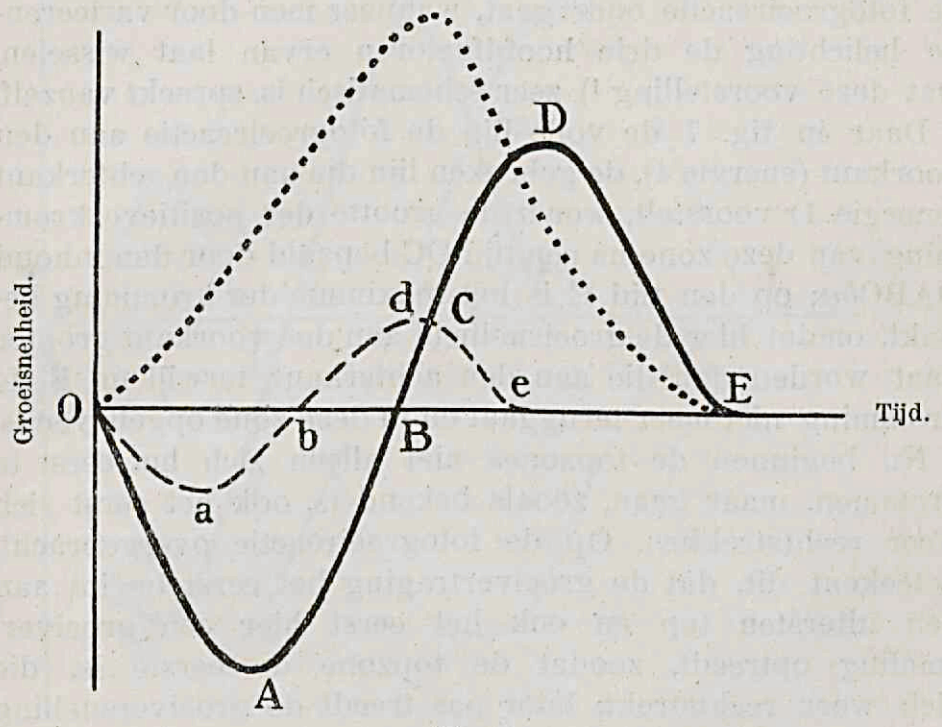


Fig. 7.

Schema van het verloop der fotogroeireacties en van de zuiver positieve kromming in een zone.
——— fotogroeireactie aan den voorkant.
– – – „ „ „ achterkant.
..... resulteerende kromming.

Daar in elke zone de groeivertraging van den voorkant eerst zwak, daarna maximaal is, dan door de groeiversnelling vermindert en tenslotte weer 0 wordt, en dit eveneens het geval is aan den achterkant, bij welken echter de grootte van de groeivertraging geringer en de duur korter is, evenals die der groeiversnelling, zal in elke zone de positieve kromming eveneens eerst toenemen, een maximum bereiken en weer terug gaan tot volkomen rechtstrekking (fig. 7).

Nu is het echter overzichtelijker, indien men het verloop van de kromming wil nagaan, om niet het effect van de

fotogroeireactie op verschillende tijden als ordinaat te kiezen, doch de groeisnelheid zelf; indien men dan het effect op een bepaalden tijd wil kennen, moet men de kromme integreeren, dus den inhoud van de doorloopen figuur bepalen. Hoewel ik als effect van de belichting niet de verandering der groeisnelheid, doch het effect hiervan beschouw, is deze voorstelling van het verloop der groeisnelheid te verkiezen, daar men hier tevens een duidelijk overzicht krijgt van de wijzigingen, die de fotogroeireactie ondergaat, wanneer men door varieerende belichting de drie hoofdfactoren ervan laat wisselen. Dat deze voorstelling [1]) zeer schematisch is, spreekt vanzelf.

Daar in fig. 7 de volle lijn de fotogroeireactie aan den voorkant (energie 4), de gebroken lijn die aan den achterkant (energie 1) voorstelt, wordt de grootte der positieve kromming van deze zone na een tijd OC bepaald door den inhoud OABC*ba*; op den tijd C is het maximum der kromming bereikt, omdat hier de groeisnelheid aan den voorkant grooter gaat worden dan die aan den achterkant, terwijl na E de kromming niet meer teruggaat en in deze zone opgeheven is.

Nu beginnen de topzones niet alleen zich het eerst te krommen, maar gaan, zooals bekend is, ook het eerst zich weer rechtstrekken. Op de fotogroeireactie overgebracht, beteekent dit, dat de groeivertraging het eerst begint aan den uitersten top en ook het eerst hier een groeiversnelling optreedt, zoodat de topzone de eerste is, die zich weer rechtstrekt; later pas treedt de groeiversnelling op in de lager gelegen zones, de kromming zal dus des te later teruggaan, hoe lager de gekromde zone aan de plant ligt, waarbij we dus aannemen, dat *in iedere zone bij een bepaalde energie de groeivertraging zich denzelfden tijd handhaaft.*

Wanneer we nu de energie der eenzijdige belichting laten toenemen, zal de krommingssterkte, dus het groeivertragingsverschil, na ongeveer 250 M. K. S. weer gaan afnemen; dit komt omdat de groeivertraging aan den achterkant hier sterker toeneemt, dan die van den voorkant (§ 18); hetzelfde geldt voor de groeivertragingsduur en voor het minimum van de groeisnelheid. De punten, waar de vroegere groeisnelheid weer gepasseerd wordt (B en *b*, fig. 7),

---

[1]) De hoogte der lijn OE stelt de groeisnelheid vóór de belichting voor. Verder hebben we den reactietijd voor de fotogroeireactie steeds even groot genomen.

komen hierdoor hoe langer hoe dichter bij elkaar te liggen, evenals het groeivertragingsverschil (hier door inhouden te bepalen) afneemt; tevens wordt het verschil van de diepten der minima geringer. Nu bereikt de grootte der groeivertraging haar maximum op ongeveer 1400 M. K. S., zooals we dit in § 10 gevonden hebben. Ongeveer bij dezelfde

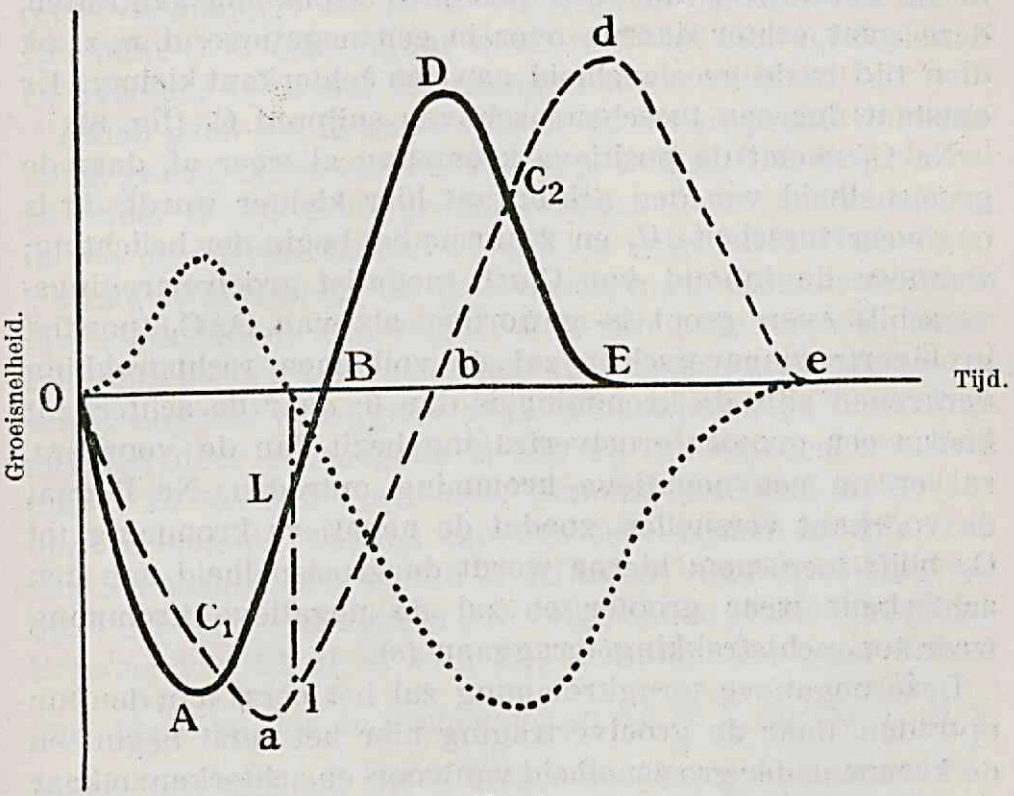


Fig. 8.

Schema van het verloop der fotogroeireacties en van de positieve kromming gevolgd door een negatieve, in een zone.
——— fotogroeireactie aan den voorkant.
– – – „ „ „ achterkant.
..... resulteerende kromming.

energie moeten de diepte van het minimum en de groeivertragingsduur hun hoogtepunt bereiken; na 1400 M. K. S. nemen al deze 3 factoren dus af. Het gevolg zal zijn, dat de kromming op den klinostaat eerder teruggaat [1]), zooals ARISZ dit dan ook voor lichthoeveelheden boven 1800 M. K. S. gevonden heeft, waar „de positieve kromming nog meer (dan bij 1800 M. K. S.) afneemt en het teruggaan van de kromming eerder optreedt" (ARISZ l.c.p. 40). Tenslotte zal

[1]) Daar de vertragingsduur boven 1400 M. K. S. (voorkant) afneemt, wordt het punt C in fig. 7 immers weer naar links teruggeschoven.

de groeivertragingsduur van den voorkant even groot, en daarna zelfs kleiner zijn, dan die van den achterkant. Het minimum aan den achterkant is hier eveneens dieper geworden dan dat aan den voorkant, het groeivertragingsverschil blijkt hier in den eersten tijd echter nog positief te kunnen zijn. Dit is het geval bij 4000 M. K. S., waar we in de eerste $1^1/_2$ uur een positieve kromming aantreffen, deze gaat echter daarna over in een negatieve, d. w. z. nà dien tijd is de groeisnelheid aan den àchterkant kleiner. Er ontstaat dus een tusschengeschoven snijpunt C_1 (fig. 8).

Na C_1 neemt de positieve kromming al weer af, daar de groeisnelheid van den achterkant hier kleiner wordt, dit is ongeveer tusschen $1^1/_2$ en 2 uur na het begin der belichting; wanneer de inhoud van C_1alL (negatief groeivertragingsverschil) even groot is geworden als van OAC_1 (positief groeivertragingsverschil), zal er volkomen rechtstrekking verkregen zijn, de kromming is dan 0; daar de achterkant hierna een grooter groeivertraging bezit dan de voorkant, zal er nu een negatieve kromming optreden. Na B gaat de voorkant versnellen, zoodat de negatieve kromming tot C_2 blijft toenemen; hierna wordt de groeisnelheid aan den achterkant weer grooter en zal de negatieve kromming weer tot rechtstrekking teruggaan (*e*).

Deze negatieve terugkromming zal het eerst aan den top optreden, daar de groeivertraging hier het eerst begint en de krommen der groeisnelheid van voor- en achterkant elkaar het vroegst aan den top zullen snijden; later pas treedt deze negatieve kromming in de lager gelegen zones op, daar alle cardinaalpunten hier op een later tijdstip vanaf het begin der belichting liggen. Zoo zullen de onderste zones nog hun positieve kromming blijven versterken, terwijl de top reeds bezig is met een negatieve terugkromming uit te voeren. Er ontstaan op deze wijze de bekende *s*-vormige krommingen [1]). Wanneer echter de lager gelegen zones een tijd OC_1 bezig zijn hun reacties uit te voeren, zal ook hier de positieve kromming teruggaan en overslaan in een negatieve, zoodat tenslotte de geheele plant negatief gekromd is. De topzones beginnen dan echter reeds met de definitieve rechtsstrekking (op een tijd OC_2 na het begin der

---

[1]) Alle besprekingen in deze § gelden alleen voor krommingen, die op den klinostaat tot stand komen en voor intensiteiten beneden 450 M.K. (v.g.l. p. 65).

topreactie), omdat de groeisnelheid aan beide kanten en wel die van den achterkant het meest, door de autotropie, vermeerderd wordt. De eerste rechtstrekking, die over den nulstand heen ging en een negatieve kromming tot stand bracht, werd door de groeivertraging zelf te weeg gebracht; de definitieve rechtstrekking berust echter op de autotropie (groeiversnelling) en is te vergelijken met die van fig. 7. Het punt C in deze figuur komt dus niet met C_1, doch met C_2 overeen; C_1 is een tusschengeschoven snijpunt.

ARISZ geeft als drempelwaarde voor een positieve kromming, gevolgd door een negatieve, ± 4000 M. K. S.[1]) op (ARISZ l.c. tabel 5—8); deze drempelwaarde geldt echter alleen, indien de energie binnen 25 min. is toegediend. Nu hebben we in § 12 gezien, dat de groeivertragingskromme een rechte lijn werd, indien men ongeveer 20 min. belichtte; zeer waarschijnlijk bestaat tusschen beide getallen een verband, welk is echter nog niet te zeggen (c.f. § 23). Deze positieve kromming, gevolgd door een negatieve, kan bij intensiteiten, zwakker dan ± 2.5 M. K. niet optreden, [2]) omdat de 4000 M. K. S., voor deze kromming noodig, hiermee niet binnen 25 min. kan worden toegediend; bij 5.5 M. K. treedt deze kromming wel op. [3]) Uit het besprokene in § 15 volgt, dat de groeivertragingskromme van 5.5 M. K. voor $1^1/_2$ uur ongeveer geen dalend deel bezit, en dat de krommen van 5.5 M. K. en van $\frac{5.5}{4}$ M. K. elkaar niet snijden. Dit is echter wel het geval, indien men als ordinaat kiest de grootte der groeivertraging na langer dan $1^1/_2$ uur; het eerste snijpunt ligt dan op 4000 M. K. S. (uitgedrukt in minuten van belichting), het tweede snijpunt op 25 min. Tusschen beide snijpunten in loopt de kromme van de hoogere intensiteit onder die van lager intensiteit, dus iets dergelijk als na 5000 M. K. S. bij grooter lichtsterkte plaats heeft voor een groeivertraging binnen $1^1/_2$ uur. We moeten echter een scherp onderscheid maken tusschen het optreden van zuiver negatieve krommingen, waarbij de energie binnen 5 min., en tusschen het optreden van negatieve krommingen, voorafgegaan door positieve, waarbij de energie binnen 25 min. moet toegediend zijn. In het laatste geval treedt er in de eerste $1^1/_2$ uur steeds een positieve

1) Voor de afwijkende waarde in tabel 13 van ARISZ zie hiervoor p. 54 noot 1.
2) W. H. ARISZ l.c. tabel 4 voor een intensiteit van 1.4 M. K.
3) W. H. ARISZ l.c. tabel 5.

kromming op, daar hier y_v nog grooter is dan y_a [1]) (belichtingen binnen 25 min. met 4000 M. K. S. bij elke intensiteit of met meer energie bij lage intensiteit). Daarentegen bij de zuiver negatieve kromming is de groeivertraging aan den achterkant reeds dadelijk na het begin grooter dan die aan

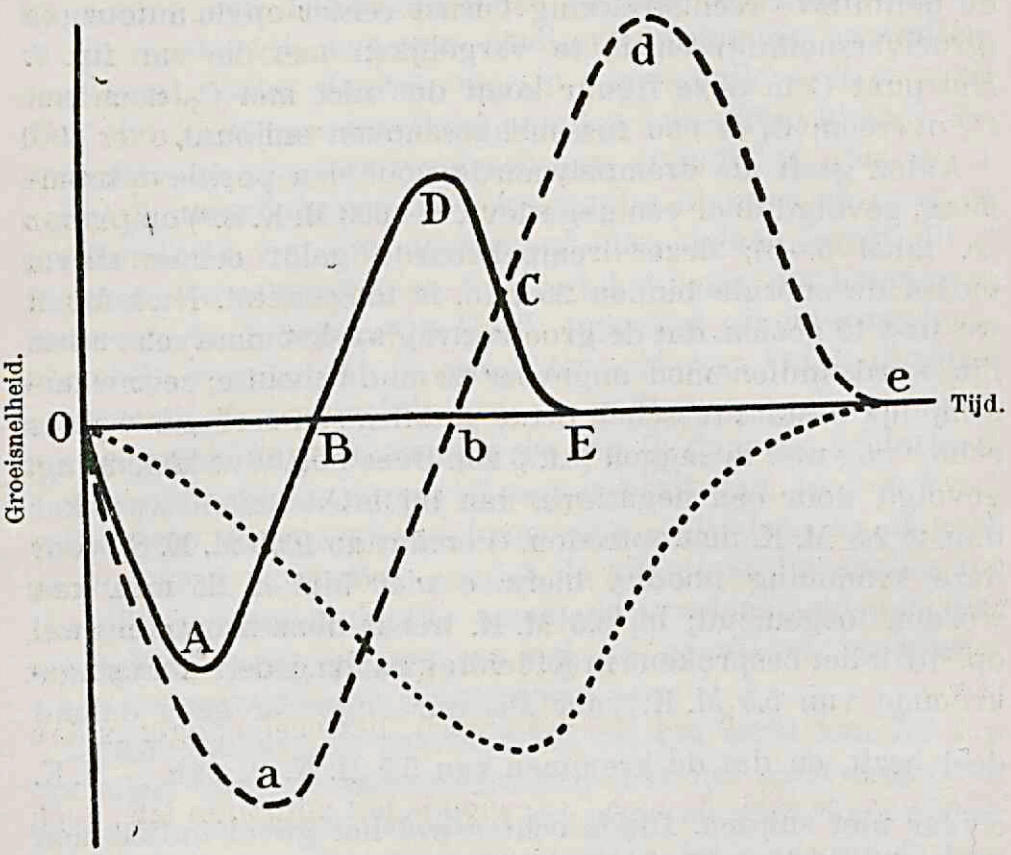


Fig. 9.

Schema van het verloop der fotogroeireacties en van de zuiver negatieve kromming in een zone.
——— fotogroeireactie aan den voorkant.
– – – „ „ „ achterkant.
..... resulteerende kromming.

den voorkant (belichtingen binnen 5 min. met 5000 M. K. S. of meer bij hooge intensiteit). Zooals reeds besproken is, treedt de zuiver negatieve kromming niet later op dan de positieve en is deze bij een belichting van b.v. 340 M. K. gedurende 40 sec. reeds na 45 min. duidelijk zichtbaar, zoodat de fototropische reactietijd nog kleiner dan 45 min. moet zijn.

---

[1]) Daar y_v na 2 uur kleiner is dan y_a, moet het maximum van de groeivertragingskromme voor 2 uur nog na $\frac{4000}{4} = 1000$ M. K. S. liggen (c.f. § 11).

Hiervoor is natuurlijk een negatief groeivertragingsverschil $y_v - y_a$ noodig geweest, zoodat reeds dadelijk na de belichting y_a grooter moet zijn dan y_v (fig. 9); de kromme der groeisnelheid van den voorkant (5000 M. K. S. en hooger) loopt dus minder diep dan die van den achterkant (1250 M. K. S. en hooger).

Nu vormt de negatieve kromming, voorafgegaan door een positieve, een natuurlijken overgang tusschen de zuiver positieve en zuiver negatieve; dit ziet men niet alleen, wanneer men de energie laat toenemen van 3000, over 4000 tot 5000 M. K. S., waar resp. een reactie +, ±, en — optreedt, maar ook is dit duidelijk, wanneer men de voorstelling van het verloop der fotogroeireacties in fig. 9, waardoor een zuiver negatieve kromming optreedt, vergelijkt met die in fig. 8, waardoor een positieve kromming, gevolgd door een negatieve ontstaat. Zoodra nl. de vermindering van groeisnelheid aan den voorkant van het begin der reactie af geringer is dan die van den achterkant, verandert fig. 8 in fig. 9; het punt C_1 valt dan samen met het punt O.

Niet alleen de grootte der groeivertraging van 5000 M. K. S. en hooger is geringer dan die van 4000 M. K. S., maar ook de vertragingsduur is korter en het minimum minder diep, terwijl de grootte der groeivertraging van den achterkant $\left(\frac{5000}{4} = 1250 \text{ M. K. S.}\right)$ wel iets, doch niet veel, hooger is dan van $\frac{4000}{4} = 1000$ M. K. S.; evenzoo is het minimum iets, doch niet veel, dieper en de vertragingsduur langer dan bij 1000 M. K. S. Op deze wijze krijgt men reeds dadelijk een negatief groeivertragingsverschil, dat zich uit in een negatieve kromming, die toeneemt tot den tijd C, daar de groeiversnelling aan den voorkant de toeneming van de negatieve kromming in de hand werkt; na het snijpunt C wordt de groeisnelheid van den achterkant grooter dan die van den voorkant en gaat de negatieve kromming terug tot *e*. Zooals reeds gezegd is, treedt het tusschengeschoven snijpunt C_1 uit fig. 8 niet meer op, daar dit samenvalt met het punt O.

Wanneer men met lage intensiteiten gedurende 25 min. of langer belicht, wordt voor een intensiteit 4 (voorkant) niet alleen de groeivertraging na 2 uur, maar ook de vertragingsduur weer grooter en het minimum weer dieper dan voor een intensiteit 1 (achterkant); we krijgen dan uit fig. 8 weer fig. 7 terug nl. de zuiver positieve kromming.

Wanneer men met hoogere intensiteiten gedurende 5 min. of langer belicht, treden er ook weer positieve krommingen op (tweede positieve kromming). Daar men echter, om van fig. 9 te geraken tot fig. 7, het stadium, voorgesteld in fig. 8, moet passeeren, is het begrijpelijk, dat op den grens van de zuiver negatieve en zuiver positieve krommingen, eveneens positieve gevolgd door negatieve voorkomen, zooals door ARISZ inderdaad gevonden is.

Al deze verschijnselen, hoe gecompliceerd ze ook lijken, zijn dus eenvoudig te verklaren door het ongeveer parallel wisselen van de drie hoofdfactoren der fotogroeireactie, 1°. de grootte, 2°. de duur der groeivertraging en 3°. de minimum-groeisnelheid. In de fig. 7, 8 en 9 is de fotogroeireactie zeer schematisch voorgesteld en zijn de oppervlakken van de vertraging en versnelling even groot genomen [1]); het punt, waar de minimum- of maximum-snelheid (hier even groot gekozen) bereikt wordt, ligt hier precies in het midden van de vertragings- en versnellingsperiode. De groeivertraging kan echter steeds berekend worden door het halve product van basis en hoogte; er zijn dus eigenlijk slechts twee onafhankelijk veranderende factoren, n.l. 1°. groeivertragingsduur en 2°. diepte der minimum-groeisnelheid. Zoo eenvoudig zal dit alles in werkelijkheid wel niet zijn; het is echter voordeelig bij de analyse dezer krommingen de verschijnselen, die zich voordoen i.c. de fotogroeireactie, zoo schematisch mogelijk voor te stellen. We hebben waarschijnlijk gemaakt, dat de 3 factoren ongeveer parallel met elkaar gaan. Het maximum van de grootte der groeivertraging binnen $1^1/_2$ uur ligt op ongeveer 1400 M. K. S., van de groeivertraging na 2 uur iets hooger dan 1000 M. K. S. Het maximum van de vertragingsduur zal ook iets hooger dan 1000 M. K. S. liggen, daar voor 4000 M. K. S. (voorkant) de vertragingsduur reeds geringer is dan voor 1000 M. K. S. (achterkant); hetzelfde geldt voor de diepte van het minimum der groeisnelheid. Daar voor de positieve kromming, gevolgd door de negatieve, de productregel geldt, moet deze voor alle genoemde 3 factoren opgaan.

Reeds in § 3 is gewezen op het groote verschil tusschen de fotogroeireactie, zooals VOGT en zooals SIERP deze gevonden heeft. Het geheele verloop van de reactie volgens

---

1) Indien er volkomen rechtstrekking optreedt, is dit noodzakelijk.

SIERP is veel meer in overeenstemming met de verschijnselen, die we bij de fototropische kromming waarnemen dan die volgens VOGT; bovendien heeft SIERP gebruik gemaakt van horizontaal invallend licht, zoodat zijn opgaven direct te vergelijken zijn met eenzijdige belichting, terwijl VOGT zijn planten verticaal van boven belichtte.

Zooals echter reeds opgemerkt is, mag men, om de kromming te berekenen uit de fotogroeireactie, niet de reactie voor de geheele plant beschouwen, doch moet men rekening houden met de fotogroeireacties van de afzonderlijke zones, terwijl de waargenomen reactie van de geheele plant een superpositie moet zijn van reacties, die het eerst aan den top beginnen en zich daarna naar beneden voortplanten door de zoog. prikkelgeleiding. Bij de fototropische kromming daarentegen, worden de reacties van de afzonderlijke zones uiteengelegd, doordat de zones na elkaar gaan krommen.

Er zijn echter nog meer redenen, waarom de waarde der fototropie behouden blijft. Ten eerste zal de grootte en het teeken van het groeivertragingsverschil constanter zijn als fototropische kromming, dan wanneer dit gevonden wordt door de fotogroeireacties bij twee verschillende planten te beschouwen, bij de een voor een energie 1, bij de andere voor een energie 4. Wanneer men nu een plant (belicht met een energie 1), die een zeer sterke individueele [1]) fotogroeireactie geeft, vergelijkt met een plant (belicht met een energie 4), die een normale of subnormale reactie geeft, zou men tot verkeerde conclusies komen over den aard en de grootte der fototropische kromming bij een energie 4. Bij een eenzijdige belichting worden echter beide proeven in dezelfde plant uitgevoerd, hier wijken de reacties aan den voorkant, en den achterkant in denzèlfden zin af van het gemiddelde; het verschil zal dus constanter zijn. Men moet bij de bestudeering der fotogroeireacties dus het gemiddelde uit een groot aantal proeven nemen. Ten tweede is een lengteverschil van voor- en achterkant gemakkelijker waar te nemen, doordat er een kromming optreedt, dan een verschil in groeisnelheid van de geheele plant, omdat de groeisnelheid zelf ook in 't donker moeilijk constant te houden is en ge-

---

1) Het is geenszins zeker, dat de grootte van de fotogroeireactie afhangt van de oorspronkelijke groeisnelheid, men zie hiervoor b.v. tabel I C in § 3, waar de grootte der groeivertraging geheel onafhankelijk van deze is.

ringe veranderingen hiervan, die over een langen tijd loopen dus minder in 't oog vallen.

Reeds in het begin dezer paragraaf hebben wij op de waarschijnlijkheid gewezen, dat de vermeerdering van groeisnelheid, die op de vermindering ervan volgt, te wijten zou zijn aan de verduistering, die op de belichting volgt. Wanneer men nu als effect van den lichtprikkel *de verandering van de groeisnelheid* beschouwde, zou men tot de conclusie moeten komen, dat ook de verduistering als prikkel werkte, en wel een reactie tot stand bracht, tegengesteld aan die van de belichting; immers de groeisnelheid wordt niet alleen normaal, maar gaat over den 0-lijn heen, terwijl men zou verwachten, dat de groeisnelheid door het licht verminderd, in het donker weer genormaliseerd werd. Het is echter niet noodig aan te nemen, dat de verduistering als tegengestelde prikkel werkt en dat de autotropie een op zichzelf staand prikkelproces is, wanneer men als effect der belichting *het effect der fotogroeireactie* beschouwt [1]). Hiervoor moet men deze integreeren; indien men dit doet b.v. voor de fotogroeireacties, aangegeven in fig. 7, krijgt men kromme lijnen, die de grootte der groeivertraging op de verschillende tijdstippen na het begin der belichting aangeven; van deze zal de helling toenemen tot den tijd A resp. *a*, terwijl hierna de helling afneemt en op B resp. *b* 0 wordt, zoodat hier een maximum optreedt. Op dit punt is het maximum van de groeivertraging, dus van het effect der belichting, tot stand gekomen. Doch de reactie, die zich uit in de groeivertraging, is reversibel, de groeivertraging gaat na B resp. *b* terug tengevolge van een groeiversnelling en wel zóó, dat het totale effect der belichting op den tijd E resp. *e* 0 is geworden. Het verschil der krommen, die de groeivertraging aan voor- en achterkant als functie van den tijd uitdrukken, is de kromme, die het verloop der kromming weergeeft; de beide eerste hebben hetzelfde aspect als de laatste.

Hieruit mogen we hoogstwaarschijnlijk concludeeren, dat er zich in de plant, die, belicht is, een proces afspeelt, dat volkomen reversibel is, wanneer de belichting ophoudt, De snelheid, waarmee dit zich afspeelt (verandering van groei-

---

1) Hiertoe bestaat des te meer reden, omdat men de groeisnelheid nooit volkomen zuiver kan bepalen, daar deze $\frac{dg}{dT}$ is, en berekend wordt uit den groei g zelf.

snelheid), is slechts van secundair belang. Het verschijnsel der autotropie is dus geen zelfstandig prikkelproces, doch een noodzakelijk gevolg van de processen, die de kromming teweeg gebracht hebben.

Onwillekeurig denkt men hier aan de door LUTHER en WEIGERT onderzochte omzetting van anthraceen in dianthraceen door het licht, welke omzetting eveneens volkomen teruggaat in het donker. Hier is de snelheid, waarmee anthraceen door het licht gevormd wordt, negatief en wordt positief na de verduistering, zoodat men een dergelijke kromme krijgt als de fotogroeireactie in fig. 7. Het is echter niet gezegd, dat in de plant dit reversibele proces werkelijk van fotochemischen aard is, ook andere processen kunnen reversibel zijn.

Men zou zich van de processen, die zich na een tijdelijke belichting in de plant afspelen en die tengevolge hebben, dat de grootte der groeivertraging eerst toeneemt en daarna weer afneemt tot 0, een voorstelling kunnen maken door een eenvoudige hypothese; we kunnen hier echter niet verder op ingaan.

We hebben aangenomen, dat door de verduistering de groeivertraging aan beide kanten geheel teruggaat tot 0; deze veronderstelling is noodzakelijk, daar de kromming teruggaat tot volkomen rechtstrekking; beide kanten moeten dan weer even lang geworden zijn. Nu heeft VOGT [1]) gevonden, dat de eindlengte van het coleoptiel des te geringer is, met hoe grooter energie men de planten van boven of alzijdig belicht; 24 tot 48 uur na de belichting werd de eindlengte gemeten, nadat de coleoptielen uitgegroeid waren. Deze beïnvloeding van de eindlengte door het licht is echter waarschijnlijk niet identiek met den invloed, die de groeivertraging tot stand brengt en is, zooals SIERP [2]) gevonden heeft, te wijten aan een verandering (verkorting) van de groote periode; deze laatste is dan een secundaire werking van het licht, gene de primaire. Het verschijnsel, dat de eindlengte door het licht verminderd wordt, behoeft dus niet in strijd te zijn met de veronderstelling, dat na de verduistering het groeivertragingsproces volkomen teruggaat.

---

[1]) E. VOGT. l.c. tabel 29 en 30.

[2]) H. SIERP. Ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa. Zeitschr. f. Bot. 1918.

§ 18. DE KROMMING TEGENGEWERKT DOOR DE ZWAARTEKRACHT.

In de voorafgaande besprekingen hebben wij steeds gebruik gemaakt van het feit, dat bij eenzijdige belichting binnen de grenzen van den productregel de grootte van de kromming voorgesteld mag worden door het verschil der functies van de hoeveelheden licht, die voor- en achterkant krijgen, kort uitgedrukt, een functie is van de toegediende energie. Dat de krommingssterkte een functie is van de energie, is door ARISZ gevonden [1]); hierbij vond hij, dat ook onder de drempelwaarde nog krommingen optraden, zoodat de drempelwaarde door zijn onderzoekingen haar specifieke beteekenis verloor. Doch ook het feit, dat de onderzoekingsmethode van qualitatief quantitatief werd, was een groote stap voorwaarts. Het bleek, dat niet alleen de kromming, gemeten na zekeren tijd b.v. 2 uur, een functie is van de energie, doch ook de maximale uitslag, die de plant vertoont bij tegenwerking van de zwaartekracht, is er een functie van. De krommingssterkte mat ARISZ door de grootte van de topafwijking. Nu wordt door het groeivertragingsverschil aan voor- en achterkant de krommingshoek bepaald; wil men de grootte der topafwijking in het groeivertragingsverschil uitdrukken, dan moet men dit met de lengte van de gekromde zone (l) vermenigvuldigen, dus de topafwijking $K = c.l. (y_v - y_a)$ [2]). De reden hiervan is, dat de topafwijking vergroot wordt overgebracht door de daarboven gelegen krommende zone; deze neemt dus na het begin der kromming om twee redenen toe 1^0. wordt de grootte van de groeivertraging gedurende de eerste uren grooter (indien de energie lager is dan 4000 M. K. S. § 17), 2^0. wordt het groeivertragingsverschil steeds meer vergroot overgebracht, doordat tengevolge van de prikkelgeleiding steeds meer basaal gelegen zones mee gaan doen aan de kromming. Neemt men echter den tijd, die verloopen is na het begin der belichting, niet te groot, dan zullen de lager gelegen zones nog geen belangrijke rol spelen.

Indien men na de belichting de planten niet op den klinostaat zet en de zwaartekracht het voortschrijden van de

---

1) W. H. ARISZ l.c. § 7 en 14 en tabel 1 en 3.

2) $y_v - y_a$ stelt hier het groeivertragingsverschil van de geheele plant voor, zooals deze uit de fotogroeireactie wordt gevonden, c is een constante.

kromming kan tegengaan, ziet men, dat na een zekeren tijd die afhangt van de toegevoerde energie, de topafwijking' niet meer toeneemt en daarna begint te verminderen. De maximale topafwijking is door ARISZ met den naam van maximale kromming bestempeld en is een functie van de energie.

Het tot stand komen van deze maximale kromming [1]) moeten wij nu nader beschouwen. Doordat na het begin der kromming de hoek, die de top met de verticale maakt, steeds toeneemt, zal de tegenwerking van de zwaartekracht den top weer in den verticalen stand trachten te brengen; deze werkt de relatieve verkorting van den voorkant tegen of wel de relatieve verkorting van den achterkant in de hand. In den eersten tijd is de krommingshoek nog gering en de werking der zwaartekracht eveneens. Later wordt deze hoek grooter, doch de toename der groeivertraging van den voorkant weegt eerst nog ruimschoots op tegen die van den achterkant + tegenwerking van de zwaartekracht, de kromming zal dus blijven toenemen. Daardoor zal echter eveneens de geotropische tegenwerking zoo toenemen, dat de tegenwerking van de zwaartekracht op een bepaald oogenblik evenwicht zal maken met de toename van het groeivertragingsverschil; de kromming zal dus tot stilstand komen en de maximale kromming is bereikt. Hoe grooter nu het groeivertragingsverschil is, des te langer zal dit op kunnen wegen tegen de geotropische tegenwerking en des te grooter zal de maximale kromming zijn. De maximale kromming en krommingstijd zullen dus parallel gaan met het groeivertragingsverschil; uit de tabellen 2 en 3 van ARISZ blijkt dan ook, dat deze laatste ongeveer parallel loopt met de maximale krommingssterkte.

We zien dus, dat de maximale kromming een zeer ingewikkelde evenwichtsreactie is, waarbij o.a. de grootte van het groeivertragingsverschil en de lengte van de krommende zone een rol spelen; eigenlijk moesten we niet het groeivertragingsverschil, doch het verloop der reacties van voor- en achterkant beide in aanmerking nemen, daar we in de vorige paragraaf vonden, dat alle hoofdfactoren van deze reactie veranderen met toenemende energie. Daar echter van al deze componenten, die de grootte van de maximale

---

1) We spreken hier steeds over positieve krommingen.

kromming bepalen, zeker het groeivertragingsverschil de voornaamste rol speelt, zullen we eenvoudigheidshalve de andere verwaarloozen en de grootte van deze kromming evenredig stellen aan het groeivertragingsverschil van voor- en achterkant; indien we dit doen, kunnen we uit de grootte van het groeivertragingsverschil bij verschillende energie de groeivertragingen aan voor- en achterkant zelf door een eenvoudige formule berekenen. Eigenlijk construeeren we de grootte van de groeivertraging als functie van de intensiteit, daar in genoemde tabellen de belichtingstijd constant is gehouden (n.l. 10 sec., de energie wisselt van 7.6 M. K. S. tot 2800 M. K. S., de intensiteit dus van 0.76 tot 280 M. K.); we hebben echter reeds gezien, dat de intensiteitskromme identiek is met de energiekromme voor dit gebied, waar de productregel opgaat, zoodat we hier tevens de energiegroeivertragingskromme construeeren; de tijden, waarin deze groeivertragingen bereikt zijn, zijn hier echter grooter dan $1^1/_2$ uur.

Wanneer we dus aannemen dat we in de grootte van de maximale kromming het relatieve groeivertragingsverschil $y_v - y_a$ gegeven hebben en we voor m weer de waarde 4 aannemen, mogen we voor de maximale kromming K schrijven:

$$K = f(x) - f\left(\frac{x}{4}\right).$$

Indien we nu deze formule opschrijven voor 1600, 400, 100, 25, 6.25 M. K. S., krijgen we:

$$\begin{aligned} K_{1600} &= f(x_{1600}) - f(x_{400}) \\ K_{400} &= f(x_{400}) - f(x_{100}) \\ K_{100} &= f(x_{100}) - f(x_{25}) \\ K_{25} &= f(x_{25}) - f(x_{6,25}) \\ K_{6,25} &= f(x_{6,25}) - f(x_{1,5}) \end{aligned}$$

$$K_{1600} + K_{400} + K_{100} + K_{25} + K_{6,25} = f(x_{1600}) - f(x_{1,5})$$

Indien we maar ver genoeg teruggaan, nadert de laatste factor den limiet 0; de groeivertraging bij 1.5 M. K. S. is reeds zoo gering, dat we deze mogen verwaarloozen. We krijgen dus:

$$f(x_{1600}) = K_{1600} + K_{400} + \ldots + K_{6,25}.$$

Uit deze formule kunnen we nu direct de relatieve grootte van de groeivertraging bij 1600 M. K. S. berekenen; we zetten daarvoor de cijfers, die in tabel 1 en 3 van ARISZ voor de maximale kromming worden opgegeven, in een kromme uit en zoeken hierin dan de kromming voor een energie

van 1600, 400, 100, 25 en 6.25 M. K. S. op; indien we de getallen, die we hiervoor vinden, dan optellen, krijgen we de groeivertraging voor 1600 M. K. S. Op dezelfde wijze vinden we de andere ordinaten van 5 tot 2800 M. K. S. Ik bepaalde elke ordinaat door terug te gaan tot ten laagste 5 M. K. S., daar de grootte der kromming beneden 5 M. K. S. zoo gering is, dat we ze mogen verwaarloozen; de ordinaat van 1600 M. K. S. krijgen we door de som van 5, die van 400 M. K. S. door de som van 4 getallen enz. Op deze wijze vindt men, dat het verloop van de groeivertragingskromme als volgt is:

van 0—100 M. K. S. vermindert de helling slechts weinig en is het verloop nagenoeg rechtlijnig. zeker niet logarithmisch,

na 100 M. K. S. vermindert de helling sterk,

van 300—800 M. K. S. is het verloop ongeveer logarithmisch,

op ongeveer 1600 M. K. S. vertoont de kromme een maximum, zoodat ze na 1600 M. K. S. daalt.

Hieronder geef ik een tabel, waarin de gevonden waarden der groeivertragingen opgenomen zijn (v.g.l. fig. 10), benevens de waarden van $\frac{\text{groeivertraging}}{\text{log. energie}}$.

TABEL 9,

berekend uit tabel 1 en 3 van ARISZ.

energie (x)	groeiver-traging (y)	$\frac{y}{\log x}$	energie (x)	groeiver-traging (y)	$\frac{y}{\log x}$
5	0.50	0.75	1000	14.05	4.68
25	2.80	2.00	1100	14.35	4.72
50	4.40	2.59	1200	14.50	4.71
75	6.05	3.23	1300	14.70	4.72
100	7.80	3.90	1400	14.90	4.74
200	9.50	4.13	1500	15.15	4.77
300	11.20	4.52	1600	15.30	4.78
400	12.50?	4.80?	1700	15.15	4.69
500	12.45?	4.61?	1800	15.00	4.61
600	12.40	4.46	1900	14.85	4.53
700	12.85	4.52	2000	14.75	4.47
800	13.25	4.56	2400	14.15	4.19
900	13.80	4.67	2800	14.05	4.08

Het quotient $\frac{y}{x}$ voor 5, 25, 50 en 100 M. K. S. bedraagt

resp. 0.10, 0.11, 0.09 en 0.08, zoodat van 5 tot 100 M. K. S. de helling slechts weinig afneemt. Daarna neemt de helling duidelijk af, eerst snel, dan langzamer, zoodat deze op ongeveer 1600 M. K. S. 0 wordt en een maximum bereikt is.

Uit de tabel blijkt, dat de toename van de groeivertraging van 25 tot 50 M. K. S. ongeveer even groot is als van 900 1600 M. K. S.; hieruit blijkt dus ten duidelijkste, dat wanneer men met 25 M. K. S.[1]) alzijdig heeft voorbelicht, de drempelwaarde veel lager moet zijn dan wanneer men met 900 M. K. S.[1]) voorbelicht heeft. Hoewel de helling van het eerste deel der kromme slechts zwak vermindert, is volgens fig. 10 de helling tusschen 80 en 120 M. K. S. toch reeds geringer dan in het allereerste begin der kromme (c. f. § 8).

De grootte der groeivertraging voor 400 en 500 M. K. S. heb ik met een vraagteeken voorzien, omdat deze beide hooger zijn dan die van 600 M. K. S., welke afwijking waarschijnlijk te wijten is aan onjuiste opgave der krommingssterkte; deze onregelmatigheid is ook in fig. 10 te zien.

Daar voor een logarithmische kromme de formule $y = c \log x$ geldt, zal het al- of niet constant zijn van het quotient $\frac{y}{\log x}$ uitsluitsel geven over het al- of niet logarithmisch loopen van de kromme. Men ziet, dat dit quotient van 5 tot 200 M. K. S. zeer sterk toeneemt; dit deel loopt dus niet logarithmisch. Echter neemt van 300—800 M. K. S. het quotient niet toe, maar schommelt om 4.5 heen (de afwijkende getallen voor 400 en 500 M. K. S. hebben geen beteekenis, daar ook de groeivertragingen hiervoor te hoog gevonden zijn). Na 800 M. K. S. schijnt het quotient nog iets toe te nemen, dit zou echter niet verwonderlijk zijn, daar de logarithmische kromme een helling heeft, die zeer snel daalt. In § 22 zullen we bewijzen, dat alleen het stuk van 300—800 M. K. S. logarithmisch loopt, zoodat dit logarithmisch loopen slechts een benadering is; van de meeste krommen loopt wel een stuk aldus.[2]). Men mag hier dus geen principieele beteekenis aan toekennen.

De toename van de groeivertraging wordt, zooals reeds gezegd is, hoe langer hoe geringer, is b.v. van 700 tot 1000

---

[1]) Eigenlijk met $^8/_5 \times 25 = 40$ M. K. S., hiervan krijgen voor- en achterkant beide 25 M. K. S.; evenzoo $^8/_5 \times 900$ M. K. S.

[2]) Iets dergelijks vond BLAAUW bij de groeiversnellingskromme voor Phycomyces, waar ook slechts een klein deel bij benadering logarithmisch loopt (L. u. W. I).

M. K. S. even groot als van 1000 tot 1600 M. K. S.; de drempelwaarde moet dus hoe langer hoe grooter worden, wanneer de energie van de alzijdige voorbelichting toeneemt. Uit de tabel blijkt nu, dat op 1600 M. K. S. een maximum gevonden wordt; men mag echter uit het feit alleen, dat de helling afneemt, nog niet concludeeren, dat er een maximum moet zijn. Het bestaan hiervan wordt pas bewezen, doordat de kromming na haar maximum (100—250 M. K. S.) sterk afneemt, zoo dat er tenslotte negatieve krommingen optreden (5000 M. K. S.). Na 1600 M. K. S. neemt natuurlijk eveneens het quotient $\frac{y}{\log x}$ af, hier komt echter een logarithmisch loopen niet ter sprake, daar de kromme hier daalt. De waarde 1600 M. K. S. komt voldoende overeen met de waarde 1400 M. K. S. in § 10 gevonden, waar we eveneens $m = 4$ genomen hebben.

De helling na het maximum 1600 M. K. S. neemt minder toe dan ze voor het maximum afnam; zoo is de groeivertraging voor 2800 M. K. S. dus 1200 M. K. S. nà het maximum even groot als die van 1000 M. K. S., dus 600 M. K. S. vóór het maximum. *De helling van het dalende deel direct na het maximum is dus geringer dan die van het stijgende deel direct ervoor;* dit komt overeen met het verschijnsel, dat ook ver na het maximum (boven 5000 M. K. S.) de helling van het dalende deel geringer is dan die van het stijgende deel, waardoor de sterkte der negatieve krommingen geringer blijft dan die der positieve (§ 9).

Uit deze groeivertragingskromme [1]) (of voorkant-kromme) kunnen we de kromme voor den achterkant construeeren door deze op $4 \times$ zoo groote abcissen af te zetten, of door de krommingskromme van de eerste af te trekken, wat een verificatie geeft van de boven uitgevoerde berekening.

Dat de kromme van 0—100 M. K. S. ongeveer rechtlijnig loopt, hangt samen met het feit, dat ook de kromming hier nagenoeg rechtlijnig toeneemt, daar deze telkens het verschil van y_v en y_a is.

Na 100 M. K. S. gaat de voorkantkromme een geringer

---

[1]) Het feit, dat het getallenmateriaal, waarvan we uitgegaan zijn, tamelijk gering is, maakt de constructie natuurlijk nogal onnauwkeurig; hiermee hangen dan ook de onregelmatigheden van de groeivertragingskromme in fig. 10 samen. Indien men de y 400 en 500 M. K. S. corrigeert, ligt het maximum op $\pm$ 1200 M. K. S.

helling vertoonen, de achterkant, die hier slechts $^{100}/_{4} = 25$ M. K. S. ontvangt, loopt nog met dezelfde helling door; het gevolg hiervan is, dat de kromming na 100 M. K. S. niet meer toeneemt. De helling van den voorkant, die afgenomen

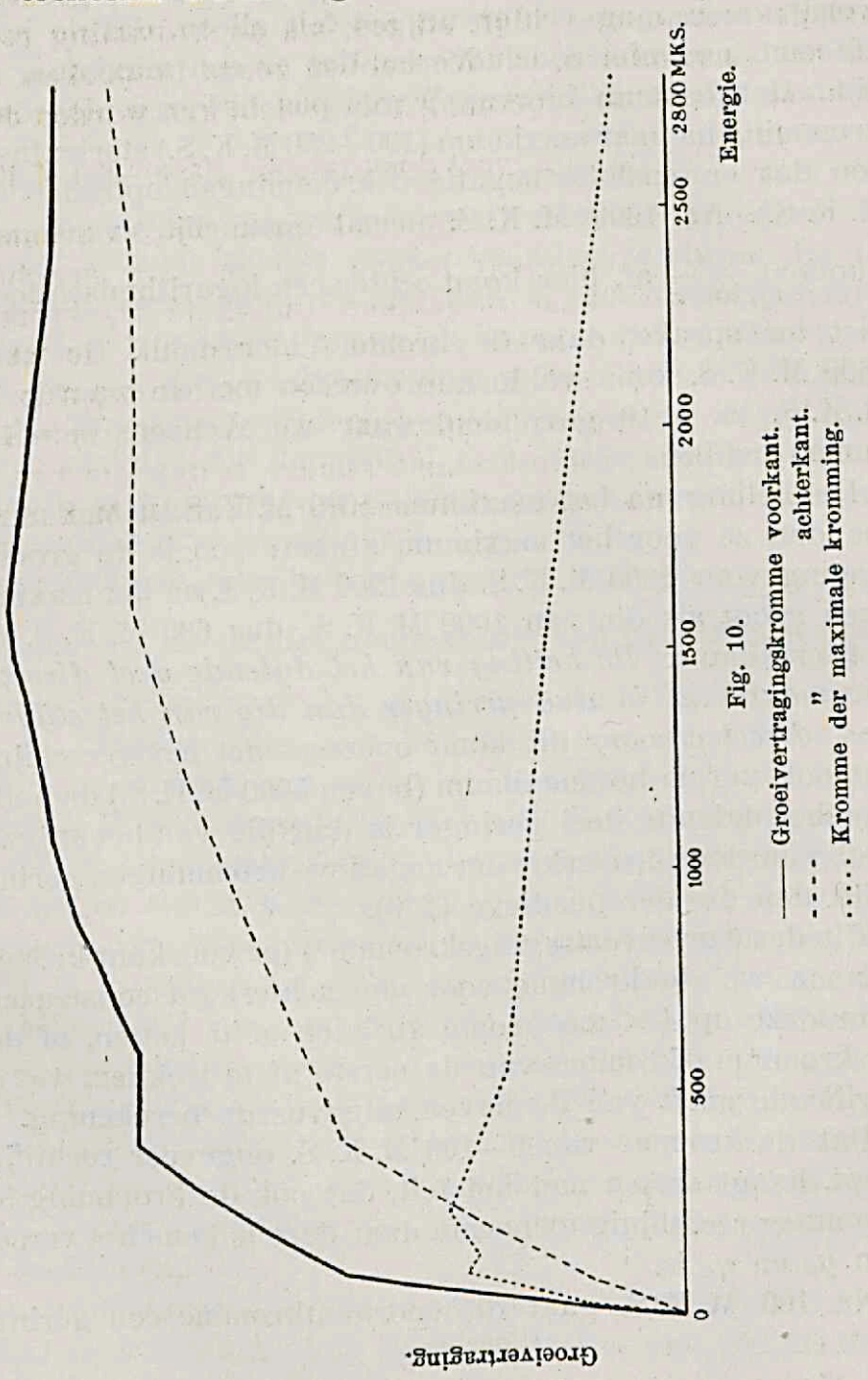


Fig. 10.

is, is van 100—250 M. K. S. ongeveer even groot als die van den achterkant (25—62.5 M.K. S.), de kromming tusschen 100 en 250 M. K. S. blijft dus ongeveer constant. Na 400

M. K. S. gaat ook de helling van den achterkant verminderen, die van den voorkant is echter nog meer afgenomen; de kromming moet dus verminderen.

Men ziet uit deze constructie nog eens, dat de groeivertragingskromme nog blijft stijgen, als de kromming reeds aan het verminderen, is. We hebben reeds besproken, dat dit komt, omdat de kromming voorgesteld kan worden door $f(x) - f\left(\frac{x}{4}\right)$; dit verschil moet dus tusschen 100 en 250 M. K. S. een maximum bereiken. In fig. 10 kunnen we dit eveneens zien, als we de grootte der helling van de voor- en achterkantkromme met elkaar vergelijken. Indien de $f(x_v)$ kromme een grooter helling heeft dan de $f(x_a)$ kromme, neemt de kromming toe (0—100 M. K. S.); indien de hellingen gelijk zijn, blijft de kromming gelijk (100—250 M. K. S.); indien de helling van de voorkantkromme kleiner is dan die van de achterkantkromme, neemt de kromming af (van 250 M. K. S. af).

HOOFDSTUK V.

ALGEMEENE BESCHOUWINGEN.

§ 19. BETEEKENIS DER FOTOTROPISCHE GEVOELIGHEID.

De helling van de groeivertragingskromme heeft een nog scherper omlijnde beteekenis, zij is nl. een maat voor de fototropische gevoeligheid. We moeten dit punt uitvoeriger bespreken, daar over het vage begrip „gevoeligheid" in de literatuur zeer veel verwarring bestaat, en dat temeer, daar deze gevoeligheid als een specifiek fototropische werd opgevat [1]).

Indien men alzijdig voorbelicht met een energie beneden 2000 M. K. S., vindt men, dat de drempelwaarde voor de eerste positieve kromming stijgt; men drukt dit aldus uit: „de plant is ongevoeliger geworden". Zoo hebben we achtereenvolgens besproken:

het ongevoeliger worden voor de eerste positieve reactie,
het gevoeliger worden voor de negatieve reactie,
het ongevoeliger worden voor de negatieve reactie en
het gevoeliger worden voor de tweede positieve reactie.

Wij hebben waarschijnlijk gemaakt, dat de oorzaak hiervan gelegen is in het feit, dat de helling der groeivertragingskromme op verschillende plaatsen der abscis niet gelijk van aard en grootte is [2]). Het gevolg hiervan is, dat met eenzelfde energieverschil niet steeds eenzelfde groeivertragingsverschil overeenkomt. Als maat voor de gevoeligheid kan men nu nemen de helling van de kromme of het groeivertragingsverschil $y_v - y_a$, dat te weeg wordt gebracht door

---

1) BLAAUW (L. u. W. III p. 201) spreekt over „Wachstumsempfindlichkeit", doch gaat hier niet verder op in.

2) Wij beschouwen hier steeds als effect der belichting het effect van de fotogroeireactie; de gevoeligheid heeft dus met de toename der groeivertraging en niet direct met de verandering der groeisnelheid te maken.

een bepaald energieverschil $x_v - x_a \left(\frac{m-1}{m} \times\right.$ eenzijdige nabelichting).

We kunnen nu de grootte van de fototropische kromming $y_v - y_a = f(x_v) - f(x_a)$ schrijven als $\Delta y_a = f(x_a + \Delta x_a) - f(x_a)$. Deelen we nu beide termen door $x_v - x_a = \Delta x_a$, dan wordt de gevoeligheid voorgesteld door:

$$\frac{y_v - y_a}{x_v - x_a} = \frac{\Delta y_a}{\Delta x_a} = \frac{f(x_a + \Delta x_a) - f(x_a)}{\Delta x_a}.$$

Dit wordt nu in de limiet $\Delta x_a = 0$, dus voor een oneindig kleine fototropische kromming na een oneindig kleine eenzijdige belichting: $\frac{dy}{dx} = f'(x)$. De fototropische gevoeligheid wordt dus voorgesteld door de tg van den hellingshoek van de groeivertragingskromme. Indien de eenzijdige nabelichting een eindige waarde heeft, bepaalt men de tg van de gemiddelde α, wat steeds voldoende resultaten oplevert, als men de fototropische kromming en dus ook de eenzijdige nabelichting maar zoo klein mogelijk kiest (vgl. slot van § 8). Men bepaalt verder op deze wijze nooit precies de gevoeligheid, die ontstaan is door de alzijdige voorbelichting alleen, daar de achterkant altijd nog $^1/_4$ van de eenzijdige nabelichting er bij ontvangt: niet alleen de alzijdige voorbelichting werkt „stemmend" [1]), doch de eenzijdige nabelichting eveneens [2]), daar beide belichtingen tengevolge hebben, dat we ons op een verder deel van de abscis gaan bevinden, op een plaats, waar de helling anders is. Als maat voor de gevoeligheid kunnen we dus (de tg van) den hellingshoek nemen; indien deze constant en de groeivertragingskromme dus een rechte lijn is, blijft de gevoeligheid constant (20 min. en langer); indien deze afneemt, vermindert de gevoeligheid, enz. Wanneer we hier over groeivertragingskromme spreken, bedoelen we hiermee èn de energie- èn de tijdgroeivertragingskromme voor één intensiteit. Men mag echter de hellingen van de verschillende tijdgroeivertragingskrommen niet zonder meer met elkaar vergelijken, daar bij de kromme voor een intensiteit 4 een bepaalde aangroeiing der abscis een 4 × zoo

---

1) Onder „stemmend" verstaan we dus een verandering der fototropische gevoeligheid.

2) Hiermee hebben we dan ook bij de constructie der groeivertragingskrommen in § 15 rekening gehouden.

groote energie vertegenwoordigt als bij de kromme voor een intensiteit 1.

Daar nu de „stemming", „gevoeligheidsverandering" steeds als een specifiek physiologisch verschijnsel is beschouwd, bij welker verklaring bijzondere perceptieprocessen, dus processen, die ingeschakeld zijn tusschen prikkel (belichting) en gevolg (kromming, volgens de theorie van BLAAUW groeivertraging), noodig geacht werden, wil ik hier eenige voorbeelden aan de natuurkunde ontleenen, waar van ingewikkelde physiologische perceptieprocessen enz. geen sprake is. We zullen dan tevens in de gelegenheid zijn het begrip „gevoeligheid" nader te definieeren. Als eerste voorbeeld kiezen we de tangentenboussole.

De formule voor de tangentenboussole is

$$i = 10\frac{RH}{2\pi n} \operatorname{tg} \beta = K \operatorname{tg} \beta.$$

n is het aantal cirkelvormige windingen met een straal R.
H is de horizontale component van het aardmagnetisme.
i = stroomsterkte in ampères.
β de uitslag van de naald in graden.

K is dan een constante voor elk instrument, als R, H en n constant zijn. De gevoeligheid van het toestel wordt door deze K bepaald; hoe kleiner K is, des te grooter zal bij eenzelfde minimale stroomsterkte de uitslag β en des te gevoeliger dus het toestel zijn; we kunnen de gevoeligheid van het toestel b.v. vergrooten door het aantal windingen te vergrooten enz. Maar verder is deze reductiefactor voor iedere tangentenboussole een constante grootheid, indien de inwendige (aantal en straal der windingen) en de uitwendige (aardmagnetisme) omstandigheden constant blijven. Noemen we nu een minimale uitslag, van b.v. $^1/_2$ graad, juist zichtbaar, dan zal het van de gevoeligheid van het instrument afhangen, welke stroomsterkte deze minimale uitslag geeft. We kunnen deze intensiteit de drempelwaarde voor een nog juist zichtbare uitslag noemen; daar de uitslag eerst 0 was, kunnen we zeggen, dat die drempelwaarde i_0 een aangroeiing van den uitslag van $0 - {}^1/_2$ graad veroorzaakt. De gevoeligheid van het instrument is dan $\frac{^1/_2 \text{ graad}}{i_0}$; deze is een constante voor het toestel. Theoretisch kan men de gevoeligheid voorstellen door $\frac{d\beta}{di}$ of daar $i = K \operatorname{tg} \beta$ door $\frac{d\beta}{di} = \frac{\cos^2 \beta}{K}$.

Indien de stroomsterkte van $0 - di$, de uitslag van $0 - d\beta$ toeneemt, zal de gevoeligheid maximaal nl. $\frac{1}{K}$ zijn, daar cos lim. $0 = 1$; dit stelt de gevoeligheid van het toestel voor.

Daar uit de formule $\frac{d\beta}{di} = \frac{\cos^2\beta}{K}$ blijkt, dat de gevoeligheid niet alleen van K (constante voor het toestel) maar ook van de bereikte hoek van uitslag β afhangt, zal de gevoeligheid bij hoogere stroomsterkte verminderen. Bij stroomsterkten dicht boven de drempelwaarde zal de uitslag β evenredig met de intensiteit stijgen, omdat de tg van kleine hoeken ongeveer evenredig toeneemt met den hoek zelf; de gevoeligheid $\frac{d\beta}{di}$ blijft dan nagenoeg even groot. Bij grootere hoekuitslagen stijgt de tg sterker dan de hoek zelf, bijgevolg zal bij grootere stroomsterkten de uitslag minder sterk toenemen dan de stroomsterkte. Indien we nu den hoekuitslag β voorstellen als functie van de stroomsterkte, zal dit een kromme lijn zijn, die in het begin nagenoeg rechtlijnig verloopt; langzamerhand neemt de helling af en tenslotte wordt de hellingshoek $\alpha = 0$, loopt de kromme evenwijdig aan de abscis. In de formule $\frac{d\beta}{di} = \frac{\cos^2\beta}{K}$ nadert de gevoeligheid met $\beta = \frac{\pi}{2}$ (voor $i = \infty$) tot nul; practisch is deze al eerder zoo gering geworden, dat er geen zichtbare uitslag (van $^1/_2\,°$) meer kan verkregen worden. Een maat voor de gevoeligheid is dan de hellingshoek van de stroomsterkte-uitslagkromme, de gevoeligheid zelf wordt voorgesteld door $\text{tg}\,\alpha = \frac{\cos^2\beta}{K}$. Deze gevoeligheid wisselt met de stroomsterkte.

Wanneer we dus bij een tangentenboussole over gevoeligheid spreken, kunnen we onderscheiden:

1°. De gevoeligheid van het toestel zelf, die door inwendige (n, R) en uitwendige (H) factoren bepaald wordt. *Bij constante uit- en inwendige omstandigheden blijft deze gevoeligheid gedurende de proef constant; deze soort gevoeligheid bepaalt de ligging der cardinaalpunten,* zooals drempelwaarde, uitslag van b.v. 45°, stroomsterkte, waarboven geen zichtbare aangroeiing van den uitslag [1]) meer kan

[1]) Dit maximale effect zou men kunnen vergelijken met wat men in de menschelijke physiologie „Reizhöhe" noemt.

verkregen worden. Men kan deze gevoeligheid voorstellen door $\frac{1}{K}$; *dit is een gevoeligheid voor absolute waarden* [1]) (van stroomsterkten).

2°. De gevoeligheid, die afhangt van de gebezigde stroomsterkte. Deze is het grootst bij lage, geringer bij hooger, en 0 bij de hoogste stroomsterkten; *deze gevoeligheid wisselt gedurende de proef naar gelang van de stroomsterkte.* Indien de eerstgenoemde gevoeligheid, d.w.z. de minimale drempelwaarde constant blijft, wordt deze laatste „gevoeligheid" bepaald door den hellingshoek der stroomsterkte-uitslagkromme, die geringer wordt, hoe grooter i is, ze wordt voorgesteld door $\text{tg}\alpha = \frac{d\beta}{di} = \frac{\cos^2\beta}{K}$ en *is een gevoeligheid voor verschillen* [2]) (van stroomsterkten). Indien we eerst een stroomsterkte i geven, die een uitslag β veroorzaakt en daarna de drempelwaarde voor een zichtbare (aangroeiing van den) uitslag $^1/_2{}^\circ$ bepalen, lijkt het of het toestel zelf een verandering heeft ondergaan en ongevoeliger is geworden voor absolute stroomsterkten (alsof dus de nul-gevoeligheid is afgenomen); in werkelijkheid is het ongevoeliger voor verschillen bij deze hoogere stroomsterkte.

Geheel hetzelfde hebben we bij de plant, ook hier lijkt het of de plant zelf veranderd is (alsof de nulgevoeligheid een verandering heeft ondergaan), terwijl slechts de gevoeligheid voor verschillen is veranderd, omdat we ons door de voorbelichting op een andere plaats van de abscis bevinden.

Bij de tangentenboussole zien we als verschil van de stroomsterkten $i_2 - i_1$ een verschil van de uitslagen $f(i_2) - f(i_1)$.

Bij de plant zien we als verschil van de energie $x_v - x_a$ een verschil van de groeivertragingen $f(x_v) - f(x_a)$; dit verschil uit zich in een kromming [3]).

Als tweede voorbeeld, waarbij verandering der gevoeligheid voorkomt, kunnen we de fotografische plaat bezigen. Ook hier is de kromme, die het effect van het licht (het zwart worden van de plaat) voorstelt als functie van een

---

1) We zullen deze gevoeligheid kortheidshalve nul-gevoeligheid noemen.

2) Indien $i = \lim 0$ genomen wordt, gaat de verschildrempel over in den nul-prikkeldrempel (ook bij de plant).

3) Om ons voorbeeld nog verder door te voeren, kan men zeggen, dat men vroeger de zich krommende plant vergeleken heeft bij een differentiaalgalvanometer; deze geeft alleen een reactie als de eene kant een grooter stroomsterkte ontvangt dan de andere, is alleen gevoelig voor intensiteitsverschillen.

niet al te groote energie [1]), een kromme met afnemende helling. Indien we hier voorbelichten, waardoor een fotochemische inductie van een bepaalde grootte ontstaat, zal het bij nabelichting lijken of de plaat minder gevoelig is, daar het effect dezer belichting geringer is dan wanneer we niet voorbelicht hadden; dit komt, omdat we ons op een deel van de abscis bevinden, waar de helling geringer is. Dit ongevoeliger worden is dus een verminderen van de gevoeligheid voor verschillen en komt tot stand door de voorbelichting; de nulgevoeligheid is de opgegeven gevoeligheid van het merk en hangt af van de emulsielaag.

Wij moeten nu de vraag bespreken, of de plant na de voorbelichting in een nieuwe evenwichtstoestand gekomen is, zoodat de plant als het ware een andere is geworden. Deze vraag is stellig ontkennend te beantwoorden en wel omdat de toestand, die ontstaat door de voorbelichting, reversibel is. We hebben in de vorige paragraaf besproken, dat aan het verschijnsel der autotropie een reversibel proces ten grondslag moet liggen; doch de teruggang van dit proces uit zich niet alleen in de autotopie, doch kan ook op andere wijze aangetoond worden; de invloed van een alzijdige voorbelichting klinkt nl. uit, zooals dit door vele onderzoekers aangetoond is. Nadat de belichting opgehouden is, kan er dus geen evenwichtstoestand zijn ontstaan, daar de toestand, teweeggebracht door de belichting, teruggaat, evenals bij een galvanometer de naald teruggaat, nadat de stroom geopend is. Bij een fotografische plaat is er echter een werkelijke nieuwe evenwichts(0-)toestand ingetreden, deze gaat niet terug; daarom mag men juist de inductie bij de fotografische plaat niet vergelijken met de prikkelingstoestanden in de plant, die wel teruggaan, uitklinken en dus geen verschuivingen van evenwichten zijn.

Indien de prikkelingstoestand bij een plant nu niet terugging, zou er een nieuwe 0-toestand ontstaan en zoodoende de ligging der cardinaalpunten veranderd zijn, zooals die der drempelwaarde (voor de fotogroeireactie, dus tevens voor de eerste positieve kromming), van het maximum der groeivertragingskromme, van de drempelwaarde voor de negatieve en voor de tweede positieve kromming. Men zou

[1]) Het effect van het licht op een fotografische plaat wordt eigenlijk niet bepaald door de energie, doch door $i \cdot t^p$, waarbij p tusschen 0.8 en 0.95 ligt (Wet van SCHWARZSCHILD).

dan werkelijk verschillende groepen van drempelwaarden voor de eerste en tweede positieve en voor de negatieve reactie hebben, naar gelang van de energie en duur der voorbelichting, zooals FITTING [1]) mogelijk acht en de nulgevoeligheid van de plant zou veranderd zijn. We hebben gezien, dat, indien men met zooveel energie belicht, dat voor- en achterkant beide 1400 M. K. S. krijgen en dus op het maximum van de groeivertragingskromme zijn, een geringe energie, die anders een sterk positieve reactie gaf, nu een zwak negatieve reactie kan geven. Indien we nu als nieuw nulpunt, dus als begin van de nieuwe groeivertragingskromme, 1400 M. K. S. aannamen, zouden we kunnen zeggen, dat de drempelwaarde voor de negatieve reactie nu b.v. 120 M. K. S. is (tabel 5) en dat de ligging van dit cardinaalpunt verschoven is door de voorbelichting; de nulgevoeligheid zou dan veranderd zijn. Daar echter de veronderstelling, dat er een nieuwe nultoestand, evenwicht, is ingetreden, onjuist is, omdat de prikkelingstoestand teruggaat, is er hier geen sprake van een verandering van nulgevoeligheid, doch slechts van een verandering van die voor verschillen. Het is daarom beter niet te spreken van verandering der drempelwaarden door de voorbelichting; men heeft hier slechts te maken met verschildrempels, die een positief of negatief effect hebben. De verschijnselen na alzijdige of tweezijdige voorbelichting laten zich daarom geheel vergelijken met die bij ongelijke belichting van twee kanten (§ 15), waar eveneens alleen sprake is van verschildrempels, positieve en negatieve; deze verschildrempel blijft niet constant, omdat de helling van de groeivertragingskromme wisselt. Bij de plant blijft de nulgevoeligheid ondanks de voorbelichting constant.

Na een alzijdige voorbelichting gedurende 5 min. ligt de drempel voor de tweede positieve kromming veel lager dan wanneer we niet voorbelicht hadden; een geringe eenzijdige energie geeft al een tweede positieve kromming. Ook dit mag men geen verschuiving der cardinaalpunten noemen.

Naar gelang we de voorbelichting laten wisselen, kunnen we met eenzelfde lichtenergie òf een eerste positieve, òf een negatieve, òf een tweede positieve kromming krijgen. Volgens de oude terminologie: „Die Höhe der Stimmung ist

---

1) H. FITTING. Handwörterbuch der Naturw. artikel „Reizerscheinungen".

jedenfalls ausschlaggebender für den Ausfall der Reaktion, als die Höhe der tropistischen Reizung." [1]) Volgens onze terminologie is „die Höhe der Stimmung" niets anders dan de plaats op de abscis der groeivertragingskromme. Deze „Stimmung" is dus geen verandering van de nulgevoeligheid, doch een uiting van de gevoeligheid voor verschillen. We moeten dus de gevoeligheid op een bepaalde plaats der abcis stellen tegenover de gevoeligheid, opgevat als eigenschap van de plant. Evenmin als een tangentenboussole verandert bij hooge stroomsterkten, evenmin verandert een plant na voorbelichting; het eenige wat verandert, is de aangroeiing van het effect bij dezelfde toename van den prikkel. De constante K van de tangentenboussole blijft steeds gelijk; evenzoo blijven de factoren, die de nulgevoeligheid van de plant bepalen, constant.

Ontstaat nu bij het zoog. adaptatieproces (bij belichting gedurende 20 minuten en langer) een nieuwe evenwichtstoestand, adapteert de plant zich aan die lichtintensiteit? BLAAUW beantwoordt deze vraag bevestigend en heeft steeds de stelling verdedigd, dat de plant zich in zou stellen op (adapteeren aan) een nieuwe evenwichtstoestand, die af zou hangen van de intensiteit, waarmee belicht is. Doch ook zelf heeft hij de bezwaren gevoeld, die aan deze stelling vastzitten. In „Die Perzeption des Lichtes", p. 150, zegt hij: „Bleibt die Pflanze länger im Lichte, so wird .... auf die Dauer die Zelle dem Lichte gegenüber anders gestimmt, das heisst, das lichtempfindliche System in der Zelle nähert sich einem neuen Gleichgewichtszustand, welcher abhängig ist von den betreffenden Belichtungsverhältnissen ....." „Nähert sich die Pflanzenzelle diesem neuen .... Gleichgewichtszustand, so werden diese Lichtverhältnisse die normale." Het is dus of er een nieuwe 0-stand ingetreden is, een stationaire toestand. „Die Energie hält die Zelle oder das Organ in diesem Zustand, wirkt aber nicht mehr in dèm Sinne als Reiz, dass sie eine neue Änderung verursachen könnte [2]). Ist die Belichtung aber einseitig, so zeigt es sich

---

[1]) O. L. CLARK. Zeitschr. f. Bot. 1913, p. 753.

[2]) Dit is onjuist, bij langere doorbelichting neemt het effect wel degelijk toe, de groeivertraging stijgt zelfs rechtlijnig met den belichtingstijd, ook de krommingssterkte na lang doorbelichten wordt grooter; zoo vond ARISZ, (l. c., fig. 4, Pl. I), na een belichting met 5.5 M. K. gedurende 45 minuten een hoepelvormige kromming optreden.

aus dem Auftreten einer Krümmung, dass diese Belichtung zu einer Reaktion reizt. Dennoch nähert sich das lichtempfindliche System der Zelle, da es sich im Licht befindet, auch *zum Teil* [1]) dem dieser Belichtung entsprechenden Gleichgewichtszustand, nur kann offenbar ein stationärer Zustand nicht erreicht werden, solange die Energiezufuhr einseitig bleibt." En verderop: „da für die Pfanze der Aufenthalt im Lichte schon *mehr oder weniger* [1]) der normale Zustand geworden ist...." Bij alzijdige belichting zou dus wel een stationnaire toestand intreden, bij eenzijdige niet; een reden is echter hiervoor niet op te geven. Trouwens het is niet duidelijk, wat BLAAUW onder evenwichtstoestand verstaat. In 1915 [2]) zegt BLAAUW: „En réalité, la notion de disposition (stemming) ne renferme, physiologiquement au moins, rien d'autre que la notion d'équilibre; changement de disposition ou adaption est la transition d'un équilibre à un autre." (p. 43). Gevoeligheid wordt aldus gedefinieerd: „la sensibilité plus ou moins grande ... dépend en première instance de la facilité avec laquelle l'energie dérange l'équilibre percepteur." (p. 42). Nu behoort bij elke energie een bepaalde groeivertraging [3]), ook bij belichting langer dan 20 min. bereikt het effect geen constante eindwaarde. Dit is wel het geval bij de omzetting anthraceen → dianthraceen, waar bij doorbelichting aan elke intensiteit een bepaalde hoeveelheid dianthraceen beantwoordt, het systeem dus in een nieuwe evenwichtstoestand komt. In dit opzicht is deze omzetting dus niet te vergelijken met het proces, dat bij de plant de groeivertraging veroorzaakt, ginds wordt wel een, hier geen nieuwe evenwichtstoestand bereikt.

Uit dit alles mogen we concludeeren, dat het meer of minder gevoelig zijn, niet afhangt van een evenwicht, waarin de plant zich bevindt en dat door het licht weer verbroken moet worden, omdat dit evenwicht niet bestaat. Het licht blijft steeds als prikkel werken, daar de groeivertraging steeds toeneemt, ook als de plant geadapteerd is. We moeten

---

1) Ik cursiveer.

2) A. H. BLAAUW. Recherches et théorie sur la sensibilité physiologique. Extrait des Archives du Musée Teyler. Ser. III. Vol. III.

3) Natuurlijk is het effect bij een eindige prikkel niet oneindig, doch er wordt als resultante van verschillende factoren een eindig effect bereikt; dat deze factoren evenwicht met elkaar maken, als het effect bereikt is, is duidelijk. Dit is echter een heel ander soort evenwicht en geen stationnaire toestand.

den graad der fototropische gevoeligheid eenvoudig verklaren door de grootere of geringere helling van de effect-(groeivertragings)kromme. Hierin zit geen specifiek physiologische factor, er zijn in de physica voorbeelden te over, waarbij het effect niet rechtlijnig toeneemt met het agens, maar b.v. met de logarithme of de n^{de} machtswortel daarvan. In al deze gevallen neemt de helling bij een sterker agens af, vermindert de gevoeligheid voor verschillen.

In § 19 hebben we gezien, dat de kromming bij eenzijdige belichting toenam, als de helling van de $f(x_v)$ kromme grooter was dan die van de $f(x_a)$ kromme; indien beide gelijk waren, bleef de kromming constant, terwijl ze afnam, indien de eerste geringer was dan de tweede. Kiezen we nu weer den tijd als abscis, dan stelt deze bij één intensiteit tevens weer de energie voor, bij de $f(x_v)$ kromme, de energie, die de voorkant krijgt.

Indien men de helling als maat voor de gevoeligheid neemt (eigenlijk tg α), zal de „gevoeligheid" van den voorkant van 0—100 M. K. S. grooter, van 100—250 M. K. S. gelijk en van 250 M. K. S. af geringer dan die van den achterkant zijn. De gevoeligheid kan men dan op 1400 M. K. S. (maximum, tg $\alpha = 0$) $= 0$ noemen, die van den achterkant is pas op $4 \times 1400 = 5600$ M. K. S. op 0 gekomen. Wanneer men nu de gevoeligheid van beide kanten in twee krommen uitzet, zal de $f'(x_v)$ kromme het volgende verloop hebben. Van 0—100 M. K. S. is de kromme nagenoeg een horizontale lijn (tg $\alpha = \pm$ constant), dan daalt de kromme. De gevoeligheidskromme van den achterkant zal tot $4 \times 100 = 400$ M. K. S. horizontaal loopen en daarna minder steil dalen dan de voorkantskromme. *Tusschen 100 en 250 M. K. S. vallen de gevoeligheidskrommen van voor- en achterkant samen!* Daarna zal de $f'(x_v)$ kromme onder de $f'(_a)$ kromme loopen, de eerste bereikt op 1400 M. K. S., de laatste op 5600 M. K. S. de abscis. Nu geeft BREMEKAMP [1]) in fig. 5 een kromme, die de gevoeligheid van den voorkant voorstelt. Hieruit tracht hij nu de gevoeligheidskromme van den achterkant te construeeren, door gebruik te maken van het feit, dat de sterkte der kromming tusschen 100 en 250 M. K. S. ongeveer gelijk blijft. BREMEKAMP zegt dan: „Da die beiden Kurven

---

[1]) C. E. B. BREMEKAMP. Theorie des Phototropismus. Rec. des trav. bot. néérl. XV 1918.

zwischen 100 und 250 M. K. S. ungefähr parallel laufen müssen, war die Konstruktion nicht schwer" (l. c. p. 164). Dit is een vergissing, de krommen loopen in deze zone niet evenwijdig, doch vallen in deze zone samen, de gevoeligheid is even groot. Wanneer immers de gevoeligheid = verandering van groeivertraging $\left(\lim \frac{\Delta y}{\Delta t}\right)$ tusschen 100 M. K. S. en 250 M. K. S. aan beide kanten even groot is, blijft de kromming (verschil in groeivertraging) gelijk. De gevoeligheid in de figuur van BREMEKAMP wordt dan ook niet voorgesteld

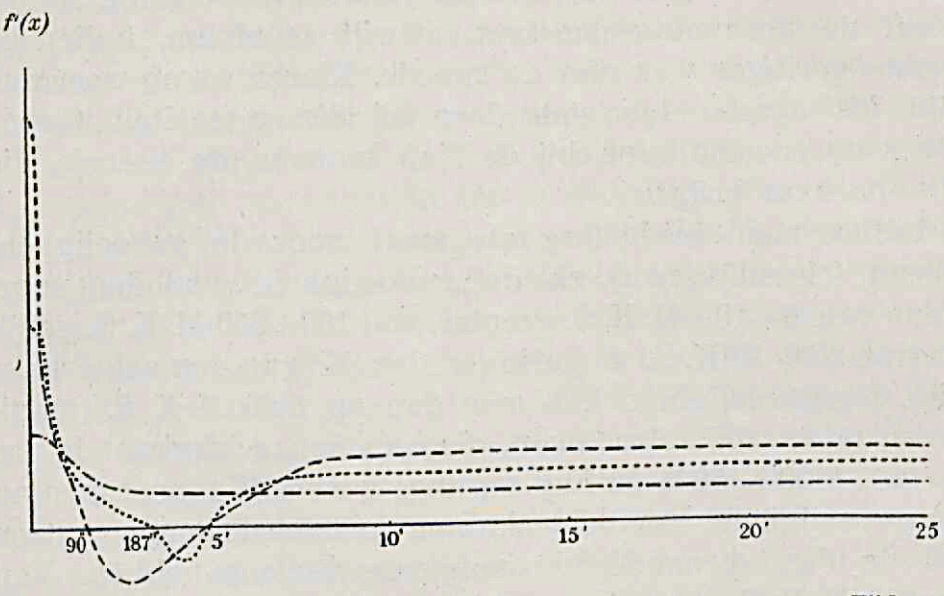


Fig. 11.

Eerste afgeleide der groeivertragingskrommen uit fig. 6.
—.—.—.— voor een intensiteit van $^5/_8 \times$ 5.5 = 3.5 M. K.
. . . . . „ „ „ „ $^5/_8 \times$ 12.1 = 7.5 M. K.
— — — — — „ „ „ „ $^5/_8 \times$ 25 = 15.6 M. K.

door den raaklijn (hellingshoek van de gevoeligheidskromme $= y'$), doch door de grootte van den ordinaat, want de gevoeligheidskromme in deze fig. 5 is ontleend aan zijn fig. 3, waar de ordinaten den gevoeligheidsgraad voorstellen. Waar BREMEKAMP uit deze fig. 5 afleidt, dat de gemiddelde lichtsterkte aan den achterkant $^1/_{14}$ bedraagt van dien aan den voorkant, berust dit mijns inziens op een onjuisten grondslag. Ik geef in fig. 11 de krommen, die de „gevoeligheid" bij verschillende intensiteit voorstellen, deze kunnen afgeleid worden door differentiatie van de groeivertragingskrommen, die we in § 15 geconstrueerd hebben. De ordinaten stellen dus voor de tg van den hellingshoek van de groei-

vertragingskromme of de verandering van de groeivertraging ($f'(y)$).

Daar in het begin de helling der groeivertragingskromme voor de hoogste intensiteit het grootst is, is ook $\text{tg}\,\alpha = f'(x)$ hier het grootst; nu kan men het eerste deel der groeivertragingskrommen van 7.5 en 3.5 M. K. uit dat der kromme van 15.6 M. K. verkrijgen, door dit op $\frac{15.6}{7.5} = 2.1$ resp. op $\frac{15.6}{3.5} = 4.5 \times$ zoo groote abscissen af te zetten; de tangenten in het allereerste begin der krommen verhouden zich dus recht evenredig aan de intensiteiten; we hebben daarom $f'(x)$ voor $^5/_8 \times 5.5$ M. K. hier 1, voor $^5/_8 \times 12.1$ M. K. 2.1, voor $^5/_8 \times 25$ M. K. 4.5 cM genomen [1]). Het eerste deel tot 5 min. is weer als energiekromme geconstrueerd, direct uit de tabellen van ARISZ, daar dit gemakkelijker was dan de groeivertragingskromme in fig. 6 te differentieeren. We construeerden de energiekromme door telkens midden tusschen x_v en x_a een loodlijn op te richten, welks lengte omgekeerd evenredig was met de drempelwaarde op die plaats; de krommen voor 15.6, 7.5 en 3.5 M. K. werden hieruit afgeleid door deze op 1 resp. 2.1 en $4.5 \times$ grooter abscissen uit te zetten en de ordinaat daar 1 resp. 2.1 en $4.5 \times$ zoo klein te nemen. De ordinaten na 5 min. werden voor de overzichtelijkheid grooter genomen.

Zooals reeds in het begin van deze paragraaf gezegd is, mag men de krommen voor de verschillende intensiteiten niet direct met elkaar vergelijken, omdat eenzelfde aangroeiing van x (tijd) bij een hooger intensiteit een grooter energie vertegenwoordigt dan bij een lage intensiteit; zoo heeft de aanvankelijk geringer „gevoeligheid" bij een lager intensiteit (resp. achterkant) ten opzichte van een hooger intensiteit (resp. voorkant) geen diepere beteekenis, daar immers een belichting met een zwakke intensiteit een geringer groeivertraging geeft dan een belichting met een sterker intensiteit gedurende denzelfden korten tijd. Ik kan mij dan ook niet vereenigen met BREMEKAMP (l. c. fig. 1 en 9—12), waar hij voor alle intensiteiten een zelfde aanvankelijke „gevoeligheid" aanneemt; men mag dan pas de

[1]) De $f'(x)$ kromme voor $^5/_8 \times 100$ M. K. is niet in fig. 11 opgenomen, daar de ordinaat op de y-as hier 18 cM zou moeten zijn; de ordinaat voor 7.5 M. K. is 1 mM. te groot geworden.

gevoeligheidskrommen met elkaar vergelijken, wanneer men bij verschillende intensiteiten de energie, die door een zelfde aangroeiing van x (tijd) vertegenwoordigd wordt, met elkaar in overeenstemming brengt, d. w. z. de $f'(x)$ krommen op abscissen afzet, die evenredig zijn met de intensiteit. Het heeft dan ook geen diepere beteekenis in physiologischen zin, indien we de $f'(x)$ kromme de „gevoeligheidskromme" voor die intensiteit noemen; de gevoeligheid $\frac{dy}{dx}$ heeft geen primaire beteekenis, doch is afgeleid uit de $f(x)$ kromme.

Van 0—100 M. K. S. neemt de helling zeer weinig af, de $f'(x)$ kromme loopt hier nagenoeg horizontaal; bij 3.5 M. K. is dit tot $\frac{100}{3.5} = \pm$ 29 sec., bij 7.5 M. K. ongeveer 13 sec., bij 15.6 M. K. $\pm$ 6.5 sec. Daarna neemt de helling der kromme af, de gevoeligheid voor de eerste positieve reactie vermindert.

Tusschen 100 en 250 M. K. S. moeten de krommen voor een intensiteit i_4 en i_1, b.v. 15.6 en 3.5 M. K. samenvallen. Wanneer we met 15.6 M. K. eenzijdig belichten, is voor een energie 100—250 M. K. S. 6.5—16 sec. noodig; in de figuur vallen beide krommen echter op ongeveer 700 M. K. S. samen. Misschien wordt dit veroorzaakt, doordat we voor m een te hooge waarde (n.l. 4) aangenomen hebben. Indien nu na $1^1/_2$ uur de kromming tusschen 100 en 250 M. K. S. precies even groot bleef, zou men op deze wijze de waarde van m kunnen benaderen, onze constructie is daarvoor echter te onnauwkeurig.

De $f'(x)$ krommen voor 7.5, 15.6 en 62.5 M. K. bereiken de abscis op 1400 M. K. S., dus op resp. 187, 90 en 22 sec.; daarna is in de $f(x)$ kromme de helling negatief, $f'(x)$ dus eveneens. Dit wil zeggen, dat de gevoeligheid voor positieve krommingen negatief is, er treden na alzijdige voorbelichtingen nu negatieve krommingen op. Na het buigpunt in het dalende deel der groeivertragingskromme (§ 12) gaat de $f'(x)$ kromme weer stijgen, zoodat op 5 min. de abscis weer bereikt wordt; zoodra de $f'(x)$ kromme weer boven de abscis komt, is de gevoeligheid weer positief, d.w.z. er treedt na alzijdige voorbelichting een (tweede) positieve kromming op. Dan stijgt de $f'(x)$ kromme, daar de helling van de $f(x)$ kromme toeneemt, om bij belichtingen gedurende $\pm$ 20 min. horizontaal te gaan loopen, de gevoeligheid is daarna

constant; deze constante hoogte der gevoeligheid, teweeggebracht door „adaptatie", is echter geringer dan de oorspronkelijke gevoeligheidsgraad bij 0—100 M. K. S., dus van planten in het donker, omdat de helling der $f(x)$ kromme hier geringer is: de plant blijft dus een constant deficit aan gevoeligheid vertoonen. De groeivertragingskromme voor 3.5 M. K. vertoont geen dalend deel en geen deel, waar de helling toeneemt; de $f'(x)$ kromme zal dus blijven dalen en na ongeveer 5 min. horizontaal gaan loopen.

Dat men de $f'(x)$ krommen, die op dezelfde abscis afgezet zijn, niet direct met elkaar vergelijken mag, blijkt ook duidelijk uit het deel der krommen na 20 min. De kromme voor de hoogste intensiteit loopt hier het hoogst, omdat de helling van de $f(x)$ kromme hier ook het steilst was [1]); de plant is echter na voorbelichting gedurende zekeren tijd des te ongevoeliger geworden, naarmate de belichting met hooger intensiteit heeft plaats gehad. Om de gevoeligheidskrommen nu direct met elkaar te kunnen vergelijken, moeten we de abscissen, waarop de groeivertragingskrommen uitgezet zijn, evenredig doen toenemen met de intensiteit; in dit laatste geval zal met eenzelfde [aangroeiing van] x eenzelfde energie [verschil] overeenkomen. Het eerste deel van alle groeivertragingskrommen valt dan samen, daar de productregel hier geldt, evenzoo het eerste deel der $f'(x)$ krommen. Dit geldt natuurlijk niet daar, waar de productregel niet meer opgaat; wij hebben echter aangenomen, dat ook na 20 min. voor niet al te groote eenzijdige nabelichtingen de productregel geldt. Indien nu de drempelwaarde constant bleef, met welke intensiteit men ook voorbelicht had, zouden alle in overeenstemming gebrachte groeivertragingskrommen na 20 min. dezelfde helling vertoonen en zou de gevoeligheid ($f'(x)$) steeds even groot blijven. We hebben echter in § 15 uiteenzet, dat dit niet zoo is, de $\mathrm{tg}\,\alpha$ van de $f(x)$ kromme ($f'(x)$) stijgt niet evenredig met de intensiteit, doch met nog minder dan de logarithme ervan. Indien we dan ook de abscissen van de groeivertragingskrommen na 20 min. in overeenstemming met elkaar brengen, loopt de kromme voor een hooger intensiteit minder steil dan die voor een lager intensiteit; wanneer we nu de $f'(x)$ krommen met elkaar

---

[1]) Bij eenzijdige belichting treedt er immers een positieve kromming op, y_v moet dus grooter zijn dan y_a (fig. 6).

vergelijken, zien we, dat de gevoeligheid afneemt met toenemende intensiteit.

Bij de figuren 1 en 9—12 van BREMEKAMP is de gevoeligheidsgraad voor een hooger intensiteit geringer, dan bij een lager intensiteit; deze figuren zijn onmiddellijk uit de tabellen van ARISZ afgeleid, de ordinaten stellen het omgekeerde van de nabelichting voor. Dit zou nu juist zijn, indien de krommen voor een hooger intensiteit op grooter abscissen waren uitgezet; waar echter de abscissen even groot gekozen zijn, moet de $f'(x)$ kromme voor een hooger intensiteit juist hooger loopen dan die voor een lager intensiteit, daar de groeivertraging, met stijgende intensiteit toeneemt. Volgens tabel 8 § 15 moeten we op 20 min. voor $f'(x) = \frac{y_v - y_a}{x_v - x_a}$ het omgekeerde van de opgegeven waarde voor $x_v - x_a$ bepalen, daar $y_v - y_a$ hier constant is (reactie +); we krijgen dan

$f'(x)$ voor 3.5 M. K. = 3.8
„ „ 7.5 M. K. = 2—8.3.
„ „ 15.6 M. K. = 4.2
„ „ 62.5 M. K. = 8.3.

In fig. 11 zijn deze waarden geschematiseerd.

Nu stellen de ordinaten in fig. 11 $f'(x)$ of $\frac{dy}{dt}$ voor, waarbij t de belichtingstijd is. We kunnen echter y ook differentieeren op T = tijd, verloopen sinds het begin der belichting; $\frac{dy}{d\mathrm{T}}$ stelt dan het deficit der groeisnelheid voor. Wanneer men $\frac{dy}{d\mathrm{T}}$ voor een $\mathrm{T} = 1^1/_2$ uur integreert, krijgt men de groeivertraging y terug, die we in de groeivertragingskromme als ordinaat gekozen hebben.

Deze T is echter niet identiek met t, die voorstelt den tijd, gedurende welken belicht is. Dit komt, omdat beide krommen, de groeikromme en de groeivertragingskromme, niet synchroon zijn, d. w. z. de plant vertoont na 10 sec. niet een groeivertraging, die overeenkomt met een belichting gedurende 10 sec.; evenmin is dit het geval bij belichtingen gedurende 20 min. enz. Men mag uit deze differentiaalkrommen (fig. 11) dan ook niet concludeeren, dat de groeisnelheid na ± 20 min. constant zou geworden zijn. Dit zou wel het geval zijn, wanneer de reactie zich oogenblikkelijk

instelde op de energie, waarmee belicht is geworden. Daar hier echter de reactie een zuivere nawerking is, worden bij belichtingen b.v. gedurende 25 min. niet alle phasen doorloopen, die de groeivertragingskromme aangeeft; de tijd van belichting is een geheel andere dan de tijd, dien de abscis van de fotogroeireactie (fig. 7—9 § 17) voorstelt. Het duidelijkst zien we het verschil tusschen t en T, als we voor elken belichtingsduur de grootte van de groeivertraging voor verschillenden tijd na het begin der belichting construeeren loodrecht op het vlak van teekening der groeivertragingskromme; we krijgen dan, door de punten in elk vlak, evenwijdig aan dit laatste, te verbinden, een serie groeivertragingskrommen, waarvan de ordinaten de groeivertraging na telkens langer tijd voorstellen. [1]) Hier is het verschil tusschen t en T zeer duidelijk, daar de abscis T loodrecht op de abscis t staat. Indien de gevoeligheid $\frac{dy}{dt}$ (verandering van de groeivertraging) nu tevens het deficit der groeisnelheid $\frac{dy}{d\mathrm{T}}$ voorstelde, zou $t = \mathrm{T}$ zijn, en de groeivertragingskromme het groeivertragingsproces of de gevoeligheidskromme de fotogroeireactie bij doorbelichting voorstellen.

Indien men de groeisnelheid na de belichting gedurende $t =$ 20, 30 en 40 min. uitzet als functie van den tijd T, na het begin der belichting verloopen, zullen dit kromme lijnen zijn, zooals de fotogroeireactie in fig. 7, waarbij de groeisnelheid eerst afneemt, een minimum bereikt, weer toeneemt enz. (de groeivertraging is hier door inhouden te vinden). Het verschil der inhouden van de kromme voor 20 en van die voor 30 min. (voor $\mathrm{T} = 1^1/_2$ uur) is dan gelijk aan het verschil van inhouden voor de krommen van 30 en 40 min., d. w. z. de aangroeiing der groeivertraging blijft constant.

De grootte van de groeivertraging na een tijd T bij belichting gedurende een tijd t is dus geen maat voor de groeisnelheid, die na de belichting optreedt. Zoo is in fig. 7—9 na een tijd OB de groeisnelheid aan den voorkant weer normaal, de groeivertraging echter maximaal; na een tijd OE is de groeivertraging van den voorkant weer 0,

---

[1]) Uit deze serie groeivertragingskrommen hebben we er in hoofdstuk III één gekozen, waarin $\mathrm{T} = 1^1/_2$ uur is, en hebben deze *de groeivertragingskromme* genoemd. In § 17 hebben we ook de krommen voor T korter en langer dan $1^1/_2$ uur besproken.

terwijl de groeisnelheid volstrekt niet constant is gebleven. Evenmin als de groeivertraging y een maat is voor de groeisnelheid, is de gevoeligheid (aangroeiing van y) $\frac{dy}{dt}$ een maat voor de groeisnelheid $\frac{dy}{dT}$, omdat t en T niet identiek zijn. Wij moeten nu nog eens terugkomen op de constructie van de figuren van BREMEKAMP; de ordinaten van zijn fig. 1—10 stellen voor: 1°. de gevoeligheid, 2°. het aantal lichtgevoelige deeltjes. Deze laatste zouden door het licht vernietigd worden evenredig met de energie, terwijl de groeisnelheid later des te kleiner zou zijn, naarmate er meer deeltjes vernietigd zijn; bij het aantal deeltjes, dat op een bepaald oogenblik voorhanden is, behoort dan een bepaalde groeisnelheid, die eerst na een zekeren tijd optreedt: „Die Wachstumsschnelligkeit, welche zu der auf einem bestimmten Momente vorhandenen Teilchenzahl gehört, tritt somit erst am Ende dieser Latenzzeit hervor" (l. c. p. 162). Zijn ordinaten bepalen dus 3°. de latere groeisnelheid, die na de belichting optreedt; hoe sterker de belichting is, des te geringer wordt later de groeisnelheid. We hebben echter aangetoond, dat de $f'(x)$ kromme, die de gevoeligheid voorstelt, niet tevens een maat is voor de groeisnelheid, zoodat de ordinaten in fig. 1—12 van BREMEKAMP niet de latere groeisnelheid kunnen bepalen. Dat de gevoeligheid $\frac{dy}{dt}$ geen maat kan zijn voor de groeisnelheid, die na de belichting optreedt, is ook duidelijk in onze fig. 11 te zien, waar de gevoeligheid negatief (1400 M.K.S. — 5 min.) of 0 (op 5 min.) is; de groeisnelheid wordt na deze belichtingen natuurlijk nooit negatief of 0, op welken tijd na de belichting dan ook. Dit deel onder de abscis is in de figuren van BREMEKAMP echter niet terug te vinden; hij heeft dan ook geen rekening gehouden met de zuiver negatieve krommingen, die met of zonder alzijdige voorbelichting op kunnen treden [1]).

Wanneer men de $f'(x)$ kromme beschouwt, blijkt het, dat men vroeger onbewust aan een dergelijke kromme gedacht heeft, als men meende, dat de plant zich „adapteerde" aan het licht. Het lijkt dan ook werkelijk, of de gevoeligheid

---

[1]) Ook in fig. 9—12 geeft BREMEKAMP geen zuiver negatieve krommingen op, ook niet waar ARISZ deze gevonden heeft.

($f'(x)$), die bij elke energie x (of tijd bij bepaalde intensiteit) behoort, ontstaan is door een nieuw ingetreden evenwicht. Nog sterker lijkt het bij het stuk na 20 min., of hier een nieuw evenwicht is ontstaan, omdat er een constante gevoeligheid is opgetreden. Ik verwijs hier naar de reeds genoemde citaten van BLAAUW, vooral: „Die Energie hält die Zelle oder das Organ in diesem (Gleichgewichts) Zustand, wirkt aber nicht mehr in *dem* Sinne als Reiz, dass sie eine neue Änderung verursachen könnte". We kunnen hier nog eens terug komen op de evenwichtskwestie. Een stationnaire toestand, dus een evenwicht van de eerste orde is er na de voorbelichting niet ontstaan, daar het effect bij doorbelichting steeds blijft toenemen en de toestand „uitklinkt". Over een evenwicht van de tweede orde zou men mogen spreken, als de reactiesnelheid, groeisnelheid, constant werd. Indien men nu de $f'(x)$ als maat voor de groeisnelheid mocht nemen, zou deze bij belichtingen langer dan $\pm$ 20 min. constant geworden zijn, er zou dan werkelijk een soort evenwicht zijn ingetreden, n.l. een constante groeisnelheid. Ook dit is onjuist, men mag $f'(x)$ niet de groeisnelheid laten voorstellen. Zoo is de groeisnelheid na een belichting gedurende 1 uur b.v. nog lang niet constant, hoewel de plant dan wel „geadapteerd" is aan het licht. Van een evenwicht van de derde orde zou men mogen spreken, daar, waar het functioneele verband tusschen den prikkel x en het effect (groeivertraging) y constant blijft. Men kan echter geen verband leggen tusschen het al of niet constant blijven van het functioneele verband en het al of niet veranderen van de gevoeligheid. Het stuk van de groeivertragingskromme na 20 min. vertoont een constant functioneel verband tusschen x en y; hier blijft de gevoeligheid constant (fig. 11). Daarentegen blijft op het stuk van 300—900 M. K. S. het verband eveneens constant n.l. logarithmisch; hier echter vermindert de gevoeligheid tengevolge van de voorbelichting sterk. Er blijft dus niets over, dan het al of niet constant blijven van de gevoeligheid toe te schrijven aan een al of niet rechtlijnig loopen van de groeivertragingskromme; dit komt niet tot stand door een nieuw evenwicht, dat zou zijn ingetreden.

In § 13 hebben we de $f(i)$ kromme voor een belichtingstijd langer dan 5 min. besproken. We vonden daar, dat de drempelwaarde des te hooger werd, naarmate de belichting

gedurende dien tijd met een hooger intensiteit had plaats gehad; dit kwam, omdat de helling van de $f(i)$ kromme sterk afnam bij niet al te lage intensiteit. Ook hier kunnen we de gevoeligheid, die ontstaan is door belichting met een bepaalde intensiteit, vinden door de $tg\alpha$ op de plaats, die met deze intensiteit overeenkomt; de gevoeligheid zal dus des te geringer zijn, naarmate wij ons verder naar rechts op de abscis bevinden, d.w.z. naarmate de intensiteit, waarmee voorbelicht werd, hooger is.

Practisch kunnen we de fototropische gevoeligheid dus terugbrengen tot een gevoeligheid voor verschillen. Deze is voor de zich krommende plant daarom van zoo groot belang, omdat de grootte van de kromming juist bepaald wordt door $f(x_a) - f(x_a)$, de gevoeligheid door $\frac{f(x_v) - f(x_a)}{x_v - x_a}$ of, als we x_v als $x_a + \Delta x_a$ schrijven, door $\frac{f(x_a + \Delta x_a) - f(x_a)}{\Delta x_a}$. Deze formule leidt direct tot de differentiaalmethode, die wij in Hoofdstuk III uitvoerig besproken hebben. Men kan de hoofdresultaten hiervan kort in een lijstje samenvatten (de lage intensiteiten zijn hierin niet opgenomen):

A. Is y een toenemende functie, y' dus positief. dan treedt er steeds een positieve kromming op . . 0—1400 M. K. S.

1 neemt y' af, dan stijgt de drempelwaarde bij alzijdige voorbelichting . . . . . 0—1400 M. K. S.

2 neemt y' toe, dan daalt de drempelwaarde bij alzijdige voorbelichting . . . . . 5—20 min.

3 blijft y' gelijk, dan blijft de drempelwaarde bij alzijdige voorbelichting even groot . . . . . 20 min. $-\infty$.

B. Is y een afnemende functie, y' dus negatief, dan zijn bij alzijdige voorbelichting alleen negatieve krommingen mogelijk. . . . . 1400 M. K. S.—5 min.

---

§ 20. STEMMINGSVERSCHIJNSELEN BIJ ANDERE TROPISMEN.

Zooals wij de stemmingsverschijnselen bij de fototropie geanalyseerd hebben, kan men ook de differentiaalmethode toepassen op de stemmingsverschijnselen bij andere tropieën, zooals geotropie, thermotropie, chemotropie, chemotaxis enz. Ook hier zal de verklaring voor het ongevoeliger worden

na voorafgaande alzijdige prikkeling, gezocht moeten worden in het afnemen der helling van de effectkromme [1]); loopt deze daarentegen rechtlijnig, dan zullen deze stemmingsverschijnselen zich niet voordoen. Men kan dit controleeren door de krommingssterkte na te gaan bij zuiver eenzijdige prikkeling; indien de effectkromme dan rechtlijnig loopt, moet bij eenzijdige prikkeling de kromming evenredig toenemen met den prikkel.

Of bij de negatieve reacties, die optreden na sterke prikkels, de effectkromme de abscis passeert, zal op deze wijze tevens uitgemaakt kunnen worden.

Door de differentiaalmethode op deze tropismen toe te passen, zal men langs indirecten weg, den loop der effectkromme kunnen bepalen. Bij de thermotropie en geotropie zal men dit kunnen controleeren aan de reacties, die optreden bij alzijdige prikkeling. Zoo heeft VOGT bij Avena een thermogroeireactie gevonden, die kan dienen als basis voor de verklaring der thermotropische verschijnselen. Nog belangrijker kan het resultaat van de constructie der effectkromme zijn bij de chemotaxis, daar men op het oogenblik nog geen aanknoopingspunten heeft om deze langs directen weg te vinden; men zou op deze wijze ook iets naders kunnen te weten komen omtrent den aard der werking, die een alzijdige chemische prikkel op chemotactische organismen, zooals zwermsporen enz., uitoefent.

---

§ 21. COMPLICEERENDE FACTOREN.

1. *Invloed der volgorde van opeenvolgende belichtingen.*

Indien men eerst eenzijdig belicht en daarna alzijdig (resp. 2-zijdig) nabelicht, krijgt men verschijnselen, die zeer gecompliceerd blijken te zijn; men krijgt principieel hetzelfde, wanneer men eerst van den eenen, dan van den anderen kant belicht. Hierover hebben PRINGSHEIM, CLARK, ARISZ en BREMEKAMP gegevens verzameld.

Het blijkt, wanneer we onze analyse toepassen op de ver-

---

1) Ook bij andere tropismen moet dus de eenzijdige prikkeling als een bijzonder geval der alzijdige worden opgevat.

schijnselen, die zich voordoen bij eenzijdige voor- en alzijdige nabelichting, dat deze niet geheel te verklaren zijn op dezelfde wijze, als we dit konden doen bij alzijdige voor- en eenzijdige nabelichting. Het is echter zeker, dat in 't algemeen ook hier een summatie moet optreden van de energie, die bij de eenzijdige voor- en alzijdige nabelichting op elke lengtestrook van de plant gevallen is; dit is echter niet de eenige factor, die in het spel is. Het duidelijkst wordt dit, wanneer men fig. 4 en 6 van CLARK met elkander vergelijkt, eveneens tabel 21 en 22 van ARISZ. Hieruit blijkt, dat de reactie geheel anders uitvalt, indien de eenzijdige belichting vóór de alzijdige (resp. 2-zijdige) valt, dan wanneer ze er ná valt. Het is dus duidelijk, dat de reactie tevens afhangt van de volgorde, waarin de belichtingen plaats hebben. Nog treffender blijkt dit bij opeenvolgende belichtingen van tegenovergestelden kant. Zoo geeft ARISZ op, dat een belichting met 4500 M. K. S. van den eenen kant, gevolgd door een belichting met 500 M. K. S. van den anderen kant, een ander effect geeft dan de omgekeerde volgorde. Er treedt echter ook een reactie op, indien beide kanten evenveel krijgen, doch na elkaar met dezelfde intensiteit belicht worden (CLARK fig. 7, ARISZ tabel 17—19 en BREMEKAMP fig. 7). Steeds wordt de reactie van de tweede belichting begunstigd; er treedt een kromming naar dezen kant op (waarbij de negatieve kromming onderdrukt wordt). Verder speelt de tijd, die verloopen is tusschen het begin der eerste en dat der tweede belichting een rol (ARISZ tabel 20). Dat deze tijd echter niet de eenige compliceerende factor is, schijnen de proeven van BREMEKAMP (fig. 7) te bewijzen, waar b.v. een zwakke kromming naar den kant van de tweede belichting optreedt, als beiden 200 M. K. S., in 20 sec. toegevoerd, krijgen; hierbij wordt niet opgegeven, of er nog positieve krommingen aan zijn voorafgegaan. Indien hier alleen de toegevoerde energie een rol speelde, zou men natuurlijk verwachten, dat er geen krommingen optraden. BREMEKAMP neemt nu aan, dat na de eerste eenzijdige belichting de gevoeligheid van den achterkant grooter is dan die van den voorkant; daardoor zou de belichting van den achterkant een grooter effect hebben door de grooter gevoeligheid van dezen kant en zou een kromming naar deze zijde optreden. Nu heeft de eerste voorkant gedurende de eerste belichting 200 M. K. S., de achterkant $^{200}/_{4} = 50$ M. K. S. gekregen; de

helling van de energie-groeivertragingskromme (fig. 10), die tevens een maat is voor de gevoeligheid, is op 50 M. K. S. grooter dan op 200 M. K. S.; in zooverre heeft na de eerste belichting de achterkant een grooter gevoeligheid dan de voorkant, d.w.z. eenzelfde dx geeft een grooter effect; de groeivertraging zelf van den achterkant is echter veel geringer dan die van den voorkant. Bij de tweede belichting krijgt de achterkant er 200 M. K. S., de voorkant er 50 M. K. S. bij; beiden hebben dus 250 M. K. S. ontvangen en zullen dus een even groote groeivertraging vertoonen, terwijl ook de „gevoeligheid" aan beide kanten even groot zal zijn. De verklaring van BREMEKAMP kan daarom niet de juiste zijn, we moeten dus een andere verklaring zoeken. Wanneer nu bij de eerste belichting de voorkant de volle energie krijgt, doch bij de daaropvolgende belichting van den achterkant slechs $^1/_4$ hiervan ontvangt, wordt bij de tweede belichting de lichtintensiteit aan den eersten voorkant verlaagd. Nu heeft SIERP gevonden, dat niet alleen na een verduistering (§ 17), doch ook na een verlaging van lichtintensiteit de groeisnelheid een verandering ondergaat, die omgekeerd is aan die, welke op een belichting volgt; er treedt nl. in beide eerste gevallen een vermeerdering van groeisnelheid op. Als deze tengevolge van de verlaging der lichtintensiteit aan den eersten voorkant optreedt, zal hier het effect van beide belichtingen niet gesummeerd, doch geabstraheerd worden. Daarentegen wordt de intensiteit aan den achterkant bij de tweede belichting verhoogd; het effect der beide belichtingen wordt hier gesummeerd. Op deze wijze zou bij lage energie de achterkant meer vertraagd kunnen worden dan de voorkant en zou er een negatieve kromming ten opzichte van de eerste belichting kunnen optreden, hoewel beide kanten totaal evenveel energie in M. K. S. hebben ontvangen.

Ook bij de alzijdige nabelichting speelt de intensiteit een belangrijke rol, zooals duidelijk blijkt uit de uiteenzettingen van CLARK. Dit alles dwingt ons voorzichtigheid te betrachten bij het vergelijken van twee gelijktijdige belichtingen van tegenovergestelden kant met alzijdige voor- en eenzijdige nabelichting. Daar uit het besproken feitenmateriaal echter blijkt, dat de verschijnselen goed overeenstemmen (§ 10), is er hier hoogstens alleen een quantitatief en geen qualitatief verschil bij de summatie in beide gevallen.

2. *Het uitklinken.*

Een tweede compliceerende factor is het uitklinken; ook hierover zullen we kort zijn. Het resultaat van dit proces blijkt hierin te bestaan, dat de toestandsverandering, die door het licht te weeg gebracht is, teruggaat, zoodat het lijkt, alsof er met minder energie belicht is geworden. Wanneer ARISZ vooraf alzijdig belicht had met 25 M. K. gedurende 100 sec., zoodat er bij een direct hierop volgende eenzijdige nabelichting met 500 en 1000 M. K. S. zwakke negatieve krommingen optraden (tabel 5 § 10), was dit anders, wanneer hij eenige tijd liet verloopen tusschen beide belichtingen (ARISZ tabel 30); zoo konden, wanneer er 1 minuut tusschen beide verliep, reeds zwakke positieve krommingen verkregen worden. Nu hadden voor- en achterkant bij de alzijdige voorbelichting elk $^5/_8 \times 2500 = 1562$ M. K. S. ontvangen; bij directe eenzijdige nabelichting waren dus beide kanten op het dalende deel. Wanneer men echter 1 min. wacht, treedt er een zwakke positieve reactie op; het is dus, alsof de energie 1562 M. K. S. gezonken is onder de 1400 M. K. S., zoodat hierna y_v weer grooter kan zijn dan y_a. Hoe langer men wacht, des te gevoeliger wordt de plant weer, de drempelwaarde daalt; het is dus alsof we ons des te meer naar links op de abscis van de groeivertragingskromme gaan bevinden, hoe langer tijd tusschen beide belichtingen verloopt. Hetzelfde is te zien in tabel 31, waar eveneens de plant weer gevoeliger wordt, als er eenige tijd verloopt na een alzijdige voorbelichting met 25 M. K. gedurende 20 min. Ook de tijdfactor (belichting ged. langer dan 5 min.) klinkt uit; als er 20 min. tusschen beide belichtingen verloopen is, blijkt in tabel 31 weer een zwakke positieve reactie, gevolgd door negatieve (±?) mogelijk te zijn; 4500 en 13.500 M. K. S. geven echter nog ++ en +. Ook na 1 uur is het vermogen, om negatieve reacties te geven, nog niet geheel hersteld.

ARISZ heeft voor dit uitklinken een geheel nieuwe verklaring gegeven, die consequent volgt uit die, welke hij geeft voor het zoog. ongevoeliger worden voor de positieve reactie (§ 7). Deze berust daarop, dat de tegengestelde krommingsneiging van den achterkant die van den voorkant des te minder zal tegenwerken, naarmate er langer tijd is verloopen tusschen beide belichtingen. Op de foto-

groeireacties overgebracht, wil dit zeggen, dat de fotogroeireactie tengevolge van de eerste belichting al begonnen is, als de tweede belichting plaats heeft. In deze richting schijnt ten deele de verklaring te liggen van het feit, dat twee opeenvolgende tegenovergestelde belichtingen gescheiden tot uiting komen, indien er eenige tijd tusschen beide verloopt. De twee opeenvolgende fotogroeireacties zullen dan met elkaar interfereeren en er zal eerst een kromming in de eene, dan een in de andere richting kunnen optreden.

Deze verklaring levert echter moeilijkheden op bij alzijdige voorbelichting. Hierdoor ontstaat een alzijdig gelijke fotogroeireactie; indien nu na een pauze eenzijdig nabelicht wordt, zal de hierdoor ontstane reactie èn aan den voorkant èn aan den achterkant interfereeren met de reactie, die reeds aan den gang was. De groeivertraging, die aan beide kanten tenslotte hierdoor ontstaan zal, is dus èn aan voor- èn aan achterkant evenveel minder; het resultaat zal zoodoende een reactie zijn, gelijk aan die, welke bij directe belichting zou zijn opgetreden. Tevens zou, indien deze verklaring juist was, de invloed van de alzijdige voorbelichting op een direct daaropvolgende eenzijdige nabelichting moeten verminderen, hoe langer voorbelicht was geworden, daar de reactie dan al zeer ver onderweg was. Dit is niet zoo; zooals reeds besproken is, blijft de gevoeligheid na een belichting gedurende 4 uur ongeveer even groot als na een van 30 min. (tabel 4), zooals ARISZ en PRINGSHEIM vonden (§ 12). De prikkelingstoestand kan dus gesummeerd worden, onafhankelijk daarvan, of de fotogroeireactie reeds begonnen is of niet. Zooals we in § 7 uiteengezet hebben, konden we de verklaring van de tegengestelde krommingsneigingen niet aannemen en moesten we de oorzaak van het ongevoeliger worden voor de positieve kromming zoeken in het feit, dat we ons meer naar rechts op de groeivertragingskromme gingen bevinden, waar de helling geringer was.

Het is dus noodig naar een andere verklaring te zoeken. Ook hier nu zou het verschijnsel, dat de reactie na een verduistering teruggaat, misschien een oplossing van het uitklinkingsproces kunnen brengen. Een voordeel van deze veronderstelling is, dat men dan geen „uitklinken" tijdens de belichting behoeft aan te nemen.

In § 17 hebben we besproken, dat door de verduistering het effect van de belichting reversibel gemaakt, te niet

gedaan wordt; indien nu door een korte verduistering tusschen voor- en nabelichting het reversibele proces, dat aanleiding geeft tot de groeivertraging, *ten deele* te niet gedaan werd, zouden we hierin een bevredigende verklaring voor het uitklinkingsproces hebben. Indien er een pauze is tusschen beide belichtingen, zal het zijn of met minder energie alzijdig voorbelicht is, de plant wordt door deze pauze dus gevoeliger, omdat we ons gaan bevinden op een vroeger deel van de groeivertragingskromme, waar de helling grooter is. Wanneer we ons voorbeeld van de tangentenboussole nog eens gebruiken, kunnen we hier ook een parallel met het uitklinken vinden. Indien we eerst een voorstroom geven, en daarna den stroom verhoogen (zonder deze te openen), is het effect van den nastroom geringer dan wanneer we geen voorstroom gegeven hadden; de gevoeligheid is geringer geworden. Wanneer we echter na het geven van den voorstroom den stroom even onderbreken (bij de plant verduisteren), zal de naald terugloopen, omdat de uitwijking reversibel is; indien we nu daarna een nastroom geven, zal het effect van den nastroom grooter zijn, dan wanneer we niet onderbroken hadden; de gevoeligheid is dan weer toegenomen. Hoe langer we wachten tusschen voor- en nastroom, des te grooter zal de gevoeligheid weer worden, tot tenslotte de oorspronkelijke gevoeligheid weer is hersteld. Ook bij de plant wordt de oorspronkelijke verschilgevoeligheid (= nulgevoeligheid) weer hersteld, als we maar lang genoeg wachten tusschen voor- en nabelichting. Ook het verband tusschen de grootte van het bereikte effect en de snelheid van uitklinken is bij de tangentenboussole terug te vinden. Indien we dus na een voorbelichting met 25 M. K. ged. 100 sec., waarbij voor- en achterkant 1562 M. K. S. krijgen, 1 minuut wachten, is het alsof met een energie beneden 1400 M. K. S. voorbelicht is geworden; we gaan ons dus meer naar links op de abscis van de groeivertragingskromme bevinden.

Het verschijnsel, dat de geringere gevoeligheid tengevolge van de belichting sneller ontstaat dan ze uitklinkt tengevolge van de verduistering, moet te wijten zijn aan het feit, dat het reversibele proces, dat zich in de plant afspeelt, sneller in de eene richting verloopt dan in de andere; dit is ook het geval met den tijdfactor, die sneller onstaat (geen negatieve krommingen meer mogelijk), dan ze uitklinkt (Arisz tabel 31).

Op deze wijze zou men een direct verband kunnen leggen tusschen het uitklinken en de autotropie; beide zouden dan berusten op het feit, dat het groeivertragingsproces, dat (door nawerking) optreedt tengevolge van de belichting, tendeele resp. geheel reversibel gemaakt wordt door een daaropvolgende verduistering. Daarom klinkt dan ook een alzijdige belichting niet uit tijdens de belichting, al is de fotogroeireactie reeds begonnen; dit kan slechts gebeuren, nadat met de belichting opgehouden is.

---

§ 22. DE WET VAN WEBER.

De wet van WEBER wordt meestal zoo gedefinieerd, dat men steeds dezelfde tropische reactie verkrijgt, wanneer de verhouding van de toename van den prikkel tot den reeds bestaanden prikkel constant is; als men den bestaanden prikkel x noemt, is de reactie van een nieuwen prikkel $c\frac{dx}{x}$ [1]). Vaak nam men reeds aan, dat de wet van WEBER wel op zou gaan, als de prikkel, noodig om een zichtbare tropische reactie te verkrijgen, grooter werd bij absoluut grooter bestaande prikkel, zonder dat de evenredigheid strikt bewezen werd. Men kan deze formule op verschillende wijzen benaderen, de meest gebruikte is $y_2 - y_1 = c\frac{x_2 - x_1}{x_1}$, waarbij x_1 en x_2 twee prikkels van verschillende grootte en y_1 en y_2 de daarbij behoorende effecten voorstellen; deze formule hebben we in § 8 gebezigd, om het logarithmisch loopen van een stuk van het eerste stijgende deel der groeivertragingskromme te bewijzen. Hier waren de planten alzijdig voorbelicht en bleek het, dat voor een reactie van een bepaalde grootte, de energie der eenzijdige nabelichting in een bepaalde verhouding moest staan tot die der alzijdige voorbelichting; we vonden deze verhouding ongeveer 1 : 10. Hieruit zou men vroeger de conclusie getrokken hebben, dat de kromme

---

[1]) Hieruit volgt onmiddellijk, dat een alzijdige prikkel hetzelfde soort effect moet geven als een eenzijdige. Indien n.l. het verband van y en x logarithmisch is, is $dy = c\frac{dx}{x}$; hieruit volgt, dat bij een alzijdige prikkel x een alzijdige groeivertraging (= alzijdige krommingsneiging) y moet behooren, zooals bij een eenzijdige prikkel dx (energieverschil voor- en achterkant) een fototropische kromming dy (groeivertragingsverschil).

der „Phototropische Erregung" een logarithmische was; wij trekken hieruit de conclusie, dat het de groeivertragingskromme is, die zoo loopt. Wij hebben dan uitgerekend, hoeveel de voor- en achterkant elk kregen en vonden, dat het ordinatenverschil gelijk was bij constante verhouding van $x_v - x_a$ tot x_v, waarbij m elke willekeurige waarde kon hebben. Men kan echter de planten ook van twee tegenovergestelde zijden belichten; indien de plant dan aan beide zijden niet even sterk belicht wordt, zal deze zich kunnen krommen naar een van beide lichtbronnen. Dergelijke proeven heeft MASSART [1]) uitgevoerd bij Phycomyces; hij plaatste de sporangiëndragers in een rij tusschen twee spiegels, die het licht van een lamp terugkaatsten en varieerde de lichtsterkte door de spiegels ten opzichte van het midden te verplaatsen. Hij ging dan na, hoever de sporangiëndragers van het midden af moesten staan, om nog een positief fototropische kromming te vertoonen. Vier uur na het begin der belichting werd de verhouding der afstanden van de lichtbronnen tot de plaats, waarop nog een juist zichtbare kromming was opgetreden, bepaald. Hij vond nu, dat deze verhouding onafhankelijk was van de absolute lichtsterkte. Er was dus na 4 uur belichten juist een kromming opgetreden, indien de verhouding van de lichtsterkte, die de sporangiëndrager van de linker lichtbron ontving (i_l), tot die, welke van de rechter lichtbron ontvangen werd (i_r), constant was. Hieruit concludeert MASSART, dat de wet van WEBER hier opgaat, omdat steeds een constant relatief intensiteitsverschil $\left(\frac{i_l - i_r}{i_l}\right)$ tot een kromming voert. Hiertegen zijn nu van verschillende zijden bezwaren aangevoerd; ik meen echter, dat we uit deze feiten toch wel iets kunnen concludeeren. Indien wij de lichtsterkte beschouwen, waarmee elk der kanten van den sporangiëndrager gedurende deze 4 uur belicht is, is de intensiteit, die de linkerkant gekregen heeft $= \left(i_l + \frac{i_r}{m}\right)$, die van den rechterkant $= \left(i_r + \frac{i_l}{m}\right)$. Zooals BLAAUW nu gevonden heeft, bestaat de reactie bij Phycomyces bij doorbelichting met niet al te hooge intensiteit, in een groeiversnelling, en is m kleiner dan 1 (§ 2); de reactietijd voor de fotogroei-

---

1) J. MASSART, Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique. Bruxelles 1888.

reactie bedraagt slechts eenige minuten. Indien men nu de kromme construeert, die weergeeft de groeiversnelling na 4 uur als functie van de intensiteit, waarmee deze 4 uur belicht is, zal deze $f(i)$ kromme logarithmisch loopen; dit uit zich hierin, dat het ordinatenverschil constant is, indien $\frac{i + \frac{i_r}{m}}{i_r + \frac{i_l}{m}}$ resp. $\frac{i_l}{i_r}$ constant is. Men zou den logarithmischen loop van deze kromme kunnen verifieeren, door gedurende 4 uur eenzijdig te belichten; de kromming zou dan steeds even groot moeten zijn, onafhankelijk van de intensiteit, waarmee de belichting heeft plaats gehad. Dit mag misschien voor lage intensiteiten en voor belichtingen gedurende 4 uur opgaan, algemeen is dit, zooals bekend is, absoluut onjuist. Indien MASSART langer dan 4 uur belichtte, vond hij, dat alle planten gingen krommen, hieruit moet men concludeeren, dat het groeiversnellingsverschil door de langere belichting zoo groot is geworden, dat de afstand van de plaats, waar de kromming begint, tot het midden niet meer te meten is. Alle planten krommen zich dan; dit is het verschijnsel der „Scheitelung". Men ziet hieruit, dat, wat het logarithmische verloop betreft, men volstrekt niet mag generaliseeren. Hiermee stemt overeen, wat BLAAUW vond uit de getallen, die de groeiversnelling van de eerste groeiversnellingsperiode bij Phycomyces weergeven; deze getallen vertoonen tot 120 M. K. S. ook een logarithmisch verloop, waarna de stijging sterker wordt. BLAAUW heeft dezen loop benaderd door een kromme, die voorgesteld kan worden door $y = c\sqrt[x]{x}$. Ik meen echter, dat dit evenzeer een benadering is, als het logarithmische verloop van het eerste deel. Van de meeste krommen loopt er steeds wel een deel logarithmisch, het is echter niet noodig, dat hier een diepere beteekenis achter schuilt.

Iets dergelijks is te vinden bij Avena; wanneer we daar de $f(i)$ kromme voor verschillende intensiteiten bij belichtingen, korter dan 5 min., beschouwen, is deze identiek met de energiekromme, daar hier de productregel geldt. Nu hebben we gevonden, dat alleen het deel van de kromme, dat overeenkomt met 300—900 M. K. S., logarithmisch loopt en dat de kromme daarna op 1400 M. K. S. een maximum vertoonde. We kunnen nu bewijzen, dat het onmogelijk

is, dat de geheele kromme tot 1400 M. K. S. logarithmisch loopt. Indien n.l. de geheele kromme zulk een verloop had, zou de kromming $y_v - y_a = c \log \frac{x_v}{x_a} = c \,.\log m$ dus constant moeten blijven tot 1400 M. K. S. toe. Zooals we reeds besproken hebben, is dit niet zoo; de kromming neemt van 0—100 M. K. S. sterk toe, blijft dan constant tot ± 250 M. K. S. en neemt daarna af. Hieruit volgt dus, dat de groeivertragingskromme niet van 0—1400 M. K. S. logarithmisch kan loopen. Omgekeerd zou men kunnen denken, dat, waar de kromming constant blijft (100—250 M. K. S.), waarbij de achterkant 25—62⁵ M. K. S. krijgt, het deel van 25—250 M. K. S. logarithmisch moest loopen; ook dit is onjuist, daar het deel van 25—100 M. K. S. ongeveer rechtlijnig loopt. *Indien men ooit mocht vinden, dat een aanmerkelijk deel van de groeivertragingskromme, waarbij de verhouding der grenzen grooter is dan m, logarithmisch loopt, moet bij eenzijdige belichting de kromming even sterk blijven.*

Den loop van de $f(i)$ kromme bij belichting gedurende 5 min. en langer hebben wij reeds in § 13 besproken. Het eerste deel loopt, zooals van alle krommen nagenoeg rechtlijnig; in deze zone neemt de grootte der kromming dus toe; bij hoogere intensiteiten neemt de kromming af, hier is het verloop dus nog vlakker dan van een logarithmische kromme; hiertusschen zal een deel moeten zijn, waarvan het verloop bij benadering logarithmisch is.

Uit dit alles blijkt, dat de wet van WEBER slechts een zeer beperkte geldigheid kan hebben; het is dus volstrekt onjuist, hierin een algemeene psychische wet te zien, die speciaal bij prikkelprocessen op zou gaan; de wet van WEBER zegt dan ook niet, dat slechts een lichtverhouding der beide kanten gepercipieerd wordt, doch dat de reactie constant is, indien de verhouding der lichtintensiteiten constant blijft.

Door onze beschouwingen worden tevens nieuwe gezichtspunten geopend op de chemo-tactische bewegingen van zwermsporen enz. Ook hier zal men een kromme kunnen construeeren, die weergeeft den invloed van de diffuse werking van het tropisticum; de eenzijdige werking is hiervan dan een bijzonder geval (§ 20). Men heeft nu gemeend, tot een andere perceptiebasis te moeten besluiten, indien de eenzijdige werking van een tropisticum niet afgestompt

werd door de diffuse werking van een ander. Men moet hier echter tot de conclusie komen, dat in dit geval het functioneele verband tusschen de tropistica en hun effecten rechtlijnig blijft bij een sterker wordende prikkel, zoodat het onverschillig is, op welke plaats van de abscis we ons bevinden. Evenzoo werd bij alzijdige voorbelichting gedurende langer dan 20 min. de drempelwaarde niet meer veranderd. Dat de aard van de perceptiebasis niet behoeft te verschillen, indien bij het eene tropisticum het functioneele verband van effect en prikkel rechtlijnig en bij een ander niet rechtlijnig is, bewijst de groeivertragingskromme, waar het functioneele verband steeds verandert bij toenemende energie en na 20 min. constant wordt.

---

§ 23. ANALYSE VAN HET VERLOOP DER GROEIVERTRAGINGSKROMME.

We hebben steeds aangenomen, dat op een willekeurige plaats van den omtrek der plant het effect, de groeivertraging, afhing van de som der energie [1]), die deze plaats bij de twee- of alzijdige voorbelichting en eenzijdige nabelichting ontvangen had. Wanneer we hier lichthoeveelheden quantitatief summeeren, moeten we dit scherp onderscheiden van de quantitatieve summatie der effecten, der groeivertragingen. Indien de groeivertragingskromme een rechte lijn was, zouden ook de effecten quantitatief gesummeerd worden. Nu hebben we gezien, dat het eerste deel van de kromme tot ± 100 M. K. S. ongeveer rechtlijnig loopt. Indien we dus achtereenvolgens, zonder (te groote) pauzen, een reeks gelijke eenzijdige prikkels beneden de drempelwaarde (20 M. K. S.) toedienen, zullen de effecten beneden de drempelkromming eveneens ongeveer quantitatief summeeren, omdat $\frac{y_v - y_a}{x_v - x_a}$ constant is; tenslotte zal zoo de drempelkromming overschreden worden. Deze evenredige summatie zal tot ± 100 M. K. S. opgaan; komen we echter boven 100 M. K. S., dan zullen de effecten niet alleen niet quantitatief summeeren, maar zal de kromming zelfs niet toenemen en na 250 M. K. S. zal deze zelfs afnemen. Vroeger heeft men dit ver-

---

1) Ook de tijd van belichting wordt gesummeerd (§ 15).

schijnsel met den naam van „vermoeiing", „afstomping" bestempeld; de oorzaak hiervan is echter te zoeken in het feit, dat de toename van y_v hoe langer hoe geringer wordt en tenslotte tot 0 nadert (1400 M. K. S.). Het is uit het besprokene in § 11 duidelijk, dat we hier niet een bijzondere physiologische eigenschap van het protoplasma voor ons hebben. Immers de groeivertraging kan slechts een eindige waarde bereiken, n.l. zoo groot worden, dat de lengtetoename na $1^1/_2$ uur 0 is. De groeivertragingskromme kan dus niet in zijn geheel rechtlijnig loopen en daar nu niet aan te nemen is, dat er ergens een scherp uitgesproken knik in de kromme is, ligt het voor de hand aan te nemen, dat de geheele kromme een vloeiende kromme met afnemende helling is. Dit is steeds het geval bij krommen, waarbij een bepaalde eindwaarde niet overschreden kan worden. Hetzelfde geldt voor de kromme, die het verband aangeeft tusschen groeivertraging en de intensiteit, waarmee gedurende een constanten tijd (korter of langer dan 5 min.) belicht is geworden.

Er blijkt echter nog een oorzaak te zijn, waardoor de helling van de groeivertragingskromme afneemt. Op ± 1400 M. K. S. is de helling n.l. 0, daarna negatief. Het ligt voor de hand, dit aan een afzonderlijke factor toe te schrijven, die de toeneming van de groeivertraging tegenwerkt. Indien men de factor, die oorzaak is van het stijgende deel der kromme, dan positieve factor noemt (deze bewerkt de positieve krommingen), zou men den antagonist de negatieve factor [1]) kunnen noemen.

Tenslotte zou men nog een derden factor, den tijdfactor, kunnen aannemen, die bewerkt, dat de kromme na 5 min. weer gaat stijgen. Indien er geen tijdfactor bestond, zou door den negatieven invloed de groeivertraging steeds geringer worden, mogelijk overgaan in een groeiversnelling. Nu echter doet de tijdfactor zich reeds vóór 5 min. gelden, daar de helling van het dalende deel gaat afnemen en er een buigpunt optreedt, welks bestaan wij in § 12 hebben kunnen bewijzen. Na een belichting van ongeveer 5 min. [2]) heeft de tijds-invloed het geheel van den negatieven ge-

---

1) BLAAUW noemt dit ook wel „Gegenreaction"; deze benaming gebruikt hij echter ook voor de autotropie, een verschijnsel, dat geheel anders te verklaren is. Het is dus beter en duidelijker, over „negatieve factor" te spreken.

2) In tabel 4 vinden we reeds na 4 min. weer een positieve kromming.

wonnen en gaat de kromme weer stijgen. Men mag dus geenszins zeggen, dat pas na 5 min. de tijdfactor begint op te treden, want reeds lang van te voren is zijn invloed te bespeuren, in § 12 reeds na een alzijdige voorbelichting van 100 sec. en van 3 min.

Wat de oorzaak is van den tijdfactor is een probleem op zich zelf. Mogelijk hangt deze samen met den reactietijd voor de fotogroeireactie.

Het optreden van den tijdfactor beteekent tevens het einde van de geldigheid van den productregel. Deze kan dus zeker nooit verder dan het buigpunt van het dalende deel gelden. Of dit buigpunt bij een constanten tijd of constante energie ligt, is natuurlijk a priori moeilijk te zeggen.

Ook de negatieve factor doet zich reeds lang voor het maximum van de groeivertragingskromme gelden en is een van de redenen, waarom de helling van het stijgende deel afneemt. Of echter na het maximum een dalend deel zal optreden, hangt geheel af van de intensiteit, waarmee we werken. Kan men hiermee 5000 M. K. S. binnen de 5 min. toedienen, dan zal er een aanmerkelijk dalend deel zijn; kan men hiermee niet 5000 M. K. S., echter wel 1400 M. K. S. binnen 5 min. toedienen, dan zal er geen negatieve kromming bij zuiver eenzijdige, wel een na alzijdige voorbelichting mogelijk zijn en zal de kromme een gering dalend deel vertoonen. Indien men echter ook 1400 M. K. S. niet met deze intensiteit kan toedienen, zal de kromme geen dalend deel vertoonen en zal de negatieve factor verdekt of vernietigd worden door den tijdfactor. Dit alles is reeds in § 15 besproken en in de fig. 6 te zien; deze figuur geldt echter alleen, indien men als ordinaat aanneemt de groeivertraging in $1^1/_2$ uur.

Beschouwt men de groeivertragingen voor T = 2 uur, dan zullen de krommen voor lage intensiteiten er geheel anders uitzien en zullen ook deze onder die van hooge intensiteit loopen d.w.z. de positieve kromming gaat na $1^1/_2$ uur over in een negatieve, indien er meer dan 4000 M. K. S. toegediend is binnen 25 min.

Neemt men dezen tijd T zeer groot (eenige uren), dan gaat tenslotte de groeivertraging weer afnemen tot 0; hierin vindt men de verklaring der autotropische verschijnselen. Sierp vond, dat soms reeds na 2 uur de groeisnelheid vermeerderde, zoodat de groeivertraging daarna af gaat nemen.

Indien men nu de groeivertragingskromme voor b.v. 3 uur beschouwde, zou men tot heel andere resultaten komen dan wanneer men T korter koos. Men moet dus de grootte van de groeivertragingen van het allereerste begin af onderzoeken, slechts op deze wijze is het geheele verloop van de kromming te volgen; men bestudeert dan een serie groeivertragingskrommen, wier groeivertragingen afhangen van den tijd, verloopen sinds het begin der belichting.

Tusschen 5 en 20 min. neemt de helling van de groeivertragingskromme toe. Dit is echterop zich zelf niets bijzonders, daar dit noodzakelijk is, wil de kromme na het minimum (5 min.) weer gaan stijgen.

Merkwaardig is het, dat er in het geheel geen negatieve krommingen (voorafgegaan door positieve) meer voorkomen, indien men langer dan 25 min. belicht. Het ligt voor de hand hier aansluiting te zoeken bij het feit, dat de groeivertragingskromme na 20 min. een rechte lijn wordt; daar dit voor alle intensiteiten geldt, is het noodzakelijk, dat de serie groeivertragingskrommen voor verschillenden tijd na het begin der belichting hier geen snijpunten tusschen de krommen van verschillende intensiteit meer zullen vertoonen.

Door deze 3 factoren vertoont de groeivertragingskromme (voor $1^1/_2$ uur) de typische gedaante, die we uitvoerig besproken hebben; hierdoor verandert het functioneele verband telkens. Men mag uit de verandering van dit verband besluiten tot een verandering van „gevoeligheid"; doch deze kan evenzeer optreden, als het verband volkomen constant blijft. Dit is het geval voor het deel tusschen 300 en 900 M. K. S., waar het verband logarithmisch is, terwijl hier de plant juist veel „ongevoeliger" wordt. Dat ook hier geen sprake is van een specifieke physiologische eigenschap van het protoplasma, is eveneens duidelijk aangetoond in § 19, daar deze verandering van gevoeligheid ten deele ook bij een fotografische plaat enz. voorkomt.

---

§ 24. DE FOTOTROPISCHE STEMMING IN DE LITERATUUR.

Alle definities, die er van „fototropische stemming" gegeven zijn, berusten op het principe, dat de gevoeligheid van de plant door het licht veranderd wordt. Bij sommige definities, b.v. dat de stemming „die jeweilige Aktionsfä-

higkeit bestimmt" of „den inneren Zustand" bepaalt, is het niet uit te maken, of hier de nulgevoeligheid dan wel de gevoeligheid voor verschillen bedoeld wordt. Echter is de algemeene opvatting, dat de „perceptiebasis" door het licht veranderd zou worden, dat deze verandering door het licht een geheel op zich zelf staand iets is, die niets met de fototropische werking van het licht te maken heeft. De meest tastbare definitie wordt door PRINGSHEIM gegeven, waar hij de stemming noemt „den inneren Zustand, der die Lage der Cardinalpunkte bei einer Pflanzenart bestimmt", waarbij hij onder cardinaalpunten prikkeldrempel, optimum, negatieve drempel en indifferentiezone verstaat. Dit is nu een zuivere definitie der nulgevoeligheid. Wij zijn reeds in de gelegenheid geweest (§ 19) te bewijzen, dat het beter is niet te spreken van een verschuiving van cardinaalpunten, daar we hier niet te maken hebben met nieuw-ingestelde evenwichten. Door onze beschouwingen is tevens met voldoende zekerheid aangetoond, dat we hier niet te doen hebben met een op zich zelf staand proces, zooals dit zou kunnen zijn, als het een verandering der nulgevoeligheid was (bij een tangentenboussole wordt deze veranderd door het aantal windingen en de grootte van het aardmagnetisme!), doch met hetzelfde proces, dat de fotogroeireactie en ook de fototropische kromming geeft. Dat een alzijdige lichtprikkel een andere uitwerking zou hebben dan een eenzijdige, (§ 1) is door PRINGSHEIM verworpen; het parallelisme tusschen beide is echter niet consequent doorgevoerd. Voor het alzijdige licht neemt hij wel een stemmende, geen alzijdige tropistische werking aan [1]), hoewel men bij een alzijdige zwaartekrachtprikkel reeds lang een alzijdige tropistische werking aannam. De eenzijdige belichting zou eveneens een stemmende, doch tevens een tropistische werking bezitten. FITTING [2]) drukt dit als volgt uit: „darüber sind die Forscher .... einig, ... dasz das Licht mindestens drei Wirkungen hat: eine positiv phototropische, eine negativ phototropische .... und ausserdem eine abstumpfende und dasz die letzte auch schon von Belichtungsbeginn an sich geltend macht, die phototropische Reaktionsart bestimmend".

---

1) Alleen ARISZ heeft consequent doorgevoerd, dat het alzijdige licht een alzijdige krommingsneiging veroorzaakt.

2) H. FITTING. Handwörterb. der Naturwiss. „Reizerscheinungen".

We hebben echter gezien, dat stemming iets geheel anders is. Er is sprake van stemming bij de fototropische (resp. chemotactische enz.) processen, omdat de grootte van het effect niet rechtlijnig toeneemt. Daarom is het van belang, op welke plaats van de abscis der effect-kromme we ons bevinden; de gevoeligheid wordt bepaald door de tg van den hellingshoek op die plaats. Men behoeft dus 1^0. in het geheel geen verandering van perceptiebasis, 2^0. geen afzonderlijke afstompende werking van het licht aan te nemen. Niemand zal ervan spreken, dat een electrische stroom bij een tangentenboussole een uitslaggevende en een afstompende werking heeft. Wat men vroeger noemde „die jeweilige Aktionsfähigkeit" enz. is eenvoudig uit te drukken door de helling van de groeivertragingskromme.

Een tweede soort „stemming" berust daarop, dat de helling niet alleen afneemt, doch negatief wordt na ± 1400 M. K. S. Daarom moet de ordinaat weer kleiner worden; indien deze nu aan den voorkant geringer is geworden dan die aan den achterkant, treedt er een negatieve kromming op; de energie moet binnen 5 min. toegevoerd zijn. PRINGSHEIM stelt zich voor, dat het optreden van de negatieve kromming samenhangt met de grootte van de „phototropische Erregungshöhe". Terwijl aanvankelijk de positieve kromming zou toenemen met grooter wordende Erregung, zou, indien deze hoog genoeg is, de reactie omgeschakeld worden en er nu een negatieve kromming optreden („Umschaltung", „Sinnesumkehr"). Wij hebben echter gezien, en dit is een van de belangrijkste consequenties, die BLAAUW uit zijn fotogroeireacties trekt, dat er hier geen sprake is van een bijzonder mechanisme, dat een specifiek fototropische reactie zou omschakelen. De eenige oorzaak van het optreden eener negatieve reactie is het dalen van de groeivertragingskromme; hierbij kan het effect hetzelfde teeken blijven behouden. Indien men echter het effect, dat zich uit in de groeivertraging, Erregung noemt, mag men zeggen, dat deze eerst zoo hoog moet geworden zijn, dat ze overeenkomt met die op het maximum 1400 M. K. S. Het dalen van de kromme is evenwel niet te wijten aan een toenemen van een fototropische of een fotogroei-prikkelingstoestand, doch integendeel het effect vermindert. Het is echter beter het geheele begrip „prikkelingstoestand" te laten vervallen; vroeger, toen men dacht, dat het protoplasma in een specifiek-foto-

tropischen prikkelingstoestand zou komen door de eenzijdige belichting, had dit begrip recht van bestaan. Nu echter gevonden is, dat aan elke alzijdige energie een bepaalde groeivertraging na zekeren tijd beantwoordt, moet men dit begrip (ook fotogroei-prikkelingstoestand) laten vervallen. Indien er door de belichting b.v. een bepaalde hoeveelheid suiker in zetmeel [1]) omgezet is, waardoor de groei vertraagd wordt, is het groeivertragingsproces niet aan een prikkelingstoestand, doch aan de tijdelijke aanwezigheid van een geringer hoeveelheid suiker toe te schrijven; ook den toestand, waarin het systeem anthraceen → dianthraceen door het licht geraakt, kan men geen „prikkelingstoestand" noemen. Dat na 1400 M. K. S. het effect weer vermindert, is toe te schrijven aan een antagonistische invloed (§ 23).

De tweede „omschakeling", de derde phase bij de eenzijdige belichting, heeft plaats, indien men langer dan 5 min. belicht. De stemming is nu volgens het schema van PRINGSHEIM sterk gestegen, de fototropische Erregung niet meer (deze blijft nu constant door een „Gegenreaktion"), daardoor zou door de stemming „derselbe Reiz, der im Beginne, bei niedriger Stimmung, eine starke Erregung bewirkt hat, an Wirkung verlieren, die Erregung wird sinken und kann secundär unter das für die negative Reaktion nötige Mass heruntergehen". Op deze wijze verklaart PRINGSHEIM, dat de omschakeling weer teruggaat, zoodat de tweede positieve reactie optreedt, die dan volkomen identiek is met de eerste. Ook dit hebben wij op geheel andere wijze verklaard; na 5 min. stijgt juist het effect en is grooter met hoe hooger intensiteit men belicht. Echter de figuur 6 van PRINGSHEIM, die zijn theorie schematisch weergeeft, lijkt toch in zeker opzicht op onze groeivertragingskromme. Zoo valt het deel, dat negatieve krommingen geeft, bij PRINGSHEIM geheel samen met het onze, ook hier is een dalend deel. Indien PRINGSHEIM de Phototropische Erregung ten slotte niet constant had laten worden door een Gegenreaktion, een hypothese, waarvoor geen grond bestaat, (v.g.l. p. 115 noot 2) had hij onze groeivertragingskromme volledig gekregen met een tweede stijgende deel. Echter zou dan de ordinaat geen fototropischen prikkelingstoestand, maar een groeivertraging (dus geen perceptieproces, maar

[1]) Ik geef hier slechts een voorbeeld.

een reactieproces) moeten voorstellen. Het tweede fundamenteele verschil is, dat de kromming bij PRINGSHEIM alleen $f(x)$ is, terwijl ze bij ons $f(x_v) - f(x_a)$ is, zoodat men twee verschillende krommen van een intensiteit 4 en 1 van elkaar moet aftrekken om de kromming te krijgen; hierdoor behoeft men tevens geen omschakeling meer aan te nemen.

PRINGSHEIM neemt dus aan, dat door een eenzijdige belichting evenzeer als door een alzijdige belichting de stemming veranderd wordt. Dit wordt ook door BREMEKAMP aangenomen; hij neemt lichtgevoelige deeltjes aan, die de groeisnelheid zouden bevorderen en door het licht vernietigd worden. Hoe meer deeltjes dus vernietigd worden, des te geringer wordt de groeisnelheid later; tevens wordt de plant ongevoeliger, hoe minder lichtgevoelige deeltjes de plant bezit. De bezwaren tegen deze theorie zijn in § 19 reeds uitvoerig besproken; er is echter een groote overeenkomst tusschen zijn figuren, die de gevoeligheid weergeven en onze fig. 11, die eveneens de gevoeligheid of $f'(x)$ weergeeft [1]). De krommen van BREMEKAMP zijn dus de eerste afgeleide van onze groeivertragingskromme; beide krommen dalen eerst, bij de hoogste intensiteiten 't sterkst, terwijl na 5 min. weer een stijging optreedt, totdat op ongeveer 20 min. de helling constant is geworden. Echter loopt onze $f'(x)$ kromme na 1400 M. K. S. onder de abscis, daar de gevoeligheid voor positieve krommingen hier negatief (of voor negatieve krommingen positief) is. Nu worden door BREMEKAMP nergens zuiver negatieve krommingen besproken, evenmin worden ze in de figuren 9—12 geteekend. Indien nu in fig. 11 de ordinaten het aantal lichtgevoelige deeltjes voorstelden, zou dit bij hooge intensiteiten tusschen 1400 M. K. S. en 5 min. negatief zijn, wat niet te begrijpen is. Wanneer men dus lichtgevoelige deeltjes zou willen aannemen, die door het licht vernietigd worden [2]), zou deze vernietiging een groeivertraging moeten veroorzaken; het aantal lichtgevoelige deeltjes zou dan tusschen 1400 M. K. S. en 5 min. moeten toenemen en daarna weer moeten verminderen enz. De verandering der gevoe-

---

1) Wanneer wij over $f'(x)$ spreken, bedoelen wij hiermee steeds $\frac{dy}{dt}$ (t = belichtingstijd).

2) De theorie der lichtgevoelige deeltjes van BREMEKAMP lijkt zeer veel op die van EWALD HERING voor 't oog; ook deze neemt aan, dat door het licht bepaalde deeltjes zouden vernietigd (gedissimileerd) worden, terwijl deze weer nieuw gevormd (geassimileerd) zouden worden bij het stofwisselingsproces.

ligheid is niet de primaire werking van het licht, doch evenals bij de tangentenboussole, slechts een indirect gevolg van den prikkel. Dat de krommen van BREMEKAMP werkelijk de eerste afgeleide van onze groeivertragingskromme voorstellen, blijkt ook daaruit, dat hij, om de grootte der kromming te vinden, het verschil van inhouden moet bepalen tusschen de krommen van twee intensiteiten, die zich verhouden als $m : 1$; dit verschil van inhouden bepalen in de $f'(x)$ kromme is precies hetzelfde als het verschil van ordinaten bepalen in de $f(x)$ kromme; als men eerst gedifferentieerd heeft, moet men terug integreeren om de functie zelf te vinden. Het is dus veel eenvoudiger de groeivertragingskromme zelf te beschouwen en niet de afgeleide kromme; de gevoeligheidskromme zelf heeft geen waarde, de groeivertragingskromme wel. Deze laatste geeft direct de grootte van het effect in verband met de grootte van den prikkel, de gevoeligheidskromme de verandering van het effect (d.i. fototropische kromming) bij een oneindig kleine aangroeiing van den prikkel (d. i. eenzijdige belichting); de gevoeligheidskromme heeft dan ook met reactieprocessen, niet direct met perceptieprocessen te maken. Ik kan mij dus ten deele wel vereenigen met den loop der krommen van BREMEKAMP, doch ik meen, dat hij hieraan geen juiste interpretatie gegeven heeft. De verschillen tusschen zijn en onze krommen hebben wij reeds besproken; wanneer we deze samenvatten, zijn het de volgende:

1°. $f'(x_a)$ is in het eerste begin geringer dan $f'(x_v)$, omdat het stijgende deel van de $f(x_a)$ kromme uit de $f(x_v)$ kromme is afgeleid door deze op $m \times$ zoo groote abscissen af te zetten (§ 19);

2°. de $f'(x_v)$ en de $f'(x_a)$kromme vallen tusschen 100 en 250 M. K. S. ongeveer samen, terwijl $f'(x_v)$ op 1400, $f'(x_a)$ op $m \times 1400$ M. K. S. negatief wordt, om na 5 min. beide weer positief te worden; dit geldt echter alleen voor intensiteiten, waarmee 1400 M. K. S. binnen 5 min. toegediend kan worden;

3°. loopt na 5 min. de $f'(x)$kromme van een hooger intensiteit boven die van een lager en

4°. vertoonen de krommen voor een lage intensiteit na 5 min. geen stijgend deel.

Wat dit laatste punt betreft, is de constructie van fig. 1 van BREMEKAMP mij niet geheel duidelijk; zoo daalt in fig. 1 bij 5.5 M. K. de gevoeligheid tot een belichting gedu-

rende 3 min.; daarna stijgt ze weer na een belichting gedurende 5 min., hoewel in tabel 24 van ARISZ, waarvan fig. 1 een grafische voorstelling is, hiervan niets te vinden is.

Veel meer kunnen we ons vereenigen met de uiteenzetting van ARISZ. Door diens zeer uitgebreide onderzoekingen was het stemmingsverschijnsel reeds ten deele opgelost, daar hij een verandering van gevoeligheid, die een verandering van het perceptievermogen vooronderstelt, verwerpt. Door de werking van het alzijdige licht ontstaat volgens hem een alzijdige krommingsneiging [1]), volgens de theorie van BLAAUW een alzijdige groeivertraging. Het is zeer jammer, dat ARISZ niet gedacht heeft aan de rol van den achterkant, die ook bij de eenzijdige belichting licht ontvangt en dus eveneens een krommingsneiging resp. groeivertraging moet vertoonen. De verklaring, die hij geeft van het gevoeliger worden voor de negatieve reactie, is dan ook in principe volkomen juist, de achterkant ontvangt een energie, die een groeivertraging geeft, welke dichter bij (minder ver over) het maximum ligt dan die van den voorkant; daardoor ontstaat een negatieve reactie, deze verschilt echter in geen enkel opzicht van die bij de eenzijdige belichting en is dus geen schijnbare (zie ook BLAAUW, Perzeption des Lichtes p. 144). Indien ARISZ dus ook bij de eenzijdige belichting den achterkant een rol had laten spelen, was het vraagstuk opgelost geweest. Een van de belangrijke stappen, die ARISZ in deze onderzoekingen gedaan heeft, is, dat hij zich losgemaakt heeft van de perceptieprocessen en de reactieprocessen in hun vollen omvang naar voren gebracht heeft.

Het heeft reeds veel te lang geduurd, dat men de perceptie- en reactieprocessen met elkaar verward heeft, waardoor het geheele fototropische vraagstuk buitengemeen gecompliceerd is gemaakt. Door de onderzoekingen van BLAAUW zelf is met klem de belangrijkheid der reactieprocessen op den voorgrond gesteld; men moet dus eerst zeer nauwkeurig den loop der groeivertragingskrommen leeren kennen, voor men zich gaat begeven in speculaties omtrent den aard der perceptie. Men moet eerst het effect van den prikkel bestudeeren, het gevolg, en daarna pas de

---

[1]) Dat deze alzijdige krommingsneiging in geen enkel opzicht verschilt van de alzijdige groeivertraging, is reeds in § 7 uiteengezet.

tusschengeschoven, inwendige, aanleiding (perceptie) tot dit gevolg gaan analyseeren. De gevoeligheid van de plant na voorbelichting heeft dan ook niet betrekking op de aangroeiing van den prikkelingstoestand, die door de perceptie ontstaan is, doch alleen op de aangroeiing van het effect bij een geringe aangroeiing van den prikkel; de gevoeligheid is dus tot de reactieprocessen teruggebracht. Men zal daarom beter doen de begrippen prikkelingstoestand en perceptie te laten vallen; ook bij een tangentenboussole kan men over perceptie en prikkelingstoestand spreken, wanneer men er een stroom doorheen zendt; de eerste is dan de verandering, de tweede de nieuwe (tijdelijke) toestand van het krachtveld. Men kan de fototropische verschijnselen volledig analyseeren zonder eenige veronderstelling te maken omtrent de veranderingen, die er tengevolge van de belichting in de plant plaats hebben. De resultaten, die BLAAUW dan ook bij zijn analyse der fototropie verkregen heeft, blijven even belangrijk, onverschillig van de juistheid van zijn fotochemische theorie.

---

§ 25. SAMENVATTING DER RESULTATEN.

Wij zijn uitgegaan van de theorie van BLAAUW, dat een eenzijdige belichting in geen enkel opzicht een andere werking heeft dan een alzijdige en alleen als een bijzonder geval hiervan te beschouwen is; ontstaat er door een alzijdige belichting een alzijdig gelijke fotogroeireactie, een eenzijdige belichting geeft een fotogroeireactie, die aan voor- en achterkant verschillend is. De kromming, die er hierna optreedt, is het gevolg van het verschil der effecten van beide reacties; dit effect uit zich bij Avena sativa in de eerste uren na de belichting in een groeideficit, dat wij met den naam groeivertraging bestempelden. De kromming is dus niet een functie van een lichtverschil aan voor- en achterkant, doch een verschil van functies, n.l. van de groeivertragingen aan voor- en achterkant. De kromme, die de groeivertraging als functie van de energie of van den tijd, gedurende welken met één bepaalde intensiteit belicht wordt, voorstelt, noemden we groeivertragingskromme; we beschouwden eerst de kromme, waar de ordinaten de groeivertraging, die in $1^1/_2$ uur na de belichting bereikt was ,voorstelden. Waar nu het

alzijdige licht een alzijdige groeivertraging in het leven zou roepen, lag het voor de hand, dat dit zich zou summeeren bij een eenzijdige nabelichting. Nu hebben verschillende onderzoekers gevonden, dat na een alzijdige voorbelichting de drempelwaarde stijgt; de eenvoudigste verklaring hiervoor is, dat de groeivertragingskromme geen rechte lijn is, doch een kromme lijn met afnemende helling; met een zelfde abscissenverschil gaat dus een geringer ordinatenverschil overeenkomen; hoe meer naar rechts op de abscis we ons tengevolge van de voorbelichting gaan bevinden, des te geringer is de helling en tevens de fototropische kromming. Daar het nu blijkt, dat, wanneer voor- en achterkant vooraf beide meer dan 1400 M. K. S. ontvangen, er na een eenzijdige nabelichting, die anders een sterke positieve kromming zou gegeven hebben, nu negatieve krommingen kunnen optreden, moet de groeivertragingskromme na 1400 M. K. S. gaan dalen. Door de alzijdige voorbelichting te laten wisselen en de eenzijdige nabelichting op te zoeken, die bij eenzelfde gering ordinatenverschil (kromming) behoort, kunnen we de helling van de groeivertragingskromme op verschillende plaatsen van de abscis onderzoeken; we bepalen dus telkens het differentiaalquotient. We namen verder aan, dat we bij de eenzijdige nabelichting ons mochten blijven voortbewegen op de tijdgroeivertragingskromme van dezelfde intensiteit, waarmee we voorbelicht hadden. Daar nu na 5 min. voorbelichten weer positieve krommingen optraden, moest de kromme na 5 min. weer gaan stijgen; daar de drempelwaarde van 5 tot 20 min. afneemt, moet de helling hier toenemen, daar ze na 20 min. constant wordt, moet de kromme hier een rechte lijn worden; de helling is echter geringer dan in het allereerste begin der kromme, de drempelwaarde blijft dus hooger.

Daar binnen 5 min. de productregel opgaat, kan men de kromming, die optreedt na eenzijdige belichting, al of niet voorafgegaan door een alzijdige voorbelichting, vinden uit de energiekromme. Daar de productregel na 5 min. echter niet meer opgaat, moeten we de kromming bij zuiver eenzijdige belichting hier vinden door het verschil der ordinaten van de tijdkrommen voor twee intensiteiten, die zich verhouden als de lichtsterkte aan voor- en achterkant (welke verhouding we m noemden en $= 4$ namen).

Op deze wijze konden we het verloop bepalen van de

energiekromme en de tijdkrommen voor verschillende intensiteiten. Elke kromme bezit op plm. 1400 M. K. S. (indien binnen 5 min. toegediend) een maximum, op 5 min. een minimum. Indien men twee tijdkrommen neemt, die zich verhouden als $m : 1$, vertoonen deze twee snijpunten n.l. op 5000 M. K. S. (indien binnen 5 min. toegediend) d.i. de drempelwaarde voor de negatieve kromming, en op 5 min. d.i. de tijddrempel voor de tweede positieve kromming; indien deze 5000 M. K. S. niet binnen 5 min. toegediend kunnen worden, bezitten de krommen geen enkel snijpunt, zoodat de eerste positieve kromming direct overgaat in de tweede positieve. Ook het bestaan van een buigpunt in het dalende deel konden we aantoonen.

Doordat de groeivertragingskromme een eerste stijgend, een dalend en een tweede stijgend deel vertoont, doorloopt de „stemming" bij toenemende eenzijdige belichting drie phasen, de reactie is eerst positief, dan negatief en tenslotte weer positief; de stemming is dus een uitdrukking van de helling (differentiaalquotient) van de groeivertragingskromme. Ook van de $f(i)$ kromme vermindert de helling, zoodat de fototropische kromming ook door hooger intensiteit wordt afgestompt.

De sterkte der kromming resp. het omgekeerde, de drempelwaarde na alzijdige voorbelichting kan men dus aflezen uit de helling van de groeivertragingskromme. Deze is dan ook een maat voor de gevoeligheid, die na de alzijdige voorbelichting is ontstaan.

Het begrip gevoeligheid hebben we nauwkeurig trachten te analyseeren aan een voorbeeld ontleend aan de natuurkunde n.l. een tangentenboussole. We vonden, dat we twee soorten van gevoeligheid konden onderscheiden, n.l. gevoeligheid voor absolute waarden en gevoeligheid voor verschillen. Het bleek nu, dat de gevoeligheid, die bij de plant tengevolge van de voorbelichting veranderde, die was voor verschillen; deze hangt af van de helling der effectkromme op de plaats, waar we ons, hetzij na alzijdige voorbelichting, hetzij bij zuiver eenzijdige belichting, bevinden. Deze gevoeligheid wordt door beide belichtingen veranderd, beide werken „stemmend". Het blijkt dus, dat de verandering van gevoeligheid samengaat met reactieprocessen, niet direct met perceptieprocessen; de gevoeligheid voor absolute waarden blijft constant.

De wet van WEBER kon eveneens verklaard worden door reactieprocessen; wij vonden, dat deze bij Avena opging voor een zone der groeivertragingskromme van ± 300—900 M. K. S. De wet van WEBER kan echter niet voor een groote energiezone opgaan, omdat anders de kromming bij eenzijdige belichting steeds even groot zou blijven, wat niet het geval is; men mag deze wet dus niet generaliseeren en hier een psychische wet in zien, die speciaal bij prikkelprocessen op zou gaan.

De helling van de groeivertragingskromme resp. de gevoeligheid mogen we niet identificeeren met de groeisnelheid, daar de perceptie en reactie niet synchroon zijn; daardoor is de tijd van belichting een andere dan de tijd, waarin de verandering van groeisnelheid plaats heeft. Dit laatste gebeurt pas na de belichting en bepaalt het verloop van de kromming. Ook dit verloop konden we analyseeren met behulp van de fotogroeireactie; wij konden 3 factoren aan de groeivertragingsperiode onderscheiden: 1°. de grootte van de groeivertraging na bepaalden tijd, 2°. de diepte van de minimum-groeisnelheid, 3°. den duur van de groeivertragingsperiode. Daar deze parallel moeten wisselen met toenemende energie of belichtingstijd, konden we het optreden van positieve, positieve gevolgd door negatieve en zuiver negatieve krommingen verklaren.

De autotropie, die de kromming doet teruggaan, verklaarden we als een gevolg van de verduistering, die het groeivertragingsproces, dat tengevolge van de belichting is opgetreden, reversibel maakt.

Evenals de fototropische kromming het eerst aan den top optreedt, moet ook de fotogroeireactie het eerst hier optreden; er heeft dus een prikkelgeleiding van de fotogroeireactie basaalwaaarts plaats. Dit was reeds door FITTING bij Panicum en Avena beschreven. We namen verder aan, dat de groeivertragingsduur van elke zone even lang was, zoodat in de zone, die het eerst met de reactie begonnen is, het groeivertragingsproces het eerst reversibel gemaakt wordt en de kromming het eerst teruggaat.

Ook de maximale kromming konden we voldoende verklaren. Uit de maximale kromming bij verschillende energie construeerden wij nogmaals de groeivertragingskromme, waarbij het verloop voldoende overeenstemde met hetgeen uit de andere tabellen van ARISZ gevonden werd. Dit ver-

loop was zóó, dat het van 0—100 M. K. S. ongeveer rechtlijnig, zeker niet logarithmisch, was, van 300—900 M. K. S. was het wel logarithmisch, terwijl het maximum op ongeveer 1600 M. K. S. lag.

We konden verder bewijzen, dat de plant zich na een alzijdige voorbelichting niet op een nieuw evenwicht instelt, dat verbroken moet worden door een nieuwe belichting; dit is evenmin het geval bij belichtingen gedurende langer dan 20 min., waarbij de plant zich „adapteert" aan de lichtsterkte, waarmee belicht is; deze schijnbare adaptatie is het gevolg van het feit, dat na 20 min. de groeivertragingskromme rechtlijnig gaat loopen.

Ook voor het verschijnsel van het uitklinken konden wij een verklaring vinden; deze bestond daarin, dat door de verduisteringsperiode het proces, dat aanleiding geeft tot de groeivertraging, ten deele reversibel gemaakt wordt. We konden zoodoende een nauw verband leggen tusschen de autotropie en het uitklinken.

Ook bij andere tropismen zal men vermoedelijk de stemmingsverschijnselen door het feit, dat de effectkromme niet rechtlijnig verloopt, kunnen verklaren.

De fototropie blijft echter haar waarde naast de fotogroeireactie behouden en wel daarom, omdat door de kromming de reacties der afzonderlijke zones van de plant na elkaar tot uiting komen, terwijl we als fotogroeireactie deze verschillende reacties, ten deele gesuperponeerd, dus de reactie van de geheele plant, waarnemen; de prikkelgeleiding wordt door de kromming uiteengelegd. De methode van summatie van al- (beter 2-)zijdige voorbelichting en eenzijdige nabelichting is principieel van groote waarde; hierdoor is men in staat met behulp van onze methode van hellingonderzoek het verloop van de effectkromme na te gaan. De resultaten, hiermee verkregen, kan men verifieeren door de effectkromme te construeeren uit de getallen der fotogroeireactie.

Wij hebben nergens eenige veronderstelling gemaakt omtrent den aard der perceptie; deze is dan ook niet noodig voor de verklaring der fototropische stemmingsverschijnselen.

9·5979

AANHANGSEL I.

Tabellen van ARISZ.

Verklaring der teekens.

++ alle planten sterk positief gekromd.
+ alle planten duidelijk positief gekromd.
+? enkele planten zwak positief gekromd.
0 alle planten niet gekromd.
? sommige planten van eenzelfde proef krommen zich zwak positief, maar steeds zijn er enkele, die zich negatief krommen.
—? enkele planten zwak negatief gekromd.
Twee verschillende teekens in één vakje b.v. ± beteekent, dat de reactie na 1 uur volgens het bovenste teeken is, na 2 uur volgens het onderste.

TABEL 23.

Niet voorbelicht.

Niet voorbelicht.	Energie van de eenzijdige nabelichting in M.K.S.								
	22	44	60	120	500	1000	4500	13500	27000
	+	++	++	++	++	++	±	—	—

TABEL 24.

Intensiteit van de *alzijdige voorbelichting* **5.5 M. K.**

Duur van de alzijdige voorbelichting	Energie van de eenzijdige nabelichting in M. K. S.								
	4×5.5 22	8×5.5 44	5×12 60	10×12 120	5×100 500	10×100 1000	10×450 4500	30×450 13500	60×450 27000
10 sec.	+	++	++	++	++	++	±	—	—
100 sec.		0	+?	+	++	++	±	—	—
3 min.			+?	+	++	++	±	—	—
5 min.		0	0	+	++	++	+	—?	—?
20 min.				+	++	++	+	+ 0	+? 0
1 uur			0	+	++	++	++	+	0

TABEL 25.

Intensiteit van de *alzijdige voorbelichting* **12.1 M. K.**

Duur van de alzijdige voorbelichting	Energie van de eenzijdige nabelichting in M. K. S.								
	22	44	60	120	500	1000	4500	13500	27000
10 sec.	+	+	++	++	++	++	±	±?	—
36 sec.	0	+?	+	+	++	++	—	±?	—
100 sec.	0	0	0	+?	++	++	±?	—	—
3 min.			0	?	?	±	±?	—?	—?
5 min.			0	0	0	+	$\frac{+}{-?}$	±?	—?
20 min.				0	+	++	++	++	++
1 uur				+?	++	++	++	++	++

TABEL 26.

Intensiteit van de *alzijdige voorbelichting* **25 M.K.**

Duur van de alzijdige voorbelichting	Energie van de eenzijdige nabelichting in M. K. S.								
	22	44	60	120	500	1000	4500	13500	27000
10 sec.	0	+?		+	+	+	±	—	—
36 sec.				0	+?	+?	—	—	—
100 sec.				0	?	?	—?	—?	—
3 min.				0	0	0	—?	—	—
5 min.					0	0	+?	+	—
20 min.					+	++	++	++	++
1 uur				0	+	++	++	++	++

TABEL 27.

Intensiteit van de *alzijdige voorbelichting* **100 M. K.**

Duur van de alzijdige voorbelichting	Energie van de eenzijdige nabelichting in M. K. S.								
	22	44	60	120	500	1000	4500	13500	27000
10 sec.	0	0	0	+?	+	+	—	—	—
36 sec.			0	0	0	0	—	—	—
100 sec.			0	0	0	0	—?	—?	—?
5 min.				0	0	0	0	+?	++
20 min.						0	+	+	++
1 uur						+	++	++	++

AANHANGSEL II.

TABEL ontleend aan protocol III en fig. 6 van CLARK.
Intensiteit der *voor- en nabelichting* 16 M. K.

Alzijdige voorbelichting		Eenzijdige nabelichting				
Duur	Energie in M. K. S.	30 sec. 480	1 min. 960	3 min. 2880	5 min. 4800	10 min. 9600
0	0	+	+	—	—	—
35 sec.	560	+	±	—	—	—
70 sec.	1120	—?	—	—	—	—
105 sec.	1680	—?	—	—?	— of ±	— of ±
3 min.	2880	—	—?	— of ±	—? of +	+
5 min.	4800	0	0	+	+	+
10 min.	9600	0	0	+	+	+
15 min.	14400	+ of 0	+	+	+	+
20 min.	19200	+	+	+	+	+

De teekens + en — beteekenen, dat meer dan 30 % van de planten positief of negatief reageerden.

Het teeken —? beteekent, dat minder dan 30 % van de planten negatief reageerden.

Indien twee teekens na elkaar zijn opgegeven, is het eerste aan protocol III, het tweede aan fig. 6 van CLARK ontleend.

INHOUD.

Blz.

§ 1. Inleiding 1

HOOFDSTUK I.

De fotogroeireactie.

§ 2. De fotogroeireacties bij Phycomyces, Helianthus en Sinapis 8

§ 3. De fotogroeireactie bij Avena 11

HOOFDSTUK II.

De fotogroeireactie en de kromming in verband met de lichtverdeeling.

§ 4. De groeivertraging in verband met de lichtverdeeling 22

§ 5. De kromming in verband met de groeivertraging 27

HOOFDSTUK III.

De fototropische kromming.

§ 6. Beteekenis der drempelwaarde voor de eerste positieve kromming 29

§ 7. Het „ongevoeliger" worden voor de positieve reactie 32

§ 8. Nauwkeuriger analyse van het eerste deel der groeivertragingskromme 38

§ 9. Beteekenis der drempelwaarde voor de negatieve reactie 48

§ 10. Het gevoeliger worden voor de negatieve reactie 50

§ 11. De groeivertraging als functie van den belichtingstijd 57

§ 12. Alzijdige voorbelichtingen gedurende 5 min. en langer 59

§ 13. Eenzijdige belichtingen gedurende 5 min. en langer 63

§ 14. Het „Indifferentie-stadium" 69

Blz.

§ 15. De constructie der groeivertragingskrommen . 70
§ 16. Vergelijking van de geconstrueerde groeivertragingskrommen met de gegevens van de fotogroeireactie 83

HOOFDSTUK IV.

De fototropische kromming na $1^1/_2$ uur na het begin der belichting.

§ 17. Het verloop van de kromming op den klinostaat 85
§ 18. De kromming tegengewerkt door de zwaartekracht 100

HOOFDSTUK V.

Algemeene beschouwingen.

§ 19. Beteekenis der fototropische gevoeligheid . . . 108
§ 20. Stemmingsverschijnselen bij andere tropismen . 126
§ 21. Compliceerende factoren 127
1. Invloed der volgorde van opeenvolgende belichtingen 127
2. Het uitklinken 130
§ 22. De wet van WEBER 133
§ 23. Analyse van het verloop der groeivertragingskromme 137
§ 24. Het fototropische stemmingsbegrip in de literatuur 140
§ 25. Samenvatting 147

STELLINGEN.

I.

De reactie op een bepaalde plaats der peripherie van een geprikkeld organisme is afhankelijk van de som der prikkels, die deze plaats bij de alzijdige en eenzijdige prikkeling ontvangen heeft. Deze stelling gaat ook door, indien de alzijdige en eenzijdige prikkels ongelijknamig zijn (b.v. licht en zwaartekracht).

II.

Indien de kromme, die het functioneele verband tusschen een alzijdigen prikkel en de reactie, hierdoor teweeggebracht, weergeeft, geen rechte lijn is, zal de tropistische gevoeligheid (stemming) voor den eenzijdigen prikkel afhangen van de plaats der abscis, waar deze toegediend wordt.

III.

Indien de gevoeligheid voor de eenzijdige prikkeling met een tropisticum B onafhankelijk is van de voorafgaande of gelijktijdige prikkeling met een tropisticum A, behoeft dit niet zijn oorzaak hierin te hebben, dat beide tropistica op een verschillende perceptiebasis inwerken.

IV.

FITTING heeft in zijn plasmolytische studies het principe van de theorie van TRÖNDLE over den invloed van het licht op de permeabiliteit niet aangetast.

V.

ROSA STOPPEL heeft waarschijnlijk gemaakt, dat de oorzaak der zoog. autonome periodiciteit der slaapbewegingen

bij planten gelegen is in een periodiciteit van electrische invloeden in de atmosfeer.

VI.

Bij de verklaring van het watertransport bij planten moet men meer rekening houden met de colloïdale structuur van den celwand, dan men tot nogtoe deed.

VII.

Om den productregel bij de geotropie te verklaren, is het niet noodig aan te nemen, dat de zwaartekracht mechanischen arbeid verricht.

VIII.

De stemmingsverschijnselen bij het menschelijk oog en de fototropische stemmingsverschijnselen bij lagere dieren zijn op gelijke wijze te verklaren als die der planten.

IX.

Het is waarschijnlijk, dat er geen principieel verschil bestaat tusschen den elastischen tonus (Dauerverkurzung) en den tetanus (Dauercontraction).

X.

De serumdiagnostiek bij planten is van groote waarde voor verwantschapsbepalingen.

XI.

Het is onjuist in de erfelijkheidsleer een andere eenheid aan te nemen dan in de systematiek.

XII.

De rijzing van den zeespiegel, veroorzaakt door het afsmelten van het landijs in postglacialen tijd, duurt nog voort en is een der voornaamste oorzaken van den achteruitgang van onze kust in historischen tijd.

XIII.

De meening van VAN BAREN, dat de roode en de grauwe keileem als vormingen van twee verschillende ijstijden te beschouwen zijn, is onjuist.

XIV.

De vergelijkende physiologie der dieren is voor den botanicus van veel belang, omdat de begrippen in de prikkelphysiologie der planten ontleend moeten worden aan die der lagere dieren en niet aan die van den mensch.