Utrecht University Library
Partner in Science
Universiteit Utrecht

De door het licht geregelde autonome bewegingen der Canavalia-bladeren

https://hdl.handle.net/1874/291328

Inaug. 1928, 1928.

DE DOOR HET LICHT GEREGELDE AUTONOME BEWEGINGEN DER CANAVALIA-BLADEREN

A. KLEINHOONTE

BIBLIOTHEEK
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT

N 192 1928
1

DE DOOR HET LICHT GEREGELDE AUTONOME BEWEGINGEN DER CANAVALIA-BLADEREN

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK UTRECHT
3969 3894

Diss. Utrecht 1928

DE DOOR HET LICHT GEREGELDE AUTONOME BEWEGINGEN DER CANAVALIA-BLADEREN

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT, OP GEZAG VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS DR. B. J. H. OVINK, HOOG-LEERAAR IN DE FACULTEIT DER LETTEREN EN WIJSBEGEERTE, VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAT DER UNIVERSITEIT TE VERDEDIGEN TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE, OP MAANDAG 2 JULI 1928, DES NAMIDDAGS TE 4 UUR

DOOR

ANTHONIA KLEINHOONTE

GEBOREN TE ARNHEM

DELFT — W. D. MEINEMA — UITGEVER — 1928

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

„Je suis loin cependant de regarder ces expériences comme épuisées, et je continue à m'en occuper."

A. P. DE CANDOLLE. 1806.

Aan mijn Ouders

Bij de voltooiing van dit proefschrift wil ik gaarne gebruik maken van de gelegenheid allen, die in den loop der jaren tot mijn vorming als bioloog hun aandeel bij droegen, mijn hartelijken dank te brengen.

In de eerste plaats geldt die dank natuurlijk U, Hoogleeraren in de Faculteit der Wis- en Natuurkunde, die door Uwe Colleges en praktica mij den weg zoo zeer vereffend hebt en het mij mogelijk hebt gemaakt de universitaire examens af te leggen.

Doch ook hen, die in mijn jeugd mij leidden, wil ik hier niet vergeten, daar er onder hen zijn, wier invloed op mijn later leven grooter is geweest, dan zij zelf misschien vermoeden.

Hooggeleerde PULLE, steeds heb ik het zeer op prijs gesteld, dat Gij mij eerst een plaats als assistent en daarna als conservator aanboodt, om U behulpzaam te zijn bij de bewerking der Surinaamsche flora. Daardoor hebt Gij mij de gelegenheid gegeven, kennis te maken met den grooten vormenrijkdom der plantenwereld en van Uw kennis daarvan te profiteeren op een wijze, zooals slechts enkelen gegeven is. Indien Gij mij deze taak niet opgedragen hadt, zou mijn verblijf aan de Universiteit stellig niet van zoo langen duur geweest zijn, en ware een blijvende wetenschappelijke werkkring voor mij waarschijnlijk uitgesloten geweest.

Hooggeleerde VAN ITERSON, ook U wil ik op deze plaats dank zeggen voor de gelegenheid die Gij mij naast mijn werkzaamheden in Uw laboratorium liet, dit onderzoek te doen. Eenige jaren lang heb ik daarvoor beslag gelegd op de experimenteerkamer en geprofiteerd van de uitstekende inrichting van Uw laboratorium. Ook voor de belangstelling, die Gij mij in die jaren daarbij betoonde, betuig ik U bij dezen mijn dank.

Hooggeleerde WENT, Hooggeachte Promotor, dat Gij mijn promotor hebt willen zijn, ondanks het feit, dat ik dit onderzoek niet onder Uw leiding heb uitgevoerd, beschouw ik als een bewijs van vertrouwen, waarvoor ik U niet erkentelijk genoeg kan zijn. Voor het vele, dat ik van U mocht leeren in de jaren, die ik in Utrecht doorbracht, zeg ik U bij dezen hartelijk dank.

Allen in het Laboratorium voor Technische Botanie en in den Cultuurtuin voor Technische Gewassen, die mij op eenige wijze behulpzaam waren bij het nemen der proeven en vooral hen, die mij mijn werkzaamheden in de laatste maanden verlichtten, breng ik bij dezen mijn dank voor hun hulp.

INHOUD.

INLEIDING 11

HOOFDSTUK I. Eigen onderzoek 29

§ 1. Omstandigheden, waaronder het dagelijksch bewegingsrhythme ongewijzigd wordt voortgezet 29

a. *Bij normale afwisseling van dag en nacht.*

b. *Voortzetting van het dagelijksch rhythme indien geen lichtwisseling om de 12 uur gegeven wordt.*

§ 2. Lichtwisselingen, waarbij synchrone bewegingen worden uitgevoerd 41

a. *Indien getracht wordt door geleidelijke verplaatsing der duisternisperiode den nachttop te verplaatsen.*

b. *Indien licht- en duisternisperioden gegeven worden, die langer of korter dan 12 uren duren, doch steeds langer dan 6 uren.*

§ 3. Over den grooten invloed, van zeer korte periodieke belichtingen 58

§ 4. Proeven, waaruit blijkt, dat er geen uitwendige kracht is, die een omgekeerde periode in constant licht in een normale doet overgaan 69

§ 5. Over den invloed, dien een abnormale belichtingswijze op het periodiek bewegen der *Canavalia*-bladeren heeft 76

§ 6. Over den autonomen aard van de periodieke bewegingen der *Canavalia*-bladeren 90

HOOFDSTUK II. Oudere onderzoekingen . . 93

§ 1. Vergelijking van de in de vorige paragrafen besproken proefnemingen met die van oudere onderzoekers . . 93

§ 2. Is uit de door oudere onderzoekers beschreven proeven de werking van een onbekenden factor aan te toonen? 110

HOOFDSTUK III. Onderzoekingen door voorstanders van factor x 121

HOOFDSTUK IV. Algemeene beschouwingen 132

SAMENVATTING DER VOORNAAMSTE RESULTATEN 137

STELLINGEN 141

INLEIDING.

In het begin van het jaar 1926 publiceerde BROUWER, in den vorm van een proefschrift, met den titel „De periodieke bewegingen van de primaire bladeren van *Canavalia ensiformis*" de resultaten van een serie proefnemingen, die hij in de jaren 1924 en 1925 in het laboratorium voor Technische Botanie te Delft genomen had.

Daar er echter, ondanks de door hem bereikte resultaten, nog veel onopgehelderd gebleven was, verzocht hij mij, de proefnemingen verder voort te zetten, omdat hem zelf de tijd daartoe ontbrak.

De resultaten dezer proeven vindt men in het eerste hoofdstuk dezer verhandeling samengevat. Daar BROUWER in zijn proefschrift een uitvoerig résumé gaf van de, tot dien datum, verschenen literatuur over de nyctinastische verschijnselen, komt het mij onnoodig voor, deze hier weer te bespreken. Ik zal mij in deze inleiding dus beperken tot een korte bespreking van enkele, reeds vóór het verschijnen van BROUWER's dissertatie, gepubliceerde verhandelingen, die op dit onderwerp betrekking hebben, en een uitvoeriger bespreking van de door BROUWER en eenige latere onderzoekers verkregen resultaten.

Zooals algemeen bekend mag worden geacht, was PFEFFER, die meer en uitvoeriger dan iemand anders het wezen der nyctinastische verschijnselen onderzocht heeft, er ten slotte toe gekomen, evenals SACHS reeds voor hem deed, de periodieke bewegingen der bladeren als van autonomen aard te beschouwen. Aan den invloed van het licht op deze bewegingen kende hij echter een zóó groote beteekenis toe, dat de meening, die SACHS reeds in 1863 uitsprak, dat de afwisselende belichting deze bewegingen in een bepaalde regelmaat doet verloopen, ten volle bevestigd werd.

Een zeer belangrijk bewijs voor den autonomen aard dezer bewegingen was dan ook door ROSE STOPPEL aangevoerd, toen zij in 1912 aantoonde, dat planten, die geheel of bijna geheel in constante duisternis waren opgegroeid, eveneens periodieke bewegingen met een ongeveer dagelijksch rhythme uitvoerden.

Ofschoon het, na de publicatie van PFEFFER[1]) in 1915 scheen, dat er aan den autonomen aard van de nyctinastische bewegingen der bladeren niet meer te twijfelen viel, is er in de daaropvolgende jaren toch weer twijfel gerezen aan het inderdaad autonome karakter dezer bewegingen.

Het waren de latere onderzoekingen van ROSE STOPPEL[2]) in de jaren 1916, 1919, 1920 en 1926, die wezen op den mogelijk toch zuiver aitiogenen aard van het verschijnsel.

Zooals men in het boven aangehaalde résumé van BROUWER, dat bijna al deze literatuur weergeeft, kan lezen, achtte ROSE STOPPEL het waarschijnlijk, dat in verband met de wisseling van dag en nacht, veranderingen optreden in het electrisch geleidingsvermogen van de atmosfeer, die zich ook in de donkere kamer doen gelden, zoodat de planten daar op een uur, overeenkomend met het minimum in het geleidingsvermogen der lucht, nachtstanden innemen.

Zelfs publiceerde zij positieve resultaten, die zij verkreeg, indien zij kunstmatig het ionisatiegehalte der lucht wijzigde, of de planten geïsoleerd opstelde.

Hoewel SCHWEIDLER en SPERLICH[3]) wel konden aantoonen, dat ook in gesloten ruimten het geleidingsvermogen der atmosfeer periodieke veranderingen ondergaat, waarvan de minima in den vroegen ochtend vallen, konden zij niet alleen geen invloed aantoonen van veranderingen, kunstmatig aangebracht in het geleidingsvermogen van de atmosfeer, doch zij konden ook niet aantoonen, dat de nachttoppen der geëtioleerde kiemplanten van *Phaseolus* steeds in den vroegen ochtend gevormd worden.

---

[1]) PFEFFER, W., Beiträge zur Kenntnis der Entstehung der Schlafbewegungen. Abh. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss., Band 34, 1915.

[2]) STOPPEL, ROSE, Die Abhängigkeit der Schlafbewegungen von *Phaseolus multiflorus* von Auszenbedingungen. Z. f. Bot., 1916. Idem: Leitfähigkeit und Ionengehalt der Atmosphäre im geschlossenen Raum. Nachr. v. d. K. Gesellsch. d. Wissensch. zu Göttingen, 1919. Idem: Die Pflanze in ihrer Beziehung zur atmosphärischen Elektrizität. Z. f. Bot. 1920, 12, p. 529. Idem: Die Schlafbewegungen der Blätter von *Phaseolus multiflorus* in Island zur Zeit der Mitternachtsonne. Planta, 1926, Bd. 2, p. 342. Idem: Die Beziehung tagesperiodischer Erscheinungen beim Tier und bei der Pflanze u. s. w. Ibidem, p. 356.

[3]) SCHWEIDLER, E. und SPERLICH, A., Die Bewegung der Primärblätter bei etiolierten Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus*. Z. f. Bot. 1922, Bd. 14, p. 577.

Zeer kort na het verschijnen der mededeeling van SCHWEIDLER en SPERLICH zag in 1923 een mededeeling van HANS CREMER [1]) het licht. De resultaten van CREMER zijn ten deele in overeenstemming met die van SCHWEIDLER en SPERLICH, ten deele met die van ROSE STOPPEL. CREMER kan n.l. niet vaststellen, dat isolatie der planten invloed heeft op de periodieke bewegingen, ook vindt hij, evenals SCHWEIDLER en SPERLICH, dat er geen directe samenhang bestaat tusschen de bewegingen der bladeren en de kromme van het geleidingsvermogen der lucht. In zooverre kloppen zijn resultaten met die van SCHWEIDLER en SPERLICH, zoodat nu wel zeker geworden is, dat het electrisch geleidingsvermogen van de lucht niet als verwekker van het periodiek bewegingsvermogen van de primaire bladeren in aanmerking kan komen.

Doch hiermee is met de mogelijkheid van een zuiver aitiogeen karakter der bewegingen nog niet afgedaan, want CREMER, die evenals ROSE STOPPEL tot de conclusie komt, dat de nachttoppen bij voorkeur in den vroegen ochtend gevormd worden (al constateert hij ook meer afwijkingen dan ROSE STOPPEL), heeft een geheel nieuw argument voor den aitiogenen aard der bewegingen aangevoerd.

CREMER heeft n.l. proeven genomen in een diepe schacht van een zoutmijn, en constateerde, dat geëtioleerde planten, die daarheen werden gebracht, al spoedig bewegingloos werden, terwijl in de schacht opgekweekte planten, daar niet schreven, doch wel daartoe overgingen, als ze in een donkere kamer bovengronds werden opgesteld. Bovendien constateerde hij, dat groene planten, die boven den grond in constant licht bewegingen uitvoerden, die bewegingen al zeer spoedig staakten, als ze in de mijnschacht eveneens aan constant licht werden blootgesteld; deze planten maakten echter ook geen bewegingen meer, als ze daarna weer boven den grond in constant licht kwamen. De resultaten dezer proeven brengen CREMER tot de conclusie, dat er dus wel degelijk aan de oppervlakte der aarde een factor aanwezig moet zijn, die de verwekker der periodieke bewegingen is, al komt het electrisch geleidingsvermogen van de lucht daar dan ook niet meer voor in aanmerking.

Op grond van de proeven in de mijnschacht moet hij er wel

[1]) CREMER, H., Untersuchungen über die periodischen Bewegungen der Laubblätter. Z. f. Bot. 1923, Bd. 15, p. 593—656.

toe overgaan aan te nemen, dat deze factor óf in de mijnschacht geheel ontbreekt, óf dat deze daar geen periodieke veranderingen ondergaat. Voorloopig laat hij zich over den aard van dezen factor in het geheel niet uit.

In 1926 verschijnt nu de dissertatie van BROUWER[1]), die in tegenstelling met de meeste vroegere onderzoekers, die uitsluitend of grootendeels met *Phaseolus* werkten, op raad van Prof. Dr. G. VAN ITERSON Jr. *Canavalia ensiformis* D.C. als proefobject gekozen heeft.

Deze keuze is een zeer gelukkige gebleken. De planten zijn zeer krachtig, vormen groote primaire bladeren, wanneer de eindspruit regelmatig verwijderd wordt, en voeren krachtige bewegingen uit. Een zeer groot voordeel is, dat men weken lang met deze plant in constante duisternis kan experimenteeren, voordat de plant hiervan een merkbaren schadelijken invloed ondervindt.

Ook voor proeven in constant licht is de plant zeer geschikt, daar ook zonder omhulling der gewrichten met zwarte watten, de periodieke bewegingen dagen lang worden voortgezet, zonder dat er van stijfheid sprake is. Het opkweeken van planten in constante duisternis gelukte BROUWER niet, wel mocht het hem gelukken ze in constant licht groot te brengen.

De voornaamste resultaten zijn nu wel deze, dat hij in de eerste plaats duidelijk aantoont, dat het gewricht alleen voldoende is, voor het tot stand komen der bewegingen. Tot dit besluit komt hij, als hij ziet, dat bladeren, waarvan de geheele schijf tot op de middennerf is weggesneden, volkomen regelmatig schrijven, en ook een omgekeerde periode kunnen aannemen.

Bovendien toont hij aan, dat de worteldruk niet in aanmerking komt als oorzaak voor de periodieke bewegingen, daar afgesneden bladeren even goed schrijven, als het intacte blad aan de plant; dit was trouwens al lang aan ROSE STOPPEL bekend, die op grond daarvan in 1916 bij klinostaatproeven gebruik maakte van afgesneden bladeren.

De belangrijkste resultaten zijn echter wel die, waardoor ook hij tot de conclusie komt, dat er een uitwendige oorzaak moet zijn, voor het met dagelijksch rhythme bewegen der bladeren.

Hij vindt n.l. dat planten, die dagen lang in een lichtwisseling, die om de 24 uren plaats had, stonden, een zeer abnormale periode

[1]) BROUWER, G., De periodieke bewegingen van de primaire bladeren bij *Canavalia ensiformis*. Amsterdam 1926.

schreven, waarvan de dagstand steeds in de duisternisperiode viel, terwijl de nachtstand in het licht 24 uren lang werd volgehouden; daarna nemen deze planten in constant licht niet alleen direct weer 'n dagelijksche periode aan, doch daarbij worden de nachttoppen ook onmiddellijk weer om middernacht gevormd.

Ook als hij planten eenige dagen lang een omgekeerde periode heeft laten schrijven, ziet hij, dat daarna in constant licht binnen 24 uren de dag- en nachtstanden weer samenvallen met den natuurlijken dag en nacht.

Ook in constante duisternis ziet hij een terugkeer naar de „normale" periode optreden, doch in het donker duurt dat 3 à 4 dagen, soms zelfs nog wat langer.

Op grond van deze proeven besluit hij, dat de uitwendige factor, waarvan de aard ook hem geheel onbekend is, vooral in het constante licht zijn invloed sterk doet gelden; hij neemt aan, dat het licht de gevoeligheid van de plant voor dezen factor zeer sterk verhoogt, en acht het daardoor eveneens verklaarbaar, dat het zoo gemakkelijk is, in 24 uren het normale rhythme in een abnormaal over te doen gaan, want, hoewel de factor, dien hij voorloopig slechts met den naam *x* aanduidt, gedurende den nacht in minimum is, maakt de verhoogde gevoeligheid van het gewricht, door de belichting in den nacht, dat de uitslagen even groot worden, als bij een normale belichtingswijze het geval zou zijn geweest.

Ook aan de planten, die geheel opgekweekt zijn in constant licht, meent hij den invloed van dezen uitwendigen factor te kunnen aantoonen, daar deze planten, al is het dan ook niet elken dag, toch herhaaldelijk diepe nachttoppen om middernacht vormen.

Brouwer komt dus, (hoewel hij tevens constateert, dat de invloed van het licht op het periodiek bewegen der bladeren zeer groot is), evenals Rose Stoppel en Hans Cremer tot het besluit, dat de periodieke bewegingen van aitiogenen aard zijn.

Kort na deze publicatie van Brouwer ziet de laatste mededeeling van Rose Stoppel op dit gebied het licht.[1])

Deze publicatie geeft de resultaten weer van proeven, genomen

[1]) Stoppel, Rose, Die Schlafbewegungen der Blätter von *Phaseolus multiflorus* in Island zur Zeit der Mitternachtsonne. Planta 1926. Bd. 2, p 342.

in Akureyri, een klein plaatsje op ongeveer 65° 40' N. B. op IJsland, ten tijde van de middernachtszon.

Zij ziet, dat planten voor een venster op het westen opgekweekt, (die dus nooit de wisseling van dag en nacht gekend hebben), daar normale periodieke bewegingen uitvoeren met vorming van nachttoppen in den zeer vroegen ochtend; er is geen sprake van, dat de planten, waarvan de gewrichten niet door zwarte watten omgeven zijn, stijf worden, zoodat zij besluit, dat constant natuurlijk licht een geheel anderen invloed heeft dan kunstmatig constant licht. Voorts kweekt zij ook hier planten in constante duisternis op, en vindt, dat ook deze nachttoppen vormen in den vroegen morgen. Brengt zij deze planten echter naar kelderruimten, waar eveneens constante duisternis heerscht, dan ziet zij, dat in een kelder, die voor het grootste deel onder den beganen grond ligt (daar de straat, waarin het gebouw staat, is opgehoogd), de normale periode uitblijft, terwijl de plant regelmatig 3 kleine schommelingen per etmaal maakt; in een anderen kelder, die niet beneden de aardoppervlakte ligt, ziet zij deze snelle bewegingen nooit optreden; de planten verloren hun periodiek bewegingsvermogen geheel, of maakten slechts geringe uitslagen in een dagelijksch rhythme. Hoewel de temperatuur in deze kelders slechts 7—9° bedroeg, meent zij, dat het abnormaal gedrag der planten in de kelders niet aan de lage temperatuur geweten moet worden, daar de planten in een donkere kamer boven in het gebouw, waar zij de meeste harer proeven nam, ook bij 10° nog volkomen regelmatige bewegingen uitvoerden.

De planten voerden in den kelder wel normale bewegingen uit, wanneer zij 3 malen daags een wollen doek, dien zij te voren gedurende een uur aan direct zonnelicht had blootgesteld, in den kelder uithing. Door deze proeven wordt Rose Stoppel versterkt in de meening, dat een uitwendige prikkel in eerste instantie de oorzaak is van het periodiek bewegen der bladeren. Hoewel zij het niet met ronde woorden zegt, schijnt men er uit af te moeten leiden, dat de uitwendige factor alleen werkzaam is, of tenminste alleen dan een dagelijksche periode veroorzaakt, wanneer de planten zich boven het aardoppervlak bevinden, daar ze alleen bij planten, die zich boven den grond in een kelderruimte bevinden, een dagelijksche periode constateert. P. 354 zegt zij: „Der unbekannte Faktor musz elektrischer Natur sein. (Hiervoor worden echter geen gronden aangevoerd!). Weitere Untersuchungen werden zu

entscheiden haben, ob er nur auszerhalb der Erdoberfläche seine Kraft entfaltet, wie CREMER annimmt, oder ob er nur im Inneren der Erde von konstanter Grösze ist, während er in der freien Atmosphäre tagesperiodischen Schwankungen unterliegt."

De proeven in de kelders zouden dus zoowel kunnen pleiten voor een onder het aardoppervlak wel aanwezigen, doch constanten uitwendigen factor, als voor het geheel ontbreken daarvan, zoo gauw als men zich onder het aardoppervlak bevindt.

Op deze, zoowel als op de verder te behandelen publicaties, kom ik in hoofdstuk III uitvoeriger terug.

In de tweede, eveneens in 1926 in Planta gepubliceerde verhandeling, deelt ROSE STOPPEL [1]) weinig nieuwe resultaten mede.

Zij heeft het geleidingsvermogen der atmosfeer ten tijde der middernachtszon geregistreerd, en vindt, dat ook in Akureyri, de maxima liggen tusschen 2 en 8 uur in den vroegen morgen, zoodat daaruit duidelijk blijkt, dat het niet de lichtwerking van de zon is, die verantwoordelijk is voor de intensiteitsverschillen, doch dat deze waarschijnlijk wel met den stand der zon verband houden. Daar op sommige dagen echter in het geheel geen, of slechts een zeer zwak maximum bereikt wordt, besluit zij, dat meer dan één factor voor het tot stand komen der maxima verantwoordelijk moet zijn; vochtigheidsgraad en doorzichtigheid van de lucht schijnen invloed te hebben, daar het geleidingsvermogen op bijzonder heldere dagen slechts gering is.

Voorts geeft zij een tweetal gelijktijdig geregistreerde krommen, waarvan de eene het intensiteitsverval weergeeft, terwijl de andere de temperatuurkromme is van een persoon, die te bed ligt, in dezelfde ruimte, waar het geleidingsvermogen geregistreerd wordt; een derde kromme is die, geschreven door een *Phaseolus*-blad, wel is waar in dezelfde ruimte, doch één maand eerder.

De eerste en derde kromme hebben een ongeveer congruent verloop, zoodat de tijd van den diepsten bladstand samenvalt met het grootste geleidingsvermogen der atmosfeer. De hoogste temperatuur bij den mensch valt echter samen met het geringste geleidingsvermogen, en de laagste temperatuur met het hoogste geleidingsvermogen van de atmosfeer.

[1]) Stoppel, Rose, Die Beziehung tagesperiodischer Erscheinungen beim Tier und bei der Pflanze u. s. w., Planta 1926. Bd. 2, p. 356.

Daar de optima der eerste en derde kromme echter niet volkomen gelijk vallen, doch die van de plant meestal iets eerder gevormd worden, dan die van het geleidingsvermogen, besluit ROSE STOPPEL, dat het geleidingsvermogen niet oorzaak is van het periodiek bewegen der bladeren, doch dat de veranderingen in beide te voorschijn worden geroepen door eenzelfde uitwendige oorzaak, die van electrischen aard moet zijn. De plant zou echter sneller reageeren op de veranderingen, welke die factor periodiek ondergaat, en daardoor de optimale punten eerder bereiken.

Daar uit een andere weergegeven kromme blijkt, dat de bloedtemperatuur ook duidelijke optima vertoont op dagen, waarop het geleidingsvermogen der atmosfeer geen optimum vertoont, besluit zij, dat het hierdoor bewezen is, dat de temperatuurschommelingen zeker niet het gevolg zijn van de wisselingen in het geleidingsvermogen der lucht.

Merkwaardig is, dat ROSE STOPPEL, ondanks de negatieve resultaten bereikt door SCHWEIDLER en SPERLICH en door CREMER, toch nog haar vroeger bereikte resultaten met electrisch geladen kooien aanhaalt, als steun voor den electrischen aard van den uitwendigen factor.

Zooals niet verwonderlijk is, zijn de door CREMER bereikte resultaten aanleiding geweest tot het nemen van dergelijke experimenten door anderen.

De mededeeling van FRIEDRICH FEHSE [1]) handelt o. a. daarover. FEHSE deelt in de eerste plaats enkele resultaten mee over den invloed van het geïsoleerd opstellen der planten. Hoewel hij zelf, geen positieve resultaten daarmee bereikt, zegt hij toch, dat resultaten eenigen tijd later door anderen in Hamburg verkregen, wel op een positieven uitslag wijzen.

Wel krijgt FEHSE resultaten, als hij de planten opstelt in dezelfde isolatiekooi, als ROSE STOPPEL indertijd gebruikte. De positieve resultaten bestaan hierin, dat de plant een duidelijken bijtop vormt, dat de kromme onregelmatig wordt, en dat de plant den volgenden dag dood gaat. Voor het afsterven is kenmerkend, dat de bladnerven als het ware opzwellen en daardoor een gekronkeld verloop krijgen. Zijn resultaten stemmen overeen met die van CREMER, zoodat ook

[1]) FEHSE, FRIEDRICH, Einige Beiträge zur Kenntnis der Nyktinastie und Elektronastie der Pflanzen. Planta Bd. 3, 1927, p. 292—324.

hij besluit, dat de invloed, dien ROSE STOPPEL meende waar te nemen, slechts aan bijkomstige omstandigheden geweten moet worden.

Ook ging FEHSE den invloed van een kunstmatig electrisch veld na; de invloed daarvan is echter twijfelachtig; hij acht het niet uitgesloten, dat sterkere velden wél een duidelijken invloed zouden hebben gehad.

In enkele regels deelt FEHSE ook nog het resultaat mee van een proef, genomen door de heeren LUTHER en HEIM in Hamburg, waarbij ze planten, geïsoleerd opgesteld in een Faradaykooi, eerst aan een positieve, daarna aan een negatieve lading blootstellen. De plant vertoont daardoor eerst een krachtige, daarna als de lading in een negatieve veranderd is, een zwakkere beweging, terwijl een plant, die direct aan een negatieve lading is blootgesteld, ook dadelijk een verzwakking der beweging vertoont. De krachtige beweging, die echter eerst eenige dagen nadat de lading + geworden was, intrad, beschouwen ze als een vermoedelijk gevolg van de omstandigheid, dat het tweede primairblad zoover gedaald was, dat het de kooi aanraakte, zoodat een geleidende verbinding ontstond tusschen de batterijpool en de plant, wat aanleiding gaf tot het optreden van een nastische beweging.

Deze resultaten zouden dus weer wel in overeenstemming zijn met die, welke ROSE STOPPEL bereikte.

FEHSE besluit op grond van deze resultaten, dat de uitwendige factor wel degelijk van electrischen aard moet zijn, en verklaart het uitblijven der periodieke bewegingen bij planten, die CREMER in een mijnschacht bracht, als een gevolg van de isoleerende werking der de schacht omgevende zoutmassa's. Deze hebben volgens hem dezelfde werking als een Faradaykooi. Hij acht het dan ook van weinig belang, of de factor *x* zijn oorsprong vindt in de aarde zelf, of wel in de luchtlagen, die de aarde omgeven.

Om nu de proeven van CREMER tenminste eenigermate te kunnen nabootsen, brengt hij geëtioleerde kiemplanten van *Phaseolus* naar een verkeerstunnel, die onder de Elbe is aangebracht. Deze tunnel bestaat uit 2 ijzeren buizen, die elk een doorsnede hebben van 6 m, en die tot op een doorsnede van 4,5 m met metselwerk bekleed zijn. De tunnel ligt 24 m onder het aardoppervlak. De proeven worden genomen: 1e. op den bodem van de toegangsschacht, waar de planten in een grooten, blikken bak onder de

ijzeren trap zijn opgesteld, en 2e. in een kleinen zinkput in het midden van den tunnel, waarin de planten dus aan alle kanten door een goed geleidende massa omgeven zijn.

Daar het opstellen der planten een verkeersstoring noodzakelijk maakte, heeft hij in elke ruimte slechts één maal kunnen experimenteeren, en daar één plant reeds bij den aanvang der registratie bleek te zijn omgevallen, heeft hij in totaal slechts 3 krommen gekregen. De 1e en 2e kromme zijn beide in de toegangsschacht geschreven; de planten, die geheel in constante duisternis waren opgekweekt, stonden in een blikken houder, die van boven open was, doch daar met bordpapier was afgesloten. De eene plant was geïsoleerd opgesteld, de andere was geleidend met het metaal verbonden. De beide krommen vertoonen afwijkingen, de nachttoppen verplaatsen zich n.l. naar een later uur, terwijl bij de tweede kromme de nevenmaxima duidelijker tot uiting zouden komen; het is echter moeilijk uit te maken, welke toppen als hoofd-, welke als nevenmaxima moeten gelden; deze plant ging bovendien al tijdens den duur van het experiment dood, terwijl de eerste zeer kort, nadat de plant weer boven den grond gebracht was, dood ging.

De kromme, die in den zinkput geschreven is (waar een temperatuur van 9° C. heerschte), vertoont vrij sterke bewegingen, met toppen op abnormale uren. Hij acht het niet uitgesloten, dat deze vrij sterke bewegingen veroorzaakt zijn door de trillingen, waaraan de plant overdag tengevolge van het verkeer was blootgesteld; de trillingen zouden de bewegelijkheid van het gewricht vergroot hebben; ten slotte zou de beweging echter, naar hij vermoedt, tot stilstand gekomen zijn. Nadat deze plant echter weer boven den grond terug was gebracht, ziet hij de beweging weer terugkeeren, terwijl nachttoppen om middernacht gevormd worden.

Op grond van de storingen, die hij bij deze proeven in het verloop der krommen constateerde, en die volgens hem een gevolg zijn van de omstandigheid, dat de planten met een goed geleidende massa omgeven waren, meent Fehse te mogen besluiten, dat de factor x, die onder normale omstandigheden de beweging regelt, waarschijnlijk van electrischen aard is.

Fehse deelt in het eerste gedeelte van zijn publicatie ook nog het resultaat mee van een proefneming, waarbij hij van een afgesneden blad van een geëtioleerde plant de geheele bladschijf langs de hoofdnerf wegsnijdt, en de spriet in een buisje met water plaatst.

Registratie van de beweging toont aan, dat ook sprieten van geëtioleerde planten normale bewegingen uitvoeren.

In het tweede gedeelte zijner publicatie bespreekt hij de resultaten van proeven zoowel met groene, als met geëtioleerde *Phaseolus*-planten, waarvan hij de gewrichten blootstelde aan zwakke gelijk- of wisselstroomen. Hij ziet, dat als hij zeer zwakke stroomen van 10^{-5} tot 10^{-4} amp. gebruikt, een daling van de bladschijf bijna onmiddellijk optreedt, die even lang duurt als de prikkel wordt toegediend. De groene planten vertoonen een sterkere reactie dan de geëtioleerde, terwijl groene planten, die hun bewegingsvermogen al verloren hadden, en waarvan de scheedecellen bijna geen zetmeel meer bevatten, slechts een zeer zwakke reactie vertoonen. Ook is de reactie bij jonge planten krachtiger dan bij oudere.

Er is echter een verschil tusschen de reactie, indien hij gelijkstroom of wisselstroom gebruikt. In het eerste geval neemt het geleidingsvermogen van de gewrichtscellen tijdens den duur der prikkeling toe, terwijl de kromme, indien wisselstroom gebruikt wordt, rechtlijnig is, wat wijst op een constanten graad van doorlaatbaarheid van het protoplasma.

Wanneer hij de plant voor de proefneming narcotiseert, of het gewricht met alcohol fixeert, zijn de reacties zwak.

Het derde gedeelte dezer publicatie is zuiver theoretisch.

Uit de resultaten, besproken in het eerste gedeelte, leidt hij af, dat de uitwendige factor van electrischen aard moet zijn, uit die in het tweede gedeelte, dat het gewricht zeer gevoelig is voor zwakke electrische stroomen. Daar uit de onderzoekingen van verschillende personen gebleken is, dat het electrisch geleidingsvermogen der atmosfeer niet verantwoordelijk is voor het tot stand komen der periodieke bewegingen, zoekt hij naar een andere zich dagelijks veranderende electrische kracht, en brengt als zoodanig de eigen electrische lading der aarde in aanmerking, die oorzaak is van het bestaan van een de aarde omgevend veld met een potentiaal verval van 300 Volt per meter. Voor dit veld bestaat niet alleen een jaarlijksche, doch ook een dagelijksche periodieke wisseling. De jaarlijksche wisseling schommelt tusschen 60 Volt in den zomer en 500 Volt in den winter, terwijl de dagelijksche wisselingen in den zomer 60 Volt, in den winter 150 Volt bedragen.

Daar hij gevonden heeft, dat de plant onmiddellijk reageert op zwakke electrische prikkels, acht hij het niet uitgesloten, dat deze dagelijks optredende schommelingen de verwekkers der periodieke bewegingen zijn. Wel is waar moet hij dan aannemen, dat de snelheid der reactie zich omgekeerd moet verhouden tot de prikkelsterkte.

Hij meent, dat deze kracht, die evenals de zwaartekracht radiaal ten opzichte van de aarde staat, wel de oorzaak kan zijn van het afwijkend gedrag der planten, als ze invers opgesteld worden. Hij steunt bij deze veronderstelling op de proeven van Bose [1]), Brauner [2]) en anderen.

Daar de stand van de zon, die een sterkere electrische lading moet hebben dan de aarde, voortdurend invloed zal hebben op het electrisch veld, dat de aarde omgeeft, moeten daarin niet alleen wat den vorm, doch ook wat het verval betreft, veranderingen optreden, die afhankelijk zijn van den stand van de zon, en die dus verband houden met den plaatselijken tijd.

Men zou dus volgens Fehse in de veranderingen, die het, de aarde omgevende, electrische veld elken dag ondergaat, niet alleen de regelende, doch ook de eigenlijke oorzaak moeten zoeken van de periodieke bewegingen der bladeren. Wel acht hij het noodig, dat nieuwere onderzoekingen dit nader bevestigen.

Terwijl Fehse dus argumenten tracht aan te voeren, die vóór het standpunt van Rose Stoppel en Cremer pleiten, verschijnt in 1927 een verhandeling van Irmgard Walde [3]), die weer argumenten tegen deze opvatting aanvoert.

In het eerste gedeelte harer verhandeling bespreekt zij de krommen, geschreven door geëtioleerde kiemplanten gedurende hun ontwikkeling. Zij constateert, dat de bewegingen bij verschillende planten op ongelijke tijdstippen in de ontwikkeling beginnen, en dat er geen sprake van is, dat de nachttoppen van verschillende

---

[1]) Bose, J. C. Plant Response, London 1906; idem, Comparative Electrophysiology, London 1907.

[2]) Brauner, L. Ueber das geo-elektrische Phänomen. Kolloidchem. Beitr. Ambronn Festschr. 1926, p. 143.

[3]) Walde, Irmgard. Ueber die Bewegungen der Primärblätter etiolierter *Phaseolus*-Keimpflanzen und Versuche, sie zu beeinflussen. Jhrb. f. Wiss. Bot. Bd. 66, 1927, p. 696—722.

planten zich op hetzelfde uur in den vroegen morgen vormen, terwijl het tijdstip voor eenzelfde plant evenmin constant is, doch langzamerhand naar een later uur verschuift. Dit wijst er dus op, dat het rhythme der planten niet zuiver dagelijksch is, doch dat de periode meer dan 24 uren bedraagt. Vooral wanneer de planten ouder worden, neemt zij een trager worden der beweging waar. Zij oefent dan ook een vrij scherpe kritiek uit op de wijze, waarop Rose Stoppel hare krommen beoordeelt.

Om na te gaan in hoeverre uitwendige factoren van invloed zijn op de bewegingen, kweekt zij de planten op zeer verschillend substraat, en vindt dat de bewegingen het sterkst zijn, als de planten op fijn zaagsel zijn gekweekt. In het algemeen bemerkt zij, dat de bewegingen krachtiger uitvallen naarmate het opnemen van water gemakkelijker gaat.

Beschadigingen van het wortelstelsel, en zelfs een geheele verwijdering daarvan, veroorzaken geen ophouden der rhythmische bewegingen; wel wordt het uur, waarop zich de nachttoppen vormen, vaak naar een later tijdstip verschoven.

Met afgesneden bladeren verkrijgt zij in den regel veel zwakkere bewegingen. Waarschijnlijk vindt dit echter zijn oorzaak in de omstandigheid, dat de watervoorziening, die slechts door een, herhaalde malen per dag bevochtigde, watteprop geschiedt, niet geheel voldoende is geweest; zelf vermoedt zij echter, dat deze bladeren, ook zonder dat zij van de plant afgesneden waren, wel een verzwakking der beweging vertoond zouden hebben. Enkele malen kreeg zij echter zeer goede krommen, die een sterkere beweging vertoonden met een verplaatsing der nachttoppen.

Dat Brouwer bij afgesneden bladeren het normale rhythme zag voortduren, wijt zij dan ook aan de reguleerende werking van het licht. Herhaaldelijk bemerkt zij, dat bladeren van planten, die, op zaagsel gekweekt, slechts zwakke of geen rhythmische bewegingen vertoonden, nadat ze van de plant afgesneden waren, tot krachtige bewegingen overgingen.

Het gebruik van suikeroplossingen maakt het opnemen van water veel moeilijker, daar de bewegingen minder krachtig worden.

Daar de watervoorziening dus van invloed blijkt op het bewegingsbeeld, gaat zij tevens na, in hoeverre de waterverdamping er invloed op heeft.

Een reduceering van het bladoppervlak was veelal oorzaak van

het afsterven van het blad; in de enkele gevallen, waarin dit niet geschiedde, schreven de bladeren echter normale krommen. Ook door vermindering der verdamping, door de planten op te stellen in kleine kastjes met een zeer hoog vochtigheidsgehalte, kon zij geen verandering in de uitslagen constateeren.

Proeven, waarbij zij het geheele blad, met steel en sneevlakte, bestreek met cacaoboter, gaven geen resultaat, daar de bladeren zich binnen enkele uren geheel oprolden, wat in verband met de volledige storing der luchtverversching ook wel te verwachten was.

Verwarming van het water, waarin de plant geplaatst is, toont, dat de bewegingen dan krachtiger uitvallen, en dat de overgang van het koudere naar het warmere medium het rhythme aanzienlijk verstoort.

Zij komt tot de eindconclusie, dat de bewegingen der geëtioleerde bladeren wel met een ongeveer dagelijksche periode plaats vinden, doch dat zij van autonomen aard zijn, en slechts geregeld worden door verschillende uitwendige oorzaken, waarvan er één de watervoorziening is. Zij meent dan ook, dat er voorloopig geen reden is, te zoeken naar een uitwendigen factor van nog onbekende natuur, als oorzaak der nyctinastische bewegingen.

Zooals uit het bovenstaande blijkt, spreken de onderzoekingen der laatste jaren zich slechts ten deele voor den aitiogenen aard der periodieke bewegingen uit, en zijn er evenveel voorstanders voor de tijdelijke fixeering der nachttoppen van geëtioleerde kiemplanten, als tegenstanders.

Het electrisch geleidingsvermogen der atmosfeer heeft m. i., ondanks de zwakke argumenten, die FEHSE er nu nog voor aanvoert, wel geheel opgehouden als oorzaak in aanmerking te komen; terwijl STOPPEL en CREMER den aard van den onbekenden factor nog vrijwel geheel in het duister laten, wijst FEHSE op het periodiek verval in het, de aarde omgevende, electrische veld, als mogelijke verwekker.

Bij de, door mij hoofdzakelijk in de jaren 1926 en 1927 in het laboratorium voor Technische Botanie te Delft, genomen proeven, bestond aanvankelijk slechts de bedoeling den aard van den uitwendigen factor te leeren kennen, daar ik voortbouwde op de door BROUWER

verkregen resultaten, die op het bestaan van een dergelijken factor wezen.

De experimenten werden bijna alle uitgevoerd in dezelfde donkere kamer, waarin ook BROUWER zijn proeven nam; aan de inrichting dezer kamer, die zeer voldoende gebleken was, werden geen wijzigingen aangebracht; deze kamer kon met een kleine electrische oven op constante temperatuur van ± 25° C. gehouden worden, waartoe in den winter bovendien de radiator der centrale verwarming in gebruik werd genomen. De kleine afwijkingen, die in den loop der tijden hoogstens enkele graden bedroegen, hadden nooit een merkbaren invloed.

Als lichtbron stonden ook mij twee zonlichtlampen van Philips, elk van 1000 kaars sterkte, ter beschikking, terwijl stroomend water steeds een verhitting der planten tijdens de belichting voorkwam.

De registratie geschiedde met dezelfde kimographions en de opstelling der planten was ook steeds dezelfde, als door BROUWER in zijn proefschrift beschreven werd. Aan het blad wordt, op 7½ cm van de bladbasis een dunne zijden draad om de nerf met behulp eener naald bevestigd; onder en boven de nerf wordt een klein rolletje watten aangebracht, zoodat de draad stevig toegeknoopt kan worden; van de twee uiteinden maakt men een lus, die met behulp van een klein glazen spekhaakje aan een langen zijden draad bevestigd wordt. Deze draad wordt over een zeer goed loopend, roestvrij katrolletje geleid, dat op ongeveer 30 cm hoogte, schuin boven het blad zoodanig aan een statief bevestigd is, dat het neerhangende einde van den draad dicht langs de trommel van het kimographion hangt. Dit einde draagt den glazen wijzer, die de bewegingen op de beroete trommel schrijft.

De glazen wijzer, die ter verbinding met het lusvormig einde van den draad, aan het uiteinde geheel teruggebogen is, is ongeveer 12½ cm lang; hij is eenige malen zoodanig rechthoekig omgebogen, dat in het onderste deel een horizontaal stukje voorkomt, met een kleine uitzakking in het midden, en een klein, naar de trommel toe, uitstekend gedeelte. Bij een juiste opstelling van het statief met het katrolletje, komt het uiterste gedeelte van den wijzer juist met het beroete trommeloppervlak in aanraking.

De lengte van den draad en de opstelling van trommel en katrolletje worden zoodanig gekozen, dat het onderste gedeelte van den glazen

wijzer het onderste gedeelte van de trommel aanraakt, als het blad in optimalen dagstand is. Zoo gauw als het blad gaat zakken, wordt de wijzer loodrecht omhoog getrokken, en deze schrijft, indien de opstelling juist is, een duidelijk zichtbare lijn op de trommel. Daar de gebruikte trommels in den loop van één week éénmaal ronddraaien, zullen de geschreven lijnen bij zeer snelle bewegingen van het blad veel op loodlijnen gelijken, terwijl ze, als het blad zeer regelmatig, doch langzaam stijgt of daalt, als schuine lijnen over de trommel zichtbaar zullen zijn; door het meer of minder schuin verloop geven deze lijnen een juisten indruk van de snelheid, waarmee de daling of stijging verliep.

Opdat de daling van den wijzer bij een stijging van het blad ook onmiddellijk zal intreden, bevestigde BROUWER aan de kleine uitzakking in het onderste, horizontale wijzergedeelte, een dunnen zijden draad, die met een klein overwichtje van ± 100 mg bezwaard was.

Bovendien stelde BROUWER nog een tweede statief bij elke plant op, waarin een glazen staaf bevestigd werd, die aan het einde oogvormig was omgebogen. De draad van het overwichtje liet hij door dit oogje loopen, opdat de wijzer geen schommelende beweging zou kunnen uitvoeren. Deze extra fixatie is zeker van belang, als men de planten opstelt in een ruimte met open vensters; in de donkere kamer bleek mij dit echter overbodig.

Voor een uitvoerige beschrijving der methode, die ook mij zeer praktisch bleek te zijn, kan ik naar BROUWER's dissertatie verwijzen, waarin de opstelling en de juiste constructie van den glazen wijzer bovendien door een teekening duidelijk gemaakt is. Van veel belang is het steeds, dat men den wijzer, nadat de opstelling klaar is, eenige malen, in tegengestelden zin, als waarin de trommel zich beweegt, om zijn lengteas draait; daardoor ontstaat een vrij sterke torsie in den draad, die de punt van den glazen wijzer vrij krachtig tegen het beroete vlak drukt. Bovendien moet men er zorg voor dragen, dat de draad met het platte vlak van het katrolletje, volkomen in één vlak ligt, daar anders wringing van den draad over het wieltje optreedt. Ook moet de plant natuurlijk zóó worden opgesteld, dat de middelnerf en ook de bladsteel juist in ditzelfde vlak komt te liggen, daar de draad anders bij de dalende beweging van het blad zijdelings omlaag getrokken wordt, wat tot onnoodige wrijving met het wieltje leidt.

In de weergegeven krommen (die, voor zoover ze oorspronkelijk zijn, alle op één derde der ware grootte zijn weergegeven), duiden de hoogste gedeelten dus juist de laagste standen der bladeren aan.

Voor de, bij de daling met de erna volgende stijging van het blad, geschreven lijn, die dus den nachtstand weergeeft, gebruikte ik veelal den naam nachttop, terwijl ik voor het gedeelte der kromme, dat tusschen twee „toppen" in ligt, den naam dagstand gebruikte.

Daar het echter niet altijd gemakkelijk is uit te maken, waar de eigenlijke dagstand begint of eindigt, bleek het mij verkieselijk de keerpunten in de kromme van den nachtstand in hoofdzaak in het oog te houden bij de bepaling van de mate, waarin de beweging van die der normale was afgeweken.

Ik beschouw dus een periode niet als *geheel* omgekeerd, als b.v. het einde van den dagstand op het midden van den dag valt, doch slechts, als het keerpunt in den nachtstand daar gevormd wordt, of tenminste 12 uren later dan aanvankelijk het geval was. Ook Pfeffer heeft juist op deze keerpunten in de nachtstanden gelet; ze geven een veel scherper beeld dan de dagstanden, die, als de stijging van het blad, door welke omstandigheid ook, zéér langzaam verliep, schijnbaar pas laat op den dag kunnen aanvangen, terwijl deze een ander maal, als de stijging buitengewoon snel verloopt, al zeer vroeg in den ochtend beginnen kunnen.

In het algemeen is voor de dalende beweging van het blad ongeveer 6 uur noodig, evenzoo voor de stijgende beweging. Een geheele nachttop duurt dus normaal 12 uur, de overige uren van het etmaal bevindt de plant zich in „dagstand".

In de weergegeven krommen is steeds de middaglijn gestippeld aangegeven, de middernachtlijn voluit geteekend. Bovendien is het middaguur aangeduid door het getal 12, het middernachtelijk uur door 24. Bij alle proeven, genomen in de kamer met constante temperatuur, is de periode van duisternis steeds geharceerd aangegeven, terwijl de kunstmatige lichtperiode blanco gelaten is. Waren deze lichtperioden zeer kort, dan zijn ze door een witte lijn in het geheel geharceerde veld aangeduid, en boven deze witte lijn is de duur der lichtperiode in minuten aangegeven. Onder de krommen vindt men bovendien een zeer korte beschrijving der in de proefneming gebruikte lichtwisseling.

Evenals Brouwer stelde ik steeds 4 planten ter registratie op,

terwijl ik herhaaldelijk eenige andere planten tegelijkertijd in de kamer bracht, om, indien een proefplant onverhoopt mocht uitvallen, een andere direct in de plaats te kunnen stellen. Slechts een zeer enkele maal behoefde ik hiervan gebruik te maken, daar de *Canavalia*-planten een buitengewoon krachtig materiaal zijn, om mee te experimenteeren.

De planten werden steeds gekweekt uit zaad, dat op ons verzoek werd toegezonden door Prof. Dr. G. STAHEL, den directeur van het Proefstation voor Landbouw te Paramaribo, aan wien hiervoor mijn vriendelijke dank toekomt.

Het komt mij wenschelijk voor, nog met een enkel woord de wijze toe te lichten, op welke ik het eerste hoofdstuk, waarin ik mijn eigen proefnemingen beschreef, heb opgesteld.

Ik heb mij daarbij in hoofdzaak gehouden aan de volgorde, waarin ik mijn onderzoek verrichtte.

Aanvankelijk ging ik uit van de veronderstelling, dat een, niet in de lichtwisseling gelegen, factor het periodiek bewegen regelde. Op verschillende wijzen trachtte ik de werking van dien factor aan te toonen en na te gaan, hoe groot die kracht op verschillende tijden in het etmaal was, totdat de uitslag mijner proeven mij dwong, dit standpunt geheel te verlaten.

Er is daardoor een zekere tegenspraak tusschen den gedachtengang in de eerste en dien in de latere paragrafen. Ik geloof echter, dat dit voor den belangstellenden lezer geen bezwaar zal zijn, daar juist door deze wijze van opstellen sterk naar voren komt, dat de conclusie, waartoe ik ten slotte kom, niet gebaseerd is op den uitslag van proeven, die ik opzette met het speciale doel deze conclusie te bewijzen, doch wel met het doel nadere gegevens omtrent den veronderstelden uitwendigen factor te verkrijgen, een doel, hetwelk dus geheel tegengesteld was aan het door mij bereikte eindresultaat.

HOOFDSTUK I. EIGEN ONDERZOEK.

§ 1. OMSTANDIGHEDEN, WAARONDER HET DAGELIJKSCH BEWEGINGSRHYTHME ONGEWIJZIGD WORDT VOORTGEZET.

a. Bij normale afwisseling van dag en nacht.

Bevinden de planten zich onder natuurlijke omstandigheden, d. w. z. onder den invloed van de normale wisseling van dag en nacht, en bij een temperatuur en een vochtigheid, die niet te zeer afwijken van die in de tropen, dan schrijven de bladeren een normale kromme, waarvan de nachttoppen ten naaste bij om de 24 uur vallen, en vrij vaak, doch niet geregeld, om middernacht.

Vooral in de zomermaanden, op dagen met fellen zonneschijn, kan men in de plantenkas de *Canavalia's* des middags al om 3 of 4 uur in diepen slaapstand aantreffen. Men zie als voorbeeld hiervan figuur 1 de kromme van P 36, geschreven in de maand

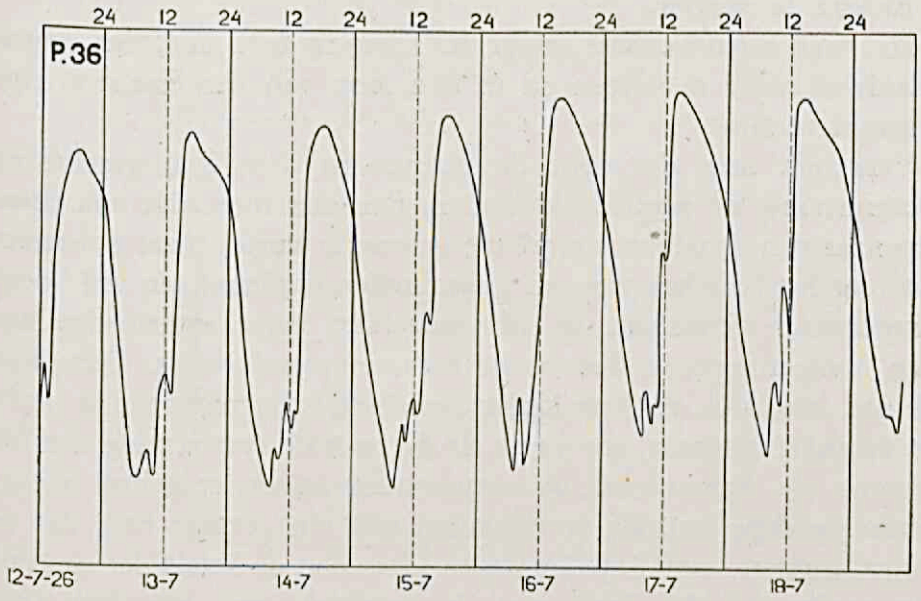


Fig. 1. Kromme P 36, voorbeeld eener normale kromme, geschreven van 12 tot 18 Juli, om aan te toonen, dat in den zomer de vorming van nachttoppen reeds vroeg in den namiddag geschiedt. (Experimenteerkas; $^1/_3$ der ware grootte).

Juli van het jaar 1926. Dit is geen kromme geschreven door een abnormaal reageerende plant! De geheele collectie in voorraad staande proefplanten ziet men op dergelijke middagen in diepen slaapstand staan.

Toch blijven dergelijke planten een, zonder twijfel, dagelijksch rhythme uitvoeren. Volgen op dergelijke zeer zonnige dagen, dagen met bedekte lucht, dan worden de nachttoppen weer veel later gevormd. In de maanden in het begin of het einde van het jaar gelegen, zal men dergelijke abnormale krommen bij de kasplanten gewoonlijk niet aantreffen. Als regel vallen de nachttoppen dan vrijwel precies om twaalf uur.

Dit is eveneens het geval, indien men de planten in de donkere kamer brengt, en daar een belichting geeft, die volkomen met het midden van den dag samenvalt.

Van hoe grooten invloed een te sterk schommelende temperatuur op het bewegingsbeeld is, kan men zien aan de krommen, geschreven door planten, die ik in het najaar van het jaar 1925 opstelde, in een kleine experimenteerkas aan de zuidzijde van het gebouw. (Zie fig. 2a en b, p. 31 en 32). In deze kas kon de temperatuur gedurende enkele middaguren tot 35° C. oploopen, terwijl deze in den nacht geleidelijk daalde tot 5° C., om des morgens na 8 uur zeer plotseling te stijgen.

Het vochtgehalte daalde echter des morgens zeer snel, om daarna geleidelijk weer te stijgen en in den loop van den nacht vrijwel constant te zijn.

Vergelijkt men de door de planten in deze kas geschreven krommen met de normale krommen, dan ziet men, dat ook thans nog naar een dagelijksch rhythme gestreefd wordt, maar eveneens, dat voor het bereiken van een uitgesproken dagstand een vrij hooge temperatuur gewenscht is, of, misschien beter uitgedrukt, een lage temperatuur in den nacht zeer remmend werkt. Deze kas, die niet zooals de donkere kamer een electrische verwarming heeft, die in werking treedt, zoo gauw als de centrale verwarming van het gebouw de kamer niet op temperatuur houdt, is geheel aangewezen op deze centrale verwarming, wat ten gevolge had, dat de temperatuur er, vooral op Zondagen (daar dan de ketels der centrale verwarming minder hard gestookt worden), zeer laag kan zijn; de grootste onregelmatigheden in de krommen treden dan ook juist op Zondagen op, terwijl de beweging vrij regelmatig wordt,

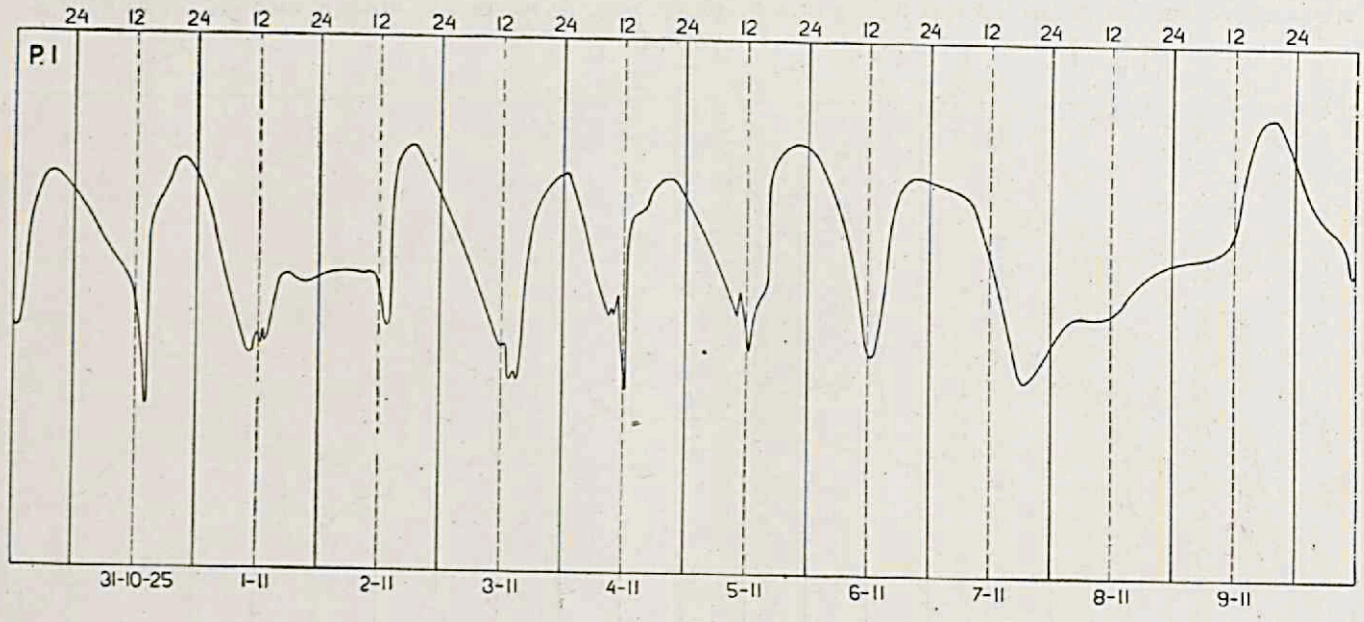

P.I
24 12 24 12 24 12 24 12 24 12 24 12 24 12 24 12 24 12 24 12 24
31-10-25
1-11
2-11
3-11
4-11
5-11
6-11
7-11
8-11
9-11

Fig. 2a.

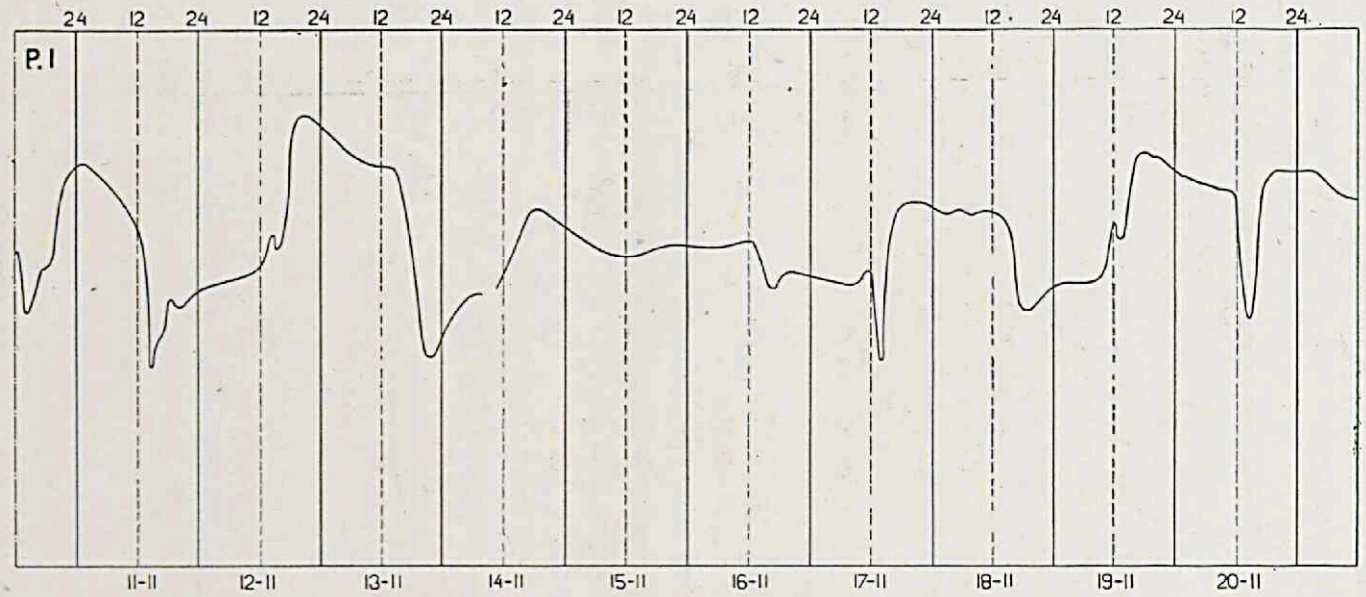


Fig. 2b

Fig. 2*a* en *b*. Kromme P 1 van 31 Oct. tot 20 Nov. '25, geschreven in een, voor de overige proeven niet gebruikte experimenteerkas, waarin de temperatuur wisselde van 35° C. des middags, tot 5° C. in den nanacht. Hoewel gestreefd wordt naar een dagelijksche periode, worden op enkele dagen, zie 8 en 9 Nov. en van 14 tot 16 Nov. geen dagstanden bereikt. ($^1/_3$ der ware grootte).

zoo gauw als de temperatuur op de andere dagen, vooral op dagen met sterken zonneschijn, in het middaguur vrij hoog wordt; gedurende enkele uren nemen de bladeren dan een hoogen dagstand in.

Uit de kromme, geschreven van 14—21 Nov. blijkt zeer duidelijk, dat ten slotte de vorming van dagstanden geheel uit kan blijven, en het bewegingsbeeld geheel verstoord kan worden; men lette vooral op de kromme op 18 en 19 Nov..

Het spreekt vanzelf, dat deze kas zich dus niet goed leende tot het nemen van deze proeven. Alle verdere krommen, geschreven bij de normale afwisseling van dag en nacht, werden dan ook genomen in een experimenteerruimte van een der groote kassen, waarin, tengevolge der afzonderlijke centrale verwarming, nooit zulke groote schommelingen in de temperatuur of vochtigheid voorkwamen.

Door Brouwer is gevonden, dat de worteldruk niet aansprakelijk is voor het tot stand komen der periodieke bewegingen der bladeren. Hij toonde dit aan, door afgesneden bladeren in water te plaatsen en de bewegingen te registreeren. Hij vond daarbij echter als merkwaardigheid, dat de bladeren alleen turgescent bleven, als het bladsteelgewricht verwijderd was.

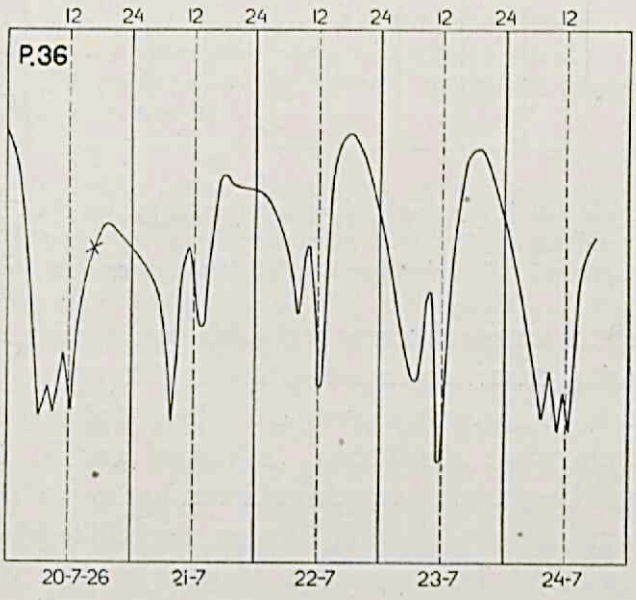


Fig. 3. Vervolg van de kromme P 36, waarvan op 20 Juli, des namiddags om 5 uur de stengel 2 cm onder de gewrichten werd doorgesneden en in water geplaatst. De storing der normale periode is zeer gering. (Experimenteerkas; $^1/_3$ der ware grootte).

Ook door mij werden dergelijke proeven genomen. Ik ging echter iets anders te werk. Ik sneed op 20 Juli des middags om 5 uur den stengel 2 cm onder de gewrichten door, en plaatste dezen toen in water. Wel ondervond de kromme daarvan aanvankelijk eenigen invloed (men zie fig. 3, p. 33 het vervolg der kromme P 36, op 20 Juli en volgende dagen); de plant herstelde zich echter vrij snel en schreef op 22 en 23 Juli een kromme, die niet zeer veel voor de normale onderdoet. Op Maandag 26 Juli sneed ik het blad mét het gewricht af, en figuur 4 toont aan, dat ook nu op de volgende dagen zeer normale bewegingen werden uitgevoerd. Dergelijke

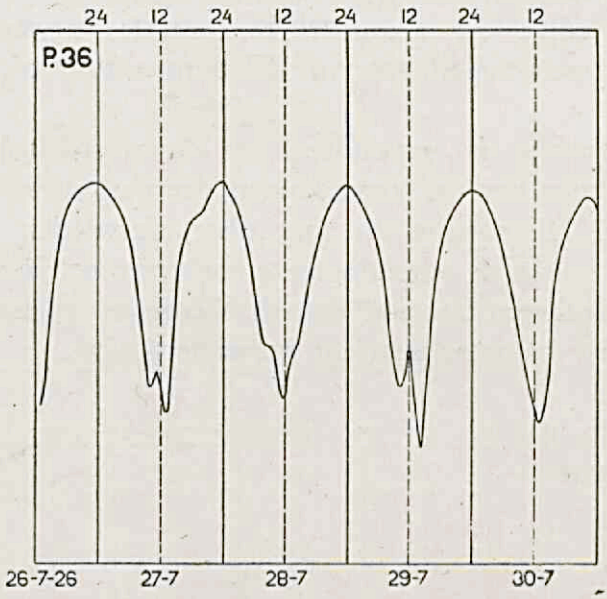


Fig. 4. Vervolg van de kromme P 36, waarvan op 26 Juli het blad, met het onderste steelgewricht, werd afgesneden. Ook thans worden op de volgende dagen normale bewegingen uitgevoerd. (Experimenteerkas; $^1/_3$ der ware grootte).

proeven heb ik eenige keeren herhaald, ook zonder de beweging te registreeren, maar daarnaast ging ik ook op geheel dezelfde wijze te werk, als BROUWER deed. Het blad werd mét het gewricht van de intacte plant afgesneden. Inderdaad zag ik dan vaak het, door BROUWER beschreven, verschijnsel van het verwelken optreden; het gelukte mij echter ook eenige malen, dergelijke bladeren geheel normale krommen te laten schrijven. Men zie fig. 5 p. 35, de kromme van P 42. Op Zaterdag 2 Oct. werd het blad afgesneden. Op Woensdag 6 Oct. was het nog geheel turgescent en de kromme wijkt niet noemenswaard van die, op vorige dagen geschreven, af. Met

P 41 kreeg ik echter tegelijkertijd eenzelfde resultaat, als BROUWER bereikte: het blad werd slap, en vertoonde na eenige dagen gele vlekken.

Om mij een zuiverder beeld van dit verschijnsel te vormen, sneed ik van verscheidene planten bladeren met het onderste

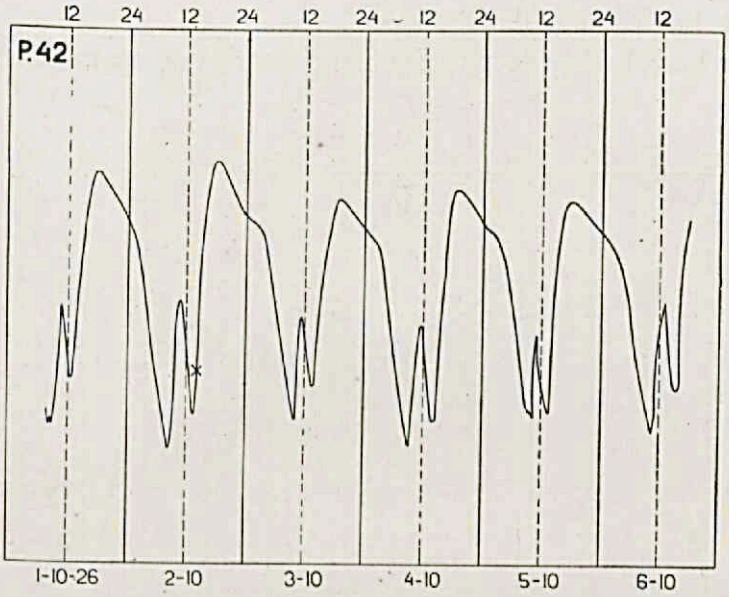


Fig. 5. Kromme van P 42, waarvan op 2 Oct. het blad, met het onderste steelgewricht, van de intacte plant werd afgesneden (tijdstip gemerkt ×). Ondanks de aanwezigheid van dat gewricht, worden normale bewegingen uitgevoerd. (Experimenteerkas; $^1/_3$ der ware grootte).

gewricht af, en stelde deze, bevestigd in reageerbuisjes, op. Ook van deze bladeren bleven enkele volkomen turgescent, verscheidene echter vertoonden het bekende verschijnsel. Het viel mij echter op, dat zich bij deze bladeren om het gewricht een slijmerige massa vormde, die uit bacteriën bleek te bestaan. Hierin ligt waarschijnlijk de verklaring van het verschijnsel. Het zeer zetmeelrijke gewricht zal op de wondvlakte suikers laten uittreden, die een uitstekenden voedingsbodem voor bacteriën vormen, die de watervoorziening van het blad verhinderen. Snijdt men het gewricht weg, dan is daarmee tevens de uittreding van suikers opgehouden, zoodat bacteriën zich niet zoo snel kunnen ontwikkelen en het opnemen van water weer normaal plaats kan hebben.

Dat een ernstige storing in den watertoevoer het periodiek bewegen tijdelijk geheel onderdrukken kan, ziet men aan fig. 6 p. 36, de

kromme van P 35 geschreven op 20 Juli 1926 en volgende dagen. Op 20 Juli des middags om 2 uur maakte ik rechts en links van den stengel een diepe snede, op een onderlingen afstand van bijna $^1/_2$ cm. Men ziet, dat, als gevolg hiervan, op 21 en 22 Juli geen dagstand bereikt wordt, dit is op 23 Juli voor het eerst weer mogelijk; waarschijnlijk is herstel in het weefsel opgetreden, dat het watertransport heeft mogelijk gemaakt.

Eerder had ik al proeven genomen, waarbij ik op minder kracht-

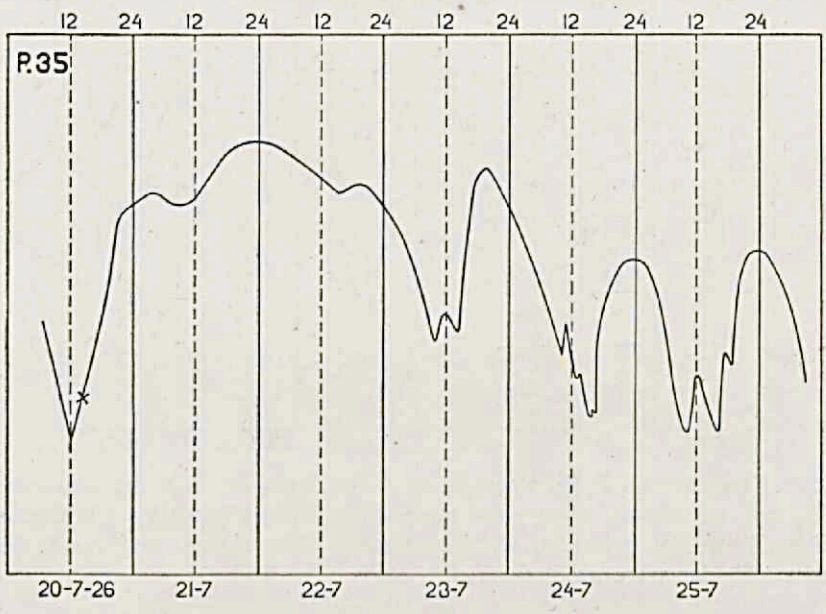


Fig. 6. Kromme van P 35, waarbij op 20 Juli (tijdstip door × aangegeven) rechts en links in den stengel een diepe snede werd aangebracht op onderlingen afstand van $^1/_2$ cm. Aanvankelijk houdt het periodiek bewegen geheel op, doch het herstelt zich na eenige dagen. (Experimenteerkas; $^1/_3$ der ware grootte).

dadige wijze getracht had, het watervervoer te belemmeren. Ik nam daartoe den eenen dag rechts en den anderen dag links van den stengel een ongeveer 3 mm hoog stukje van bast en hout weg, op ongeveer ½ cm afstand van elkaar. De stengel is inwendig hol, zoodat men er zich gemakkelijk van overtuigen kan, dat over den geheelen omtrek ten slotte de houtcylinder onderbroken is. Watertransport was dus nog alleen mogelijk, als dit in het kleine, onbeschadigd gebleven stukje in horizontale richting plaats vond. Dit levert blijkbaar geen bezwaar op, daar de kromme er niet den

minsten invloed van ondervindt. (Zie figuur 7 de kromme van P 31 op 31 Mei en 1 Juni!)

Men kan dus besluiten, dat bij normale lichtwisseling het dagelijksch rhythme geregeld wordt uitgevoerd, indien de temperatuur binnen niet al te wijde grenzen schommelt, en de watertoevoer, op welke wijze die ook geschiedt, niet gestoord wordt.

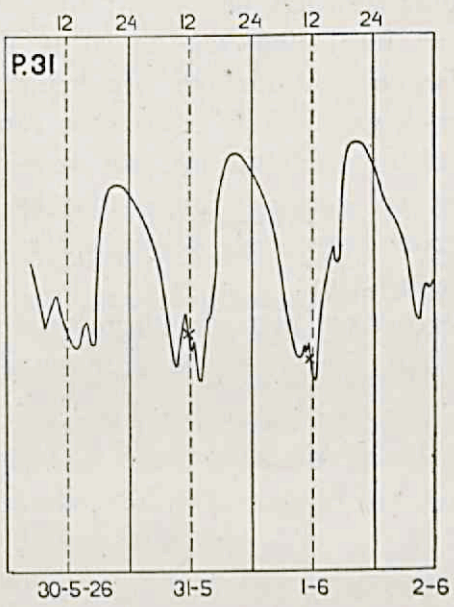


Fig. 7. Kromme van P 31, bij welke plant op 31 Mei aan den linkerkant, en op 1 Juni aan den rechterkant een 3 mm hoog stukje van bast en hout tot op de helft van den stengel werd weggenomen (tijdstippen aangegeven door ×). De periode gaat ongestoord door. (Experimenteerkas; $^1/_3$ der ware grootte).

Om aan te toonen, dat de onderdompeling in water op zichzelve geen reden voor het onderste gewricht was, om den watertoevoer onmogelijk te maken, bracht ik op eenige hoogte boven de plant een kolfje met water aan. Daarin bracht ik een langen, dikken katoenen draad, die vrijwel niet gesponnen was, waardoor het water dus gemakkelijk capillair kon opstijgen. Het niet in het water hangende uiteinde trok ik dun uit, en wond het in losse windingen om het onderste gewricht, met het gevolg, dat dit voortdurend in zeer natten toestand verkeerde. Hiervan ondervond het periodiek bewegen niet den minsten invloed; evenmin was het, op een dergelijke wijze, vochtig houden van het bovenste bladgewricht van eenigen invloed op het rhythme.

b. Voortzetting van het dagelijksch rhythme indien geen lichtwisseling om de 12 uren gegeven wordt.

Door BROUWER is in zijn proefschrift beschreven, dat *Canavalia* weken lang in *constant donker* het normale rhythme kan voortzetten. „Dunkelstarre" ziet hij daarbij niet optreden. Wel ziet hij tenslotte het bewegingsbeeld vervlakken, wat tot een geheel ophouden der beweging leidt. Dit beschouwt hij echter — en terecht — als een gevolg van uitputting van de plant. Dikwijls vertoonen zulke planten dan ook duidelijke afstervingsverschijnselen, en wanneer men dwarscoupen van de gewrichten van dergelijke planten maakt, valt het ook onmiddellijk op, dat deze gewrichten, die bij een normale plant vol zetmeel zitten, (dat in de zetmeelscheede vooral in zeer groote korrels als bewegelijk zetmeel aanwezig is), nu vrijwel zetmeelvrij zijn.

Dat men hier inderdaad met een uitputtingsverschijnsel te doen heeft, ziet men aan figuur 8, de kromme P 16, van een in

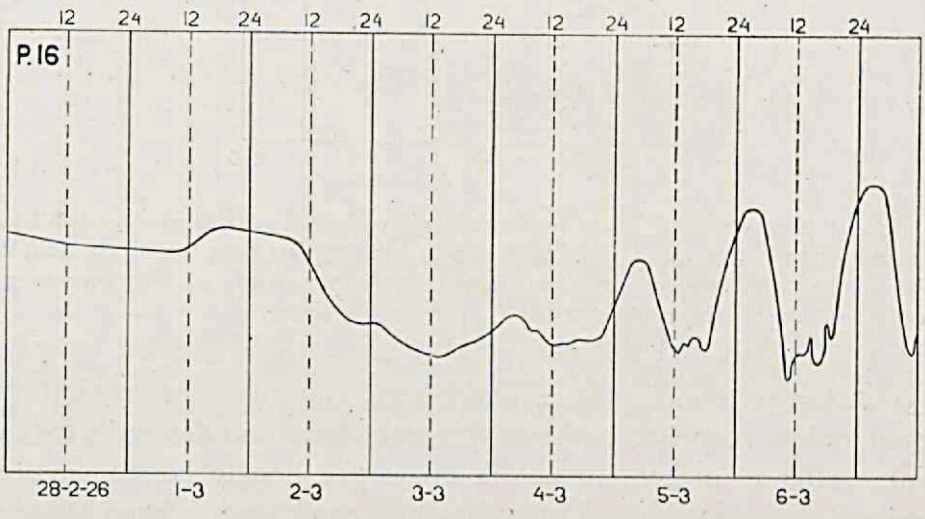


Fig. 8. Kromme van P 16, die na een langdurig verblijf in constant donker stijf geworden was. In de experimenteerkas teruggebracht, herstelt de beweging zich na enkele dagen. (Experimenteerkas ; $^1/_3$ der ware grootte).

constant donker stijf geworden plant. Deze werd den 1sten Maart naar de experimenteerkas teruggebracht; men ziet, dat het blad langzaam een hoogeren stand gaat innemen, om na 3 dagen al een vrij aardigen nachttop te gaan vormen en daarna weer heel regelmatig te reageeren.

Dat onderzoekers, die met andere planten experimenteerden, het stijf worden zooveel eerder zien optreden, zal zijn oorzaak wel vinden in het veel minder krachtig zijn der primaire bladeren. Bij *Canavalia's*, die in de kas geheel normaal worden opgekweekt, en het dan tot overvloedigen bloei en vrucht brengen, ziet men de primaire bladeren tot het einde toe geheel normaal functioneeren.

Ook voor *constant licht* heeft BROUWER het voortgaan van het dagelijksch rhythme beschreven; ook uit de door mij later te beschrijven proeven zal men kunnen zien, dat ook ik dat verschijnsel steeds waarnam.

Uit een andere serie proefnemingen, waarop ik eveneens later uitvoerig terugkom (zie pag. 45), was mij gebleken, dat men op twee verschillende tijden in het etmaal de planten eenige uren licht kan geven, zonder dat daardoor het dagelijksch bewegen der bladeren beïnvloed wordt. Dit deed mij vermoeden, dat de planten, indien ze afwisselend 6 uur licht en 6 uur donker kregen, ook een normale periode schrijven zouden. Om dit na te gaan liet ik een schakelinrichting maken, waardoor het mogelijk was zoowel om de 6 uren, als om de 3 uren licht en donker te geven.

Figuur 9, de kromme van P 116 (die tengevolge van een vooraf-

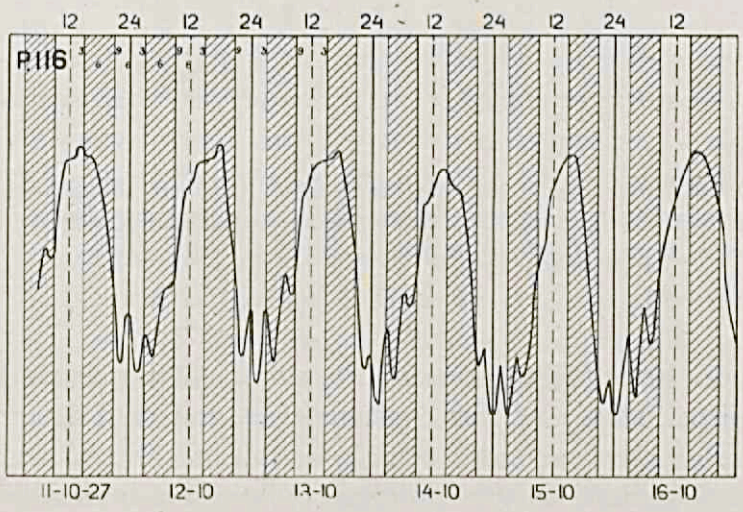


Fig. 9. Kromme van P 116, die tengevolge eener voorafgaande proefneming een omgekeerde periode schreef en van 11 tot 16 Oct. aan een lichtwisseling om de 6 uren werd blootgesteld. Het dagelijksch rhythme gaat vrijwel ongewijzigd door. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte. In deze, evenals in alle volgende krommen zijn de duisternisperioden door harceering aangegeven).

gaande proef reeds zeer vroeg in den namiddag keerpunten in de nachtstanden vormde) toont aan, dat het dagelijksch rhythme bij een lichtwisseling om de 6 uren onverstoord wordt voortgezet. Wel ziet men soms het verloop van de kromme bij het vormen van den nachttop wat onregelmatig worden, van een nieuw rhythme is echter geen sprake, ondanks het feit, dat ik deze wijze van belichting bijna twee volle weken voortzette.

De plant P 101 stelde ik bloot aan een lichtwisseling om de 3 uren, en zooals na de vorige proefneming wel te verwachten was, kreeg ik ook thans geen afwijking van het dagelijksch rhythme. (Men zie figuur 10). Wel vallen de nachttoppen niet steeds

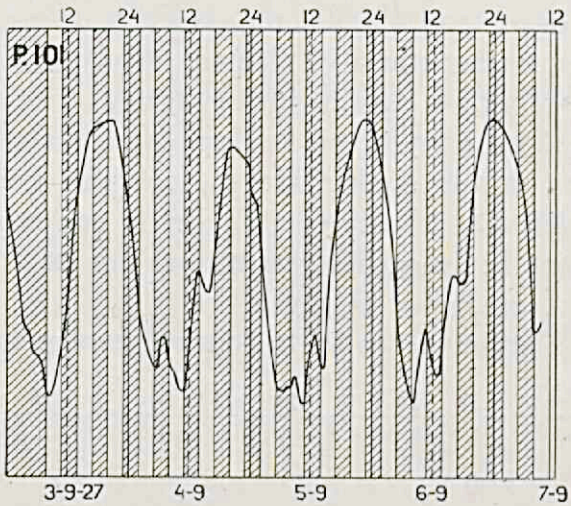


Fig. 10. Kromme van P 101, die van 3 tot 7 Sept. aan een lichtwisseling om de 3 uren werd blootgesteld. Ook thans wordt de dagelijksche periode voortgezet. (Experimenteerkamer ; $^1/_3$ der ware grootte).

precies op hetzelfde tijdstip in het etmaal, doch als de licht- en duisternisperioden niet waren aangegeven, zou men deze niet licht als eene, geschreven onder een abnormale lichtwisseling, herkend hebben. Uit deze laatste proeven blijkt dus duidelijk, dat het dagelijksch rhythme ongestoord wordt voortgezet, wanneer de lichtwisseling plaats heeft om de 6 of minder dan 6 uren. Later (zie pag. 85) zal echter blijken, dat een lichtwisseling om de 5 uren daarop een uitzondering maakt.

§ 2. LICHTWISSELINGEN, WAARBIJ SYNCHRONE BEWEGINGEN WORDEN UITGEVOERD.

a. Indien getracht wordt door geleidelijke verplaatsing der duisternisperiode den nachttop te verplaatsen.

Uit de door BROUWER genomen proeven werd door hem afgeleid, dat de periodieke bewegingen der bladeren van *Canavalia ensiformis* primair veroorzaakt worden door een uitwendigen, *niet* in de lichtwisseling gelegen oorzaak, dien hij voorloopig slechts aanduidt met den naam factor *x*. Indien men echter de planten overdag in het donker laat, en des nachts licht geeft, kan men een even regelmatige omgekeerde beweging verkrijgen, als de normale. Daarom nam BROUWER als hulphypothese aan, dat het kunstlicht de bladgewrichten in hooge mate gevoelig maakt voor den invloed van den factor *x*, die, misschien in verband met de wisseling van dag en nacht, periodieke veranderingen ondergaat, die in eerste instantie oorzaak zouden zijn, van het tot stand komen der slaapbewegingen.

Volgens BROUWER is gedurende den nacht de factor *x* wel is waar in kracht minder dan overdag, doch de vergroote gevoeligheid tengevolge van belichting 's nachts zou de plant, ondanks de geringe kracht van den factor *x* gedurende den nacht, toch eenzelfden uitslag doen maken, als wanneer gedurende den dag belicht was geworden.

Toch is deze verklaring niet zoo plausibel als BROUWER wel wil doen voorkomen; want bij normale belichting valt de periode van de grootste gevoeligheid van het gewricht samen met de grootste intensiteit van den factor *x*; keert men de belichtingsperiode om, dan wordt wel is waar de gevoeligheid van het gewricht voor den factor *x* maximaal, deze zelf is dan echter minimaal.

Indien de factor *x* niet periodiek wisselde, doch constant in grootte was, en toch oorzaak was van de turgorbewegingen, die het bladgewricht uitvoert, dan zou men de gemakkelijke omkeerbaarheid der beweging kunnen verklaren. In dat geval moet het voor de planten ook niet het minste verschil maken, in welk gedeelte van het etmaal men belichting toedient, in welk deel duisternis; steeds zou de nachttop in de duisternisperiode gevormd moeten worden.

Ook zou men de gemakkelijke omkeerbaarheid goed kunnen verklaren, indien de minimaal werkende factor *x* reeds een maximalen uitslag van het gewricht veroorzaakte, zoodat men daardoor

geen verschil in het bewegingsbeeld zou zien, of dit door den minimalen, dan wel door den maximalen factor *x* veroorzaakt werd, doch ook dan moet men den nachttop naar willekeur kunnen verplaatsen.

Om na te gaan, of deze verplaatsing inderdaad zoo gemakkelijk is, nam ik in 1926 een serie proeven, waarbij ik op verschillende wijzen een geleidelijke verplaatsing van den nachttop trachtte te verkrijgen.

In de eerste plaats gaf ik daartoe de planten afwisselend 11 uur licht en 11 uur duisternis, wat dus ten gevolge had, dat de kunstmatige nacht elken dag twee uur vroeger begon dan den vorigen dag.

Er bestonden twee mogelijkheden: óf het eerder intreden der duisternisperiode, zoowel als der lichtperiode, kon voorloopig zonder invloed blijven, zoodat na eenige dagen de nachttop voor een groot deel, of geheel in het licht zou komen te vallen, (om dan een plotselinge verplaatsing te ondergaan), òf de plant kon er onmiddellijk op reageeren, zoodat de nachttop steeds in het donker bleef vallen.

Uit de weergegeven kromme van P 21 (zie figuur 11) ziet men,

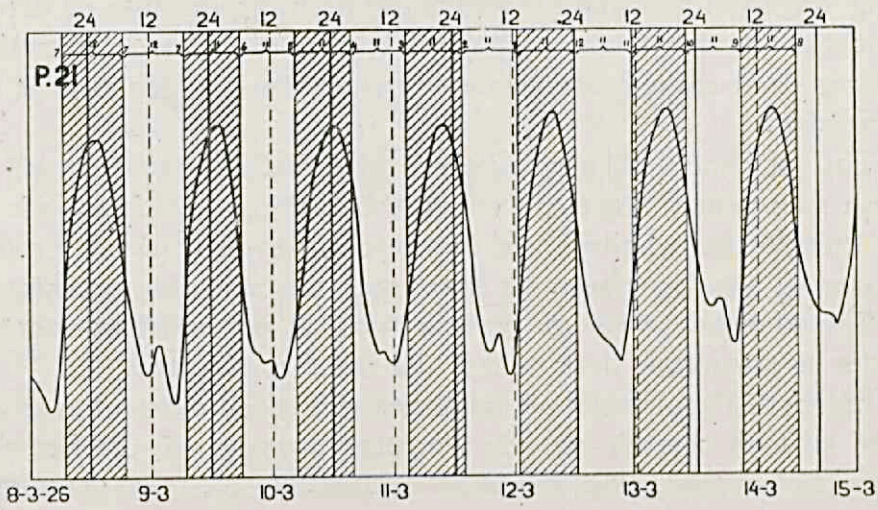


Fig. 11. Kromme van P 21, die van 9 tot 15 Maart aan een lichtwisseling om de 11 uren werd blootgesteld. De bladeren voeren synchrone bewegingen uit, zoodat de nachttop steeds in de duisternisperiode valt, en de periode na 6 dagen geheel is omgekeerd. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

dat het laatste geschiedt: heel geleidelijk treedt de nachttop elken dag wat vroeger op, zoodat de periode na 6 dagen geheel is omgekeerd.

In de tweede plaats gaf ik de planten afwisselend 12 uur licht, gevolgd door 14 uur duisternis. Het licht trof dus elken dag telkens twee uur later dan den vorigen dag de plant, terwijl in de voorafgaande proef juist het omgekeerde het geval was. Ook nu verplaatste de nachttop zich geleidelijk, doch naar een later uur in het etmaal, zoodat ook nu de periode na 6 dagen geheel is omgekeerd. (Zie figuur 12 de kromme van P 18 van 14—20 Febr.).

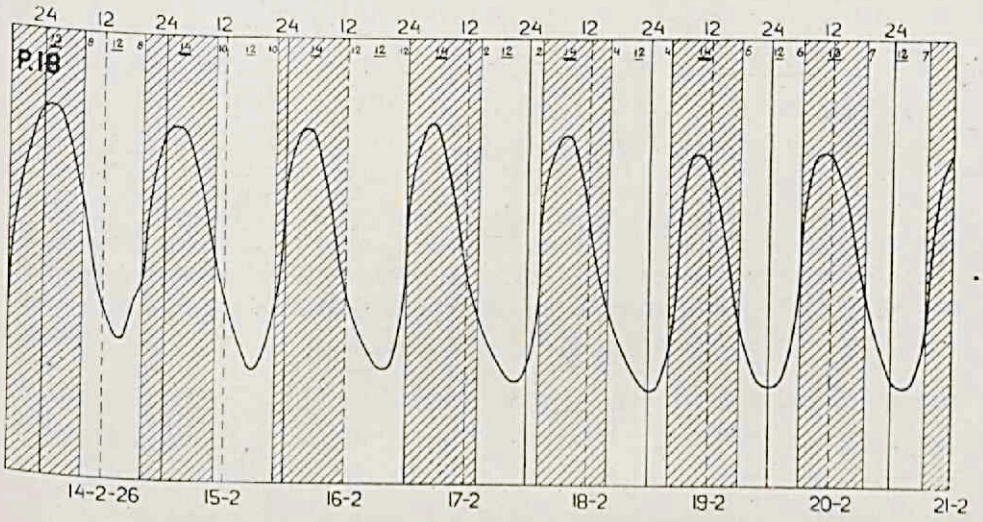


Fig. 12. Kromme van P 18, die van 14—20 Febr. 1926 afwisselend aan 12 uur licht, gevolgd door 14 uur duisternis werd blootgesteld. De duur der licht- en duisternisperioden is boven de betreffende kolommen aangegeven. Ook thans verschuiving der nachttoppen, doch nu naar later tijdstippen, zoodat de keerpunten geheel in de duisternisperiode vallen, en de beweging na 6 dagen geheel is omgekeerd. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

Deze resultaten waren een vrij sterke aanduiding in de richting, dat de uitwendige factor van constante kracht was, of dat de minimale kracht van den factor al voldoende was, om, mits licht aanwezig is, een volledigen uitslag te veroorzaken.

In deze beide gevallen week ik echter van het normale rhythme af (daar voor één periode licht en duisternis telkens minder of meer dan 24 uren noodig waren). Ik besloot daarom ook nog op een andere wijze een verplaatsing van den nachttop te verkrijgen. Tevens wilde ik nagaan, hoe kort ik den kunstmatigen nacht kon nemen, om een verplaatsing nog te laten doorgaan. Ik redeneerde als volgt: In constant licht houdt de onbekende factor den nachtstand om

middernacht gefixeerd, toch kan men door overdag duisternis te geven, den nachttop daarheen verplaatsen. Kan ik nu op een, van middernacht afwijkend, tijdstip een korte duisternisperiode aan de plant geven, zonder dat daarvan een verplaatsing van den nachtstand het gevolg is?

Daartoe gaf ik een serie planten op 11 Juli en de daaropvolgende dagen telkens van 12 uur 's nachts tot 7 uur in den morgen duisternis. Dit deed, zooals uit figuur 13 (de kromme van P 34) blijkt, de nacht-

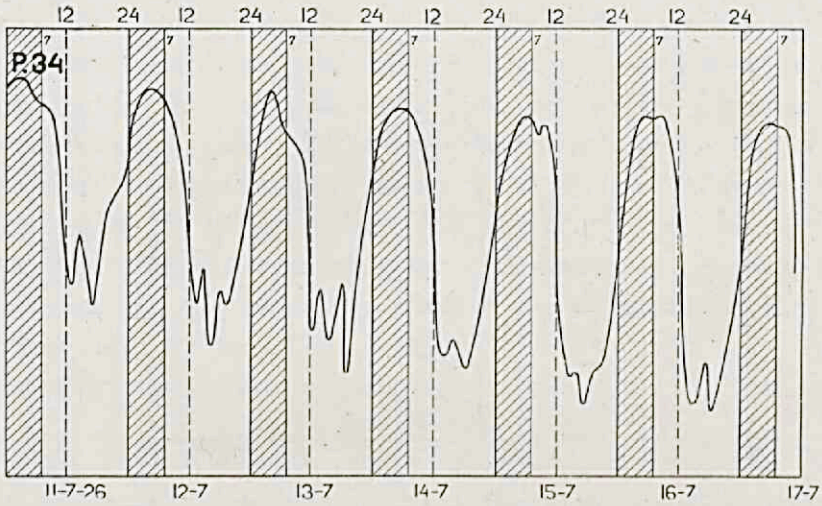


Fig. 13. Kromme van P 34, van 11—17 Juli '26, waaraan slechts van 12 uur 's nachts tot 7 uur in den morgen duisternis werd gegeven. De nachttoppen verplaatsen zich naar een later tijdstip in het etmaal. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

toppen na middernacht optreden. Daarna liet ik de nachten eenige dagen weer om middernacht vallen, en gaf vervolgens korte nachten van 's morgens 2—7 uur; nu trad echter géén verandering in het tijdstip, waarop de nachttop gevormd wordt, op. Niettegenstaande deze belichtingswijze een geheele week werd voortgezet, bleven de toppen om middernacht vallen. (Zie fig. 14 p. 45 de kromme van P 34 van 19—26 Juli).

Het was wel vreemd, dat ik met 17 uur licht en 7 uur duisternis wél een verplaatsing van den nachttop kon verkrijgen, doch niet met een grootere hoeveelheid licht; doch een verklaring kon ik daar toen niet voor geven.

Om den invloed van een korte duisternisperiode op andere tijden van het etmaal na te gaan, gaf ik dezelfde planten behalve deze 5 uren duisternis in den vroegen ochtend, bovendien nog

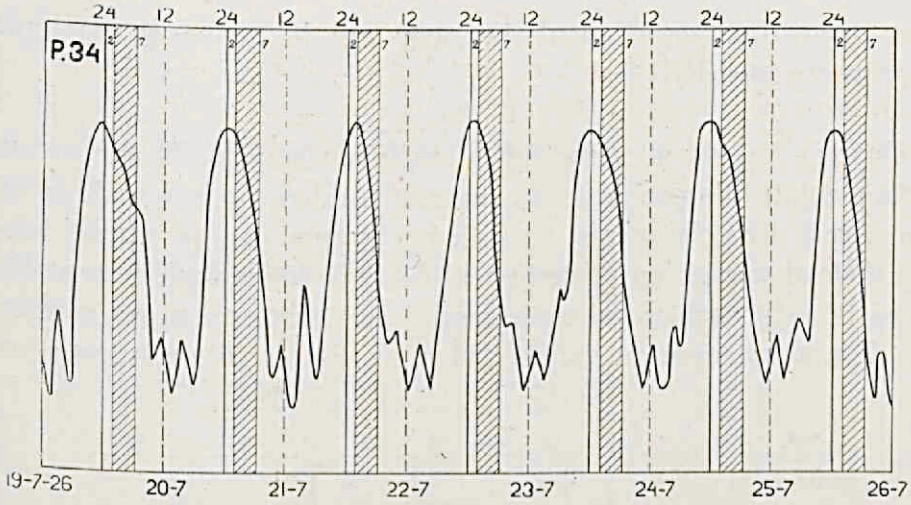


Fig. 14. Vervolg van Kromme P 34 (waaraan eerst gedurende enkele dagen weer een normale lichtwisseling gegeven was), die van 19—26 Juli '26 slechts van 2—7 uur des nachts duisternis kreeg. De nachttop wordt niet noemenswaard verplaatst, zoodat het keerpunt in den nachtstand in het licht valt. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

5 uren duisternis des namiddags van 2—7 uur, zoodat de planten dus afwisselend 7 uur licht en 5 uur duisternis kregen. Uit figuur 15 de kromme van P 34 van 26—29 Juli ziet men, dat ook nu de nachttoppen vrijwel om middernacht blijven vallen. (Deze proef was aanleiding tot het nemen der serie proefnemingen met

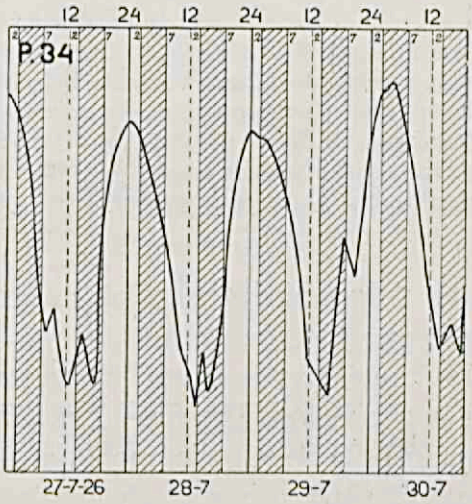


Fig. 15. Vervolg van de kromme P 34 van 27—30 Juli '26, waaruit blijkt, dat de dagelijksche periode ook normaal wordt uitgevoerd, als men behalve des nachts van 2—7 uur, ook des namiddags van 2—7 uur duisternis geeft. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

zeer snelle lichtwisselingen, die door mij in de vorige paragraaf beschreven werd!)

Daar ik mij dit alles niet goed verklaren kon, gaf ik een nieuwe serie planten, die een normale periode hadden, op het midden van den dag 6 uren duisternis, en voor het overige van het etmaal licht. De invloed van dezen korten nacht bleek na één etmaal: de beweging werd bijna geheel omgekeerd, zoodat de nachttoppen des morgens om 7 uur kwamen te vallen. (Men zie figuur 16, de kromme van

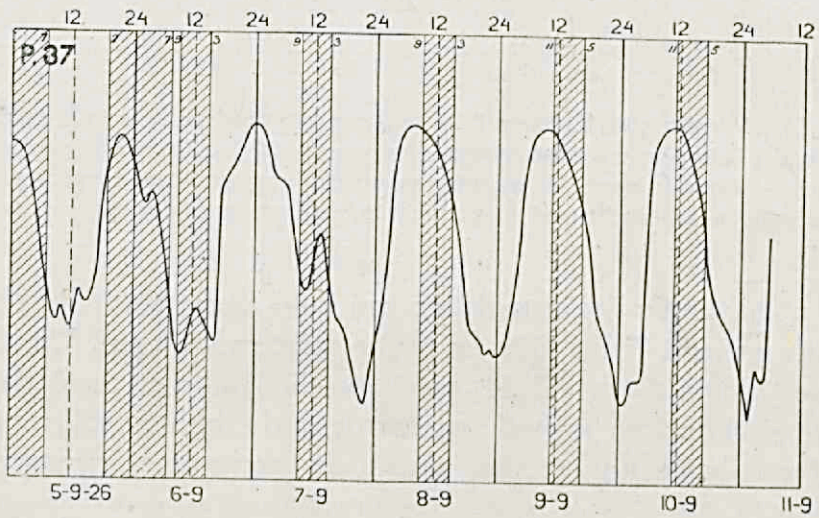


Fig. 16. Kromme van P 37 van 5—11 Sept. '26. Door op 6 Sept. van 9 tot 3 uur duisternis te geven, veroorzaakte de daarna volgende belichting een vertraging in de nachttopvorming, die tot bijna geheele omkeering der periode voert. Door geleidelijke verschuiving der duisternisperiode, heeft verplaatsing der nachttoppen plaats, doch de keerpunten in de nachtstanden komen op den overgang van licht naar donker te vallen. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

P 37 op 7 Sept. en volgende dagen). Ook nu ging ik de nachten geleidelijk verschuiven, eerst gedurende eenige dagen van 11—5 uur, daarna van 1—7 uur, van 3—9 uur, tot ze ten slotte van 9 uur tot 3 uur in den nacht vielen. Uit fig. 17 p. 47 (het vervolg der kromme P 37 van 14—25 Sept.), ziet men, dat de verplaatsing der nachttoppen inderdaad plaats heeft, doch dat de keerpunten in den nachtstand in den regel niet in de duisternisperiode komen te vallen, doch nog juist er voor, of op den overgang van licht naar donker. Blijkbaar zijn hier individueele verschillen in het spel, want voor P 39 en

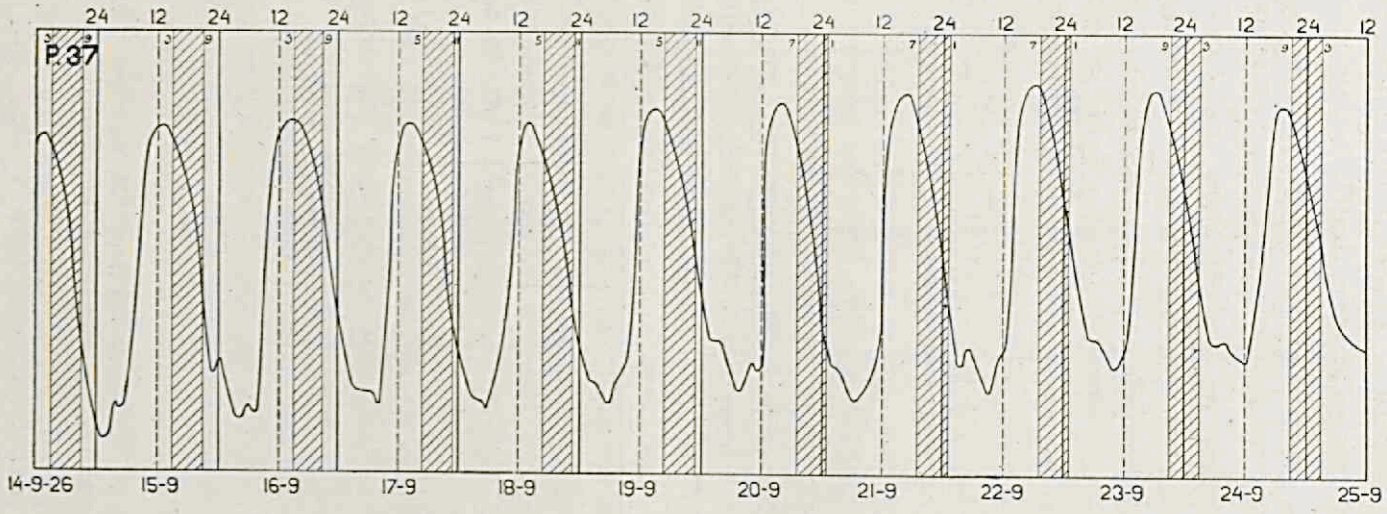


Fig. 17. Vervolg der kromme van P 37 van 14—25 Sept. '26, die aantoont, dat de nachttop ondanks de verschuiving der duisternisperiode naar middernacht, nog een keerpunt in het licht heeft. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

40 (fig. 18 en 19) ziet men, dat er wel degelijk nachttoppen midden in de duisternisperiode gevormd kunnen worden, indien de kunstmatige nacht slechts 6 uren duurt.

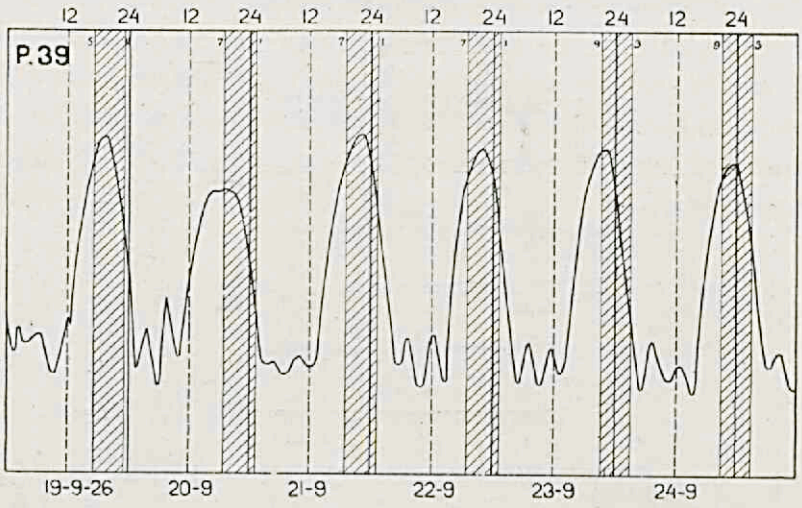


Fig. 18. Kromme van P 39, die aan dezelfde lichtwisseling als P 37 is blootgesteld geweest, doch wel de keerpunten in de duisternisperiode vormt. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

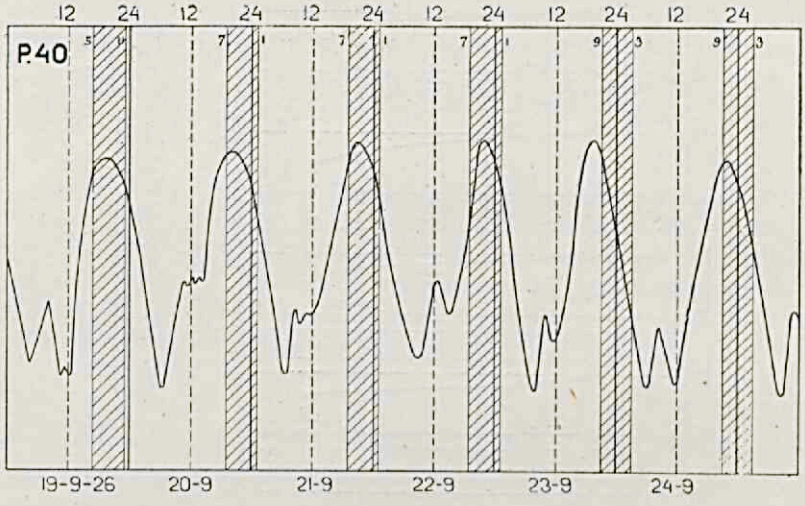


Fig. 19. Kromme van P 40, van 19—25 Sept. '26, waarvoor hetzelfde geldt als voor P 39. (Experimenteerkas; $^1/_3$ der ware grootte).

Een voortzetting dezer proeven toonde aan, dat verschuiving der nachttoppen ook over het middernachtelijk uur heen mogelijk was, indien de kunstmatige nacht 6 uren duurde.

Een geleidelijke verschuiving der nachttoppen bleek dus volgens

beide methoden mogelijk (zoowel door vervroeging als door verlating, en zoowel door dagelijksche verschuiving der lichtperioden, waarbij het dagelijksch rhythme dus niet optrad, als door een geleidelijker verschuiving, doordat men tenminste telkens eenige opeenvolgende dagen in totaal 24 uur licht en duisternis samen geeft). Die verschuiving was echter niet steeds even gemakkelijk te verkrijgen, daarom besloot ik op grond van het feit, dat het mij toch niet steeds gelukte den nachttop in de duisternisperiode te doen vallen, toch over te hellen tot het standpunt van een uitwendigen, in intensiteit wisselenden factor, die naast het licht zijn invloed op het bewegingsbeeld deed gelden.

Vooral krommen, als die van P 34 (zie fig. 14 p. 45), meende ik slechts te kunnen verklaren met behulp van een dergelijken factor. De maximale factor had den nachttop reeds om middernacht doen optreden: nu was de invloed van het licht, gecombineerd met den minimalen factor, niet meer in staat den nachttop te verplaatsen naar den kunstmatigen nacht.

Vreemd was het, dat de nachttop, toen de duisternis op 20, 21 en 22 Sept. (zie fig. 17 p. 47) van 7 uur 's avonds tot 1 uur 's nachts duurde, ook dan niet om middernacht viel. Evenmin geschiedde dit op 24 Sept., toen de duisternisperiode al voor de tweede maal van 9 uur 's avonds tot 3 uur 's nachts duurde. Mogelijk had de minimale factor wél invloed op den tijd van vorming van den nachttop als 't licht eerst samenwerkte met den factor in minimum en pas daarna met dien in maximum, zooals bij een lichtperiode, die van 1 uur 's nachts tot 7 uur 's avonds duurt, het geval moet zijn.

Ook zou dit nog eenigszins zoo kunnen zijn, als de belichting duurt van 3 uur 's morgens tot 9 uur 's avonds, hoewel men dan toch wel mag aannemen, dat het gedeelte van den factor in minimum, dat nog samenwerkt met het licht, al vrij gering moet zijn. Zoolang men echter niet weet, van welken aard de uitwendige factor is, en op welke tijden deze in maximum of in minimum is, is het uiterst moeilijk conclusies te trekken over den invloed, dien het licht er op moet hebben, zoodat ik me voorloopig bepaalde tot de volgende conclusies:

1e. Indien er inderdaad een uitwendige factor bestaat, die het periodiek bewegen der bladeren in eerste instantie regelt, dan kan deze niet constant van grootte zijn, want men kan de nachtstanden niet steeds met duister-

nisperioden op willekeurige tijdstippen in het etmaal doen samenvallen.

2e. Indien echter deze, periodiek in grootte wisselende, uitwendige factor bestaat, dan is het onverklaarbaar, waarom de nachtstanden niet steeds met middernacht samenvallen, als men de duisternisperiode, na een geleidelijke verschuiving door het geheele etmaal heen, weer met middernacht laat samenvallen.

Ten deele was ik dus gesterkt in de overtuiging, dat een mij onbekende kracht het periodiek bewegen regelde, daarnaast was echter ook twijfel aan het bestaan van die kracht in mij opgekomen, die door de verdere, door mij bereikte resultaten nog zóó zeer versterkt werd, dat ik gedwongen werd naar een andere verklaring voor de door mij waargenomen verschijnselen te zoeken.

b. *Indien licht- en duisternisperioden gegeven worden, die langer of korter dan 12 uren duren, doch steeds langer dan 6 uren.*

In het begin dezer paragraaf, waar ik proeven beschreef, die ten doel hadden, den nachttop geleidelijk te verplaatsen, heb ik reeds betoogd, dat ik, door toepassing van een lichtwisseling om de 11 uren, het normale rhythme zóó zeer beïnvloeden kon, dat de nachttoppen regelmatig om de 22 uur gevormd werden. (Zie fig. 11, p. 42).

Ik stelde nu een serie planten aan een lichtwisseling om de 8 uren bloot, en evenals ik twee jaren te voren bij een voorloopige proefneming reeds meende geconstateerd te hebben, zag ik nu de vorming der nachttoppen om de 16 uren geschieden. Men vergelijke fig. 20 P. 51 de kromme P 120. Van 6 tot en met 12 Dec. wisselt telkens 8 uur licht met 8 uur duisternis af. De toppen zijn wel is waar niet allemaal even diep, niemand zal hierin echter een dagelijksch rhythme terug herkennen. De beweging der bladeren is anders dan de normale. De daling der bladeren heeft telkens in de duisternisperiode plaats, terwijl de stijgende beweging in het licht wordt uitgevoerd. Zéér vaak ziet men dan ook, dat de keerpunten in de nachtstanden juist op den overgang van donker naar licht vallen. Men lette nu echter op het verder verloop der kromme op 13, 14 en 15 December in constante duisternis! In deze drie dagen worden onmiddellijk volkomen normaal 3 nachttoppen gevormd, alle drie slechts kort voor

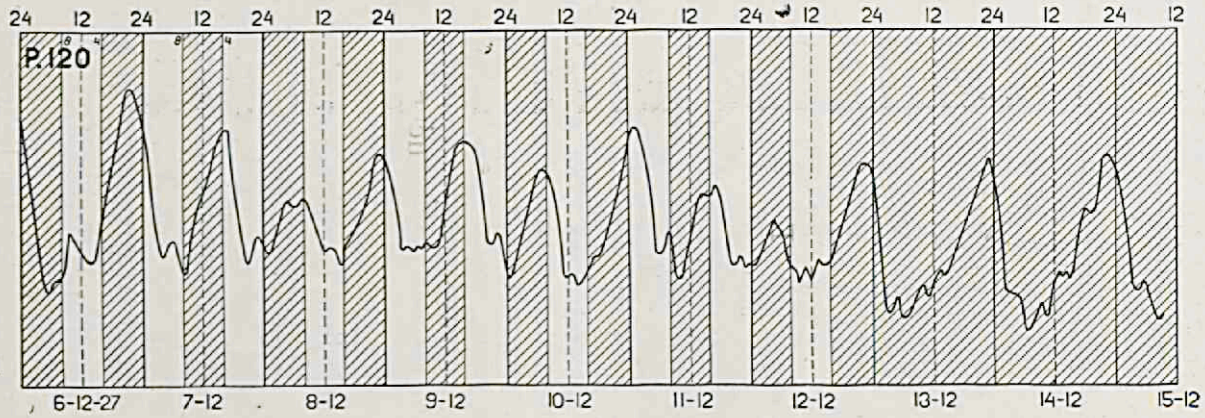


Fig. 20. Kromme van P 120. Van 6 tot en met 12 December '26 geschreven in een lichtwisseling om de 8 uren. Er wordt een synchrone beweging uitgevoerd, waarvan de keerpunten in de nachtstanden vallen op den overgang van donker naar licht, zoodat de stijgende beweging der bladeren dus steeds in het licht wordt uitgevoerd, de dalende in het donker. Op 13, 14 en 15 December bevinden de planten zich in constante duisternis en voeren daarin een normale dagelijksche periode uit, waarvan de keerpunten in de nachtstanden kort voor middernacht gevormd worden. (Experimenteerkamer; $^1/_2$ der ware grootte).

middernacht. Men zou hierin een bewijs vóór de werking van den factor *x* kunnen zien! De voortzetting van deze proefneming leert echter, dat daar geen reden toe is. Want een hernieuwde invoering van een lichtwisseling om de 8 uren, nu echter zóó ingesteld, dat om den anderen dag middernacht juist midden in een lichtperiode komt te vallen), toont, (zie fig. 21) dat een, nu op 18 December intredende, constante duisternis de nachttoppen

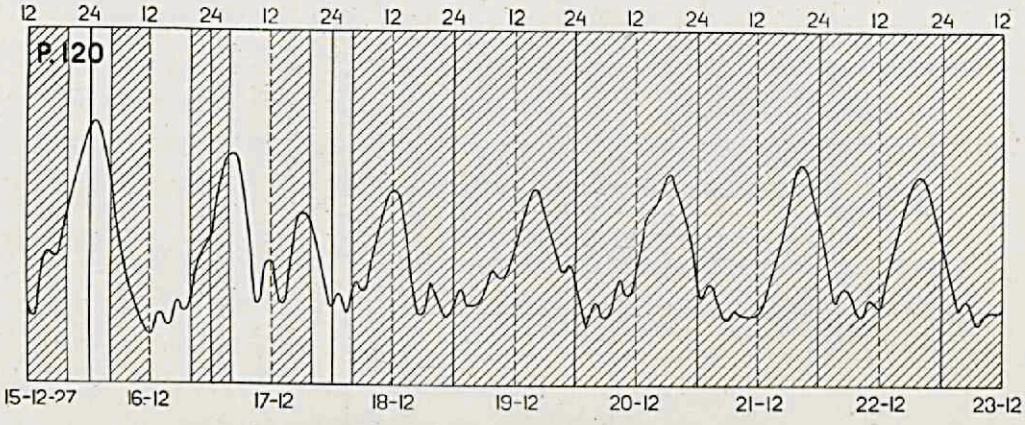


Fig. 21. Vervolg van kromme P 120, opnieuw van 15 tot 18 Dec. '26 lichtwisseling om de 8 uren, nu echter zóó geregeld, dat om de twee dagen middernacht juist in een lichtperiode valt. De op 18 December intredende duisternisperiode doet ook thans een dagelijksche periode weer tot uiting komen, waarbij de nachttoppen echter op het midden van den dag gefixeerd zijn. Langzaam verplaatst zich dit keerpunt naar een later tijdstip. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

op het midden van den dag doet vallen. Langzaam verplaatst de nachttop zich naar een later tijdstip, tot het keerpunt op 25 Dec. om 8 uur valt; daarna houdt de periodieke beweging echter op. Dat de eerste maal de intredende duisternis de nachttoppen om middernacht deed vallen, beschouw ik als een gevolg van het feit, dat toen de laatste maal het licht om 12 uur in den middag viel, terwijl het de tweede maal de plant juist om middernacht trof.

Even goed als de plant gevoelig is voor een lichtwisseling binnen de 12 uur (mits deze om meer dan 6 uur plaats heeft), is de plant gevoelig voor een langzamer lichtwisseling. Daarvoor zijn bij PFEFFER al bewijzen te vinden in een lichtwisseling om de 18 uren, terwijl BROUWER de planten afwisselend 24 uur licht en donker gaf.

Over de door mij genomen proeven kan ik dan ook kort zijn.

In fig. 22 ziet men de kromme van P 26, die het gevolg eener lichtwisseling om de 14 uren is.

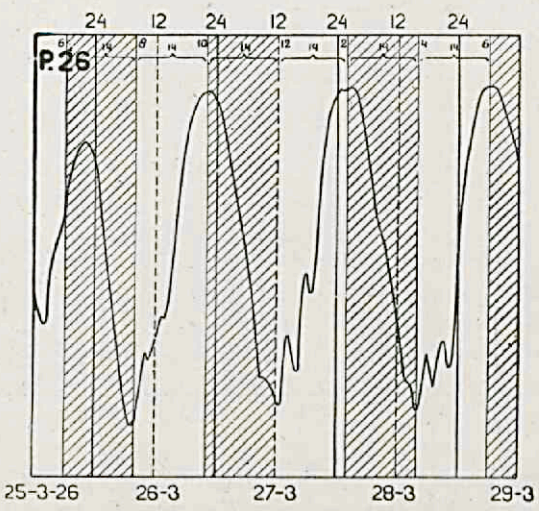


Fig. 22. Kromme van P 26 van 25 tot 29 Maart '26, geschreven in een lichtwisseling om de 14 uren. De keerpunten in de nachtstanden vallen steeds op den overgang van licht naar donker (dus juist omgekeerd als bij een lichtwisseling om de 8 uren, zie fig. 20 en 21), zoodat de dalende beweging van het blad in het licht, de stijgende in het donker valt. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

Fig. 23 toont de kromme van P 26 geschreven bij een lichtwisseling om de 16 uren.

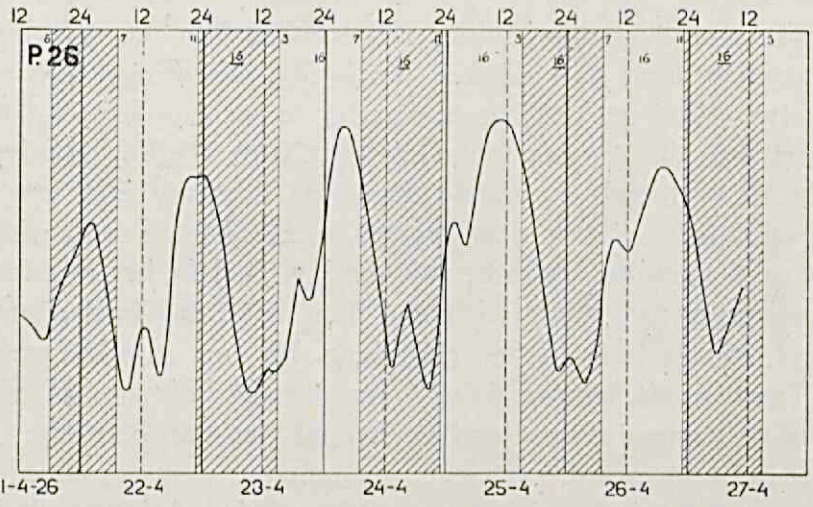


Fig. 23. Kromme van P 26, van 21 tot 27 April, geschreven bij een lichtwisseling om de 16 uren, waarbij het keerpunt in de nachtstanden juist vóór den overgang van licht naar donker komt te vallen. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

Fig. 24 p. 54 is de kromme van P 133, van 8—14 Maart, op welke dagen de lichtwisseling om de 18 uren plaats vond.

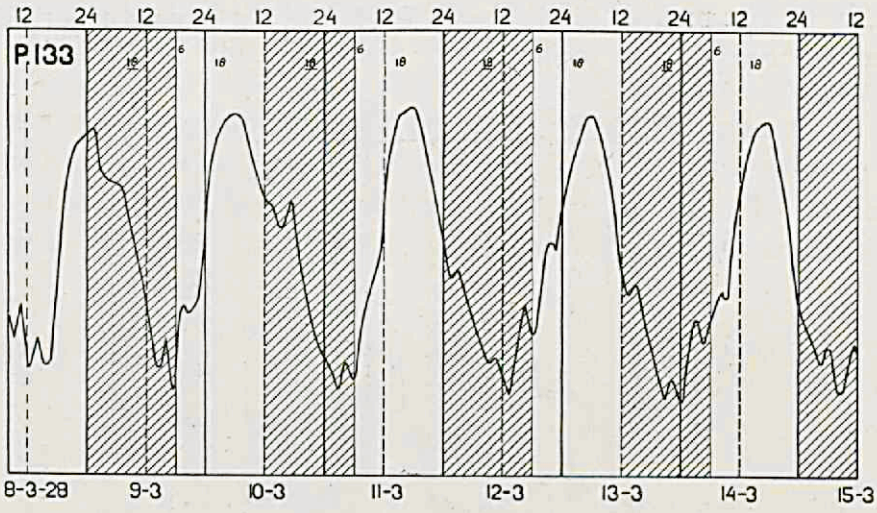


Fig. 24. Kromme van P 133 van 8—15 Maart '27, geschreven bij een lichtwisseling om de 18 uren, waarbij het keerpunt in den nachtstand zooveel vóór den overgang van licht naar donker valt, dat de nachtstand voor een groot deel in het licht wordt doorgebracht, terwijl een belangrijk deel van den dagstand in het duister valt. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

Hierbij wil ik alleen nog op één enkel feit opmerkzaam maken, dat voor mij later van veel belang zal blijken, en dat is, dat men bij een lichtwisseling om de 14 uren het uiterste punt van den nachttop juist met de lichtwisseling ziet samenvallen, en wel bij den overgang van licht naar donker, dat is dus juist omgekeerd als bij de lichtwisseling om de 8 uren, waarbij de nachttop juist ligt op den overgang van donker naar licht (zie fig. 20 p. 51). Bij de wisseling om de 16 uren valt na enkele dagen de nachttop juist nog vóór den overgang van licht naar donker, en indien de belichting om de 18 uren veranderd wordt, valt deze vrijwel in het midden van den belichtingstijd, dus afwisselend den eenen dag in den vroegen ochtend, 36 uur later in den namiddag. Bij een, in 1926 genomen proef, waarbij de lampen juist 6 uur vroeger uit en aan gingen, werden de toppen afwisselend op het midden van den dag, of om middernacht gevormd.

De planten bevinden zich dus nu tijdens de belichting grootendeels in nachtstand, tijdens de duisternisperiode, in dagstand.

Voor de gevolgen eener lichtwisseling om de 24 uren, zie men de kromme, die Brouwer weergeeft op pag. 67 van zijn proefschrift.

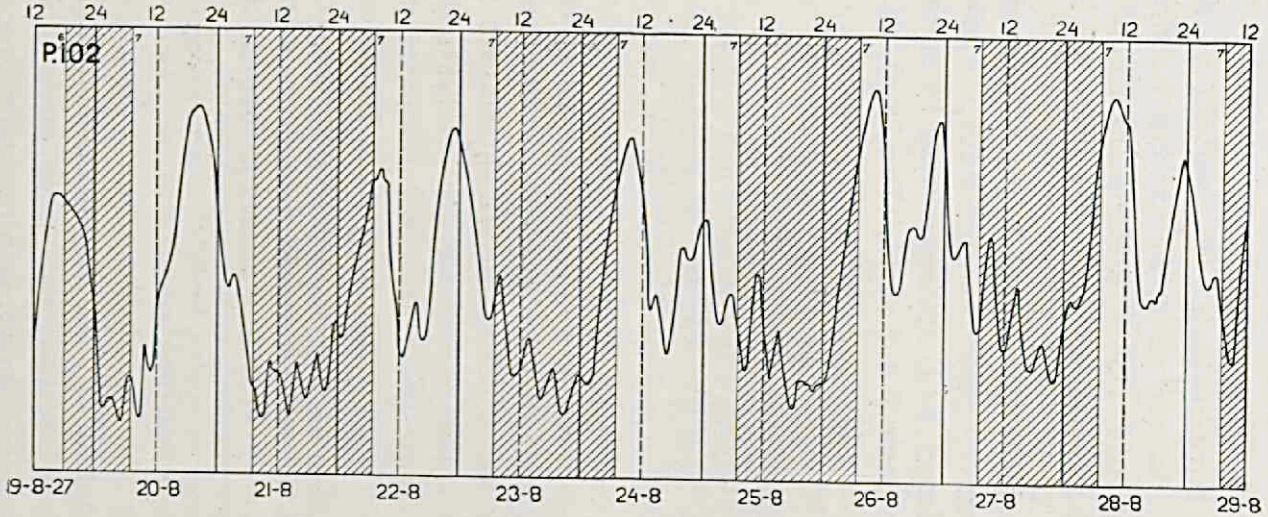


Fig. 25. Kromme van P 102, die van 20 tot 29 Aug. aan een lichtwisseling om de 24 uren werd blootgesteld. Op 20 Aug. vormt de plant een zéér vertraagden nachttop in het licht, terwijl de er op volgende dagstand in de duisternisperiode lang wordt volgehouden; de daling van het blad valt echter nog in de duisternisperiode. In de volgende lichtperiode op 22 Aug. voert het blad een snelle stijging in het licht uit, en vormt daarna weer onmiddellijk een nieuwen nachttop; op de volgende dagen ziet men in de duisternisperioden telkens verlengde dagstanden en in het licht dubbele nachttoppen optreden.

Hier is de verschuiving van de plaats van vorming der nachttoppen naar het midden der belichtingsperiode nog veel duidelijker geworden. De dagstand valt vrijwel geheel in de duisternisperiode en duurt dus 24 uren, evenals de nachtstand.

Het verloop van deze kromme sluit zeer goed aan bij dat van een kromme geschreven door een plant, die aan een lichtwisseling om de 18 uren is blootgesteld. Ook ik kreeg herhaaldelijk dergelijke krommen bij een lichtwisseling om de 24 uren.

Niet steeds echter verloopt de beweging zoo. Men vergelijke hiermee fig. 25, pag. 55, het vervolg van kromme P 102, die gedurende eenige weken aan een dergelijke lichtwisseling was blootgesteld of fig. 26 het vervolg van kromme P 133 op 16, 17 en 18 Maart.

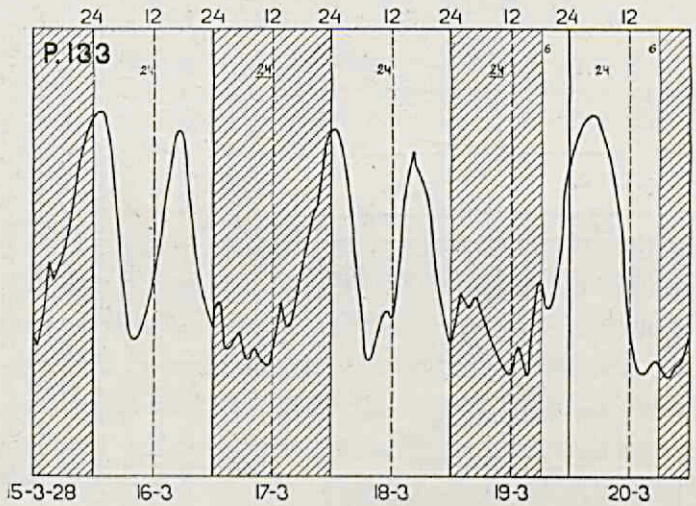


Fig. 26. Vervolg van de kromme van P 133, van 15—20 Maart. Op 16, 17 en 18 Maart wordt een lichtwisseling om de 24 uur gegeven, waarbij een beweging wordt uitgevoerd, zooals voor P 102 in fig. 25 uitvoerig beschreven wordt. Op 19 Maart worden de lampen 6 uur vroeger uitgedaan, op het oogenblik, waarop de daling der bladeren nog geheel beginnen moet; nu wordt in het licht één zeer vertraagde nachttop gevormd. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

Deze krommen komen met de door Brouwer gepubliceerde in zoover overeen, dat ook nu de dagstand steeds in de duisternisperiode valt, en telkens bijna 24 uren wordt volgehouden. Ook nu vallen de nachttoppen tijdens de belichting, er worden echter meestal twee nachttoppen in elke 24 uur licht gevormd. Deze toppen zijn wel is waar niet steeds beide even diep, maar samen toch oorzaak, dat het blad tijdens de belichting grootendeels in nachtstand verkeert.

Bij BROUWER is geen sprake van vorming van dergelijke dubbele nachttoppen tijdens de belichting. Zeer traag vormt de plant hier in het licht één nachttop, om daarna 24 uur in dagstand te blijven. In dien dagstand worden wel eens vrij diepe schommelingen uitgevoerd, waarop BROUWER ook de aandacht vestigt.

Merkwaardig is echter, dat bij kromme P. 102 op Zaterdag 20 Aug. (zie fig. 25 p. 55) wel slechts één nachttop tijdens de lichtperiode gevormd wordt, doch niet op de volgende dagen; doch op deze dagen had het blad al een vrij diepen nachtstand bereikt op het oogenblik, waarop de lampen aangingen, terwijl de daling van het blad op 20 Aug. nog beginnen moest, daar het nog in optimalen dagstand was (en daarin zelfs nog eenige uren bleef), toen de lampen om 8 uur aangingen.

Dat inderdaad deze omstandigheid oorzaak is van het al of niet optreden van dubbele toppen tijdens de 24 uren licht, blijkt ook uit P 133, die, na eerst aan een lichtwisseling om de 18 uren te zijn blootgesteld (van 9 tot en met 14 Maart), daarna een lichtwisseling om de 24 uren kreeg, waarbij de eerste 24 uur licht de plant te middernacht van 15 naar 16 Maart trof, op het oogenblik, dat de nachttop al grootendeels gevormd was (zie fig. 26 p. 56); evenzoo geschiedde bij de volgende belichting op 18 Maart. In deze beide lichtperioden ziet men dubbele toppen. Toen ik echter op 19 Maart de lampen 6 uur eerder aandeed, en de geheele daling van het blad daardoor in het licht kwam te vallen, werd onmiddellijk slechts één vertraagde nachttop gevormd. Blijkbaar treedt dus slechts één nachttop in 24 uren op, als de daling van het blad nog geheel beginnen moet op het oogenblik, waarop de lampen aangaan, terwijl men de dubbele toppen ziet optreden, als de daling van het blad al geheel of bijna geheel voltrokken was.

Laat men na vertraagde lichtwisseling de lampen constant branden, dan treedt onmiddellijk een uitgesproken dagelijksch rhythme te voorschijn.

Blijkbaar is het niet mogelijk de planten een ander dan dit rhythme te leeren. Wèl kan men de planten, zoolang de lichtwisseling abnormaal is, op daarmee in overeenstemming zijnde tijdstippen nachttoppen laten vormen. Deze nachttoppen kunnen zoowel binnen de 24 uren optreden (ten minste als de lichtwisseling niet al te snel verloopt), als met grooter tusschenpoozen.

Men kan het bewegingsbeeld dus, hoewel beperkt, zoowel versnellen als vertragen.

Houden die abnormale lichtwisselingen op, dan herstelt zich het normale dagelijksche rhythme zoowel in constant licht, als in constante duisternis.

§ 3. OVER DEN GROOTEN INVLOED VAN ZEER KORTE PERIODIEKE BELICHTINGEN.

Door de in § 1 besproken proeven was ik ten deele versterkt in de overtuiging, dat er in de atmosfeer een periodiek in kracht wisselende factor werkzaam moet zijn, die de eigenlijke verwekker is van het periodiek bewegen der bladeren, en dat deze factor dus de oorzaak is van de, onder constante omstandigheden ('t zij licht, 't zij duisternis), voortgezette bewegingen met vorming van nachttoppen omstreeks middernacht.

Daar echter uit alle waarnemingen blijkt, dat men met behulp van kunstlicht den nachttop zeer gemakkelijk op een geheel ander uur van den dag kan doen vallen, meende ik, dat men er ook in moest kunnen slagen, met behulp van een kortstondige belichting, die niet met den natuurlijken dag samenvalt, den maximaal werkenden factor x zoodanig tegen te werken, dat de vorming van den nachttop om middernacht uitblijft, zonder dat vorming van een top, als gevolg van de kunstmatige belichting, op een ander uur van den dag optreedt. M. a. w. ik zocht naar die hoeveelheid licht, waarmee ik den maximaal werkenden factor x in evenwicht kon houden.

Daar de omkeering der natuurlijke beweging door een belichtingsperiode van 12 uur in één etmaal tot stand komt, was te verwachten, dat de hoeveelheid licht, die tot bovengenoemd doel moet worden aangewend, aanzienlijk kleiner genomen kan worden.

Deze serie proefnemingen werd ter oriënteering begonnen met een belichting gedurende 2 uur in den namiddag nl. van 5 u. 30 tot 7 u. 30, en deze wijze van belichten werd gedurende vier opeenvolgende dagen voortgezet.

Reeds onmiddellijk na de eerste belichting op 2 Nov. maakt zich de invloed hiervan duidelijk kenbaar door een verschuiving van den nachttop, en (wat daar natuurlijk mee gepaard gaat) een verschuiving

van den dagstand, zoodat de optimale dagstand reeds tijdens de tweede belichting daar geheel mee samenvalt, terwijl sommige planten reeds tijdens de eerste belichting in den namiddag hun dag-

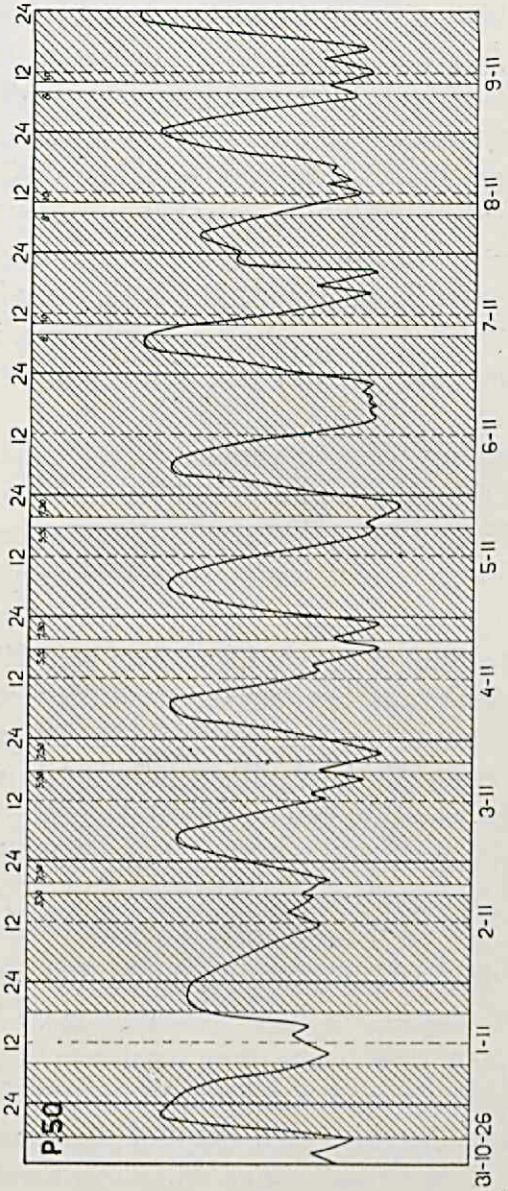


Fig. 27. Kromme van P 50 van 31 Oct. tot 9 Nov. 1926. De planten krijgen des avonds van 5 u. 30—7 u. 30 licht. De nachttop verplaatst zich naar een later tijdstip in het etmaal, zoodat de belichting het blad in dagstand treft. Op 6 Nov. werd des avonds niet belicht, doch op 7 Nov. en volgende dagen krijgen de planten des morgens van 8—10 uur licht, dat het blad treft, terwijl het de stijgende beweging uitvoert. Als gevolg treedt de nachttop de volgende nachten weer vroeger op, zoodat na eenige dagen de belichting het blad weer in dagstand treft. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

stand verlengden. (Men zie figuur 27, de kromme van P 50 van 31 Oct.—5 Nov. 1926; de nachttop wordt op de erop volgende dagen steeds in den vroegen morgen gevormd.) In het algemeen ziet men het duidelijkst hoeveel uren het rhythme

verschoven is, wanneer men niet op den dagstand, doch op het keerpunt in den nachtstand let. Dit punt is veel scherper begrensd, dan begin, midden of eind van den dagstand, daar bij een snelle stijging van het blad, d. dagstand schijnbaar buitengewoon vroeg, bij een langzame stijging, schijnbaar buitengewoon laat kan beginnen.

Op 6 Nov. wordt het licht des avonds niet aangedaan, en blijft het dus den geheelen dag donker, terwijl den daaropvolgenden dag de lampen des morgens van 8—10 uur aangaan, op welk moment de planten dus nog in een diepen slaapstand verkeeren. Ook nu doet het licht zijn invloed gelden: men zie het vervolg van de kromme van P 50 van 7—9 Nov. in fig. 27 p. 59. De derde maal belichting treft de plant weer in dagstand. Nu is de vorming van den nachttop echter niet zooals de vorige maal het geval was, *verlaat*, doch *vervroegd*, zoodat deze den derden dag al weer om middernacht valt.

Geheel in overeenstemming hiermee verliep de volgende proefneming, waarbij ik eerst des avonds van 5 u. 30—6 u. 30 belichtte, (men zie daartoe fig. 28, p. 61, het vervolg der kromme P 50 van 10—15 Nov.), en daarna, nadat weder eenzelfde verplaatsing van den nachttop bereikt was, ook nu weer vervroegd optreden door belichting in den morgen, van 17 tot en met 20 Nov.; alleen maakt het den indruk, dat een verlating van den nachttop iets vlugger in zijn werk gaat, dan een vervroeging. Ik gaf hiervoor als verklaring, dat eenzelfde hoeveelheid licht op de werking van den maximalen factor x van minder invloed was dan op den minimalen factor x, doch later bleek mij, dat deze verklaring niet de juiste is.

Het is hier misschien de plaats erop te wijzen, dat het natuurlijk in het geheel niet zeker is, dat in den loop van den dag de factor x maximaal, in den loop van den nacht, minimaal van kracht is. Beter zou het zijn te spreken van den toestand van den factor x, gedurende den tijd, waarin het blad den dag- of den nachtstand inneemt. Dit is echter een vrij omslachtige wijze van aanduiding, die bovendien toch niets zegt omtrent het verband tusschen de wisseling in intensiteit van den factor x en den bereikten stand der bladeren! Men kan zich immers evengoed voorstellen, dat een verandering in de intensiteit van den factor x direct gepaard gaat met een stijging of daling der bladeren, als dat men zich kan

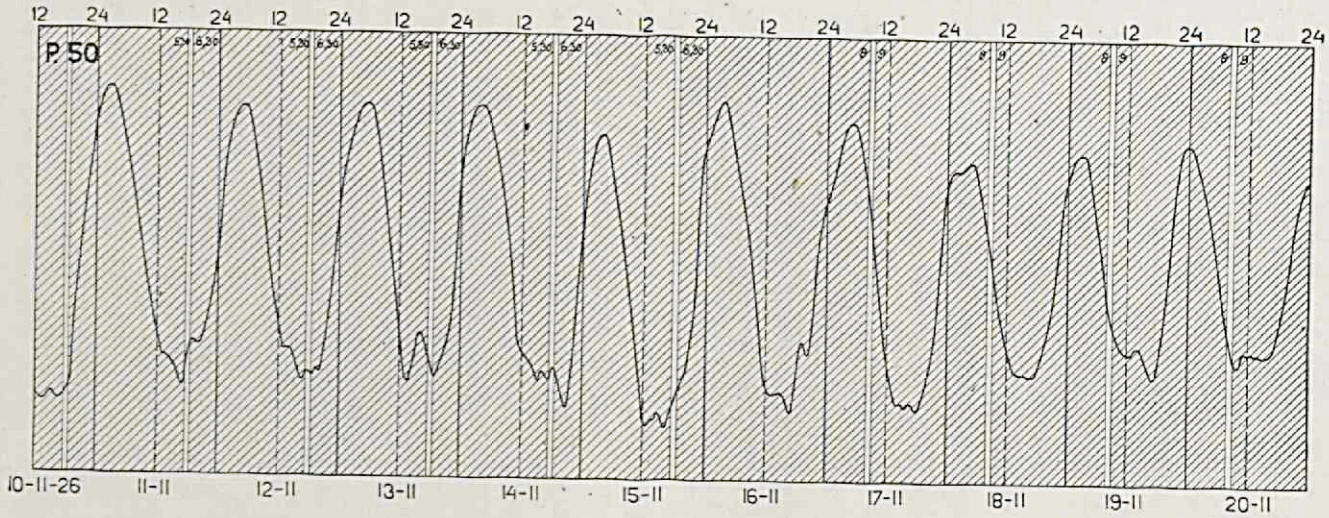


Fig. 28. Vervolg der kromme van P 50. Van 10—17 Nov. '26 wordt door belichting des avonds van 5 u.30—6 u.30 weer een verplaatsing van den nachttop naar rechts verkregen, terwijl door belichting in den morgen van 17—20 Nov. van 8—9 uur weer een verplaatsing naar links veroorzaakt wordt, zoodat na eenige keeren belichting het licht de plant steeds in dagstand treft. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

denken, dat deze stijging of daling eerst verscheidene uren na de intensiteitsverandering van den factor *x* optreedt.

M. a. w. de nachtstand zou een gevolg kunnen zijn van den in den loop van den dag maximaal of minimaal geworden factor *x*, en de dagstand van den in den loop van den nacht minimaal of maximaal geworden factor *x*; doch de dagstand kan ook het gevolg zijn van den op dien tijd maximalen of minimalen factor *x* en de nachtstand van den, in den nacht minimalen of maximalen factor.

Zoolang de factor *x* in zijn waren aard niet bekend is, is het echter onmogelijk de grootte van den factor op bepaalde tijden in het etmaal te bepalen, en ik geloof niet, dat er eenig wezenlijk bezwaar tegen is, kortheidshalve te spreken van den maximalen factor *x* overdag, den minimalen in den nacht.

Nadat ik de planten dus des avonds en des morgens één uur licht had gegeven, en met behulp daarvan den nachtstand vertraagd en vervroegd had, zette ik deze wijze van proefnemen voort, door des avonds van 5 u.—5 u. 30, dus gedurende een half uur te belichten; ook nu werd de nachttop naar een later uur verschoven.

Door deze resultaten aangemoedigd, stelde ik een serie planten des avonds van 10 u. tot 10 u. 15 aan belichting bloot; uit de weergegeven kromme van P 58 van 15—21 Dec. 1926 (zie figuur 29)

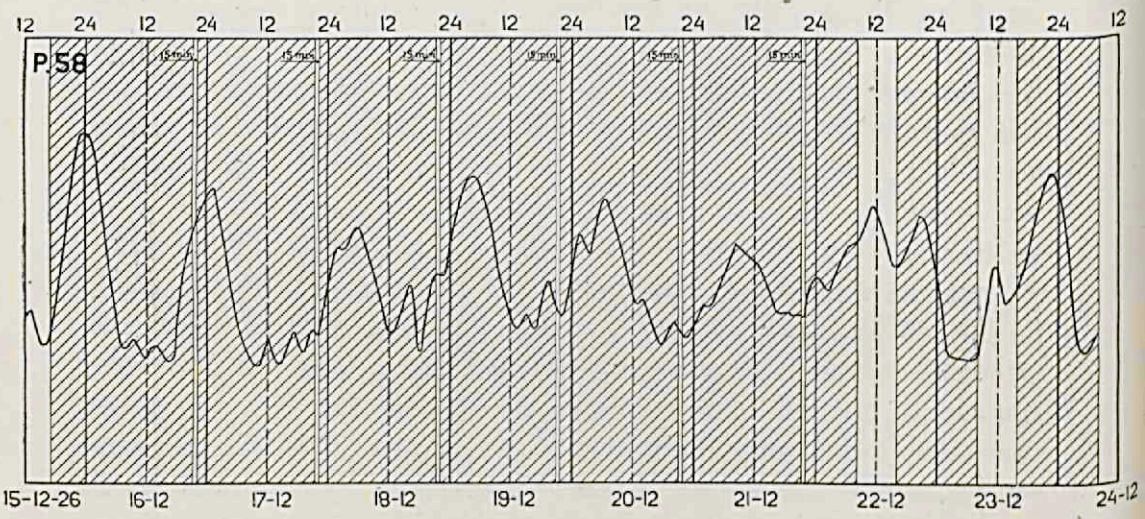


Fig. 29. Kromme van P 58. Van 15—21 Dec. '26 belichting gedurende 15 minuten (door een witte lijn in het geharceerde veld aangegeven), des avonds om 10 uur, verplaatst den nachttop geleidelijk naar 8 à 9 uur in den ochtend; daarna normale lichtwisseling van 22—24 Dec. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

blijkt, dat ook door deze vrij korte belichting de nachttop verplaatst wordt en wel zóó ver, dat deze na eenige dagen des morgens om 8 à 9 uur gevormd wordt; wel is waar zijn de gevormde nachttoppen minder diep, en verloopt de geheele beweging minder regelmatig dan bij normale belichting, of in constante duisternis het geval is; er valt echter niet aan te twijfelen, of het rhythme is duidelijk omgekeerd.

Op deze serie proeven volgde er eene, waarbij de planten des avonds om 10 uur slechts gedurende 5 minuten belicht werden. Uit de weergegeven kromme van P 59 van 14—19 Jan. 1927 (zie fig. 30 p. 64) blijkt, dat ook nu binnen enkele dagen de nachttop geheel verplaatst is. Op 19 Jan. valt deze zelfs precies op het midden van den dag. Deze uitslagen zijn in diepte niet veel minder dan die van een normale kromme; de andere krommen gaven wel niet alle zulke diepe uitslagen te zien, b.v. P 55 op 14 tot en met 19 Jan. (zie fig. 31 p. 65); het voortbestaan van het rhythme is echter onmiskenbaar. Dat P 59 krachtiger uitslagen geeft, is ook niet verwonderlijk, als men bedenkt, dat deze plant nieuw was aangezet, terwijl de andere reeds voor de vorige proefneming gebruikt waren.

Het vervolg van kromme P 59 en P 55 van 20 tot en met 23 Jan. (zie fig. 30 en 31) toont, dat ook nu een belichting gedurende 5 minuten des morgens om 9 uur het oorspronkelijke rhythme binnen enkele dagen doet weerkeeren. Het licht trof de planten toen echter op een oogenblik waarop de dalende beweging der bladeren nog in vollen gang was. Nu gaat de omkeering der beweging niet met een versnelling van het rhythme gepaard, zooals anders het geval was, als de belichting de plant in den ochtend trof, terwijl het blad al in stijgende beweging was. In fig. 30 treedt de nachttop op 20 Jan. iets later op en wordt op 21 Jan. in het geheel niet gevormd. Op dezen dag worden echter zeer intensieve schommelingen uitgevoerd. Pas na de belichting op 22 Januari vormt zich 12 uur later een normale nachttop, evenals den daaropvolgenden dag. Bij P 55 (zie fig. 31 p. 65) bleven deze intensieve schommelingen uit, en trad de omkeering op alle dagen door vertraagde nachttopvorming op, zooals voor een normale periode het geval is, als men in den avond kortstondig belicht. Blijkbaar is de vertragende invloed van het licht dus alléén van kracht, als het licht de dalende beweging treft, de versnellende invloed, als

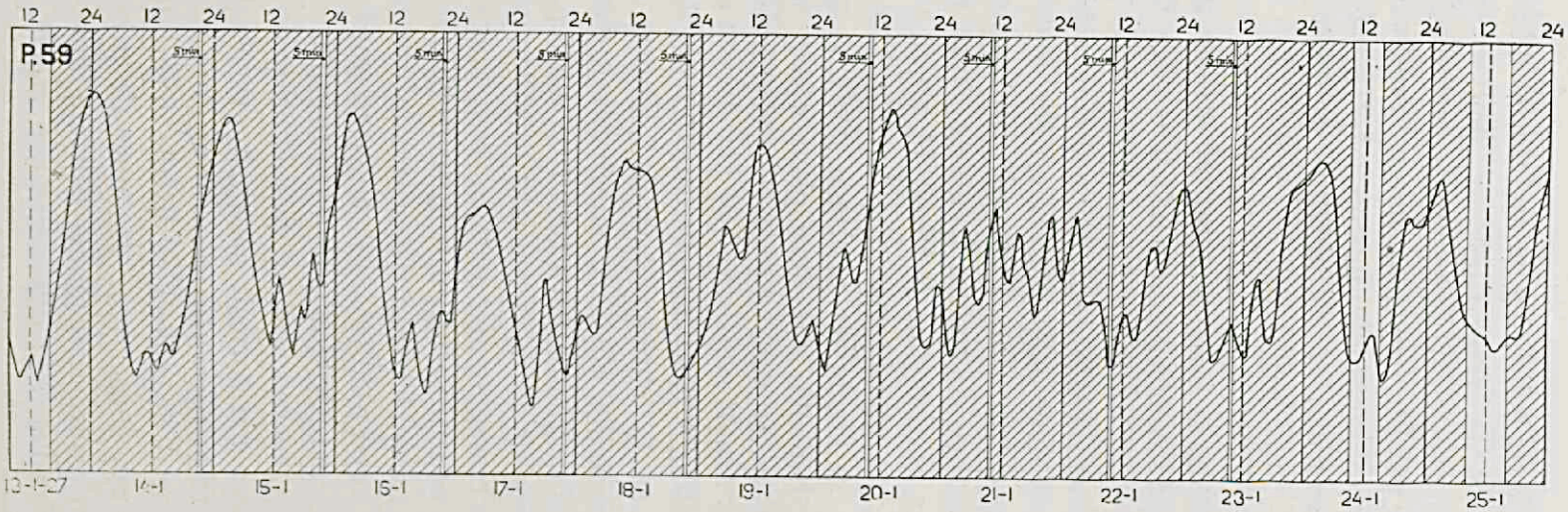


Fig. 30. Kromme van P 59. Van 14—19 Jan. 1927, belichting gedurende 5 minuten des avonds om 10 uur (door een witte lijn aangegeven) verplaatst den nachttop naar het midden van den dag. Belichting des morgens om 9 uur van 20 tot en met 23 Jan., gedurende 5 minuten, doet nu ook de normale periode terugkeeren, doch dit geschiedt eerst door een verlaat optreden van den nachttop op 20 Jan. en daarna door een geheel uitblijven daarvan op 21 Jan. Na de belichting op 22 Jan. heeft vorming van een normale nachttop om middernacht plaats. (Men merke op, dat het licht op 20 Jan. het blad in dalende beweging trof!) Op 24 en 25 Jan. krijgen de planten overdag eenige uren licht, en in den nacht duisternis; de periode bij die normale belichtingswijze uitgevoerd, verschilt niet noemenswaard van die bij de abnormale belichting van slechts 5 minuten per etmaal op 22 en 23 Jan. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

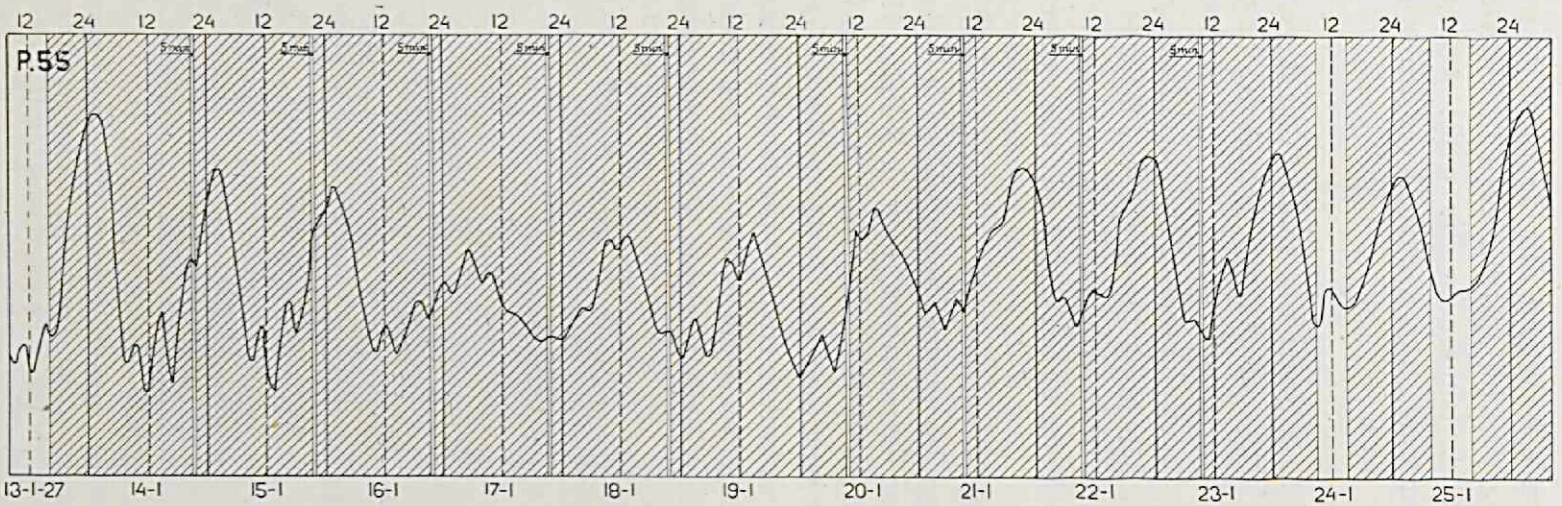


Fig. 31. Kromme van P 55, die gelijktijdig met P 59 aan dezelfde belichtingen werd blootgesteld. De terugkeer naar de normale periode op 20 Jan. en volgende dagen geschiedt hier uitsluitend door een verlaat optreden van den nachttop, terwijl ook bij deze plant het licht het blad in den ochtend tijdens de dalende beweging trof. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

het tijdens de stijgende beweging aan de plant gegeven wordt. Er is al heel weinig verschil op te merken tusschen de kromme, geschreven op 22 en 23 Januari, en die welke daarna op 24 en 25 Januari geschreven werd, toen overdag weer een belichting van 6 en 8 uren gegeven was.

Het resultaat van deze proeven was anders, dan ik verwacht had; zeker had ik niet gedacht, dat een zoo korte belichting (al is het volkomen waar, dat deze zeer intensief, met 2 lampen van 1000 kaars geschiedde), het bewegingsbeeld zoo sterk zou beïnvloeden. Door een nog kortere belichting toe te passen, meende ik dan ook stellig andere resultaten te zullen verkrijgen, en in deze verwachting werd ik (al was het ook slechts ten deele) niet teleurgesteld.

Met een nieuwe serie planten, die ik eerst, zooals gewoonlijk, gedurende enkele dagen bij normale kunstbelichting in de kamer met constante temperatuur liet schrijven, toog ik 5 Febr. 1927 aan het werk. Ik gaf ze nu gedurende één minuut des avonds om 10 uur licht. Uit de weergegeven krommen van P 62 en P 61, (zie figuur 32 en 33) blijkt, dat ook nu binnen enkele dagen het bewegingsbeeld veranderd is. Voor P 62 ziet men, dat de vorming van nachttoppen (zij het dan ook minder diep), blijft doorgaan. P 61 is daartoe nu blijkbaar

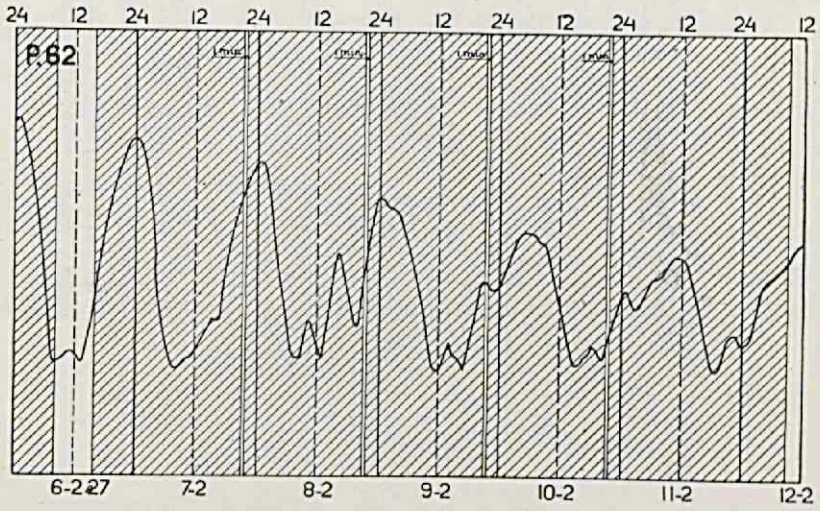


Fig. 32. Kromme van P 62 van 6—12 Febr. '27. De planten worden des avonds om 10 uur gedurende 1 minuut belicht. Tengevolge van het verlaat optreden van den nachttop is de periode na de 4de belichting geheel omgekeerd. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

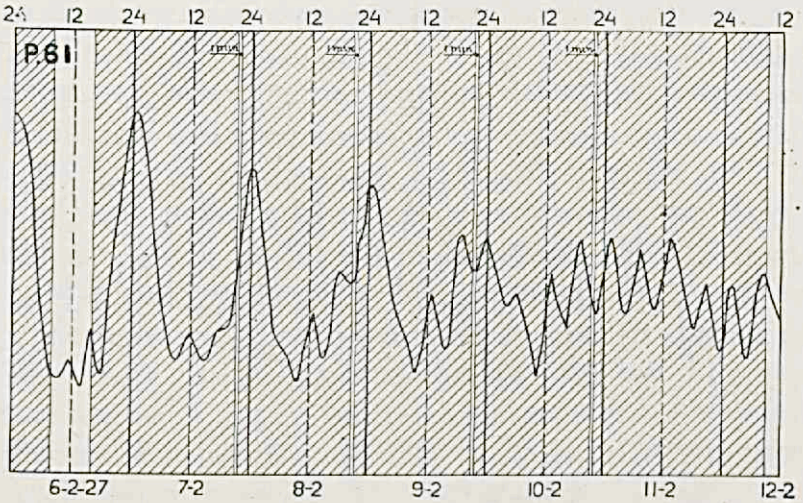


Fig. 33. Kromme van P 61, die van 6—12 Febr. '27 tegelijk met P 62 aan een periodieke belichting gedurende 1 minuut werd blootgesteld. Thans verstoring der periode; op 10 en 11 Februari worden slechts intensieve schommelingen uitgevoerd, zonder dat van nachttopvorming sprake is. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

niet meer instaat en voert op 10 en 11 Febr. nog slechts zeer intensieve schommelingen uit, waarbij van vorming van een nachttop geen sprake meer is. Ook de beide andere planten, wier bewegingen tegelijkertijd geregistreerd werden, gaven eenzelfde bewegingsbeeld, d. w. z. de eene gelijk aan die van P 62, de andere, zooals die van P 61. Typisch is, dat het juist de planten zijn, die het dichtst bij de lampen zijn opgesteld, waarbij de vorming van den nachttop onderdrukt werd, terwijl de beide planten, die zich tusschen deze twee in bevonden en dus iets verder van de lampen verwijderd stonden, nog met de vorming der nachttoppen doorgingen. Waarschijnlijk stonden van deze twee planten de gewrichten iets gunstiger ten opzichte der belichting. Volledigheidshalve geef ik hierbij in fig. 34 p. 68 ook de voortzetting van kromme P 61 weer, om aan te toonen, dat de beweging volkomen normaal blijft, indien deze, nadat eenige dagen weer een normale lichtwisseling gegeven is, in constant donker plaats heeft.

Om zekerheid te hebben, dat de afwijkingen, welke ik in het normale bewegingsbeeld op deze wijze verkreeg, werkelijk verband hielden met de belichting en niet ook zonder deze zouden zijn opgetreden, nam ik nog een serie proeven, waarbij ik de planten

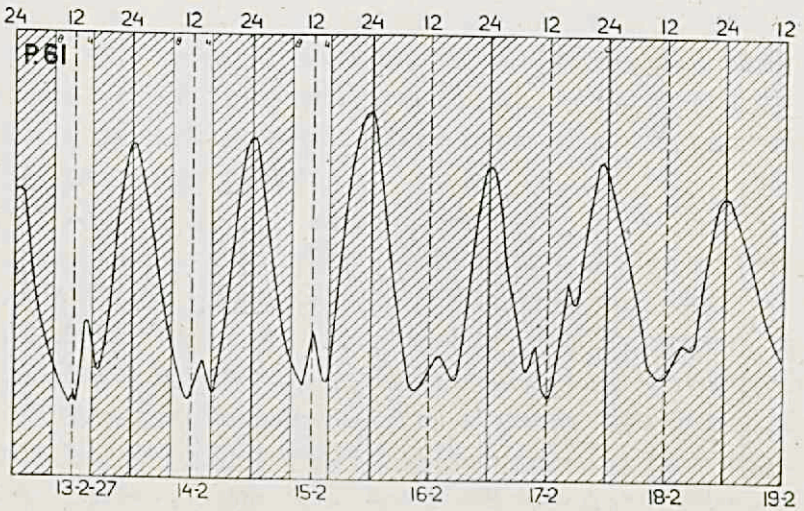


Fig. 34. Vervolg van Kromme P 61 van 13—19 Febr. '27, die na eenige dagen een normale belichting te hebben gehad, in constant duister een volkomen normale beweging blijft volhouden. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

eerst dagen lang in constant duister liet schrijven, vóór ik belichting gedurende één minuut toediende; ook toen bleef het rhythme onverstoord, zoolang ik niet belichtte, onmiddellijk daarna traden vertragingen op, die tot een omkeering der periode leidden.

De omkeering eener normale periode kan dus bij Canavalia geschieden, zoowel door zeer korte belichtingen tijdens de daling, als tijdens de stijging van het blad! Zelfs een belichting gedurende één minuut kan deze omkeering geleidelijk tot stand brengen.

Treft de belichting het blad tijdens *de daling*, dan geschiedt de omkeering door een *vertraging* in het rhythme; treft de belichting echter *de stijging*, dan geschiedt de omkeering door een *versnelde* beweging.

Op grond van deze series proefnemingen moest ik dus wel besluiten, dat het vrij gemakkelijk is, met behulp van kunstlicht een verandering teweeg te brengen in het rhythmisch bewegen der bladeren. Men bedenke wel, dat ik met geheele planten werkte, en dat, door de opstelling der planten in een vrij beperkte ruimte, het gewricht nu juist niet altijd in een buitengewoon gunstigen stand t. o. v. de lichtbron geplaatst was.

Uit het feit, dat een deel der planten bij de laatst beschreven proeven geen behoorlijken nachttop meer vormde, zou men mogen

afleiden dat ik hier het door mij in den aanvang van deze paragraaf mogelijk geachte doel, den factor *x* in evenwicht te houden, inderdaad bereikt had. Het kunstlicht, zóó kort toegediend, heeft de plant zoodanig beïnvloed, dat de nachttop op het normale uur niet meer optreedt, doch eerst eenige uren later, om ten slotte bij een deel der planten geheel weg te blijven! Maar juist de omstandigheid, dat een deel der planten nog wel degelijk door bleef gaan met de vorming van nachttoppen op een ander uur van het etmaal en dat de andere planten niet ophielden met de vorming van een nachttop, dan na eerst nog eenige malen een nachttop op een later uur gevormd te hebben, maakte dat er twijfel in mij oprees, of er dan toch inderdaad wel een factor *x* bestond, en het verschijnsel misschien op een andere wijze verklaard moest worden.

Dat het licht een buitengewoon grooten invloed op de periodieke bewegingen uitoefent, was uit deze proeven toch zeker duidelijk geworden. Wel is waar was uit de in paragraaf 1 van dit hoofdstuk sub *b* besproken proeven gebleken, dat men door den kunstmatigen nacht korter van duur te maken, niet onbeperkt kon doorgaan met het verplaatsen van den nachttop, dit bleek nu vrijwel onbeperkt te kunnen geschieden, wanneer men den duur der belichting zeer kort maakt en deze de stijgende of dalende beweging van het blad laat treffen. Indien dus toch de factor *x* oorzaak is van de periodieke bewegingen, dan is voor het verloop van de beweging, zooals die zich normaal aan ons voordoet, de invloed van de belichting in elk geval toch van het uiterste belang.

§ 5. PROEVEN WAARUIT BLIJKT, DAT ER GEEN UITWENDIGE FACTOR IS, DIE EEN OMGEKEERDE PERIODE IN CONSTANT LICHT IN EEN NORMALE DOET OVERGAAN.

Door het verloop der in de vorige paragraaf besproken proeven was ik eenigszins gaan twijfelen aan het bestaan van den factor *x*; ik besloot daarom de proeven van Brouwer nog eens te nemen, waaruit het duidelijkst de invloed van dezen factor bleek. Men zal zich uit het werk van Brouwer herinneren, dat deze waarnam, dat planten, die een omgekeerde periode vertoonden, wanneer zij daarna in constant licht worden gelaten, binnen 24 uur de normale periode

aannemen. (Men zie de kromme, die BROUWER daarvoor weergeeft in zijn dissertatie, fig. 29 p. 77).

Tot de allereerste proeven, die door mij in het najaar van 1925 genomen werden, hadden juist deze behoord. Ik bereikte toen echter een negatief resultaat; wel is waar bleef de plaats van den nachttop niet geheel stabiel, van een terugkeeren tot een normale periode binnen 24 uur was echter geen sprake. Ik schonk toen echter niet veel waarde aan den negatieven uitslag der proefneming, daar de planten, waarmee ik experimenteerde, waren opgekweekt uit zaad, dat al eenige jaren oud was.

Ter controleering van deze proeven van BROUWER nam ik 12 Maart 1927 een serie nieuwe planten, die er zeer krachtig uitzagen. Ik gaf de planten gedurende eenige opeenvolgende dagen van 's middags 3 uur tot des morgens 9 uur licht, nadat ik ze eerst enkele dagen bij normale kunstbelichting in de donkere kamer gelaten had, om er mij van te overtuigen, dat ik inderdaad met krachtige planten te doen had. Uit de weergegeven krommen van fig. 35 (zie Plaat I aan het einde der verhandeling), blijkt, dat op 16 Maart, dus nadat de abnormale belichting gedurende één etmaal zijn invloed heeft doen gelden, het rhythme geheel is omgekeerd en de nachttop precies om 12 uur in den middag valt. Ook op 17 Maart wordt des middags duisternis gegeven, daarna blijven de lampen constant branden.

Ook nu kreeg ik tot mijn verbazing hetzelfde resultaat, als door mij reeds in het najaar van 1925 was bereikt. Vervolgt men het verloop van kromme P 70, dan ziet men, dat de beide eerste dagen de nachttop precies om 12 uur valt, daarna gaat deze zich langzaam naar een later uur op den dag verplaatsen, zoodat in den nacht van 25—26 Maart de nachttop juist om 12 uur gevormd wordt. In plaats van één etmaal zou de factor x dus 8 etmalen noodig gehad hebben, om den nachttop weer precies om 12 uur in den nacht te doen vallen.

De andere planten P 69, 71 en 72 hadden het op dien datum nog niet zoo ver gebracht; het verste bracht het nog P 69, die op 21 Maart des avonds om 9 uur een nachttop vormde, waarna echter de volgende dagen weer toppen om 6 uur optraden. P 71 vormde in dien nacht om 12 uur een kleinen nachttop, dien men echter nauwelijks als zoodanig kan opvatten, daar dienzelfden dag des morgens om 9 uur een veel duidelijker top was opgetreden, en den volgenden dag om 6 uur een even diepe top gevormd werd.

Let men op de nachten van 22 naar 23 en van 23 naar 24 Maart, dan ziet men, dat deze plant zich om middernacht weer in dagstand bevond.

Het reactievermogen dezer planten komt dus ook nu in het geheel niet overeen met het tweede gedeelte van de 17de eindconclusie van BROUWER (zie p. 105 van het proefschrift), waarin gezegd wordt: „Komen ze echter na omkeering in constant licht, dan is reeds na 24 uur de oorspronkelijke periode teruggekeerd, om daarna weer onregelmatiger te worden."

Ik brak mijn proeven echter nog niet af, doch ging tot en met den 29sten Maart met de constante belichting voort. Let men op het verder verloop der krommen, dan ziet men, dat P 69 op 26 Maart zich des middags om 12 uur inderdaad in dagstand bevindt, wat niet verhindert, dat de volgende dagen de nachttop pas des morgens om 6 uur gevormd wordt.

P 70, die op 25 Maart juist het goede rhythme had aangenomen, en zich op 26 Maart dan ook des middags in dagstand bevond, vormt de daarop volgende dagen achtereenvolgens om 4 en ongeveer 6 of 7 uur een nachttop.

P 71 voert dagen lang zeer onregelmatige bewegingen uit, waarbij van vorming van nachttoppen geen sprake is, doch slaagt er op 28 en 29 Maart in, des middags om 12 en 3 uur vrij diepe nachttoppen te vormen, en om middernacht een flinken dagstand in te nemen.

P 72 heeft geen enkele maal omstreeks middernacht een nachttop gevormd.

Veeleer dan op een terugkeer naar het normale rhythme, wijzen deze krommen op een voortzetting van de aangenomen, omgekeerde periode.

Op 30 Maart, des morgens om 9 uur deed ik de lampen uit. De planten hadden toen op 6 uur na 13 dagen in constant licht doorgebracht. Ze hadden daarin bijna alle een (zij het ook niet fraai), dagelijksch rhythme uitgevoerd, alleen P 71 heeft zich van 24 tot en met 27 Maart zeer abnormaal gedragen, om desondanks op 28 en 29 Maart weer vrij normaal te reageeren.

Bezien wij nu echter het vervolg der krommen in constante duisternis !

Opmerkelijk is het, dat de planten alle vier op den overgang van licht naar duisternis antwoorden met de vorming van een nachttop

des middags om ongeveer 3 uur. P 71 en P 72 deden het wel is waar den vorigen dag ook omstreeks dien tijd. P 69 en P 70 bevonden zich echter den 29sten Maart respectievelijk des namiddags te 6, en des voormiddags te 6 uur in nachtstand. Men kan zich moeilijk aan den indruk onttrekken, dat het uur van het intreden der duisternis dit gelijktijdig optreden der nachttoppen te voorschijn heeft geroepen.

Evenmin kan het uitermate regelmatig verloop der krommen op de navolgende dagen onopgemerkt blijven. Blijkbaar heeft de ingetreden duisternis de planten in staat gesteld zich weer geheel normaal te bewegen.

Van 30 Maart tot en met 5 April des morgens 9 uur liet ik de planten in constante duisternis. Ook nu had de factor *x* gelegenheid zijn invloed te doen gelden. In de hierboven aangehaalde eindconclusie vermeldt BROUWER, dat hij steeds na eenige dagen de normale periode zag weerkeeren. In den tekst p. 80 noemt hij daarvoor een tijdsverloop van 3 à 4 dagen.

P 69 vertoont echter in het geheel geen terugkeer tot een normaal rhythme, wél wordt de amplitudo der kromme veel minder diep, de dagstand wordt echter nooit des middags om 12 uur bereikt, nachttoppen blijven des middags om 3 uur optreden.

P 70 vormt zijn nachttoppen wel niet steeds op hetzelfde uur, er is echter geen sprake van een terugkeer naar een normaal rhythme, vóór den nacht van 4 naar 5 April, als plotseling een nachttop, doch een zeer ondiepe, om 12 uur 's nachts gevormd wordt (zie fig. 36 p. 73, waarin alleen van P 70 het vervolg der kromme tijdens de voortzetting der proefneming met dezelfde serie planten gegeven wordt).

Volkomen hetzelfde geldt voor P 71 en 72, alleen met dit verschil, dat deze beide ook in den nacht van 4 en 5 April géén nachttop vormden, en dat de kromme van de laatste op 2 en 3 April zéér weinig uitgesproken was.

Den 5den April des morgens om 9 uur gingen de lampen weer aan en bleven branden tot en met Vrijdag 8 April des namiddags 3 uur.

Opmerkelijk was het, dat de planten op de weer intredende belichting alle vier antwoordden door de vorming van een nachttop om middernacht; van een eenigszins normaal dagelijksch rhythme was echter bij geen der planten in deze lichtperiode, die in totaal ruim 3 × 24 uur duurde, sprake. De bladeren waren vrij bewegelijk, doch vormden geen nachttoppen op regelmatige tijdstippen. Een op Vrijdag 8 April des middags om 3 uur intredende duisternis-

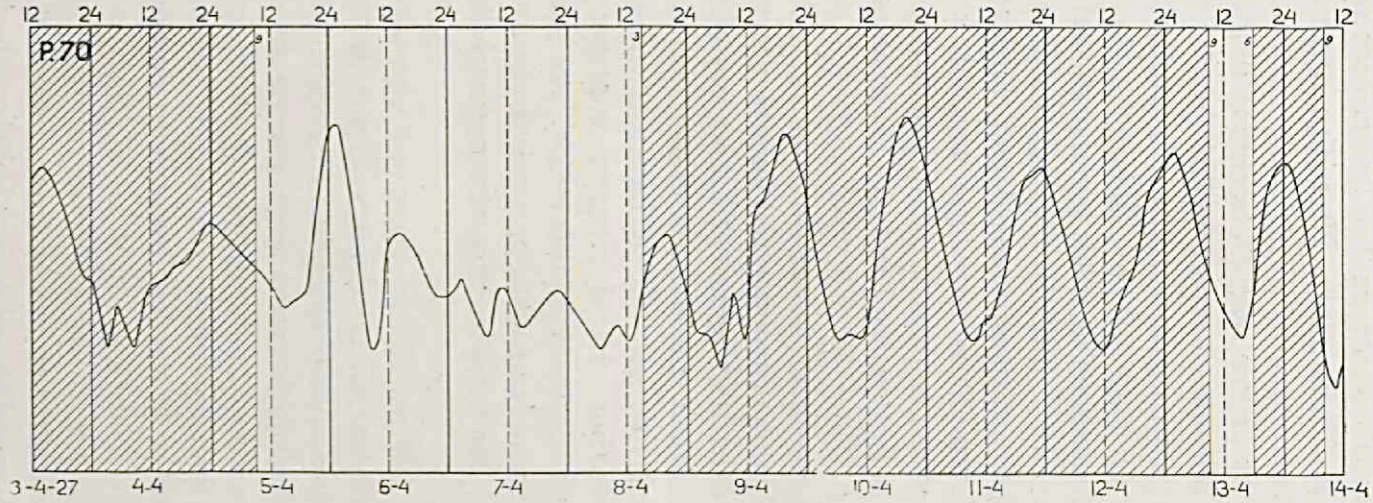


Fig. 36. Vervolg van Kromme P 70 van 3—14 April. Tot 5 April des morgens om 9 uur bleef de plant in constante duisternis, afwijkingen in het dagelijksche rhythme waren toen opgetreden. De lichtperiode, die duurde tot 8 April des middags 3 uur veroorzaakte vorming van nachttoppen aanvankelijk om middernacht. De periode is echter zeer abnormaal, hoewel er van stijfheid geen sprake is. De op 8 April om 3 uur in den namiddag intredende duisternisperiode doet de volgende dagen nachttoppen om 9 uur optreden, terwijl de beweging weer veel regelmatiger is. Ook in een afwisselende belichting op 13 en 14 April wordt een volkomen normale periode geschreven. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

periode, veroorzaakte bij 3 der 4 planten vorming van nachttoppen des avonds om 9 uur, zooals men uit het laatste gedeelte van kromme P 70 (zie fig. 36 p. 73) zien kan. Na eenige dagen treedt deze top iets later op.

Het kan niet onopgemerkt blijven, dat de beweging na het zeer onregelmatig verloop der kromme in constant licht van 5 tot en met 8 April, in de duisternisperiode weer zeer regelmatig wordt.

De in deze serie proefnemingen bereikte resultaten, achtte ik van zeer veel belang, te meer, daar de planten, waarmee ik in het geheel vijf volle weken geëxperimenteerd had, al dezen tijd in uitstekende conditie bleven. Door ten slotte nog enkele dagen een normale kunstbelichting toe te passen, overtuigde ik mij ervan, dat ze nog volkomen normaal reageeren konden. (Zie het einde van kromme P 70 in fig. 36 p. 73).

Deze proeven leerden mij, dat planten in constant licht een aangenomen, omgekeerd rhythme geruimen tijd kunnen voortzetten. Wél wordt na eenigen tijd het bewegingsbeeld zeer onrustig, van een terugkeer naar het normale rhythme is echter geen sprake. Ook in constant donker keert de normale periode niet terug, doch wordt het aangenomen rhythme vrij regelmatig voortgezet; het komt mij tenminste zeer onwaarschijnlijk voor, dat men de verschuiving in de vorming van den nachttop, zooals die in de laatste duisternisperiode optreedt, als terugkeer tot een normaal rhythme zou moeten beschouwen.

Er was echter nog iets, dat mij bij deze proefneming trof, en dat was, dat de vorming van nachttoppen, indien constante duisternis na een periode van constant licht werd gegeven, geschiedde op tijdstippen, bijna steeds 6 uur na het intreden der duisternis gelegen. Het maakt zeer sterk den indruk, dat het uur van de vorming van den nachttop zeer afhankelijk is van het uur waarop de duisternis intreedt.

Het spreekt van zelf, dat ik niet mocht rusten, voordat ik een nieuwe serie planten aan eenzelfde wijze van belichten had blootgesteld.

Op 20 Juni stelde ik daarom een viertal nieuwe planten op, keerde de periode om en liet vervolgens de lampen constant branden.

Ik moest tot 1 en 2 Juli wachten, voordat ik bij één der planten een top des nachts zag optreden en dan waren deze nog buitengewoon weinig sprekend. (Zie fig. 37 Plaat II aan het einde dezer verhandeling, waarin twee van de krommen dezer serie zijn weergegeven). Wel worden de krommen minder diep, en zijn ze zeer onrustig, dat worden ze echter ook, wanneer men de planten, indien ze nog het normale rhythme hebben, in constant licht laat staan. Men zie hierover BROUWER's proefschrift, p. 88, waar hij zegt: „Nog verschillende malen heb ik planten in constant licht gehouden, waarbij de beweging zoo totaal in de war liep, dat na eenige dagen de bladeren een volkomen omgekeerde periode hadden, die echter op haar beurt, na eenigen tijd weer vertroebelde en in de normale beweging overging."

Volkomen zijn deze woorden van toepassing, zoowel op de krommen, geschreven door de planten P 69 tot en met P 72 als voor de planten P 90 tot en met 93, alleen met dit onderscheid, dat BROUWER het schreef voor planten, die een normaal rhythme hadden, toen ze in het constante licht gebracht werden, terwijl het hier ook voor planten met een omgekeerd rhythme geldig blijkt te zijn!

Op 4 Juli deed ik des middags om kwart over twee de lampen uit, en hoewel de planten nu niet alle zóó spontaan reageerden als de vorige maal, kan het toch niet onopgemerkt blijven, dat de volgende dagen de nachttoppen van alle planten des avonds om 8 à 9 uur gevormd worden. (Zie Plaat II aan het einde der verhandeling).

Als men de krommen bekijkt en ziet, dat de eerste zes dagen de omgekeerde periode vrijwel ongestoord van 22 tot en met 27 Juni wordt voortgezet, en dat deze daarna meer en meer onregelmatigheden gaat vertoonen, dan zal men het met mij eens zijn, dat men deze verschuivingen in het tijdstip van vorming der nachttoppen eerder moet wijten aan afwijkingen, welke onder de abnormale verhoudingen langzaam optreden in het normale dagelijksche rhythme, dan aan de werking van een factor *x*, die de tijdelijke fixeering van het bewegingsbeeld zóó labiel doet zijn, dat men door geleidelijke verschuiving der belichtingsperiode den nachttop door het geheele etmaal verplaatsen kan, terwijl dit eveneens mogelijk is met behulp van slechts zeer kortstondige belichtingen op tijden, tegengesteld aan die der normale belichting.

Wel waren er in de in de eerste paragraaf besproken proeven

nog enkele dingen, die ik mij aanvankelijk nog niet geheel verklaren kon; ik was door het resultaat dezer proeven toch tot de conclusie gekomen, dat, *tenminste voor Canavalia, een factor x niet verantwoordelijk is voor het tot stand komen van het dagelijksch rhythme, en zeker niet voor het tijdstip, waarop zich de nachttoppen vormen.*

De door mij waargenomen feiten deden mij dus terugkeeren naar het standpunt der oudere onderzoekers, dat men de periodieke bewegingen moet opvatten óf als een geheel autonoom verschijnsel, slechts geregeld door de afwisselende belichting, óf als een zuiver gevolg van de afwisselende belichting.

§ 6. OVER DEN INVLOED, DIEN EEN ABNORMALE BELICHTINGSWIJZE OP HET PERIODIEK BEWEGEN DER CANAVALIA-BLADEREN HEEFT.

Aan de hand van de tot nu besproken proeven, en de daarbij weergegeven krommen, heb ik getracht mij een denkbeeld te vormen over den invloed, dien het licht heeft, als het op abnormale tijden aan de plant gegeven wordt.

In de eerste plaats zou ik daarbij de aandacht willen vestigen op de wijze, waarop de omkeering van het rhythme in 24 uur tot stand komt, indien men één nacht doorbelicht, of één etmaal de plant in het duister laat, en de plant daarna afwisselend 12 uur licht in den nacht en 12 uur duisternis over dag geeft.

Of men daartoe een kromme bekijkt, zooals BROUWER die weergeeft in zijn dissertatie op p. 77 (waar het geschiedt, door 24 uur duisternis te geven), of die op p. 79 (waar het geschiedt door 24 uur licht), óf dat men de, door mij in fig. 35 aan het einde dezer verhandeling weergegeven krommen van P 69 tot en met 72 bekijkt op 14 en 15 Maart of fig. 38 p. 77 op 9 en 10 Juni steeds is het beeld volkomen hetzelfde.

De eerste maal, dat licht of duisternis de plant op abnormalen tijd treft, heeft dit op de plant geen merkbaren invloed; in het licht wordt de nachttop geheel normaal gevormd, in het donker wordt de dagstand gedurende den normalen tijd (dus ongeveer 12 uur) volgehouden.

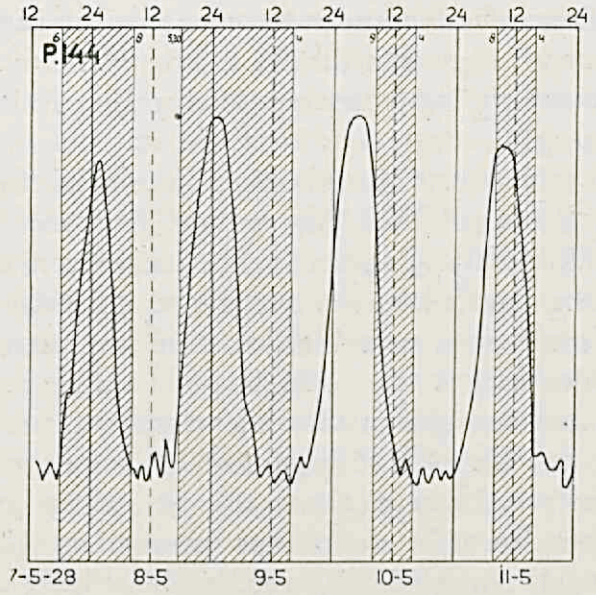


Fig. 38. Kromme van P 144 van 7 tot 11 Mei 1928. De periode wordt omgekeerd doordat de lampen op 9 Mei overdag niet aangaan, doch pas des avonds om 4 uur, op het oogenblik, waarop de daling der bladeren al had moeten beginnen. Hierin treedt vertraging op, zoodat het keerpunt in den nachtstand pas nà middernacht bereikt wordt en de stijging der bladeren nog niet voltooid, is als op 10 Mei de 2de duisternisperiode gegeven wordt. De daaropvolgende dagstand treft dan ook samen met de 2de lichtperiode in den nacht. Omkeering der periode dus door vertraagde nachttopvorming, tengevolge van licht op den nachtstand, nadat de dagstand op 9 Mei in het donker was doorgebracht. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

Doch als hierna duisternis de plant overdag treft, of licht in den nacht, dan blijkt de invloed daarvan wel.

Dat dit niet eerder het geval was, is ook volkomen in overeenstemming met het feit, dat men in constant licht, of in constante duisternis aanvankelijk het normale rhythme geheel ongewijzigd ziet doorgaan.

Hoe blijkt nu echter de invloed der „abnormale" duisternis of belichting?

Voor beide is dat karakteristiek! Nadat 24 uur licht de plant getroffen heeft (men bekijke Plaat I fig. 35 op 14 Maart), ziet men dat de dagstand, die daardoor dus in de eerste abnormale duisternisperiode valt, langer dan 12 uren wordt volgehouden, zoodat de tweede abnormale belichting de plant nog in dagstand aantreft, en de nieuwe nachtstand al weer grootendeels in de duisternisperiode van den volgenden dag komt te vallen, zoodat het rhythme vrijwel geheel aan de nieuwe belichtingswijze is

aangepast. (Dezen verlengenden invloed van duisternis op den dagstand bemerkt men echter niet, als de plant te voren dagen lang in constant licht heeft gestaan. Hierop kom ik later op p. 105 uitvoeriger terug!)

Vangt men echter met 24 uur duisternis aan (zie fig. 38 p. 77 de kromme van P 144 op 9 Mei '28), zoodat licht voor het eerst den nachtstand treft, nadat de dagstand in het donker werd doorgebracht, dan treden door den invloed van deze eerste abnormale belichtingsperiode abnormaliteiten, en wel in den vorm van vertragingen, in de vorming van den nachtstand op. In dit geval bestaat de vertraging in een langer in dagstand blijven dan anders het geval zou zijn geweest; is de daling van het blad al begonnen op het oogenblik, waarop de lampen uitgaan, dan ziet men dikwijls onregelmatigheden in die daling optreden. Het duurt dus meer dan 12 uren vóór deze nachtstand ten einde is, zoodat de stijging van het blad evenals het begin van den dagstand, al weer voor een groot deel met de tweede abnormale duisternisperiode samenvalt. Deze dagstand valt daardoor grootendeels samen met de tweede lichtperiode, die in den nacht gegeven wordt. De periode is nu dus omgekeerd door een vertraagde nachttopvorming!

Hieruit trek ik dus de volgende conclusies:

1e. *Duisternis doet, nadat licht voor de eerste maal de plant in nachtstand trof, den dagstand langer dan* 12 *uren duren.*

2e. *Licht doet, nadat duisternis voor het eerst de plant in dagstand trof, den nachtstand langer dan* 12 *uren duren.*

3e. *Licht heeft geen invloed op de vorming van den nachtstand, indien het te voren de plant in dagstand trof.*

(Dit blijkt tevens uit het voortduren eener normale, zoowel als eener omgekeerde periode in constant licht).

4e. *Duisternis heeft geen invloed op den dagstand, indien de voorafgaande nachtstand eveneens in het donker werd doorgebracht.*

(Dit blijkt tevens doordat een normaal, zoowel als een omgekeerd dagelijksch rhythme in het donker dagen lang wordt voortgezet. Dat hierin afwijkingen, speciaal vertragingen kunnen optreden, vooral als men met oudere planten te doen heeft, zal geen verwondering wekken, als men bedenkt, dat een zeer voornaam voedingsproces voor de plant is opgehouden).

Heeft men deze feiten eenmaal opgemerkt, dan is ook het gedrag der planten, als ze afwisselend 24 uur licht en 24 uur donker krijgen, volkomen begrijpelijk! De plant tracht zich voortdurend aan te passen aan de abnormale lichtverhoudingen.

De eerste doorbelichting in den nacht heeft natuurlijk geen invloed. Nu volgen 24 uren duisternis. De plant zou, ook indien de duisternisperiode korter dan 24 uren duurde, langer dan 12 uren in dagstand doorbrengen, zoodat een nieuwe nachtstand pas gevormd wordt, als de volgende lichtperiode weer beginnen gaat. Het licht kan zijn vertragenden invloed daar weer op doen gelden. Men krijgt hier dus voortdurend een herhaling van wat men bij een omkeering der periode aanvankelijk ziet geschieden. Voortdurend reageert de plant op de abnormale omstandigheden, en dat dit voortdurend reageeren niet altijd even normaal verloopt, is zoo bevreemdend niet.

Zoo gauw als men daarna echter constant licht geeft, houdt tevens het reageeren op! Geen duisternis doet nu, na de vorming van den laatsten nachtstand in het licht, den dagstand langer dan 12 uren duren; evenmin zal het licht nu, nadat het de plant ook in dagstand trof, den nachtstand langer dan 12 uren doen duren!

M. a. w. er is geen enkele reden, waarom het „abnormale" rhythme, dat in wezen geen nieuw rhythme was, zou worden voortgezet. Het dagelijksch rhythme treedt weer ongewijzigd te voorschijn.

Let men nu op de krommen, die gevormd worden, wanneer men een andere lichtwisseling, b.v. om de 18 uren geeft (vergelijk fig. 24 p. 54 de kromme van P 133). De eerste maal, dat men de lichtperiode 18 uren laat duren, zal licht wel de daling van het blad treffen, doch deze daling zal ongewijzigd verloopen, daar de dagstand geheel in het licht werd doorgebracht. De nu intredende 18 uren duisternis zullen de stijging van het blad treffen, die wat langzamer dan normaal verloopt, en de rest der duisternisperiode valt samen met den dagstand, die niet zoolang wordt volgehouden, als wanneer de geheele nachtstand in het licht werd doorgebracht, zoodat de aanvang van den volgenden nachtstand in de lichtperiode valt. Daar echter het laatste gedeelte van den voorafgaanden dagstand ook nog in de lichtperiode viel, ziet men wel vertraging in den nachtstand optreden, doch niet zooveel, of het laatste deel ervan valt (met het eerste deel van

den nieuwen dagstand) weer in de duisternisperiode. Dag- en nachtstanden vallen dus telkens ten deele in het duister en ten deele in het licht.

Hieruit trek ik dus de volgende conclusies:

5e. *De verlengende invloed van duisternis op den dagstand komt ook, doch minder sterk tot uiting, indien de voorafgaande nachtstand alleen tijdens de daling van het blad in het licht werd doorgebracht.*

6e. *De vertragende invloed van het licht op den nachtstand komt eveneens, doch ook minder sterk, tot uiting, als de voorafgaande dagstand niet ten einde toe in het duister werd doorgebracht.*

Als men deze conclusies eenmaal getrokken heeft, is het volkomen verklaarbaar, waarom een korte kunstmatige nacht, die na middernacht valt, geen invloed heeft op het bewegingsbeeld.

De daling van het blad wordt dan immers in het licht uitgevoerd, nadat de dagstand eveneens in het licht werd doorgebracht. Het licht zal daarop dus niet van invloed zijn, zoodat de nachttop op het normale uur gevormd wordt, en, daar de dagstand ook weer geheel in het licht komt te vallen, zal de duur daarvan door het licht, dat de daling van het blad trof, ook niet beïnvloed worden.

Ook is nu verklaarbaar, waarom men met behulp eener korte duisternisperiode den nachttop toch door het geheele etmaal heen verschuiven kan; want, zou de nachttop niet verplaatst worden, dan moest de duisternisperiode op een gegeven oogenblik noodzakelijk samenvallen met het begin van den dagstand, nadat de geheele nachtstand in het licht werd doorgebracht. Dit zou moeten leiden tot een verlenging van dien dagstand, waardoor de volgende nachtstand naar een later uur verschoven wordt. Reeds vóór de duisternisperiode zou kunnen samenvallen met den optimalen dagstand, zal de toestand van het gewricht al van dien aard zijn, dat de verlengende invloed van de duisternis op den dagstand merkbaar wordt. Individueele verschillen in de planten zullen wel oorzaak zijn van het feit, dat men de duisternisperiode, die in den regel samenvalt met de stijging van het blad, soms met den optimalen nachtstand ziet samenvallen, daar de plaats daarvan afhankelijk is van het aantal uren, waarmee de dagstand verlengd is geworden.

Voordat ik de overige krommen bij abnormale lichtwisseling geschrevan ga bespreken, wil ik eerst die krommen behandelen, die

geschreven worden, wanneer men dagelijks slechts zeer korte belichtingen geeft, zoodat het rhythme geleidelijk wordt omgekeerd.

Bij die proeven ging ik op twee wijzen te werk. Of ik gaf de planten, die een normale periode schreven, des avonds licht, nog vóór het keerpunt in den nachtstand bereikt was, óf ik gaf planten, die een omgekeerde periode hadden, in den loop van den dag licht, kort nadat de optimale nachtstand bereikt was, een enkele maal ook, vóórdat het keerpunt in den nachtstand nog gevormd was.

In het eerste geval ziet men, dat de keerpunten in de nachtstanden later bereikt worden, dan in constante duisternis geschied zou zijn, het *licht remt dus de dalende beweging van het blad.*

In het tweede geval ziet men, dat de keerpunten in de nachtstanden vroeger gaan optreden, dan in constante duisternis geschied zou zijn, tenminste als men de belichting geeft, nadat het keerpunt in den nachtstand overschreden is. In dit geval *moet het licht de stijging van het blad dus versneld hebben.*

Deze versnellende invloed van het licht blijkt echter niet, wanneer de belichting in den ochtend het blad treft, vóórdat het keerpunt in den nachtstand bereikt was: in dat geval werkt het licht vertragend, juist zoo, als wanneer men het 's avonds geeft aan een plant, die een normale periode heeft, vóórdat de daling voltooid is.

De invloed van de belichting wordt dus niet bepaald door den tijd van den dag, waarop men het licht aan de plant geeft, maar wel door den toestand van het gewricht op het oogenblik dat men belichting geeft.

Uit deze proeven werd door mij de volgende conclusie getrokken:

7e. *Licht remt de daling van het blad, doch versnelt de stijging.*

Hoewel men dezen invloed het duidelijkst tot uiting ziet komen, als men de plant slechts zeer kortstondig belicht (bij de door mij gebruikte lichtintensiteit van 1000 kaars bleek één minuut al voldoende om de geheele periode in 5 dagen te doen omkeeren), toch blijkt deze invloed ook, indien de planten tijdens den dagstand wel licht krijgen. Later kom ik hierop nog nader terug.

In het algemeen beschouwt men de variatiebewegingen der gewrichten als een gevolg van turgorveranderingen in de cellen van het gewricht.

Men kan zich deze turgorveranderingen op zeer verschillende wijzen denken.

1e. De daling van het blad kan een gevolg zijn van de vermeerdering van den turgor in de bovenzijde van het gewricht, óf van een daling in de cellen der onderzijde, óf wel van deze beide oorzaken tegelijk.

2e. In beide gewrichtshelften kan een daling optreden, die echter in de onderste helft eerder begint, maar zich daar ook eerder herstelt, zoodat ook thans een daling, en daarna een stijging van het blad moet optreden; doch ook zou in beide helften een stijging kunnen optreden, die in de bovenste helft het eerste begint.

3e. In beide gewrichtshelften zou, zooals LEPESCHKIN veronderstelt, een toename van den turgor kunnen optreden, die echter in de bovenste helft grooter is, dan in de onderste helft.

4e. In de bovenste helft zou een stijging, in de onderste helft een daling van den turgor kunnen optreden, zooals PFEFFER ten slotte meende.

5e. Het kan ook mogelijk zijn, dat, zooals BROUWER aanneemt, de bovenzijde een constanten turgor bezit, terwijl de onderzijde periodiek lagere spanningen heeft.

In deze verhandeling wil ik mij geheel afzijdig houden van de beantwoording van de vraag, op welke van deze wijzen de beweging tot stand komt.

Doch, als ik mijn waarnemingen als volgt onder woorden breng: *Korte belichting remt de dalende variatiebeweging, doch versnelt de stijgende variatiebeweging*, dan dekken deze woorden geheel de waargenomen feiten, terwijl ze steeds van kracht zullen blijven, als uit latere onderzoekingen blijkt, op welke wijze de turgorveranderingen in de gewrichten plaats vinden.

Keeren we nu nog eens naar de overige, in abnormale lichtwisseling geschreven krommen terug.

Bekijken we die van P 120 (zie fig. 20 p. 51), die bij een lichtwisseling, die om de 8 uren plaats had, geschreven werd.

Op 7 December was even vóór middernacht het keerpunt in den nachtstand gevormd; daarna begon de abnormale lichtwisseling doordat de lampen om middernacht aangingen. De stijging van het blad geschiedt nu geheel in het licht, nadat de daling in het donker plaats had. Deze stijging verloopt nu onder invloed van het licht zóó snel, dat, als des morgens om 8 uur de lampen weer uitgaan, de dagstand al verscheidene uren bereikt is. *Hier blijkt*

dus, dat de versnellende invloed van het licht op de stijging van het blad ook al tot uiting komt, als de daling maar geheel in het donker geschiedde. De 's morgens om 8 uur intredende duisternisperiode heeft geen verlengenden invloed op den dagstand, die reeds eenige uren in het licht werd doorgebracht; het maakt zelfs den indruk of de dagstand door het licht, dat de stijging van het blad trof, bekort werd! Men ziet tenminste, dat het keerpunt in den nieuwen nachtstand reeds des middags om 4 uur gevormd wordt, juist op het oogenblik, dat de lampen voor de tweede abnormale lichtperiode aangaan. Ook nu volgt weer een snelle stijging van het blad in het licht. Op alle volgende dagen herhaalt zich dit op dezelfde wijze: steeds heeft in het licht een snelle stijging van het blad plaats, terwijl de daling in het donker geschiedt.

Men zal zich nu wellicht afvragen, waarom dan de versnellende invloed van het licht niet ook in staat is bij een kortstondiger lichtwisseling het periodiek bewegen der bladeren te beïnvloeden!

Toch is dit zeer goed te verklaren, indien men bedenkt, dat bij een lichtwisseling om de 6 uren, iedere dagstand naast 6 uren duisternis steeds 6 uren licht krijgt, terwijl iedere nachtstand naast 6 uren licht tevens 6 uren duisternis ontvangt!

Geeft men b.v. des morgens en des avonds van 6 uur tot 12 uur licht, dan zal het licht, dat de daling van het blad treft, nadat de laatste 6 uren van den dagstand in het donker werden doorgebracht, deze daling stellig eenigszins vertragen, wat een later optreden van het keerpunt in den nachtstand veroorzaken moet. Uit het na middernacht optreden van het keerpunt in den nachtstand moet in den volgenden nacht een dalen van het blad in het donker volgen en een stijgen in het licht. Deze stijging in het licht brengt natuurlijk weer een versnelde beweging met zich mee, zoodat een volgende nachtstand weer eerder bereikt zal worden en het keerpunt weer op ongeveer hetzelfde tijdstip, als aanvankelijk het geval was, zal vallen.

Aan den eenen kant bestaat er dus wel een neiging het rhythme te vertragen, het effect daarvan wordt echter geheel opgeheven door een even sterke neiging tot versnelling, zoodat het rhythme tot een dagelijksch beperkt moet blijven.

Geeft men des nachts en des middags van 12 uur tot 6 uur licht dan zal het licht, dat de eerste maal de stijging van het blad treft,

nadat de daling in het duister verliep, het volgende keerpunt in den nachtstand stellig wat vervroegd doen optreden, doch dit moet weer veroorzaken, dat de daling van het blad door licht getroffen wordt, wat weer vertragend op het rhythme werken moet. Ook hier zal de eene invloed dus den anderen opheffen.

Geeft men licht van 3 uur tot 9 uur, in den morgen en in den avond, dan zal begin en einde van den dagstand in het licht vallen, wat dezen niet noemenswaard beïnvloeden zal. Evenmin zal de nachtstand veranderingen ondergaan door het licht, dat het begin der daling en het einde der stijging treft. Mocht het eerste al iets remmend werken, het tweede heeft evenveel kans versnellend te werken. Ook nu zal het oorspronkelijk rhythme dus niet verstoord worden.

Kleine verschuivingen in den nachtstand mag men dus bij een lichtwisseling om de 6 uren al eens zien optreden, het dagelijksche rhythme blijft doorgaan. (Heeft men echter te doen met planten, die veel gevoeliger zijn voor den invloed van licht op de groote variatieveranderingen, dan zal de invloed eener lichtwisseling om de 6 uren veel meer op den voorgrond treden, zooals uit de krommen, die PFEFFER voor *Phaseolus* weergeeft, blijkt).

Indien men aan *Canavalia* een lichtwisseling geeft om de 3 uren, dan zal het normale rhythme op dezelfde gronden als boven aangetoond, normaal moeten verloopen.

Zoo gauw men echter een lichtwisseling geeft, waarbij in elk etmaal niet evenveel uren licht en duisternis de plant treffen, zal de invloed van die lichtwisseling onmiddellijk merkbaar moeten worden. Dit is het geval,als de belichting b.v. om de 8 uren wisselt. Dan geeft men de plant het eene etmaal 16 uur licht, het volgende slechts 8 uur, en deze lichthoeveelheden zijn ten opzichte van het dagelijksch rhythme niet evenwichtig verdeeld, zooals wel het geval zou zijn, als men den eenen dag belichtte van des morgens 4 tot des avonds 8 uur en den volgenden dag van des morgens 8 tot des namiddags 4 uur, doch dan is er geen sprake van een lichtwisseling om de 8 uren.

Bij ieder rhythme, dat binnen 12 uren wisselt, doch langzamer dan om de 6 uren, moet men dus een versnelling der beweging zien optreden, omdat telkens de stijging van het blad, beïnvloed door

het vroeger dan normaal intredende licht, sneller verloopen zal.

Het in den zomer zoo vroeg intredende daglicht zal ook wel oorzaak zijn, dat men dan de nachtstanden al vaak zoo vroeg in den namiddag ziet beginnen, al kan dit ook niet tot een versnelling van het rhythme leiden. Mogelijk is de hooge temperatuur, die op dergelijke dagen in den namiddag in de kassen heerscht, bovendien oorzaak eener zeer snelle daling der bladeren. (Zie fig. 1 p. 29).

Bij iedere lichtwisseling, die langzamer dan om de 12 uren geschiedt, zal elke „dag" tot een later tijdstip duren en elke morgen later aanvangen, wat moet leiden tot verlengde dagstanden, omdat de aanvang van den dagstand in het duister komt te vallen, nadat een deel der daling van het blad in het licht plaats had. Deze verlengde dagstanden moeten de beweging dus ten opzichte eener normale vertraagd doen verloopen.

Doch uit het feit, dat men een dagelijksche periode bij een afwisselende belichting dus alléén kan zien optreden, wanneer de hoeveelheid licht en duister over een periode van 24 uur gelijkmatig verdeeld is, moet tevens volgen, dat men ook bij een lichtwisseling sneller dan om de 6 uren, een ongeveer synchrone beweging moet kunnen verkrijgen, indien de tijden van licht en duisternis elkaar niet in evenwicht houden, zooals bij een lichtwisseling om de 5 uren het geval moet zijn. Bleef het dagelijksch rhythme daarbij zuiver doorgaan, dan kreeg één nachtstand b.v. 5 uur licht, 5 uur duisternis en 2 uur licht, de erop volgende dagstand: 3 uur licht, 5 uur duister en 4 uur licht. De tweede nachtstand zou dan 1 uur licht, 5 uur duisternis en 5 uur licht, gevolgd door 1 uur duisternis ontvangen. Deze laatste 5 uren licht zouden stellig versnellend moeten werken, en het rhythme verstoren.

Ik verwachtte dan ook niet anders, of bij een dergelijke lichtwisseling zou een afwijkende periode geschreven worden; de in fig. 39 en 40 p. 86 weergegeven krommen toonen, dat dit inderdaad zoo is. Toch was het resultaat anders, dan ik verwacht had; ik vermoedde, dat een periode van 20 uren het gevolg zou zijn. Men ziet echter, dat het resultaat niet zoo eenvoudig is.

De geheele serie planten had te voren een omgekeerde periode aangenomen, zoodat ze alle om middernacht in dagstand staan.

Aanvankelijk bemerkt men van den invloed der abnormale lichtwisseling niet veel. Het eerst ondervindt P 147 de gevolgen, doordat de diepste nachtstand op 13 Mei nog niet bereikt is, als de lampen

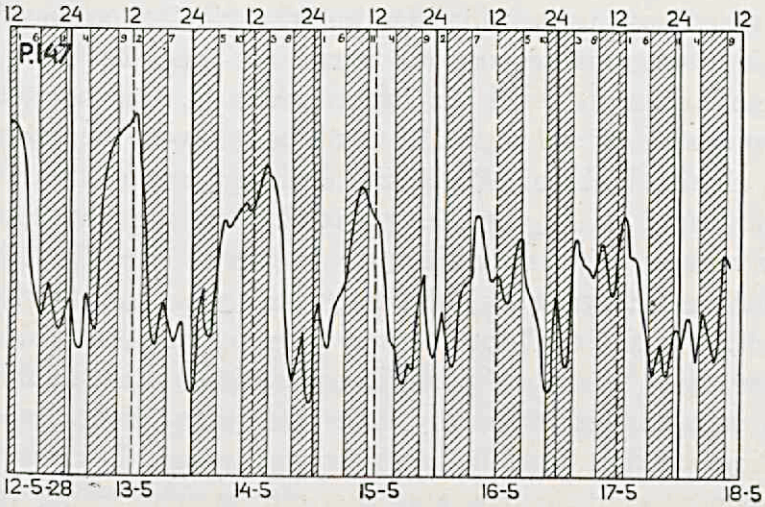


Fig. 39. Kromme van P 147 van 12 tot 18 Mei '28. Geschreven in een lichtwisseling om de 5 uren. De plant had te voren een omgekeerde periode aangenomen, zoodat de nachttoppen op het midden van den dag gefixeerd zijn. Tengevolge van den vertragenden invloed van het licht op de daling van het blad, benevens den versnellenden invloed, dien de stijging kan ondervinden, treden verschuivingen in het tijdstip der nachttopvorming op, zoodat de keerpunten afwisselend na 26 of 18 uren vallen en het omgekeerde karakter der periode toch behouden blijft, terwijl de invloed der lichtperiode om de 5 uren toch heel goed zichtbaar wordt. (Experimenteerkamer; $^1/_3$ der ware grootte).

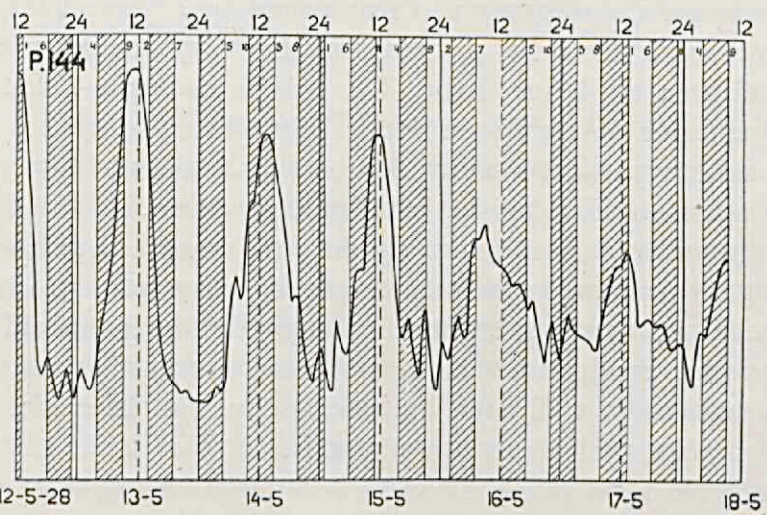


Fig. 40. Kromme van P 144, van 12—18 Mei '28, die aan dezelfde lichtwisseling om de 5 uren werd blootgesteld. Deze plant ondervindt in veel minder sterke mate den invloed der abnormale lichtwisseling. Ook thans voortzetting der omgekeerde periode.

des morgens om 9 uur aangaan. Het licht remt nu de verdere nachttopvorming; de stijging van het blad heeft daardoor geheel in het duister plaats. De dagstand ontvangt 5 uren licht, de daling van het blad begint nog in het donker, doch ondervindt van 5 uur tot 10 uur den remmenden invloed van het licht, zoodat het keerpunt pas des middags om 3 uur bereikt wordt. Daar het laatste gedeelte der daling in het duister verliep, volgt nu een snelle stijging van het blad in het licht, wat ondanks den invloed van het licht, dat ook nu een deel der daling treft, voert tot een keerpunt in den volgenden nachtstand des morgens om 9 uur, dus 18 uur na het vorige. Tusschen de keerpunten op 13 en 14 Mei verliepen daarentegen 26 uren!

P 144 ondervond op 13 Mei minder invloed van het licht, dat den nachttop trof, doordat het blad den diepsten stand al vrijwel bereikt had, toen de lampen aangingen. Noch in de stijging van het blad, noch in den dagstand (die gedeeltelijk in het licht wordt doorgebracht), treden afwijkingen op, doch de daling op 14 Mei verloopt vertraagd, zoodat het keerpunt des middags om half twee valt, dus ook ongeveer 26 uur na het vorige. Ook voor dit blad volgt op 14 Mei echter de rest der daling in het donker, benevens een deel der stijging. Veel bemerkt men nu niet van den versnellenden invloed van het licht, maar toch treedt het volgende keerpunt al na 22 uur op. Den volgenden dag vormt dat punt zich reeds na 20 uur, den dag er na weer 26 uur later.

Zoowel voor P 147 als voor de overige planten vallen de diepste toppen op ongeveer overeenkomende tijdstippen; daarnaast treedt de invloed der snelle lichtwisseling echter veel sterker naar voren, dan bij P 144 het geval is. Men mag zelfs van een zeer verkapte 10-uren periode spreken, al kan men als bezwaar daar tegenover stellen, dat er bijna steeds in het midden van den nacht duidelijke dagstanden worden ingenomen, terwijl de diepste standen steeds overdag blijven vallen.

Al is de dagelijksche periode thans ook zeer vertroebeld, ze blijft doorgaan, ondanks de snelle lichtwisseling, en ondanks de ongelijkmatige verdeeling van licht en duister over de periode van 24 uur. Blijkbaar zijn de perioden van licht op de nachttopvorming te kort, dan dat daarvan een ernstiger storing van het dagelijksch rhythme het gevolg kan zijn, zooals bij een lichtwisseling om de 8 uren wél het geval is. Bovendien reageeren de planten op deze

lichtwisseling veel ongelijker dan op eene om de 8 uren. Terwijl dan alle planten onmiddellijk synchrone bewegingen gaan uitvoeren, houdt de eene plant bij een lichtwisseling om de 5 uren het dagelijksch rhythme veel beter vol dan de andere plant[1]).

In korte woorden samengevat kan ik den invloed van het licht op het periodiek bewegen der *Canavalia*-bladeren als volgt karakteriseeren:

Het licht beheerscht ten volle de vorming van nachttoppen op tijdstippen, bepaald door de wijze van belichten.

Het licht bevordert het tot stand komen van den dagstand, doch vertraagt het tot stand komen van den nachtstand, indien perioden van duisternis aan de belichting voorafgaan.

Lichtwisselingen om de 6 uren of sneller kunnen het dagelijksch rhythme niet noemenswaard verstoren. Hierop maken lichtwisselingen om de 5 uren echter een uitzondering.

Langzamer lichtwisselingen, doch sneller dan om de 12 uren, doen de keerpunten der nachtstanden binnen de 24 uren optreden, met een neiging tot vorming van het keerpunt op den overgang van duister naar licht, naarmate de lichtwisseling sneller verloopt.

Lichtwisselingen, die langzamer dan om de 12 uren plaats hebben, doen de nachtstanden met tusschenpoozen van meer dan 24 uur optreden, met een neiging tot vorming van het keerpunt op den overgang van licht naar donker, wat bij zeer langzame lichtwisselingen voert tot nachtstanden geheel in het licht.

Voor ik deze paragraaf besluit, moet ik nog een enkele opmerking

---

[1]) Zoo leerde mij een proefneming, genomen tijdens het ter perse gaan van dit proefschrift, dat men, geheel in overeenstemming hiermede, ook bij een lichtwisseling om de 7 uren een verkapte dagelijksche periode verkrijgt, waarbij echter veel aanzienlijker afwijkingen in het dagelijksche rhythme optreden. Ook bij deze periode ziet men, evenals bij eene om de 8 uren wisselend, steeds stijging van het blad in de lichtperiode optreden, zoodat er evenveel toppen gevormd worden, als er perioden van licht plus duisternis gegeven zijn. De toppen zijn echter heel ongelijk diep, en de diepste toppen vallen op zeer verschillende tijden in het etmaal, zoowel omstreeks middernacht, als op andere dagen op het midden van den dag. Ook hier is dus, evenals bij een lichtwisseling om de 5 uren, de storende invloed der belichting ten opzichte der autonome periode van 24 uren te groot, dan dat deze ongestoord kan optreden, doch de afwijking is te klein, om een geheele onderdrukking, (zooals bij een lichtwisseling om de 8 uren het geval is), te veroorzaken. De grootere invloed van de telkens langer durende belichting (dan bij een lichtwisseling om de 5 uren) blijkt, doordat de nachttoppen een veel grooter verplaatsing ondergaan.

maken, over de door mij weergegeven krommen, geschreven in een lichtwisseling om de 24 uren.

Zooals door mij op pag. 57 al werd opgemerkt, wordt het karakter der kromme geheel bepaald door de omstandigheid, of het blad, als de lampen weer voor 24 uur aangaan, reeds ver gevorderd is met de dalende beweging, of dat deze nog geheel beginnen moet.

In het eerste geval is de daling van het blad geheel of bijna geheel in het donker geschied, zoodat de versnellende invloed van het licht op de stijging van het blad ten volle tot uiting komt; blijkbaar is nu, nadat zoo kort te voren een verlengde dagstand in het donker werd volgehouden, een eenigszins langdurige dagstand niet weer mogelijk; men ziet het blad opnieuw een nachttop vormen, terwijl in de volgende duisternisperiode de dagstand weer bijna 24 uur wordt volgehouden.

Een verschuiving der lichtperiode naar een 6 uur vroeger gelegen tijdstip, is dan ook voor P 133 (die eerst aan een lichtwisseling om de 18 uren, daarna aan een om de 24 uren werd blootgesteld), die in het licht dubbele toppen vormde, oorzaak, dat in den nacht van 19 naar 20 Maart onmiddellijk weer één vertraagde nachttop optreedt. (Zie fig. 26 p. 56).

Mogelijk zou men in dit eigenaardig verschijnsel nog den invloed van een onbekenden factor willen herkennen!

Wanneer ik er echter op wijs, dat van éénzelfde serie proefplanten, één of twee dubbele toppen maken, terwijl de andere één enkelen top vormen, dan zal men moeten toegeven, dat het optreden van dubbele of enkele toppen niet afhankelijk is van het tijdstip in het etmaal, waarop de lampen aangaan, doch wel van den toestand, waarin de plant zich op dat oogenblik bevindt. Brouwer liet bij zijn proef de lampen des middags om half drie aangaan, op welk oogenblik de planten nog alle in vollen dagstand stonden, zoodat de vertragende invloed van het licht geheel tot uiting kon komen. Ik deed de lampen om half zes aan, toen de planten, tengevolge van de voorafgaande lichtwisseling, reeds bij het keerpunt in den nachtstand waren. Van een tot uiting komen van den vertragenden invloed van het licht kon toen immers geen sprake meer zijn. Ook komt het mij niet onwaarschijnlijk voor, dat de eene plant in hooger mate den invloed van licht op den nachtstand ondervindt, dan de andere. Daarvan kan een geringere verlenging van den dagstand in het duister het gevolg zijn, wat dus weer voert tot een

daling van het blad in het donker en aanleiding is tot het optreden van dubbele toppen.

§ 7. OVER DEN AUTONOMEN AARD VAN DE PERIODIEKE BEWEGINGEN DER CANAVALIA-BLADEREN.

Uit de in de vorige paragraaf, getrokken conclusies, zou men, doch ten onrechte, kunnen afleiden, dat ik de periodieke bewegingen der *Canavalia*-bladeren beschouw als een zuiver nyctinastisch en dus aitiogeen verschijnsel.

Het is echter verre van mij, die conclusie te trekken.

Te veel in de door mij genomen proeven, pleit daar ten sterkste tegen.

1e. Een omkeering van de beweging, één of enkele dagen in lichtwisseling voortgezet, is voldoende om deze aangenomen beweging in constant licht even lang te doen voortduren, als een normaal rhythme. Was het dagelijksch rhythme dus een gevolg van de langdurige wisseling van dag en nacht, die de plant te voren ondervond, dan moest het niet zoo gemakkelijk zijn, de plant aan een omgekeerd rhythme te „gewennen".

2e. Planten, die in constant licht ten slotte een zeer onregelmatige kromme schrijven, schrijven daarna in constante duisternis een zeer normaal dagelijksch rhythme, waarvan de keerpunten in de nachtstanden op een willekeurig tijdstip in het etmaal vallen.

3e. Planten, die dagen lang in een abnormale lichtwisseling synchrone bewegingen uitvoerden, keeren in constant licht, of constante duisternis, onmiddellijk tot het dagelijksch rhythme terug, waarbij de keerpunten in de nachtstanden niet in den nacht behoeven te vallen.

Juist uit deze drie punten tezamen blijkt zoo sterk het autonome karakter der periodieke bewegingen.

Was het eerste punt niet waar, en ging (zooals BROUWER meende) een omgekeerde periode zéér spoedig in een normale periode over, om pas daarna langzamerhand weer abnormaal te worden, dan kon men niet veel anders doen, dan zoeken naar een, buiten de plant, en niet in het licht gelegen, oorzaak voor dezen terugkeer naar de normale periode.

Was het tweede punt slechts ten deele waar, en schreven de planten na een langdurig verblijf in constant licht, wél een dagelijksche periode, doch steeds met keerpunten in den nacht, ook dan zou men daarin slechts de werking van een uitwendige kracht kunnen zien.

Juist hetzelfde geldt voor het derde punt! Het opnieuw intreden der dagelijksche periode na het uitvoeren eener synchrone beweging bij een abnormale lichtwisseling, zou zéér sterk op de werkzaamheid van een uitwendigen factor wijzen, indien bij dien terugkeer tot de dagelijksche periode de keerpunten in de nachtstanden steeds in den natuurlijken nacht vielen.

Géén dezer drie veronderstellingen is echter waar, en daarom is men wel genoodzaakt tot de conclusie te komen, dat niet alleen de afwisseling tusschen dag en nacht niet de eigenlijke oorzaak is der periodieke bewegingen, doch dat er ook geen andere, daarmee verband houdende uitwendige factor als verwekker van het periodiek bewegingsvermogen in aanmerking komt.

Het periodiek bewegingsvermogen der Canavalia-bladeren is dus van autonomen aard.

Het vermogen om met een dagelijksch rhythme periodieke bewegingen uit te voeren, is een eigenschap van het protoplasma der gewrichtscellen, die alle — of ten deele — zoodanige veranderingen in hunne permeabiliteit ondergaan, dat er dalingen en stijgingen der bladeren ontstaan, die te zamen in 12 uur verloopen, waarna gedurende 12 uren de turgor der cellen een constante grootte behoudt. Deze laatste periode is dus die van den dagstand.

In constante duisternis zal de plant deze bewegingen blijven uitvoeren, zoolang als de toestand der cellen dat toelaat.

Ook in constant licht zullen de bewegingen voortduren, doch langzamerhand zullen onregelmatigheden in het bewegingsbeeld optreden, daar licht op den duur de turgorveranderingen in de gewrichtscellen te zeer beïnvloedt.

De autonome aard van het verschijnsel wordt echter eenigszins op den achtergrond gedrongen, doordat een afwisselende belichting een zeer grooten invloed heeft op de variatiebewegingen van het gewricht. Zéér sterk blijkt deze invloed uit de mogelijkheid de

periode met behulp van zeer kleine lichthoeveelheden na enkele dagen geheel om te keeren.

In de vorige paragraaf is dat door mij uitvoerig besproken, evenals het feit, dat lichtwisselingen wél verantwoordelijk kunnen zijn voor het tijdstip en den onderlingen afstand, waarop de nachttoppen gevormd worden.

Het nemen van experimenten met planten, die spoedig den schadelijken invloed van het constante licht ondervinden, of wier plasma in constante duisternis te snel veranderingen ondergaat, moet leiden tot onjuiste conclusies omtrent den autonomen aard van het periodiek bewegingsvermogen der bladeren van andere, voor lichtwisseling gevoelige planten.

Later hoop ik dat aan de hand van de waarneming van oudere onderzoekers nader toe te lichten.

HOOFDSTUK II. OUDERE ONDERZOEKINGEN.

§ 1. VERGELIJKING VAN DE IN DE VORIGE PARAGRAFEN BESPROKEN PROEFNEMINGEN MET DIE VAN OUDERE ONDERZOEKERS.

Wanneer ik een vergelijking ga maken tusschen de door mij genomen proeven en die van onderzoekers, die vóór mij over nyctinastische bewegingen van bladeren werkten, dan valt onmiddellijk op, dat verscheidene dezer proefnemingen niet nieuw zijn.

Omkeering van het dagelijksch rhythme is reeds van den aanvang af beproefd, en aan de verschillende onderzoekers mogelijk gebleken; reeds DE CANDOLLE toonde dit in 1806 aan[1]). Ook heeft men dadelijk begrepen, dat, zoo het mogelijk bleek, een dergelijke omgekeerde periode in constant licht, of in constante duisternis te doen voortduren, men een sterk bewijs in handen had voor den aitiogenen aard van het periodiek bewegingsvermogen der bladeren.

Helaas verdragen de meeste planten met voor licht gevoelige gewrichten noch constant licht, noch constante duisternis.

Eerst aan PFEFFER gelukte het in 1911 planten van *Phaseolus* in constant licht langdurig te laten schrijven, door de gewrichten met zwarte watten te omgeven. Ook gelukte het aan PFEFFER reeds in 1907 planten van *Phaseolus* een omgekeerde periode te laten aannemen, die eenige dagen onder constante omstandigheden werd voortgezet. Men zie fig. 41 a en b[2]) p. 94, waarin men een omgekeerd rhythme ziet weergegeven, geschreven door een plant met omhulde gewrichten. Het duurt hier 5 dagen, voordat de nachttoppen weer om middernacht vallen. PFEFFER legt er den nadruk op, dat deze „Nachschwingungen" uitsluitend het

---

[1]) Mém. prés. par div. savans 1. c. p. 349. DE CANDOLLE, A. P.,

[2]) Deze en de volgende figuren zijn door mij alle op iets verkleinde schaal gereproduceerd naar afbeeldingen uit PFEFFER's laatste verhandeling over dit onderwerp in 1915.

gevolg zijn van de geïnduceerde periodiciteit, en dat dus niet andere uitwendige factoren een rol spelen, die zich op een niet te controleeren wijze met de wisseling van dag en nacht herhalen.

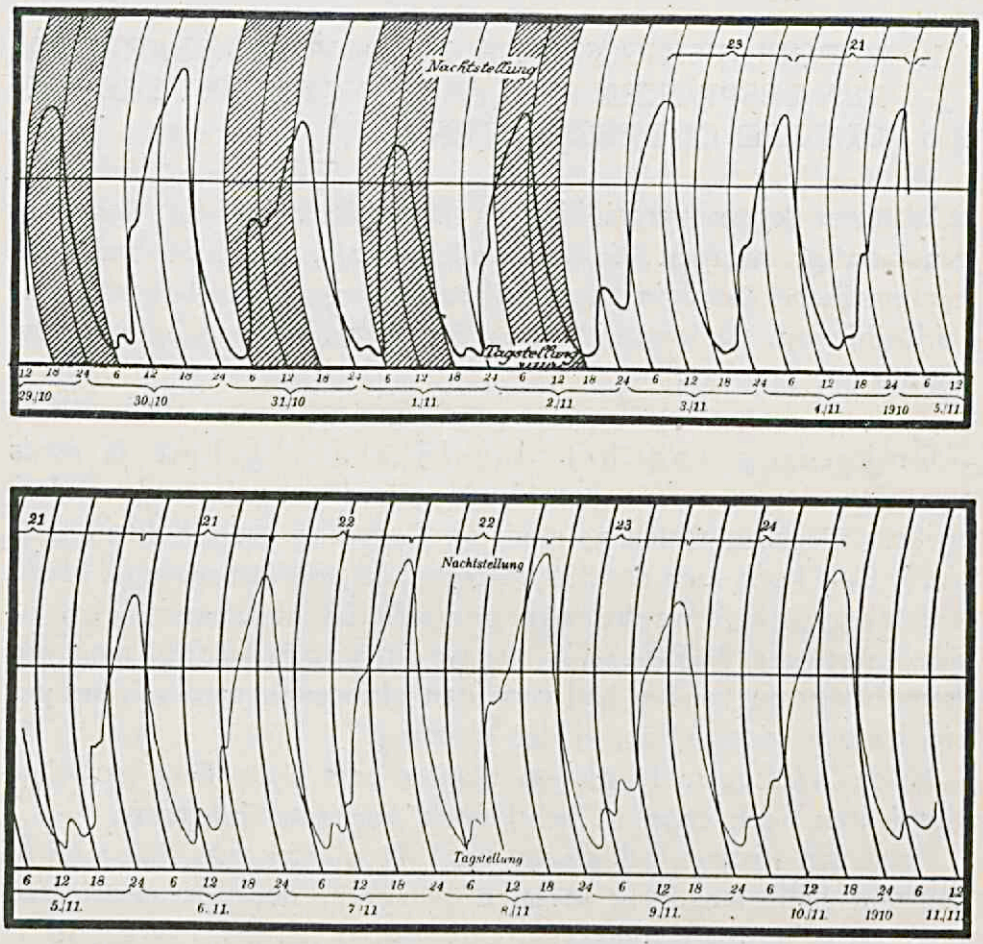


Fig. 41, *a* en *b*. Voortzetting eener omgekeerde periode van *Phaseolus* in constant licht. Langzame terugkeer naar de normale periode, zoodat in den nacht van 6 naar 7 Nov. de nachttop weer om middernacht valt. De nachttop blijft daar niet gefixeerd, doch verschuift op de volgende dagen naar een vroeger tijdstip, doordat de periode niet in 24 uur weerkeert, maar sneller. (Naar fig. 16 A en B, p. 54 en 55 van PFEFFER, 1915; verkleind).

Hoe volkomen is dit in overeenstemming met de door mij waargenomen feiten. Zeker, bij de door mij beschreven proeven werd het aangenomen rhythme veel langer voortgezet, dan bij *Phaseolus* onder constante omstandigheden het geval is. Dit verleent slechts een hooger waarde aan de door PFEFFER geschreven woorden.

Uit fig. 42 a en b kan men zien, dat ook aan *Flemingia congesta* een omgekeerde periode gegeven kan worden, die zich daarna in constant

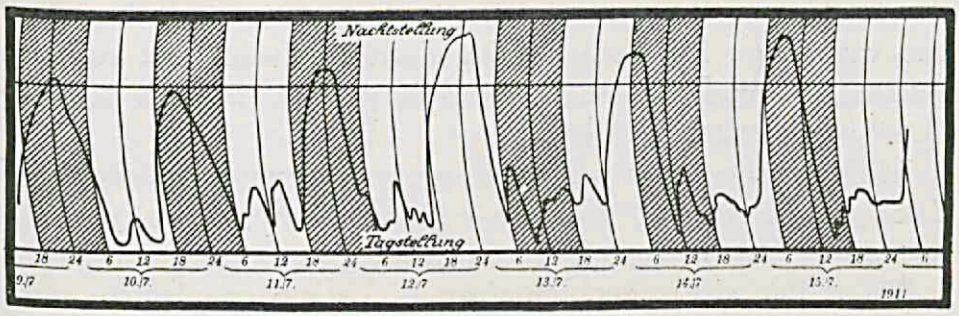
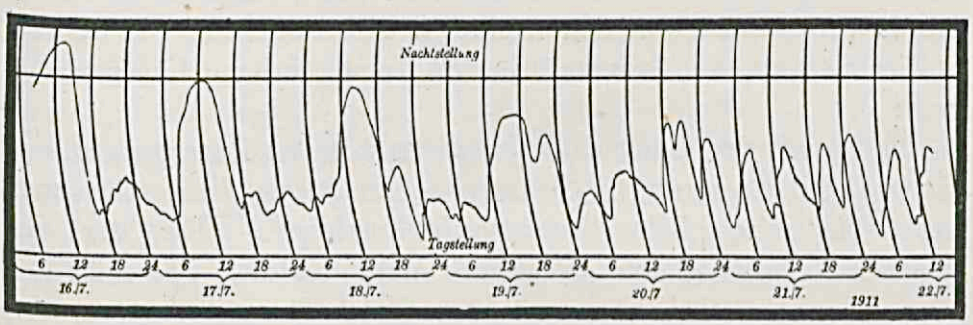


Fig. 42. *a.* Omkeering der periode bij *Flemingia congesta* door 24 uur licht op 12 Juli, waarna in het donker een verlengde dagstand volgt op 13 Juli.



b. Voortzetting der omgekeerde periode in constant licht, totdat na enkele dagen het autonoom bewegen onderdrukt wordt. (Naar PFEFFER, 1915, fig. 28 A en B, p. 92 en 93; verkleind).

licht eenige dagen ongewijzigd (hoewel minder diep wordend) voortzet.

Vreemd is het echter, dat de door mij verkregen resultaten, ondanks het feit, dat de proeven genomen werden met dezelfde soort plant, en in dezelfde donkere kamer, niet kloppen met de door BROUWER, in zijn proefschrift, beschreven resultaten. Tweemaal heeft BROUWER deze proeven genomen, éénmaal in Delft, éénmaal in Utrecht. Over den terugkeer naar de normale periode in constant donker, wil ik kort zijn, daar ook ik wel afwijkingen van het normale rhythme in constant donker constateerde en men, zoo gauw als de periode niet meer 24 uren duurt, verplaatsing der nachttoppen moet krijgen, en dus noodzakelijk overgang van een abnormaal in een normaal rhythme! De terugkeer naar het normale rhythme binnen

24 uur, als de planten zich in constant licht bevonden, heb ik echter *nooit* kunnen constateeren, niettegenstaande ik deze proeven tot 5 maal genomen heb. Het is voor mij geheel onverklaarbaar, hoe de afwijking bij BROUWER ontstaan is, doch, daar ik zelf de proeven zoo vaak nam, kan ik aan mijn eigen resultaten niet twijfelen, waartoe te minder reden is, waar iemand als PFEFFER vóór mij dezelfde resultaten verkreeg.

In de tweede plaats wil ik de proeven beschouwen, waarbij ik door een kortstondigen periodieken lichtprikkel trachtte het dagelijksch bewegen der bladeren te onderdrukken.

Mij is dat niet gelukt, tenminste bij de meeste planten in het geheel niet, bij een enkele slechts nadat eerst gedurende eenige voorafgaande dagen de nachttop op een telkens later uur gevormd werd. Bij een iets langduriger belichting van 5 of 15 minuten, vond ik steeds verplaatsing van den nachttop.

Ziet men nu, wat PFEFFER [1]) in zijn laatste verhandeling pag. 128 zegt:

„Falls aber der Gang der tagesautonomischen Bewegungen eine Verschiebung um 12 Stunden schon durch einen schwachen tagesperiodischen Beleuchtungswechsel erfahren sollte, der eine deutliche photonastische Reaktion nicht auslöst, so würden uns damit erblich gegebene Schlafbewegungen entgegentreten, die durch den Beleuchtungswechsel nur zeitlich reguliert werden."

Eenige regels verder vervolgt PFEFFER:

„Liegen auch in dieser Hinsicht keine bestimmten Untersuchungen vor, so ist doch zu vermuten, dasz die fragliche Verlegung der Schlafbewegungen schon durch geringe aitionastische Reizungen bewirkt wird, wenn bei solchen auch unter diesen Umständen die Verschiebung nur allmählich, also nicht so schnell erfolgen dürfte, wie es z. B. bei den Blättern von *Phaseolus* schon bei der Verwendung einer Beleuchtung mit 4 zehnkerzigen Lampen der Fall ist."

Tusschen deze beide stukken in, staan nog de volgende regels: „Tatsächlich handelt es sich aber in diesem Fall ebensogut um eine Resultante aus der tagesautonomischen Tätigkeit und dem stark reduzierten photonastischen Wirken, wie dann, wenn die autono-

[1]) PFEFFER W.: Beiträge zur Kenntnis der Entstehung der Schlafbewegungen. Leipzig, 1915. Bd. XXXIV, Abh. d. Math.-Phys. Klasse d. Kön. Sächs. Ges. d. Wiss., No. 1.

mische Tätigkeit auf ein Minimum herabgesetzt ist und die Schlafbewegungen so gut wie allein durch die photonastische Wirkung erzeugt werden."

Deze laatste regels acht ik minder gelukkig. Men bedenke echter wel, dat het hier naar PFEFFER geciteerde niet berust op eigen waarnemingen, doch op resultaten, die vermoedelijk zouden optreden, indien zwakke periodieke belichtingen toegediend werden. Had PFEFFER evenals ik gezien, dat belichting tijdens de daling der bladeren, de nachttopvorming vertraagde, belichting tijdens de stijging der bladeren, deze vervroegde, dan zou hij ook tot de conclusie gekomen zijn, dat het licht het autonome bewegen in het eene geval remde, in het andere geval versnelde, en dat de, ten slotte geschreven, krommen niet het gevolg zijn van de photonastische prikkels, doch van het autonoom bewegingsvermogen, dat alleen tengevolge van de lichtprikkels nu op andere tijden gefixeerd is.

Ongetwijfeld zijn de door mij beschreven proeven zulke, als door PFEFFER bedoeld werden met de hierboven aangehaalde woorden. Wel is waar zal PFEFFER gedacht hebben aan een verzwakken van de dagelijksche belichtingsperiode, door gebruik te maken van lichtbronnen van steeds geringer sterkte; dit neemt niet weg, dat door mij eenzelfde verschijnsel teweeg werd geroepen, als door PFEFFER wenschelijk werd geacht.

Voorloopige proefnemingen leerden mij, dat men ook door gebruik te maken van een periodieke langdurige belichting met gekleurd licht van zeer geringe intensiteit, een geleidelijke omkeering der normale periode verkrijgen kan. In een volgende mededeeling hoop ik daarop uitvoeriger terug te komen.

In de literatuur kwam ik geen verdere soortgelijke proefnemingen tegen; wél wijst BROUWER er aan het einde van zijn proefschrift, p. 100 op, dat het wenschelijk is: „planten, die eenigen tijd in constante duisternis hebben gestaan, een omgekeerde periode bij te brengen, door met steeds afnemende lichtsterkten te werken; dan zal het mogelijk zijn, die lichtsterkte te bepalen, waarbij een omkeering der periode nog juist mogelijk is."

Op p. 125 van PFEFFER's hier boven aangehaalde verhandeling

kan men lezen, dat hij reeds met 4 lampen elk van 10 kaars in staat was, geheel abnormale perioden te induceeren; hij beschouwt de verkregen krommen als het resultaat van een photonastische reactie en een streven naar een autonoom dagelijksch bewegen. „Gleichviel ob die Ausschaltung der tagesautonomischen Tätigkeit oder die relativ höhere Energie der aitionastischen Erfolge es bewirkt, dasz die tagesrhythmischen Bestrebungen in der Bewegungskurve nicht oder doch nicht deutlich hervortreten." En eenige regels verder vervolgt hij: „so ist doch zu erwarten, dasz mit Abnahme der Beleuchtung Kurven geschrieben werden, in denen neben den mit der Reizintensität abnehmenden 18 : 18-stündigen Rhythmus, der 12 : 12-stündige Bewegungsgang mehr und mehr hervortritt."

Als derde groep van proeven wil ik die proeven beschouwen, waarbij ik de planten aan een abnormale lichtwisseling blootstelde.

Het gelukte mij niet een periode te induceeren, waarbij om de 6 uren, of korter, licht of donker gegeven werd (behalve bij een lichtwisseling om de 5 uren) wél, indien de lichtwisseling met langer tusschenpoozen optrad. Ook SEMON [1]) deelt reeds in 1905 een dergelijk resultaat mee, verkregen met in constante duisternis opgekweekte planten van *Acacia* (*Albizzia*) *lophanta*. Al valt er ook veel op de wijze van experimenteeren van SEMON aan te merken, toch is het opmerkelijk, dat hij naar aanleiding dezer proeven constateert, dat het licht de dalende beweging van het blad vertraagt, terwijl de openingsbeweging der blaadjes bijna steeds begint op het oogenblik, dat de lampen aangaan.

Door STOPPEL zijn dergelijke proeven genomen met de bloemen van *Calendula arvensis*. Ook nog bij een lichtwisseling om de 6 uren verkreeg zij een synchroon verloopende beweging. Bij een snellere lichtwisseling echter niet meer.

Opmerkelijk is, dat de resultaten door ROSE STOPPEL [1]) verkregen, geheel in overeenstemming zijn met de door mij waargenomen feiten. Wel is waar zijn er kleine afwijkingen, doordat

---

[1]) SEMON, R., Ueber die Erblichkeit der Tagesperiode. Biol. Centralblatt, 1905, p, 241—252.

[1]) STOPPEL, ROSE, Einflusz des Lichtes auf das Oeffnen und Schlieszen einiger Blüten. Z. f. Bot. II, 1910 (369—453).

Calendula arvensis in constant licht aperiodiek wordt. Haar slotconclusie over haar proeven met *Calendula*, laat ik hier woordelijk volgen:

„Bei dauernder Beleuchtung entfalten sich die Knospen nur sehr langsam und unvollständig. Die Blättchen führen keine regelmäszigen, periodischen Bewegungen aus.

Die Zeiten des Oeffnens und Schlieszens der Blumen lassen sich durch eine Verschiebung des Lichtwechsels beliebig verlegen.

Wird der Lichtwechsel beschleunigt, so paszt sich die Blume in ihren Bewegungen den Aussenbedingungen derart an, dasz nach Belichtung*) stets Oeffnen*) nach Verdunkelung*, Schlieszen*), erfolgt. Dies gilt nur so lange, als die Dauer jeder Periode nicht unter 6 Stunden sinkt. Bei 4 : 4 stündigem Beleuchtungswechsel tritt neben den aitionastischen Reaktionen eine autonome, etwa tagesperiodische Bewegung hervor. Bei 2 : 2 stündigem Beleuchtungswechsel ist nur noch die autonome Schwingung wahrnehmbar, aitionastische Reaktionen sind nicht zu beobachten.

Wird das Tempo des Lichtwechsels dem natürlichen gegenüber verlangsamt, so paszt sich die Blume demselben in ihren Bewegungen wiederum an, jedoch sie öffnet sich in der Dunkelperiode und schlieszt sich im Licht" (spatieering van mij).

Het verschil met de door mij verkregen resultaten ligt dus hierin, dat *Canavalia* reeds bij een periode, die om de 6 uren wisselt, het dagelijksch rhythme ten volle tot uiting laat komen. Dit rhythme begint bij *Calendula* pas bij een periode om de 4 uren iets kenbaar te worden, terwijl het bij een periode om de 2 uren volkomen tot uiting komt.

Door Pfeffer [1]) zijn in 1907 en 1915 met deze geheel in overeenstemming zijnde resultaten verkregen bij verschillende plantensoorten.

Zoo vindt hij voor *Albizzia lophanta*, die in constant licht onmiddellijk in dagstand verstijft, dat het mogelijk is, bij een periode,

---

*) Spatieering van mij.

[1]) Pfeffer, W., Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen.. Abh. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 30; idem: Beiträge zur Kenntnis der Entstehung der Schlafbewegungen. Ibidem Bd. 34.

die om de 2, 3 of 6 uren wisselt, een synchrone beweging te induceeren, waarbij na den overgang van donker naar licht, telkens een stijgende beweging door de bladeren wordt uitgevoerd. Dit komt dus geheel overeen met de waarneming van ROSE STOPPEL bij *Calendula arvensis*. Men zie voor een periode om de 6 uren fig. 43 a, b en c. De registratie is hier zóó geschied, dat de *nachtstanden*

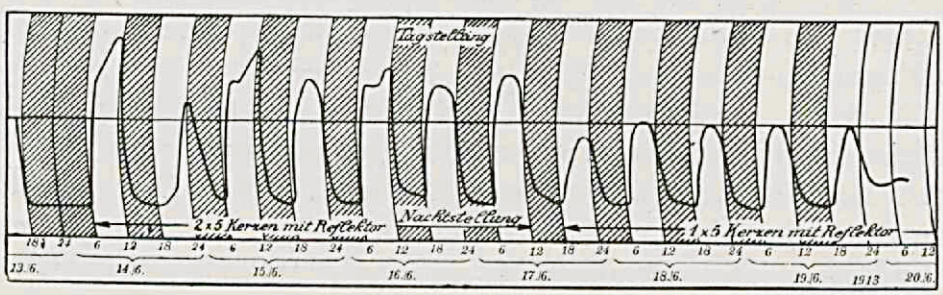
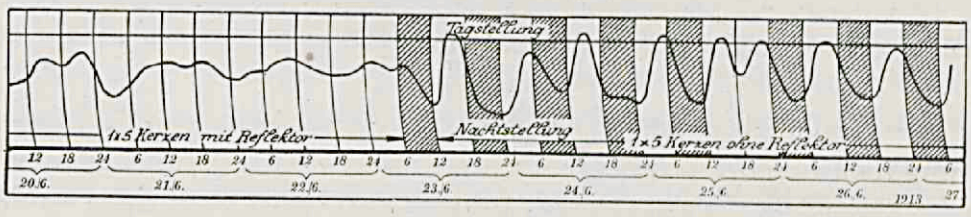
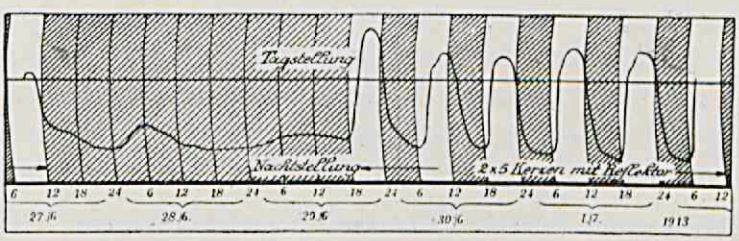


Fig. 43. *a*. Synchrone beweging uitgevoerd door *Albizzia lophanta* bij een lichtwisseling om de 6 uren, tot en met 17 Juni bij 2 lampen, elk van 5 kaars, daarna bij 1 lamp van 5 kaars. De registratie is zoodanig, dat de wijzer omhoog gaat, als het blad den dagstand gaat innemen. In het licht voeren de blaadjes dus een stijgende beweging uit.



b. Tot 23 Juni bevindt de plant zich in constant licht van 1 lamp van 5 kaars, en verstijft nu in dagstand; afwisselende belichting doet de bewegingen dadelijk terugkeeren.



c. Constante duisternis doet de blaadjes in nachtstand verstijven, terwijl de, op 29 Juni intredende, afwisselende belichting met 2 lampen van 5 kaars, de synchrone beweging weer doet terugkeeren. (Naar PFEFFER 1915, fig. 10 A, B en C, p. 34 en 35; verkleind).

door de laagste punten in de kromme worden weergegeven. Indien men dit in het oog houdt, ziet men dat stijging der bladeren begint bij het weer aangaan der lampen, en tevens, dat constante belichting onmiddellijk verstijving doet intreden in een vrij hoogen *dagstand*, terwijl constante duisternis het doet in een diepen *nachtstand*.

Flemingia congesta, die zóó overgevoelig is voor constant licht, dat, zelfs als de gewrichten met zwarte watten omhuld zijn, de periodieke bewegingen na enkele dagen ophouden, voert synchrone bewegingen uit in perioden, die om de 3 of 6 uren wisselen; in een periode om de 6 uren is echter nog een verkapte dagelijksche beweging te zien.

Mimosa Speggazzinii, eveneens stijf wordend in constant licht, luistert naar een lichtwisseling om de 6 uren.

Phaseolus spec. div., die in constant licht langer de periodieke bewegingen volhouden, en dit haast onbeperkt doen, als de gewrichten met zwarte watten omgeven zijn, luisteren niet naar een zeer snelle lichtwisseling, doch voeren daarin een vrij normale dagelijksche beweging uit. Bij een lichtwisseling om de 6 uren wordt deze zoodanig verstoord, dat een zwakke synchrone periode in het bewegingsbeeld wordt waargenomen, ondanks het feit, dat dieper nachttoppen om de 24 uren optreden.

De resultaten dezer proeven kloppen vrijwel geheel met die, door mij voor *Canavalia* beschreven; doch *Canavalia*, die minder overgevoelig is voor constant licht, en daarin, onbeschermd, de normale bewegingen langer en regelmatiger voortzet dan *Phaseolus*, vertoont bij een lichtwisseling om de 6 uren ook een normale dagelijksche periode.

Canavalia verdraagt dus dagen lang een telkens weerkeerende lichtperiode van 6 uren tijdens de vorming van den nachttop, zonder dat dit van ingrijpenden invloed wordt op het bewegingsbeeld, evenals *Phaseolus* belichtingstijden van korter duur daarop verdraagt.

Proeven met perioden langer dan 6 uren doch korter dan 12 uren, heb ik bij PFEFFER niet beschreven gevonden. Wel beschrijft PFEFFER proeven met een lichtwisseling om de 18 of 24 uren.

Bij perioden langer dan 12 uur, vindt ook PFEFFER, dat de daling van het blad steeds meer in het licht komt te vallen, terwijl bij

een periode van 24 uur de beweging geheel is omgekeerd. Dit blijkt trouwens ook al uit de kromme, die SEMON in de bovenaangehaalde verhandeling weergeeft voor *Albizzia lophanta* in een lichtwisseling om de 24 uren. Ook hier staat het blad in het licht grootendeels in nachtstand, terwijl het in de duisternisperiode bijna voortdurend in dagstand staat.

We kunnen uit deze resultaten dus concludeeren, dat de plant, naarmate ze gevoeliger is voor den invloed van het licht op de groote variatiebewegingen, tevens gevoeliger wordt voor een snel afwisselende belichting, zoodat ze daarop antwoordt met synchrone periodieke bewegingen. Slechts indien de periodieke belichtingen zéér kort worden, zullen dergelijke planten daardoor zóó weinig beïnvloed worden, dat ze ondanks de periodieke belichting toch het dagelijksch rhythme uitvoeren. Men zie hiervoor:

1e. *Canavalia*, waarvan de overgevoeligheid zoo gering is, dat synchrone beweging bij een periode om de 6 uren of korter al niet meer wordt uitgevoerd, tenzij 2 of meer licht- en duisternisperioden tezamen niet 24 uren bedragen.

2e. *Phaseolus* en *Flemingia*, waarvan de gevoeligheid iets grooter is, zoodat reeds bij een periode om de 6 uren een synchrone beweging in het dagelijksch rhythme duidelijk kenbaar wordt.

3e. De bloempjes van *Calendula arvensis*; hierbij is de overgevoeligheid zoo groot, dat de periodieke bewegingen pas ongestoord kunnen doorgaan, als de lichtwisseling om de 2 uren plaats heeft; bij langzamer lichtwisselingen worden steeds synchrone bewegingen uitgevoerd.

4e. *Albizzia lophanta*, reageert zelfs om de 2 uren nog op iedere lichtwisseling.

Dat men bij deze laatste plant toch nog van een autonoom bewegingsvermogen mag spreken, (al wordt het ook door iedere abnormale lichtwisseling onderdrukt), blijkt uit de omstandigheid, dat een in constant licht stijf geworden plant, in constante duisternis gebracht, de eerste dagen weer een dagelijksch rhythme uitvoert. (Men zie hiervoor fig. 44. p. 103).

Ook bij *Calendula arvensis*, die het normale rhythme alleen bij lichtwisseling om de 2 uren uitvoert, komt het dagelijksch rhythme in constante duisternis volgens ROSE STOPPEL tot uiting.

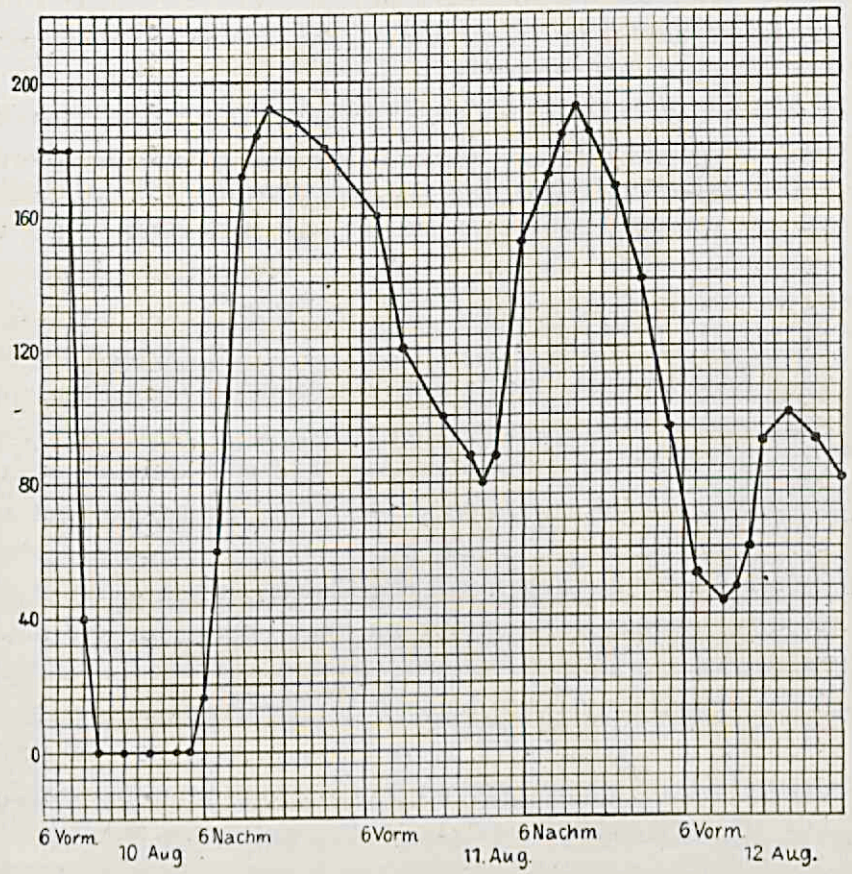


Fig. 44. Kromme, geschreven door *Albizzia lophanta*, die na een verblijf in constant licht stijf geworden was, doch in het donker onmiddellijk tot een dagelijksche periode overging, met vorming van het keerpunt in den nachtstand 6 uur na het intreden der duisternis. (Naar PFEFFER 1875, gereproduceerd naar een afb. in Benecke-Jost 1923).

Naarmate de plant dus gevoeliger is voor den invloed van het licht op de groote variatiebewegingen, gaat ze verder door met gevolg geven aan kortstondige lichtwisselingen. Naarmate ze minder gevoelig is, zal ze bij dergelijke snelle lichtwisselingen eerder het normale dagelijksch rhythme, dat ik (evenals PFEFFER ten slotte deed), als een autonoom verschijnsel beschouwen wil, uitvoeren.

Uit de proeven van PFEFFER blijkt, dat de omkeering eener normale periode door 24 uur licht of 24 uur duisternis, ook bij andere planten op dezelfde of ongeveer dezelfde wijze geschiedt, als door mij voor *Canavalia* beschreven werd. Fig. 42*a* p. 95 toont,

dat de omkeering bij *Flemingia congesta*, nadat de laatste nachtstand in het licht werd doorgebracht, door een in het duister verlengde dagstand geschiedt. (Zie 13 Juli).

Bij *Phaseolus*, die in constant licht een duidelijke versnelling der periode ondervindt, ziet men deze verlengde dagstand in het duister niet steeds optreden, hoewel men er in fig. 48a p. 115 dezer verhandeling een goed voorbeeld van ziet, dat het op geheel dezelfde wijze geschieden kan als bij *Canavalia*. Het maakt echter den indruk, dat de dagstand, wanneer de nachttop geheel (d. w. z. tot de geheele stijging volbracht is) in het licht werd doorgebracht, aanzienlijk bekort wordt, zoodat duisternis dezen ook niet verlengen kan; men bekijke daartoe nog eens fig. 41*a* p. 94 in den nacht van 30 naar 31 Oct.! De optimale dagstand is al bereikt, vóórdat de periode van 24 uur licht ten einde is; de daling van het blad heeft in het donker plaats, en het licht, dat op 31 Oct. des avonds om 6 uur het blad in diepen slaapstand treft, versnelt de stijging van het blad, zoodat de volgende nachttop geheel in het duister gevormd wordt.

Juist een vergelijking dezer beide krommen leert, dat de invloed van het licht niet afhankelijk is van het tijdstip in het etmaal, waarop het aan de plant gegeven wordt (want in beide proeven geschiedt de verplaatsing der belichtingsperioden op volkomen dezelfde wijze)! De uitwerking van het licht wordt echter wèl bepaald, door den toestand van de plant zelf, waarin deze op het moment van abnormale duisternis of belichting verkeert. In het algemeen ziet men uit de krommen van PFEFFER, dat de dagstanden van *Phaseolus* langer worden volgehouden, naarmate een grooter deel van de stijging van het blad in het duister plaats had. Het zijn dus duidelijk de duisternisperioden, om de 24 uur weerkeerend, die bij *Phaseolus* de periode tot een zuiver dagelijksche beperken, daar ze den versnellenden invloed van het licht, indien dit de stijging van het blad treft, weer geheel opheffen.

Hoewel in het algemeen het reageeren op een omkeering der belichting bij *Phaseolus* lang niet zoo regelmatig verloopt als bij *Canavalia* het geval is, zijn er toch overal in de krommen van PFEFFER bewijzen te vinden, dat de daling van het blad in het licht langzamer verloopt, naarmate een grooter deel van den dagstand in het duister werd doorgebracht; dit wijst dus op den remmenden invloed van het licht op de daling van het blad.

Als een heel karakteristiek voorbeeld voor den invloed van licht en duister beschouw ik fig. 16 C, p. 56 van PFEFFER's publicatie van 1915 (zie fig. 45). De plant heeft eenige dagen in constant licht normaal geschreven. Op 12 Nov. des morgens om 6 uur gaan de lampen uit, en blijft het donker tot middernacht. Ofschoon nu een duisternisperiode de plant in dagstand treft, nadat de nachttop in het licht was doorgebracht, bemerkt men niets van den verlen-

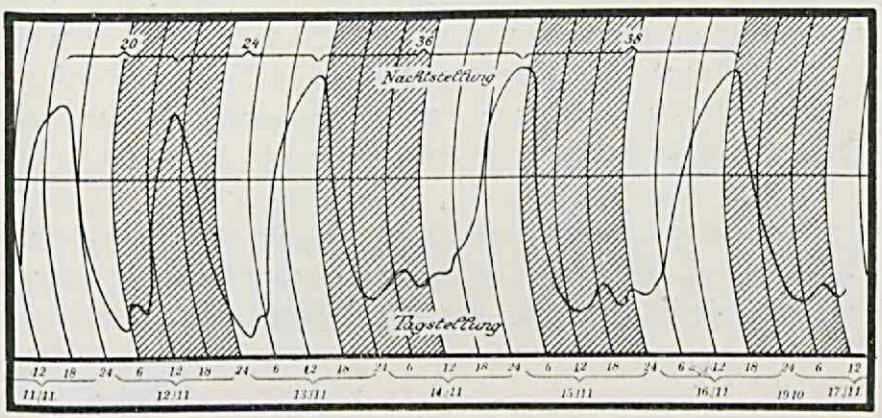


Fig. 45. Kromme, geschreven door *Phaseolus vitellinus* bij een lichtwisseling om de 18 uren, nadat de plant eerst geruimen tijd in constant licht gestaan had. Hoewel de nachttop op 11 Nov. dus geheel in het licht was doorgebracht, verlengt duisternis den dagstand niet, zoodat de nachttop geheel in het donker wordt gevormd. Doch, nadat op 13 Nov. alleen de daling van het blad in het licht is doorgebracht, verlengt de duisternisperiode op 14 Nov. den dagstand wel, zoodat van den volgenden nachtstand weer alleen de daling van het blad in het licht plaats heeft. Men lette vooral op de vertraagde daling van het blad in het licht op 14 en 16 Nov. (nadat lange dagstanden in het duister waren doorgebracht) in vergelijking met de normale daling, op 13 Nov., nadat de dagstand in het licht werd doorgebracht. (Naar PFEFFER, 1915, fig. 16 C, p. 56; verkleind).

genden invloed van de duisternis op den dagstand. Deze wordt niet extra lang volgehouden! Men zal zich herinneren, dat *Canavalia*-planten, wier beweging in constant licht zéér verstoord is, zelfs direct overgaan tot de vorming van een nachttop 6 uren na het intreden der duisternis. Hier was de beweging in het constante licht nog vrijwel geheel normaal, zoodat er ook niet dadelijk tot de vorming van een nieuwen nachttop wordt overgegaan en de nieuwe dagstand pas kort na middernacht bereikt wordt, en daardoor juist met het begin der nieuwe lichtperiode, die 18 uren duren gaat, samenvalt. De dagstand wordt volkomen normaal volgehouden (wat verklaar-

baar is, daar de voorafgaande nachtstand eveneens geheel in het donker werd doorgebracht), en voordat de lichtperiode teneinde is, wordt de nieuwe nachttop gevormd, terwijl het keerpunt in dezen nachtstand vrijwel met den overgang van licht naar donker samenvalt. De stijging van het blad verloopt normaal, zoodat de aanvang van den nieuwen dagstand in het duister komt te vallen, maar nu eerst blijkt de invloed van het licht, dat de daling van het blad trof! De nieuwe dagstand op 14 November is een verlengde, en de nieuwe nachtstand heeft een keerpunt, dat 36 uur na het vorige keerpunt gevormd wordt; dit komt doordat de daling van het blad in het licht vertraagd verloopt, nadat de dagstand op 14 Nov. grootendeels in het duister werd doorgebracht, zoodat de beweging eerst thans karakteristiek is voor een lichtwisseling om de 18 uren.

Voor ik van dit onderwerp afstap, wil ik nog even doorgaan op de krommen, geschreven in een vertraagde lichtwisseling.

Brouwer (zie p. 70 zijner dissertatie) zegt, naar aanleiding van de beschrijving zijner proeven met een 24-uren belichting, dat Pfeffer bij het nemen van proeven met 18-uren belichting bij *Phaseolus* dezelfde resultaten verkregen heeft, als hij: d. w. z. in het licht wordt de nachttop gevormd, in het donker bevinden de bladeren zich in dagstand. Dit is volkomen waar, doch als hij verder zegt: „Met geen enkel woord maakt hij (Pfeffer!) er melding van, dat de hoogste stand in de donkerperiode valt, blijkbaar heeft hij er geen verklaring voor kunnen vinden," dan vergist Brouwer zich, want p. 359 schrijft Pfeffer [1]): „Ferner ist z. B. zu beachten, dasz die Rückgangsbewegungen der in die Schlafstellung gebrachten Blätter bei dem 18 : 18 stündigen Beleuchtungsturnus schon während der Beleuchtungszeit (spatieering van mij!) bei dem 12 : 12 stündigen Beleuchtungsrhythmus (überhaupt bei den normalen Schlafbewegungen) erst in der Dunkelperiode beginnt. Denn es ist nicht ausgeschlossen, dasz die Verdunklung bei den gesenkten Blättern im höheren Grade auf Hebung hinarbeitet, als bei den in der Tagstellung befindlichen." Het was ook niet te verwachten, dat een dergelijk verschijnsel door Pfeffer onopgemerkt zou zijn gebleven, of dat hij er geen verklaring voor zou hebben kunnen vinden. De verklaring, die Pfeffer voor het

---

[1]) Pfeffer W., Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen, 1907.

verschijnsel geeft, is echter een andere, dan door mij gegeven wordt.

Uit het voortduren of weer tot stand komen van dagelijksche bewegingen bij zoovele planten, ondanks abnormale belichting of constante duisternis, mag men al met eenigen grond besluiten tot den autonomen aard van deze bewegingen.

Uit andere waarnemingen blijkt dat m. i. op een even duidelijke wijze.

Wees PFEFFER er niet al op, dat planten, nadat ze gedurende eenigen tijd onder invloed van een abnormale belichtingswijze bewegingen met een langzamer rhythme hadden uitgevoerd, daarna in constant licht gelaten, weer onmiddellijk bewegingen in het dagelijksch rhythme uitvoerden, al hielden die door den invloed van het constante licht ook na eenigen tijd weer op? (Men zie voor het weer intreden van het dagelijksch rhythme PFEFFER, Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen, 1907, fig. 25 A en B, p. 358).

Ook BROUWER constateerde terugkeer naar het dagelijksch rhythme, als de planten in constant licht kwamen, nadat deze geruimen tijd aan een lichtwisseling om de 24 uren waren blootgesteld geweest.

Mijn krommen, geschreven door planten, die dagen lang aan een lichtwisseling om de 8 uren blootstonden, vertoonen daarna in constant donker eveneens het dagelijksch rhythme.

Ook blijkt de voorkeur voor dit rhythme uit de serie proefnemingen, waarbij ik de planten veertien dagen lang in constant licht had gelaten, en daarna constante duisternis gaf. Hoe verward het bewegingsbeeld ook geworden is, onmiddellijk voerden alle planten synchrone bewegingen met nachttoppen om de 24 uren uit.

Uit al deze proeven spreekt dus een duidelijke voorkeur van de plant voor een dagelijksch rhythme. Hoe men de plant in de uitvoering daarvan ook gehinderd heeft, of dit geschiedde door een langzamer lichtwisseling, of door een snellere, of wel, doordat te langen tijd constant licht aan de planten gegeven is, steeds uit zich dit rhythme, zoo gauw als de buitengewone omstandigheden zijn opgehouden. Alleen bij planten, die door een langdurig verblijf

in constant licht of constante duisternis stijf geworden zijn, ziet men daarna in constante duisternis of in het licht het dagelijksch rhythme niet direct tot uiting komen. Voor dergelijke planten is het wenschelijk, dat eerst weer eenige malen een afwisselende belichting gegeven wordt.

Er is echter nog een grond om tot den autonomen aard dezer bewegingen te besluiten, en deze ligt in de onderzoekingen van ROSE STOPPEL [1]), waarbij zij de mogelijkheid aantoonde, planten uit het zaad van *Phaseolus* geheel of bijna geheel in het donker op te kweeken. Ook deze planten, die nooit, of alleen in de allereerste stadia hunner ontwikkeling de wisseling van dag en nacht hadden meegemaakt, voerden bewegingen uit met een dagelijksch rhythme.

Ook PFEFFER, die aanvankelijk de periodieke bewegingen als zuiver photonastische reacties opvatte, is door deze onderzoekingen aan het twijfelen gegaan, en komt daarna op voor den autonomen aard van het verschijnsel, al ontkent hij in 't geheel niet den grooten invloed van het licht daarop.

In 1916 echter werd door ROSE STOPPEL een geheel andere weg ingeslagen. Dit heeft tengevolge gehad, dat de latere onderzoekers haar spoor hebben gevolgd en dat er verder op een andere wijze geëxperimenteerd werd.

ROSE STOPPEL kwam n.l. in 1916 tot de conclusie, dat geheel in het donker opgekweekte planten van *Phaseolus* steeds op eenzelfde uur, n.l. tusschen 2 en 4 uur in den nanacht hunne nachttoppen vormden. Dit was voor haar reden te zoeken naar een atmosferischen factor, die ook in de donkere kamer werkzaam zou zijn. Aanvankelijk meende zij, dat de veranderingen, die het electrisch geleidingsvermogen van de atmosfeer, in verband met de wisseling van dag en nacht ondergaat, als factor voor de periodieke bewegingen in aanmerking kwamen. Inderdaad vonden SCHWEIDLER en SPERLICH, dat deze veranderingen ook in de donkere kamer optreden; helaas konden ze echter niet aantoonen, dat willekeurige, door hen in dat geleidingsvermogen aangebrachte, veranderingen van invloed waren op het periodiek bewegen der *Phaseolus*-bladeren. Toch blijft

---

[1]) STOPPEL, ROSE, Ueber die Bewegungen der Blätter von *Phaseolus* bei Konstanz der Auszenbedingungen. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., 1912, p. (29) e. v.

Rose Stoppel van meening, dat de onbekende, en voor de bewegingen aansprakelijke factor, wel degelijk van electrischen aard moet zijn [1]).

In het literatuuroverzicht heb ik deze onderzoekingen van Rose Stoppel en ook die van anderen uitvoerig besproken. Ik wil mij dus hier alleen houden aan het, door mij aan het begin van deze paragraaf, gestelde doel, nagaan, hoe de uitslag mijner onderzoekingen zich verhoudt tot die der oudere onderzoekers, en daarom wil ik in de volgende paragraaf de vraag beantwoorden, of de aanwezigheid van de werking van een factor *x*, die ik in mijn proeven niet kon aantoonen, mogelijk wel uit oudere onderzoekingen blijkt, daar men toch redelijkerwijs mag aannemen, dat deze factor zijn aanwezigheid ook al in de proeven der oudere onderzoekers demonstreerde, al ontging dit dan ook aan de waarnemers, doordat hun aandacht nog niet erop gevestigd was.

In Hoofdstuk III zal ik daarna nagaan of het bestaan van een uitwendigen factor inderdaad uit het werk der latere onderzoekers overtuigend blijkt.

M. i. blijkt uit de hierboven door mij naar voren gebrachte onderzoekingen van anderen, die den invloed van periodieke lichtwisselingen op het bewegen der bladeren van verschillende planten nagingen, dat er een parallel tusschen de door hen en door mij geconstateerde resultaten valt te trekken.

Zeer zeker zijn er verschillen, deze zijn echter van gradueelen aard. Even goed als mijn proeven den autonomen aard der bewegingen tot uiting laten komen, kan men dezen aard uit tal van andere onderzoekingen afleiden. En, waar dit minder gemakkelijk geschiedt, is daarvoor steeds als oorzaak de overgroote gevoeligheid voor den invloed van het licht op de variatiebewegingen aan te voeren. In elk geval kan men in dergelijke proeven nimmer een argument vinden, om de werking van een anderen, niet in de lichtwisseling gelegen factor aan te toonen, zooals naar ik hoop uit de volgende paragraaf blijken zal.

---

[1]) Stoppel, Rose, Die Schlafbewegungen der Blätter von *Phaseolus multiflorus* in Island zur Zeit der Mitternachtsonne. Planta Bd. 2, 1926, p. 342—355.

§ 2. IS UIT DE DOOR OUDERE ONDERZOEKERS BESCHREVEN PROEVEN DE WERKING VAN EEN ONBEKENDEN FACTOR AAN TE TOONEN?

Als argument voor het bestaan van een uitwendigen factor, die verantwoordelijk is voor de vorming van nachttoppen met een dagelijksche periode, voerde ROSE STOPPEL aan, dat deze toppen bij geëtioleerde planten, die nooit de wisseling van dag en nacht gekend hadden, steeds op eenzelfde uur in het etmaal optraden.

ROSE STOPPEL is de eerste geweest, aan wie het, bij totale uitsluiting van licht gelukte, *Phaseolus*-planten zóó op te kweeken, dat ze toch periodieke bewegingen uitvoeren. SEMON heeft in 1905 daartoe ook wel een poging aangewend, doch zonder positief resultaat; vandaar dat men bij onderzoekers, die vóór haar werkten, er geenerlei gegevens over vinden kan.

Men mag echter verwachten, dat, indien deze factor inderdaad de verwekker en regelaar van het dagelijksch rhythme is, men den invloed ook moet kunnen bemerken, als een groene plant zich onder constante omstandigheden bevindt.

Letten we daartoe op de krommen, die PFEFFER geeft van planten, die zich met omhuld gewricht in constant licht bevinden, en con-

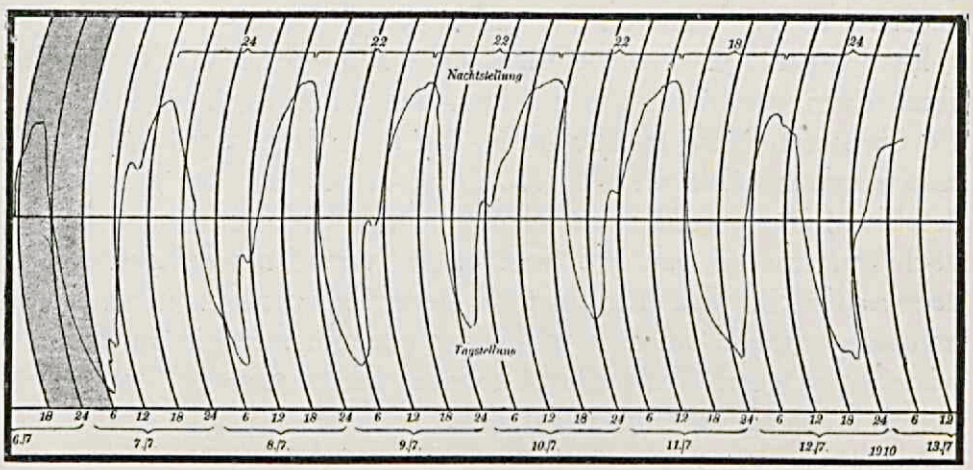


Fig. 46. Kromme, geschreven door *Phaseolus vitellinus*, in constant licht, nadat te voren een normale periode was uitgevoerd. De keerpunten in de nachtstanden worden niet bij voorkeur in den vroegen morgen gevormd, en treden telkens binnen 24 uur op. Na 4 dagen valt de nachttop op het midden van den dag. Er is dus geen factor *x*, die den nachttop in den nacht gefixeerd kan houden. (Naar PFEFFER (1915), fig. 14 A, p. 50; verkleind).

troleeren we of de keerpunten in de nachtstanden ook nu bij voorkeur tusschen 2 en 4 uur in den nanacht vallen!

Op pag. 50 van zijn verhandeling van 1915 [1]) geeft hij in fig. 14 A een kromme, geschreven door een plant, die te voren aan normale lichtwisseling was blootgesteld, en zich daarna gedurende 6 dagen in constant licht bevindt. (Zie fig. 46 p. 110). De nachttoppen vallen op: 20, 20, 18, 16, 14, 18 en 18 uur; geen sprake dus van vorming van nachttoppen, in den vroegen morgen! Men zou zich echter heel goed kunnen indenken, dat er wel degelijk een uitwendige factor in de atmosfeer werkzaam is, zonder dat die in staat behoeft te zijn, altijd alle nachttoppen op een constant uur te fixeeren. *Canavalia* vormt in elk geval in constant licht zijn nachttoppen niet bij voorkeur in den nanacht. Ik acht dit echter geenszins een bewijs *tegen* het bestaan van een uitwendigen factor.

Veel bedenkelijker is het echter, dat deze factor niet dagelijks werkt, doch in 12 × 24 uur 14 nachttoppen doet optreden, zooals uit de krommen van PFEFFER op p. 60 en 61 blijkt, evenals uit die op p. 62 en 63, waar in 13 dagen 14 toppen gevormd worden. De kromme van p. 60, 61 geef ik hierbij weer in fig. 47 a en b. (Zie p. 112). Men bedenke wel, dat dit bij *Phaseolus* geschiedt!

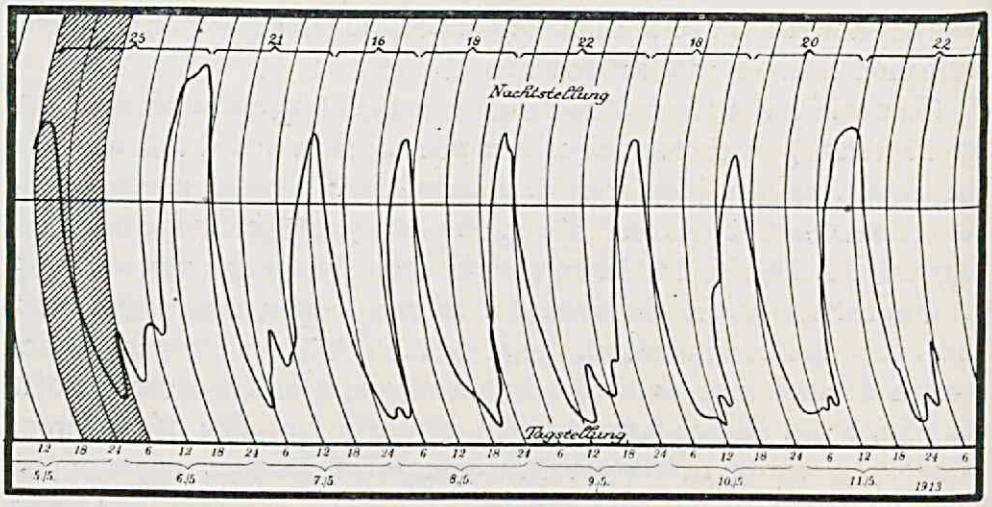
PFEFFER, die met zooveel nauwkeurigheid zijn krommen weergeeft, geeft veelal boven de krommen ook het tijdsverloop aan, dat bestaat tusschen de vorming der verschillende nachttoppen. Men vindt daarvoor p. 60 en 61 (zie fig. 47 p. 112 van mij) de volgende getallen: 25, 21, 16, 18, 22, 18, 20, 22, 20, 19, 20, 22, 24, 30! Pag. 62: 19, 25, 21, 18, 22, 20. Pag. 63: 24, 19, 23, 22, 24, 20. Waren de tusschenpoozen afwisselend grooter of kleiner dan 24 uur, dan zou ik ook dat geen bezwaar rekenen tegen het bestaan van den factor x, doch wat van een factor x te denken, die wisselt in verband met de wisseling van dag en nacht, en er in slaagt in 12 dagen 14 × zijn invloed te doen gelden?

Heeft ROSE STOPPEL ooit de moeite genomen, haar nieuw ontdekten factor te toetsen aan het werk der oudere onderzoekers? Had zij dat gedaan, ik geloof, dat zij met minder kracht was opgekomen voor het bestaan van een uitwendigen factor.

Indien deze factor bestaat, dan moest zijn invloed uit de krommen

---

[1]) PFEFFER, W., Beiträge zur Kenntnis der Entstehung der Schlafbewegungen. Abh. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 34, 1915.



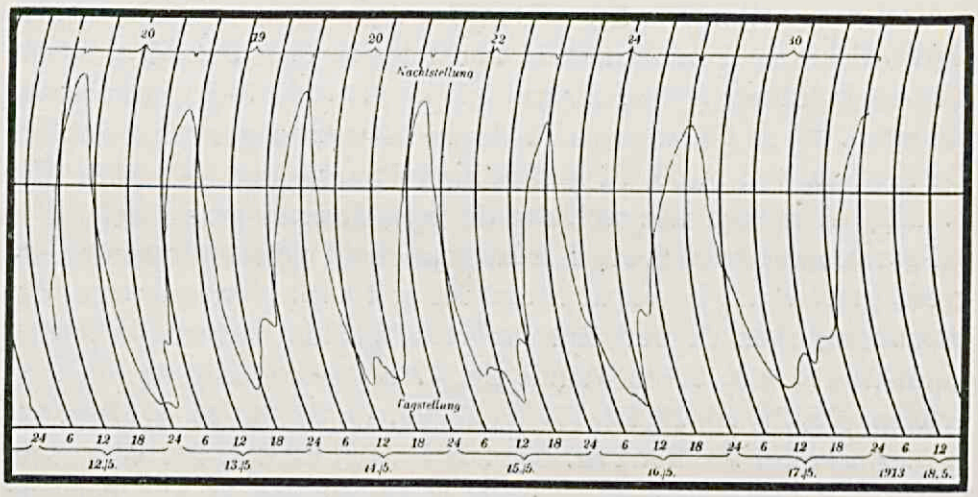


Fig. 47, *a* en *b*. Kromme, geschreven door *Phaseolus vitellinus* in constant licht, nadat eerst een normale periode was uitgevoerd bij afwisselende belichting. Ook thans is het tijdsverloop tusschen de nachttoppen telkens minder dan 24 uur, zoodat in 12 etmalen 14 toppen gevormd worden. Ook hier blijkt dus, dat de normale periode niet normaal gehouden wordt. (Naar PFEFFER (1915), fig. 18, A en B, p. 60 en 61; verkleind).

der oudere onderzoekers even goed te voorschijn treden als uit die der latere onderzoekers, indien men tenminste overtuigd is, dat de factor *x* daarin tot uiting komt, wat m. i. nog niet zoo vanzelf sprekend is.

Keeren we echter naar het werk van PFEFFER terug, en zien

wij of men daaraan misschien een ander argument voor het bestaan van den factor x kan ontleenen.

BROUWER meende immers waar te nemen, dat planten, die een omgekeerde periode hadden aangenomen, binnen 24 uur de normale periode weer opvatten, indien ze zich in constant licht bevonden. Uit mijn onderzoekingen bleek, dat het mij niet mogelijk was, dit te constateeren. En, zooals ik naar aanleiding mijner proeven al eerder opmerkte, ook uit de krommen van PFEFFER blijkt, dat dit bij zijn proeven evenmin geschiedt. Ik verwijs hier nog eens naar de krommen fig. 16 A p. 54 van PFEFFER (zie fig. 41 p. 94 dezer verhandeling). Op 30 Nov. 1911 wordt de beweging omgekeerd, en tot en met 2 Dec. voortgezet. Op 3 Dec. wordt de nachttop des middags om 12 uur gevormd, op 4 Dec. des morgens om 10 uur, 5 Dec. om 6 uur, vervolgens om 3 uur. Indien nu geen verdere verandering was opgetreden, zou deze verplaatsing op de werkzaamheid van een uitwendigen factor kunnen wijzen! Doch de volgende dagen valt de top om 24, 22, 20, 19 en 19 uur. [1]) Men ziet dus, dat er in de eerste plaats geen sprake van is, dat de normale periode in 24 uren terugkeert; geleidelijk geschiedt dit wel, doch de normale periode wordt even snel weer verlaten. Zooals hierboven werd opgemerkt, hebben planten met een normale periode, die door PFEFFER in constant licht gebracht worden, evenmin een zuiver dagelijksch rhythme en verandert het tijdstip, waarop de nachttoppen gevormd worden dus elken dag.

Men vergelijke nog eens de van PFEFFER in fig. 42 p. 95 weergegeven krommen. Ook deze plant, die een abnormale periode had, keert schijnbaar tot een normale periode terug, deze normale periode wordt echter door dezelfde oorzaak, (het in constant licht niet zuiver optreden der dagelijksche periode) tot een weer abnormale.

Zoo gaat bij PFEFFER (1915) in zijn fig. 17 A en B p. 58 en 59, een oorspronkelijk normale periode in een abnormale over.

Ik kan dan ook niet meegaan met BROUWER, die p. 81 zijner dissertatie, naar aanleiding van bovenvermelde proeven van PFEFFER opmerkt: „zij zetten hun bewegingen dus niet voort in het omgekeerde tempo. Het zonderlinge is echter, dat PFEFFER daar niets over zegt; het lijkt mij zeer onwaarschijnlijk, dat het hem niet

[1]) PFEFFER nummert de uren van het etmaal van 1—24, en deze nummering is door mij — ter betere vergelijking met de afbeeldingen — in dit gedeelte der verhandeling ook gebruikt.

opgevallen is, dat b.v. op 2 Nov. het blad om 12 uur 's middags den laagsten stand heeft, terwijl het 5 Nov. op dienzelfden tijd in den hoogsten stand staat."

Dit is volkomen waar, doch hiervoor was slechts een vervroeging van 6 uur in 3 dagen noodig, eenzelfde vervroeging treedt in de volgende 3 dagen op. Het is volkomen verklaarbaar, dat PFEFFER over dezen terugkeer niets zegt, daar deze terugkeer alle beteekenis verliest, omdat PFEFFER een normale beweging in constant licht even snel ziet afwijken, en ik herhaal nog eens, de kracht van den uitwendigen factor is voor mij alleen overtuigend, als een omgekeerd rhythme in een normaal overgaat, en daarna tenminste gedurende eenigen tijd normaal blijft!

Op p. 91 vestigt BROUWER (l. c.) er wel de aandacht op, dat in de proeven van PFEFFER een normale periode in 3 dagen (tengevolge van het niet zuiver dagelijksch zijn der periode), in een omgekeerde periode overgaat, doch daar PFEFFER herhaaldelijk constateert, dat de periode in constant licht minder dan 24 uur bedraagt, mag dit geenszins worden aangevoerd als een bewijs tegen het voortduren eener „dagelijksche" periode. Zeker mag BROUWER dat niet doen, als hij dezelfde snelheid in de afwijking eenige pagina's eerder (p. 81) aanvoert als een bewijs, dat ook bij PFEFFER de abnormale periode van *Phaseolus* in 3 dagen in een normale overgaat. BROUWER vergeet, dat hij juist door deze afwijking van de normale periode in constant licht bij PFEFFER te constateeren, alle kracht aan zijn eigen woorden op p. 81 ontneemt, waarmee hij wil aantoonen, dat ook uit de proeven van PFEFFER de invloed van een uitwendige, regelende kracht blijkt.

Indien men zich eenmaal stelt op het standpunt, dat de dagelijksche periode berust op een autonoom bewegingsvermogen, dan is het ook volkomen begrijpelijk, dat de periode niet zuiver in 24 uren verloopt, als de plant zich in constant licht of constante duisternis bevindt. Veeleer is het verwonderlijk, dat een plant als *Canavalia* zich wel dagen lang met een zoo zuivere periode bewegen kan, al treden ook dan tenslotte afwijkingen op. In het algemeen ziet men de periode in constant licht of constante duisternis aanvankelijk ook zuiverder optreden, naarmate men minder afwijkingen in het rhythmisch bewegen tevoorschijn heeft geroepen. Een *Canavalia*-plant, die nooit een abnormale periode geschreven heeft, gaat langer en beter

met een zuiver dagelijksch rhythme voort dan eene, waarbij men met behulp van kunstlicht het rhythme al herhaaldelijk beïnvloed heeft. Ook na abnormaal snelle lichtwisselingen ziet men de periode zelden met een zuiver dagelijksch rhythme terugkeeren!

Toch geeft PFEFFER ook één kromme weer, waaruit men bij

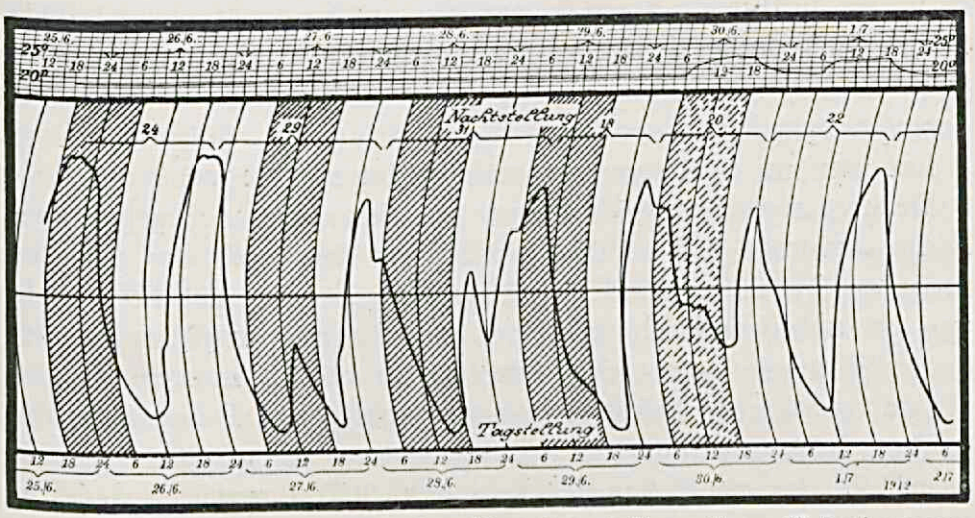


Fig. 48*a*. Kromme, geschreven door *Phaseolus vitellinus*, die op 27 Juni een omgekeerde periode heeft aangenomen. Op 30 Juni blijven de lampen constant branden en wordt in den nacht precies om 12 uur een keerpunt gevormd. Schijnbaar wijst dit op de werkzaamheid van een uitwendigen factor, doch dit is niet zoo, want de voorafgaande nachttop werd reeds 18 uur na zijn voorganger op 29 Juni gevormd, nog vóór het oogenblik, waarop de lampen, indien de normale belichting was voortgezet, hadden moeten uitgaan. (Naar PFEFFER (1915), fig. 25 A p. 84; verkleind).

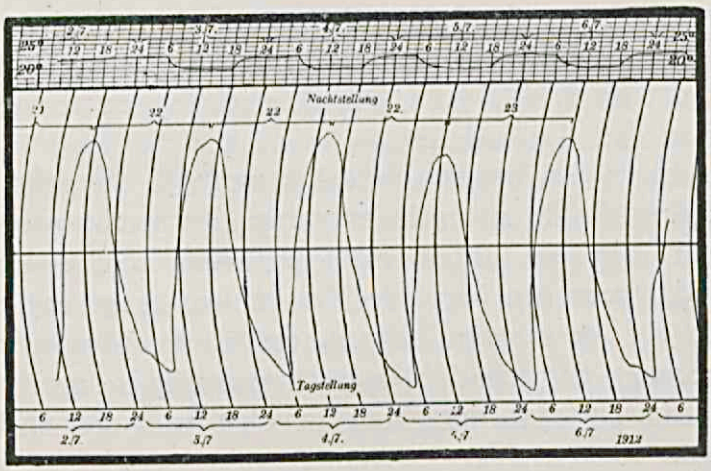


Fig. 48*b*. De voortzetting der kromme in constant licht toont, dat de periode, ondanks het feit, dat de nachttop in den nacht van 30 Mei naar 1 Juni om middernacht viel, daar niet gefixeerd blijft, doch geleidelijk naar het midden van den dag verschuift. (Naar PFEFFER (1915), fig. 25 B, p. 85; verkleind).

oppervlakkige beschouwing hetzelfde verschijnsel, als door BROUWER beschreven werd, zou kunnen aflezen. Dit is de kromme op p. 84 fig. 25 A (zie figuur 48a en b pag. 115). Ook hier is gedurende enkele dagen een omgekeerde periode geïnduceerd, zoodat de nachttop op 29 Juni 1912 des morgens om 8 uur viel; (enkele dagen te voren, tijdens de normale periode, om 9 uur 's avonds). Den 30sten Juni worden de lampen des morgens om 6 uur niet uitgedaan, doch ze blijven sinds dien dag gedurende meer dan een week constant branden.

Let men nu op het verder verloop der nachttoppen!

De nachttop, die, als de lampen om 6 uur waren uitgegaan, om 8 uur gevormd had moeten worden, is dan reeds des morgens vroeg om 2 u. 30 gevormd! Deze afwijking is dus niet het gevolg van de uitblijvende duisternisperiode, want de nachttop was al gevormd enkele uren vóórdat de lampen hadden moeten uitgaan, als de omgekeerde lichtwisseling was voortgezet! De periode, die in het duister had moeten vallen, is door mij afwijkend geharceerd. In den nacht van 30 Juni naar 1 Juli wordt nu wéér een nachttop gevormd, en wel bijna precies om middernacht, dus zooals PFEFFER aangeeft 20 uur nà de vorming van den vorigen top, die abnormaal vroeg (18 uur na zijn voorganger) optrad. De normale periode is dus 30 uur na de laatste duisternisperiode teruggekeerd, doch niet door den invloed van den uitwendigen factor *x*, doch door het abnormaal reageeren van de plant op 30 Juni. Gedurende de nu volgende dagen treden de nachttoppen na 22, 21, 22, 22, 22, 23 uren op, wat er toe leidt, dat op 3, 4, 5 en 6 Juli de nachttoppen al weer op het midden van den dag vallen!

Hieruit blijkt dus wel zoo duidelijk mogelijk dat zelfs als door een afwijking in de normale vorming der nachttoppen (welke afwijkingen men een enkele maal wel eens constateert, zonder dat men daarvoor een bepaalde oorzaak kan aangeven) er op het oogenblik dat de lampen uitgaan, een nachttop gevormd wordt op het moment, dat geheel in overeenstemming is met het tijdstip, waarop de nachttopvorming ten gevolge van den uitwendigen factor *x* zou moeten plaats hebben, er geen kwestie van is, dat de vorming op dat tijdstip gefixeerd blijft. Blijkbaar is *Phaseolus* te gevoelig voor den invloed van het licht op de vorming der nachttoppen, zoodat de periode nooit met een zuiver dagelijksch rhythme

kan worden voortgezet. PFEFFER constateert zelf, dat het rhythme in constant licht slechts ten naaste bij een „dagelijksch" rhythme is, doch dat de periode ongeveer 22 uur bedraagt.

Bij *Canavalia* is de afwijking van het normale rhythme in constant licht veel minder groot, aanvankelijk bemerkt men zelfs niets daarvan, zoodat een omgekeerde periode dagen lang nauwkeurig wordt voortgezet, zooals door mij hierboven al werd opgemerkt.

Mogelijk berust het afwijkende resultaat, dat BROUWER bij deze proeven verkreeg, op een dergelijk abnormaal reageeren, als in de zoo juist van PFEFFER besproken kromme het geval is. Merkwaardig blijft het dan nog, dat de planten alle vier tegelijk deze afwijking vertoonden, en dat die zoowel in Utrecht als in Delft optrad. Het wil mij voorkomen, dat het uit de krommen, zooals BROUWER die weergeeft, niet onwaarschijnlijk is, dat er een vergissing begaan is, met het uitschakelen der lampen: de lange duur van den dagstand op p. 79 zijner dissertatie in den nacht van 11 naar 12 Aug. is typisch voor een dagstand in het donker doorgebracht, nadat de nachttop in het licht gevormd werd. Men vergelijke dezen dagstand, met dien op 7 Aug.! Ook hier volgde op dien verlengden dagstand, evenals op dien op 12 Aug. een 6 uur later optreden van den volgenden nachtstand. Is deze laatste dagstand inderdaad, zooals ik veronderstel, in het donker doorgebracht, dan volgt daaruit, dat de belichting, die daarna den nachttop heeft getroffen, de vorming daarvan wat vertraagd heeft, zoodat daarvoor 16 uren noodig waren, wat leidde tot een dagstand op het midden van den 13den Aug. en dus tot een terugkeer naar een normale periode. Nooit ziet men, zoolang er nachttoppen gevormd worden, dagstanden in constant licht zóó lang duren, noch in de krommen van PFEFFER, noch in die van BROUWER, noch in die van mij. Vooral uit de krommen van PFEFFER blijkt, dat constant licht de nachttopvorming iets langzamer dan normaal doet verloopen, terwijl de dagstanden extra kort worden volgehouden. Ik herhaal nog eens, een dergelijke (als door BROUWER p. 79 in den nacht van 11 op 12 Aug. weergegeven), langdurige dagstand is typisch voor een dagstand, geheel of ten deele doorgebracht in het duister, nadat de nachttop zich in het licht vormde!

Bovendien is het zeer te betreuren, dat BROUWER zijn proefnemingen steeds zoo spoedig afbrak. Waar hij uit de door hem verkregen resultaten besloot, tot de werking van een factor x, die de normale

periode deed terugkeeren, had hij de planten ook langer moeten laten doorwerken in constante duisternis of in constant licht, om aan te toonen, dat de periode, nadat ze normaal geworden was, ook normaal bleef! Gezien de resultaten van de proeven van PFEFFER en die van mijzelf, geloof ik, dat BROUWER dan niet tot het bestaan van een uitwendigen, regelenden factor *x* gekomen zou zijn, daar ongetwijfeld de „normale" periode ook bij hem wel weer verlaten zou zijn; daarvoor zijn reeds aanwijzingen voorhanden in zijn eigen krommen (men zie p. 79), waar op 14 Aug. de optimale dagstand pas om over 12 uur bereikt wordt, terwijl deze den vorigen dag reeds des morgens om 3 uur bereikt was. Bij een normalen duur van den dagstand valt het keerpunt in den nachtstand ± 16 uur na het bereiken van den optimalen dagstand, zoodat men mag verwachten, dat de volgende nachttop pas na middernacht opgetreden zou zijn. Toch is uit de, op p. 105 zijner dissertatie uitgesproken, eindconclusie No. 17, (welke hij besluit met de woorden: „dan is reeds na 24 uur de oorspronkelijke periode teruggekeerd, om daarna weer onregelmatiger te worden"), af te leiden, dat BROUWER deze proef, ondanks het feit, dat hij daarvan in den tekst géén melding maakt, wel degelijk heeft voortgezet, en toen gezien heeft, dat het pas aangenomen normale rhythme, *niet* werd voortgezet.

Deze proeven besprak ik zoo uitvoerig, omdat er m. i. ten duidelijkste uit blijkt:

1e. *dat de „factor x" de toppen in constant licht, niet op een vast tijdstip doet optreden.*

2e. *dat nachttoppen, tenminste bij Phaseolus, in constant licht niet met een dagelijksch rhythme, doch met een korter rhythme, weerkeeren.*

3e. *dat een normaal rhythme, tenminste bij Phaseolus, in constant licht niet normaal blijft, wat trouwens uit het onder* 2e. *genoemde moet volgen.*

4e. *dat er geen factor x is, die een omgekeerde kromme in constant licht in 24 uur in een normale verandert.*

Ik geloof dus, dat ik niets te veel zeg, als ik uit het werk van PFEFFER concludeer, dat *niets* voor het bestaan van een factor *x* spreekt.

Dat de door mij waargenomen en van belang geachte feiten niet uitsluitend voor *Phaseolus* en *Canavalia* gelden, doch ook voor andere planten normaal zijn, blijkt b.v. uit de omkeering der periode, en de voortzetting daarvan in constant licht, zooals PFEFFER die voor *Flemingia congesta* beschrijft. Zie fig. 42 p. 95 dezer verhandeling.

Hier geschiedt de omkeering door éénmaal belichting van den nachttop; daarop volgt in het duister een verlengde dagstand (die 18 uren duurt), waarvan het laatste gedeelte nog in het licht komt te vallen, zoodat de periode op volkomen dezelfde wijze wordt omgekeerd als voor *Phaseolus* en *Canavalia* normaal is. Men lette verder op, hoe daarna in constant licht, op twee achtereenvolgende dagen de nachttoppen precies om 12 uur in den middag vallen, daarna treedt een vertraagde beweging in, doch tevens „uitklinking" van het dagelijksch rhythme, daar *Flemingia*, ondanks de omhulde gewrichten, constant licht minder goed verdraagt. Dat zelfs het uitklinken der abnormale periode niet vlugger verloopt, dan dat eener normale periode, dat bewijst een vergelijking van fig. 42 b p. 95, met figuur 49. In fig. 42 is de abnormale periode

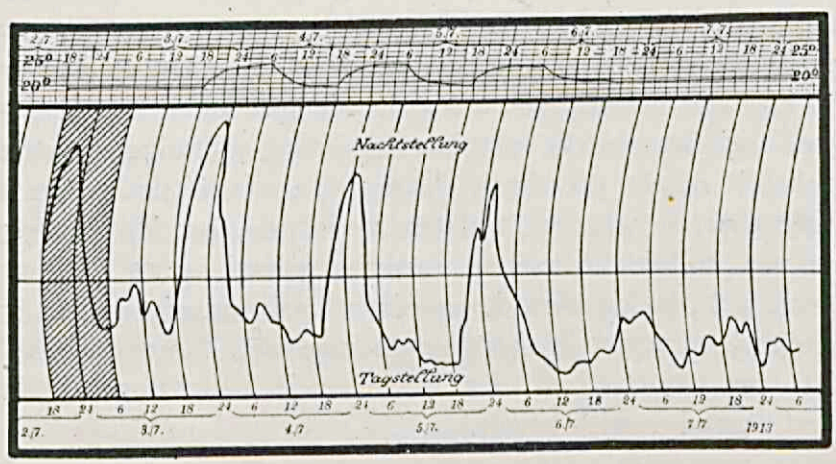


Fig. 49. Kromme geschreven door *Flemingia congesta* in constant licht; ondanks de wisselende temperatuur wordt de periode even gauw onderdrukt als in fig. 42*b*, met een abnormale periode geschiedde. (Naar PFEFFER (1915), fig. 36 A, p. 104; verkleind).

na 4 dagen vrijwel geheel verdwenen, evenals in fig. 49 met de normale het geval is. Deze proef werd wel is waar niet bij een constante temperatuur genomen, dit is echter geen bezwaar,

daar PFEFFER (1915 l.c.) zelf p. 104 zegt: „Vielleicht ist es auch so zu verstehen, dasz in der Kurve fig. 36 A, die Nachschwingungen der Tagesperiode in der Dauerbeleuchtung nur wenig abnahmen (spatieering van mij!) solange diese sich gleichsinnig mit den Bewegungsreaktionen kombinierten, welche durch die tagesperiodischen Temperaturschwankungen von 3—5° C. ausgelöst wurden." De vergelijking heeft dus niet plaats met een buitengewoon snel uitklinkende normale periode!

Het is dus duidelijk, dat de meening van SEMON [1]), die zich voorstelde, dat de plant een nieuwe periode zou kunnen „leeren" door de toediening van steeds hernieuwde prikkels, geheel onjuist is.

Was dit waar, dan zou een abnormale (ik bedoel tóch dagelijksche) periode, ook sneller moeten uitklinken dan een normale, die zooveel langer geïnduceerd was. Niets wijst daar echter op, zelfs niet als men een plant heeft, die het constante licht niet goed verdraagt.

Bij de omkeering eener normale periode doet men dus niets anders, dan met behulp van de kunstmatige belichting de veranderingen in de cel, die oorzaak zijn der variatiebewegingen, zóódanig beïnvloeden, dat deze bewegingen tijdens de omkeering in een ander tempo worden uitgevoerd. De tijdstippen, waarop in het vervolg de nachttoppen gevormd worden, zijn daardoor naar een later tijdstip verschoven. Hoogstens zou men kunnen zeggen, dat het na die verplaatsing voor sommige planten wel wenschelijk is, de processen daarna één of enkele malen onder normale omstandigheden te laten verloopen, om de storing, die stellig van kolloidchemischen aard is, geheel op te heffen. Ook ziet men wel, dat de periode na één etmaal nog niet geheel is omgekeerd, (d. w. z. dat de keerpunten nog niet 12 uur later vallen), zoodat een voortzetting der omgekeerde belichting dit in het volgend etmaal verder regelt.

---

[1]) SEMON, RICHARD, Ueber die Erblichkeit der Tagesperiode. Biol. Centr. Blatt, 1905. p. 28.

HOOFDSTUK III. ONDERZOEKINGEN DOOR VOORSTANDERS VAN DEN FACTOR *X*.

In dit hoofdstuk wil ik de proeven bespreken waaruit door de voorstanders van den factor *x* tot het aanwezig zijn van een atmosferischen factor besloten wordt.

Zooals reeds eerder geconstateerd werd, besloot ROSE STOPPEL tot het bestaan van een uitwendigen, regelenden factor, op grond van het feit, dat zij de nachttoppen bij geëtioleerde planten op vaste tijden in het etmaal zag optreden.

SCHWEIDLER en SPERLICH [1]), (die in de proeven van ROSE STOPPEL aanleiding vonden ook met geëtioleerde planten te experimenteeren), konden dit feit helaas niet vast stellen. Zij gaan het uur van vorming van 158 nachttoppen na (d. i. bijna $2^1/_2 \times$ zooveel als ROSE STOPPEL controleerde) en vinden voorkeur voor vorming van nachttoppen om middernacht, 8 uur en 11 uur voormiddags, terwijl daarvan de meeste nog om 8 uur vallen. Hun kromme van de vorming der nachttoppen dekt dan ook in het geheel niet die van het verloop der veranderingen in het geleidingsvermogen der atmosfeer. Evenmin konden zij constateeren, dat zelfs vrij groote veranderingen, aangebracht in het inderdaad ook in gesloten ruimten periodiek wisselende geleidingsvermogen der atmosfeer, van eenigen invloed zijn op het bewegingsbeeld der bladeren. Zij besloten daarom tot den autonomen aard van het bewegen der bladeren van geëtioleerde planten.

De proeven van HANS CREMER [2]) leidden echter tot een ander resultaat. Hij geeft eenige tabellen, waaruit blijkt, dat nachttoppen wel is waar op geheel afwijkende tijden kunnen optreden, doch dat het allergrootste deel inderdaad in den nanacht gevormd wordt.

---

[1]) E. SCHWEIDLER u. A. SPERLICH, Die Bewegung der Primärblätter bei etiolierten Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus*. Z.f. Bot. 1922, Bd. 14 (577).

[2]) CREMER H., Untersuchungen über die periodischen Bewegungen der Laubblätter. Z. f. Bot. 1923, Bd. 15 (593—665).

En dit is niet het eenige argument, dat CREMER vóór het bestaan van een uitwendigen factor aanvoert; van veel meer belang acht hij het feit, dat de planten, gekweekt in een diepe schacht van een zoutmijn, daar géén periodieke bewegingen uitvoeren, hoewel ze daar op temperatuurswisselingen wel degelijk reageeren. Ook boven den grond gekweekte geëtioleerde kiemplanten verliezen al spoedig hun periodiek bewegingsvermogen, zoo gauw als ze naar de mijnschacht worden overgebracht. Hier staat tegenover, dat de geëtioleerde planten, zoo gauw als ze boven den grond worden gebracht, in constante duisternis bewegingen beginnen uit te voeren.

Zeer zeker pleit dit alles zéér sterk voor de aanwezigheid van een aan de oppervlakte der aarde werkzame kracht als verwekker van het periodiek bewegingsvermogen. Dit zou dan dus toch van aitiogenen aard zijn.

Natuurlijk rijst van zelf de gedachte op, of er in die verlaten mijnschacht niet omstandigheden waren, die de planten beletten de periodieke bewegingen uit te voeren. CREMER zegt p. 625 wel: „Wenn auch die Bergwerksluft im allgemeinen in bezug auf Reinheit ebensowenig wie jede Laboratoriumsluft ideal genannt werden kann, so sprechen alle von mir gemachten Beobachtungen gegen eine etwa schädliche oder hemmende Beeinflussung durch die Luft. Darauf sei besonders hingewiesen."

Dat neemt niet weg, dat CREMER p. 632 constateert: „Die im Bergwerk kultivierten Versuchspflanzen wurden ebenfalls einer direkten elektrischen Beeinflussung unterworfen. Dabei zeigte es sich, dasz selbst schwache elektrische Reize (2 Volt) für die Pflanzen unerträglich waren."

Dat de resultaten, die hij boven den grond met behulp van electrische prikkels verkreeg, geen steun opleverden voor de theorie van ROSE STOPPEL, evenmin als de onderzoekingen van SCHWEIDLER en SPERLICH dat deden, verandert niets aan het feit, dat de boven den grond gekweekte, geëtioleerde planten dergelijke (en blijkbaar zelfs sterkere), electrische prikkels wél verdragen.

Het komt mij dus niet onwaarschijnlijk voor, dat de gesteldheid der onder den grond gekweekte planten niet geheel normaal was; en indien dit waar is, dan is het ook niet te verwonderen, dat planten, die daar opgekweekt, niet in staat waren periodieke bewegingen uit te voeren, later, nadat ze uit de mijnschacht verwijderd zijn,

en naar een donkere kamer bovengronds zijn overgebracht, er na eenige dagen wél toe in staat zijn.

Even goed kan ik mij dan verklaren, dat geëtioleerde planten, die boven den grond in constant donker wél schreven, dit niet meer doen, eenige dagen nadat ze, naar de voor de plant minder gunstige omstandigheden in de mijnschacht, zijn overgebracht.

Merkwaardig is in dit verband, dat Rose Stoppel in 1926 vindt, dat planten in een kelder slechts $1^1/_2$ m onder het straatoppervlak ook al geen periodieke bewegingen meer uitvoeren. Hieruit zou dus af te leiden zijn, dat de uitwendige factor alleen aan de uiterste oppervlakte der aarde werkzaam is.

Eigenaardig zijn voorts de resultaten, die Cremer bereikte met groene planten, die boven den grond in constant licht weken lang hunne periodieke bewegingen konden uitvoeren. Bracht hij deze planten in de mijnschacht, dan verdwenen de bewegingen al zeer spoedig, om, nadat de planten weer in dezelfde kamer met constante belichting boven den grond teruggebracht waren, niet weer te keeren. (Hij gaf de planten daar eerst gedurende één etmaal constant licht, daarna 12 uren duisternis, en vervolgens weer constant licht. Een dergelijke korte periode van duisternis is m. i. onvoldoende om een in constant licht stijf geworden plant weer periodieke bewegingen te doen uitvoeren.).

Indien het verlies van het periodiek bewegingsvermogen een gevolg was van het ontbreken van den periodieken prikkel van de slechts aan de aardoppervlakte werkzame factor x, en niet veroorzaakt werd door den schadelijken invloed van het kunstlicht, mogelijk versterkt door de daarna minder gunstige levensvoorwaarden in de mijnschacht, dan is het mij onverklaarbaar, waarom de periodiek werkende factor x het rhythmisch bewegen niet weer tot stand kan brengen bij een krachtige groene plant, terwijl deze het wél kan bij een in de mijnschacht opgekweekte geëtioleerde plant.

Gezien het feit, dat ik, noch aan de hand van eigen proeven, noch aan de hand der krommen van Pfeffer, de werkzaamheid van een factor x kon aantoonen, geloof ik dus, dat deze ook uit de door Cremer gepubliceerde proeven niet blijkt, hoe sterk deze aanvankelijk ook daarvoor schijnen te spreken.

Mijn opvatting over de resultaten van Cremer is dus voorloopig

deze: planten in de mijnschacht opgekweekt, zijn niet geheel normaal, al reageeren ze ook op temperatuursverschillen wél normaal, en daardoor komt het periodiek bewegingsvermogen niet tot uiting. Brengt men de planten buiten de mijn, dan herstellen ze zich al spoedig.

Planten, boven den grond geëtioleerd opgegroeid, en in de mijnschacht gebracht, verliezen onder invloed van de minder gunstige omstandigheden daar hun bewegingsvermogen.

De groene boven den grond opgekweekte planten worden in de mijnschacht door het constante licht, mogelijk mede onder invloed der minder gunstige omstandigheden stijf; deze stijfheid verdwijnt natuurlijk niet, als men de planten boven den grond in constant licht brengt, daar ze bij planten boven den grond in constant licht stijf geworden, evenmin in constant licht verdwijnt, doch pas, als men eenige dagen een afwisselende belichting heeft toegepast. Ik wil er hier tevens nog even op wijzen, dat CREMER met groene planten in de mijnschacht wél periodieke bewegingen verkrijgt, als hij ze periodiek belicht (Zie p. 634 l. c.); daaruit mag men dus afleiden, dat de plant in elk geval den uitwendigen factor niet noodig heeft, voor het uitvoeren der periodieke bewegingen, doch dat deze ook tot stand komen, mits men periodieke belichting geeft.

Toch blijft het feit bestaan, dat ook CREMER constateert, dat de nachttoppen bij geëtioleerde planten grootendeels in den vroegen ochtend gevormd worden, en waar CREMER met zooveel zorg al zijne resultaten meedeelt, kan men aan de juistheid dezer mededeeling moeilijk twijfelen, al staat daar dan ook de opinie van SCHWEIDLER en SPERLICH tegenover, benevens die van IRMGARD WALDE [1]), die evenmin een vorming van nachttoppen op een vast tijdstip constateeren kan.

Helaas is het moeilijk zich uit de mededeeling van IRMGARD WALDE een juist denkbeeld te vormen over het percentage afwijkingen, dat zij vindt. Ook CREMER constateert afwijkingen, men

---

[1]) WALDE, IRMGARD, Ueber die Bewegongen der Primärblätter etiolierter *Phaseolus*-Keimpflanzen und Versuche sie zu beeinfluszen. Jhrb. f. wiss. Bot. 1927, 96, p. 696.

kan echter niet ontkennen, dat de voorkeur voor vorming van nachttoppen in den vroegen morgen zéér uitgesproken is.

Het is te betreuren, dat IRMGARD WALDE hare waarnemingen niet ook in tabellen heeft vastgelegd en zich bepaald heeft tot een algemeene beschrijving als: „Keine Rede kann sein von einer Einheitlichkeit der Bewegung mit deutlichem Senkungsmaximum zu gleicher Stunde an aufeinander folgenden Tagen; wohl habe ich auch solche Pflanzen beobachten können, aber sie bilden nicht den Durchschnitt. In der weitaus gröszeren Zahl der Fälle war zweierlei zu sehen: 1. dasz bei einem und demselben Blatt sich im Verlauf des Tages der Eintritt des Senkungsmaximums verspätete und 2. dasz beim Vergleich mehrerer Blätter das Eintreten und Verspäten des Senkungsmaximums durchaus nicht gleichzeitig erfolgte. Vielmehr trat das Senkungsmaximum zu den verschiedenen Stunden des Abends und Morgens auf."

Dit alles wijst er wel duidelijk op, dat het dagelijksch rhythme voor de geëtioleerde planten niet zuiver doorgaat, zooals PFEFFER ook constateert voor groene planten in constant licht. Ook ik vond voor *Canavalia*, vooral bij planten, waar ik al lang mee geëxperimenteerd had, in het donker vaak een rhythme, dat van het dagelijksche afweek, zoodat meer dan 24 uur voor elke periode noodig was [1]).

Uitgesloten lijkt het mij dan ook niet, dat ROSE STOPPEL bij de keuze van haar proefplanten haast onbewust die planten gekozen heeft, die toen juist overdag in dagstand stonden, daar zij de andere planten niet als normaal beschouwde.

Daar er evenveel voorstanders als tegenstanders zijn van de meening, dat de nachttoppen door geëtioleerde *Phaseolus*-planten steeds in den vroegen ochtend gevormd worden, wil ik aan dit punt niet te veel aandacht schenken, doch er slechts op wijzen, dat eigenaardigheden in de wijze van experimenteeren, o. a. zooals boven bedoeld, het resultaat van een onderzoek in een zeer bepaalde richting kunnen doen uitvallen. ROSE STOPPEL heeft bovendien haar conclusie gebaseerd op de krommen geschreven door 25 planten

[1]) Hierin ligt ook wel de verklaring van de omstandigheid, dat de vertraging der periodieke beweging met behulp van korte belichtingstijden sneller geschiedt, dan de versnelling, zooals door mij op pag. 60 geconstateerd werd ! Om de nachttoppen binnen de 24 uren te doen optreden, moet men met behulp der kortstondige belichting immers niet alleen deze eventueele vertraging in het rhythme overwinnen, doch bovendien het rhythme t.o.v. een periode van 24 uur bekorten.

gedurende gemiddeld slechts 2 of 3 dagen, terwijl CREMER het deed aan 25 planten gedurende gemiddeld 5 dagen. CREMER vindt al nachttoppen op abnormale uren, n.l. op 6, 7, 8, 9, 11 en 12 uur, al valt het grootste deel der nachttoppen dan ook kennelijk in den vroegen ochtend.

Als de waarneming van IRMGARD WALDE, dat de nachttop zich geleidelijk verplaatst, juist is, dan moeten de afwijkingen dus ook talrijker worden, naarmate men de bewegingen van éénzelfde plant langer registreert.

SCHWEIDLER en SPERLICH, die evenals IRMGARD WALDE geen constant optreden der nachttoppen in den vroegen ochtend konden constateeren, hebben niet aangegeven van hoeveel planten zij de 158 nachttoppen registreerden. Toch blijkt uit het volgende, dat zij de bewegingen der bladeren vrij lang vervolgden, want op p. 582 leest men: „Die grosze Welle bleibt selten länger als über zwei bis drei Tage — und auch nur annäherend, constant. In der Regel verändert sich in den folgenden Tagen der Zeitpunkt der maximalen Senkung, meist die Bewegungsamplitude und auch die in sehr verschiedenen Zeitintervallen erfolgenden kleineren Bewegungen nach oben und unten."

Ik geloof dus, dat er weinig grond aanwezig is, om de bewegingen der bladeren van geëtioleerde *Phaseolus*-planten als inderdaad in den vroegen ochtend gefixeerd te beschouwen.

Een zeer zorgvuldige beschouwing van de door ROSE STOPPEL in haar verhandeling van 1926 [1]), gepubliceerde krommen heeft mij dan ook zeer gesterkt in de overtuiging, dat de opvatting van SCHWEIDLER en SPERLICH en van IRMGARD WALDE juist is. Bij een nauwkeurige beschouwing der krommen ziet men, dat de nachttoppen herhaaldelijk op afwijkende uren gevormd worden. Ook aan ROSE STOPPEL zelf is dat niet ontgaan, en het wil mij voorkomen, dat de oorzaken, die zij aangeeft voor het abnormale gedrag dezer planten, niet geheel juist zijn. Als voornaamste oorzaak beschouwt zij den invloed van het aanraken der potten bij het opnieuw opstellen der planten; de eene maal bemerkt men niets van dien invloed, de andere maal gedurende een enkelen nacht, een derde maal laat die invloed zich echter wel 4 dagen lang gelden!

---

[1]) STOPPEL, ROSE, Die Schlafbewegungen der Blätter von *Phaseolus multiflorus* in Island zur Zeit der Mitternachtsonne. Planta, Band 2. 1926.

De krommen wijzen er m. i. veel meer op, 1e. dat het periodiek bewegingsvermogen der geëtioleerde *Phaseolus*-bladeren uiterst labiel is, zooals ook door IRMGARD WALDE aan de hand van verschillende experimenten werd aangetoond; en 2e. dat de beweging vaak niet in 24 uren, doch in meer dan 24 uren verloopt.

In deze zelfde verhandeling meent ROSE STOPPEL echter nog een nieuw bewijs te kunnen aanvoeren voor het bestaan van een uitwendigen, niet in de lichtwisseling gelegen, factor. Zij constateert n.l. dat planten in Akureyri, een plaatsje op 65° 40' N. B. op IJsland, ten tijde der middernachtszon opgesteld voor een venster op het westen, hier ondanks het constante daglicht eveneens nachttoppen in den zeer vroegen ochtend vormen. Bovendien worden deze planten door den invloed van het constante licht niet stijf, hoewel de gewrichten niet met zwarte watten omgeven zijn.

M. i. stelt ROSE STOPPEL zich de verhoudingen op IJsland wel wat al te eenvoudig voor, als zij schrijft, dat hieruit blijkt, dat de invloed van constant natuurlijk licht geheel anders is, dan die van constant kunstlicht, en dat de periodieke bewegingen der *Phaseolus*-bladeren op IJsland het gevolg moeten zijn van den invloed van een niet in de lichtwisseling gelegen factor.

Wanneer men bedenkt, dat de zon op deze breedte op het midden van den dag $\pm$ 42° boven den horizon komt, terwijl ze om middernacht slechts in schijn, tengevolge van straalbreking, boven den horizon blijft, dan is het zonder meer duidelijk, dat niet alleen de lichtintensiteit gedurende de middernachtelijke uren veel geringer moet zijn geweest, doch dat ook de samenstelling van het licht in den loop van het etmaal zéér belangrijke wijzigingen moet hebben ondergaan.

Nu is uit de proeven van SACHS [1]) al bekend, dat planten, die bewegingen uitvoeren, welke gevoelig zijn voor den invloed van het licht, wél op licht afkomstig uit de blauwe helft van het spectrum reageeren, maar dat zij de roode helft van het spectrum als duisternis ondergaan.

Bovendien heeft PFEFFER voor verschillende planten aangetoond, dat een periodieke wisseling in de lichtintensiteit al voldoende kan zijn, om planten, die in constant kunstlicht stijf geworden zijn,

---

[1]) SACHS, Vorlesungen. Zweite Aufl. 1887, p. 665.

weer periodieke bewegingen te doen uitvoeren. Een vermindering der lichtintensiteit van 100 op 60 kaars was daarvoor al voldoende. Voor *Albizzia lophanta* toonde hij dit al in 1907 aan; voor terugkeer der periode bij *Flemingia congesta* zie men figuur 33 p. 99 en voor *Phaseolus* figuur 23 p. 76, uit de verhandeling van PFEFFER van 1915.

Ook deelt SCHÜBELER in 1873 [1]) reeds een en ander mee over de slaapbewegingen bij *Albizzia lophanta* en *Mimosa pudica* in het noorden van Noorwegen ten tijde der middernachtszon.

De mededeelingen berusten wel is waar niet op de resultaten van eigen proefnemingen, doch op waarnemingen, op zijn verzoek door een ander gedaan. Het komt mij echter voor, dat ze, desondanks waarde hebben, daar ze geheel in overeenstemming zijn met de resultaten, door PFEFFER met behulp der registreerende methode verkregen.

De proeven werden, zonder registratie, genomen op 70° N. B., ten tijde der middernachtszon, zoodat de zon dus om middernacht nog eenige graden boven den horizon bleef.

Voor *Albizzia lophanta* werd geconstateerd, dat de blaadjes geheel bewegingloos bleven, zoowel bij helderen als bij bewolkten hemel, en zoowel wanneer de planten in den nacht direct zonlicht kregen, als wanneer ze slechts indirect licht kregen. Zoo gauw als de planten echter geheel of gedeeltelijk gedurende eenigen tijd in het donker gebracht werden, sloten de blaadjes zich binnen 15 of 20 minuten; zelfs bleven de blaadjes eenige uren lang gesloten, als men de plant daarna weer aan het directe zonlicht blootstelde. Men ziet dus, dat deze beschrijving geheel overeenkomt met de waarneming door PFEFFER in 1875 met dezelfde plant gedaan! Ook bij PFEFFER begint de slaapbeweging onmiddellijk nadat de lampen zijn uitgedaan! *Mimosa pudica* gedraagt zich volgens SCHÜBELER juist zooals *Albizzia lophanta*.

Zeer merkwaardig is voorts de mededeeling over dezelfde planten, waargenomen in Stamsund in Lofoten, dat op 68° 7' N. B. ligt. Hier had het huis, waarin de waarnemingen gedaan werden, géén vrij uitzicht op het noorden, daar een bergkegel juist ten noorden van het huis lag.

---

[1]) SCHÜBELER, F. C., Die Pflanzenwelt Norwegens, Christiania 1873, p. 87 en 88.

De blaadjes der bovengenoemde planten sloten zich in de allerhelderste nachten niet; zoo gauw als de hemel echter bewolkt was, deden ze dat wel. Men ziet dus, dat bij deze planten het constante daglicht wel degelijk het periodiek bewegen verstoren kan.

Dat *Phaseolus*, die zooveel minder gevoelig is voor den invloed van het licht op de nachttopvorming, dus in de proeven, door Rose Stoppel in Akureyri genomen, normale nachttoppen blijft vormen, zal niet veel verwondering wekken, vooral als men bedenkt, dat de planten daar, tengevolge van de niet zoo noordelijke ligging van het plaatsje, in den nacht minder sterk belicht worden en dat de planten voor een venster, dat op het westen uitzag stonden, zoodat de geringe belichting in de nachtelijke uren daardoor nog geaccentueerd is. Wanneer de planten voor een venster op het oosten opgesteld waren geweest, zou zij waarschijnlijk de nachttoppen even vóór middernacht hebben zien optreden, daar de periode met de geringste lichtintensiteit, zoowel als die met de grootste, dan eenige uren vroeger zou vallen.

De resultaten, die Rose Stoppel verder op IJsland verkreeg met planten, die zich constant in het donker bevonden, wezen op een optreden der nachttoppen op de „normale tijden", zoolang als de plant zich boven het aardoppervlak bevond, doch op een verdwijnen daarvan, zoo gauw als een deel der proeven in een 1.50 m onder het straatniveau gelegen kelder genomen werden. Men zou uit deze proeven moeten afleiden, dat de periodieke wisselingen in den uitwendigen factor alleen hun invloed doen gelden, als de experimenteerruimte boven het aardoppervlak ligt; dit zou in overeenstemming zijn met de waarnemingen van Cremer, doch weer niet geheel kloppen met de hierna te bespreken resultaten van Fehse.

Daar Rose Stoppel echter in 1916, toen zij in Bazel bij ± 20° C. planten in een kelder opkweekte, wél periodieke bewegingen zag optreden, evenals in 1912 in Straszburg, geloof ik, dat men, ondanks de tegenovergestelde meening van Rose Stoppel, het abnormale gedrag der planten aan de lage temperatuur dezer experimenteerruimte mag toeschrijven.

Ook Fehse[1]) heeft getracht argumenten aan te voeren voor

[1]) Friedrich Fehse, Einige Beiträge zur Kenntnis der Nyktinastie und Elektronastie der Pflanzen. Planta. Bd. 3 (1927), p. 292—324.

het bestaan van den factor *x*. Aangespoord door de resultaten, die CREMER met planten in een mijnschacht bereikte, brengt hij geëtioleerde kiemplanten van *Phaseolus* in Hamburg in een tunnel, die onder de Elbe doorloopt.

Zooals geheel begrijpelijk is, bracht het opstellen der proefplanten in de tunnels verschillende bezwaren met zich mee, en voldeden de ruimten, waarin de planten werden opgesteld, niet aan de eischen, welke men redelijker wijze aan een experimenteerruimte mag stellen. De luchtverversching is stellig zeer onvoldoende geweest en de temperatuur, die slechts 9° bedroeg, was bovendien zeer laag.

Van de vier planten, die konden worden opgesteld, ging er één reeds tijdens de proefneming dood, een andere zeer kort daarna, de derde heeft in het geheel niet kunnen schrijven, daar de plant was omgevallen, terwijl de vierde een zeer onregelmatige kromme schreef. Het wil mij voorkomen, dat het niet gewenscht is, aan een zoo gering aantal krommen, die onder zoo ongunstige omstandigheden geschreven zijn, eenig argument, hetzij vóór of tegen een bepaalde opvatting te ontleenen. Op de verdere proeven, die FEHSE nam over den invloed van zwakke gelijk- of wisselstroomen, behoef ik hier niet nader in te gaan, daar ze m. i. wel aantoonen, dat men langs dezen weg invloed kan uitoefenen op de spanningen in het gewricht, doch niet dat de veranderingen, die periodiek in de gewrichten optreden, van de wisselingen in de spanningen van het electrisch veld, dat de aarde omgeeft, afhankelijk zijn.

Er is echter nog een punt, dat bespreking verdient, en dat is het feit, dat BROUWER een periodiek bewegen beschreef voor *Canavalia*-planten geheel opgekweekt in constant licht. BROUWER geeft daarvan 4 krommen weer op p. 66 en 67 zijner dissertatie.

Het is onmiskenbaar, dat men in deze krommen vaak nachttoppen ziet optreden omstreeks middernacht, hoewel er in de kromme fig. 21 p. 67 wel degelijk aanduidingen zijn van nachttopvorming op het midden van den dag op 23 en 24 Jan.. De krachtige nachttoppen vallen echter ontegenzeggelijk omstreeks middernacht en nooit op het midden van den dag, doch mogelijk zou P 28 (zie fig. 22 p. 66 van BROUWER) wél toppen op het midden van den dag zijn gaan vormen, als de registratie langer was voortgezet, daar de nachttop van 7 uur 's avonds op 2 Febr., al verschoven is naar 5 uur 's morgens op

8 Febr.; op 9 Febr. zou de top waarschijnlijk dus nog heel wat later zijn opgetreden. Door mijzelf zijn geen planten in constant licht opgekweekt, doch daar ik bij planten, die zich geruimen tijd in constant licht bevonden, geen bijzondere voorkeur voor vorming van nachttoppen om middernacht kon constateeren, komt het mij niet onwaarschijnlijk voor, dat er uitwendige prikkels zijn geweest, die overdag optraden en oorzaak waren van het af en toe optreden van diepe nachttoppen om middernacht.

Het komt mij geenszins onwaarschijnlijk voor, dat planten, die, hetzij in constante duisternis, hetzij in constant licht zijn opgegroeid, zouden kunnen reageeren op prikkels, die anders geheel zonder invloed zouden blijven, zonder dat men, wat betreft den aard van die prikkels, aan periodieke veranderingen in de atmosfeer in verband met de wisseling van dag en nacht behoeft te denken.

HOOFDSTUK IV. ALGEMEENE BESCHOUWINGEN.

Zoowel door de resultaten mijner eigen proefnemingen, als door een kritische beschouwing van de resultaten van andere onderzoekers, ben ik tot het besluit gekomen, dat het periodiek bewegingsvermogen van de bladeren der Leguminosen in eerste instantie berust op een autonoom bewegingsvermogen.

Bij sommige planten treedt dit autonoom vermogen zeer sterk op den voorgrond, b.v. bij *Phaseolus*, waar zelfs de primaire bladeren van geëtioleerde kiemplanten periodiek bewegen; bij *Canavalia* en *Phaseolus* blijkt het tevens uit de mogelijkheid van de voortzetting van periodieke bewegingen met een ongeveer dagelijksch rhythme in constant licht of constante duisternis. Dat dergelijke bewegingen niet als een uitklinken der tevoren in de lichtwisseling uitgevoerde beweging moeten worden opgevat, blijkt uit het feit, dat zoowel na een versnelde, als na een vertraagde lichtwisseling steeds in constant licht of constante duisternis direct weer een dagelijksch rhythme wordt uitgevoerd.

Bovendien blijkt het autonome karakter hieruit, dat bij snelle lichtwisselingen (zóó snel, dat de plant er geen synchrone bewegingen meer in uitvoert), steeds een dagelijksch rhythme optreedt.

Verder blijkt de autonome aard, doordat planten, die in constant licht ten gevolge van den ten slotte schadelijken invloed daarvan zeer onregelmatig in de bewegingen geworden zijn (*Canavalia*, zie fig. 35 aan het einde der verhandeling), na een plotseling intredende constante duisternis weer bewegingen met een dagelijksch rhythme kunnen gaan uitvoeren. Ook ziet men dezen terugkeer tot het dagelijksch rhythme in het donker bij planten als *Albizzia* (= *Acacia*) *lophanta*, die in constant licht zeer spoedig stijf worden.

De autonome beweging heeft een periode van ongeveer 24 uren noodig. Hiervan worden ongeveer 6 uren gebruikt voor de daling van het blad, terwijl er evenveel noodig zijn voor de stijging. Gedurende de rest van het etmaal ondergaat de turgor der bladcellen geen belangrijke veranderingen, en bevindt het blad zich in dagstand.

De invloed van het licht, en vooral van een regelmatige lichtwisseling op het autonome verschijnsel is echter zéér groot.

Constant licht zal bij sommige planten het rhythme al zeer spoedig doen ophouden; bij andere (*Phaseolus*) kunnen de periodieke bewegingen weken lang ongestoord worden voortgezet, mits men de gewrichten tegen het constante licht beschut. Bij nog andere (*Canavalia*) is een weken lang voortzetten van het dagelijksch rhythme zelfs zonder een dergelijke beschutting mogelijk.

Een afwisselende belichting doet het autonome bewegen ongestoord voortgaan (dus met een ongeveer dagelijksch rhythme), zoo lang als één periode van duisternis + licht juist 24 uren duurt; de nachttoppen keeren dan gemiddeld steeds om de 24 uren weer en vallen als regel in de duisternisperiode, wat steeds het geval is als deze niet te kort genomen wordt.

Is de duur van één periode licht + duisternis langer of korter dan 24 uur, dan wordt de tijd, welke tusschen de vorming der nachttoppen verloopt, ook dienovereenkomstig gewijzigd, mits de lichtwisseling niet beneden een voor de plant specifieken tijdsduur komt te vallen, daar dan het autonome bewegingsvermogen ongewijzigd te voorschijn treedt.

Het autonome bewegingsvermogen komt dus steeds tot uiting, als één of meerdere perioden van licht + duisternis te zamen 24 uur bedragen, tenzij men te maken heeft met planten als b.v. *Albizzia lophanta* of de bloempjes van *Calendula arvensis*, die licht tijdens de nachttopvorming zeer slecht verdragen, en bij constante belichting zéér spoedig, vaak na één nacht, stijf worden. Dergelijke planten vertoonen het autonoom bewegingsvermogen bij snelle lichtwisselingen niet.

Welken invloed het licht heeft op de door de plant uitgevoerde variatiebewegingen, blijkt:

1e. uit de wijze, waarop door één etmaal door te belichten een omkeering der beweging tot stand komt.

Na belichting van den nachtstand, doet de daarna intredende duisternisperiode den dagstand langer dan 12 *uren duren, on-*

afhankelijk van het feit of die dagstand slechts gedurende 12 *uren of langer door duisternis getroffen wordt.*

2e. uit de wijze, waarop een omkeering der beweging tot stand komt, indien men de planten één etmaal in het donker laat:

Het licht, dat nu de nachttopvorming treft, (nadat de dagstand geheel in het duister werd doorgebracht), vertraagt de geheele variatiebeweging zóó zeer, dat de nieuwe dagstand eerst verscheidene uren later bereikt wordt. Het is niet noodig, dat 12 *uren licht de nachttopvorming treffen, ook bij een geringer aantal uren licht, treedt een duidelijke vertraging in.*

Uit ten 1e. zoowel als uit ten 2e. volgt, dat de planten, die gebracht worden in een lichtwisseling om de 24 uren, telkens nadat 24 uren licht de plant trof, ± 24 uur in het duister in dagstand zullen blijven, zoodat ze in de periodieke lichtwisseling standen zullen aannemen, tegenovergesteld aan die welke men bij de normale lichtwisseling ziet.

3e. blijkt de invloed van het licht op de variatiebewegingen uit een waarneming, die uitsluitend op proeven genomen met *Canavalia* berust. Het komt mij echter alleszins waarschijnlijk voor, dat deze waarneming een veel algemeener strekking heeft, al zal het misschien ook blijken, dat andere planten niet in staat zijn, op zóó kleine lichthoeveelheden te reageeren als *Canavalia* doet.

De nachttop wordt naar r e c h t s verschoven, (dus naar een later tijdstip), als de plant, die zich het overige gedeelte van den dag in constante duisternis bevindt, tijdens de daling van het blad door een korte belichting getroffen wordt.

Het licht oefent dus een zoodanigen invloed uit, dat de d a l e n d e variatiebeweging v e r t r a a g d wordt.

4e. uit een eveneens alleen op proeven met *Canavalia* gebaseerde waarneming:

Indien een korte belichting een zich overigens in constante duisternis bevindende plant treft tijdens de stijgende beweging van het blad, dan wordt de vorming der nachttoppen naar l i n k s verschoven.

Het licht oefent dus een zoodanigen invloed uit, dat de s t i j g e n d e beweging v e r s n e l d wordt.

De versnellende invloed van het licht blijkt ook, indien, zooals bij een versneld tempo noodzakelijk het geval moet zijn, licht een klein gedeelte der stijgende beweging van het blad treft, nadat het overige gedeelte der nachttopvorming geheel in het donker geschiedde.

Verlenging van den dagstand (zie 1e) treedt ook op, wanneer, zooals bij een vertraagde lichtwisseling het geval moet zijn, een telkens grooter gedeelte van de nachttopvorming in het licht plaats heeft, terwijl een even groot gedeelte van den dagstand in het duister komt te vallen. De verlengde dagstanden voeren tot een langzamer terugkeer der nachttoppen.

Licht heeft in den regel geen invloed op de nachttopvorming zelf, als de dagstand in het licht was doorgebracht. Slechts op den duur treden bij *Canavalia* in constant licht afwijkingen in de vorming der nachttoppen op; andere planten verdragen telkens weerkeerende belichting tijdens de groote variatiebewegingen echter veel minder goed.
Licht heeft geen invloed als de plant zich in dagstand bevindt.

De dagstand wordt in het duister niet extra lang volgehouden, indien de plant zich te voren in constant licht bevond. Bij planten, die geruimen tijd in constant licht stonden, zal een duisternisperiode het tot stand komen van den nachttop zelfs bevorderen, wat vooral blijkt, als het rhythme door den invloed van het constante licht sterk verstoord is.

Zoo gauw als de plant in haar ontwikkeling zoo ver gevorderd is, dat de variatiebewegingen gaan optreden, zal de afwisselende belichting regelend gaan werken; het gevolg daarvan zal zijn, dat de nachtstand zooveel mogelijk in de duisternisperiode, de dagstand tijdens de belichting valt.

De meening van Sachs, reeds in 1863 uitgesproken, dat de planten een erfelijk vastgelegd bewegingsvermogen bezitten, dat echter door een afwisselende belichting in een bepaalde regelmaat verloopt, kan ik dus ten volle ondersteunen.

PFEFFER spreekt, zij het ook uiterst voorzichtig, dezelfde meening uit in zijn laatste verhandeling van 1915.

Het feit, dat hij soms zoo spoedig in constant licht de periodieke bewegingen ziet ophouden, is voor hem reden, niet overal tot het bestaan van een autonoom bewegingsvermogen te besluiten. Waar de gevoeligheid voor constant licht bij planten, die het autonoom bewegingsvermogen wél duidelijk demonstreeren, gradueel zéér verschillend is, komt het mij geoorloofd voor bij die planten, waar men onder abnormale omstandigheden het periodiek bewegingsvermogen niet tot uiting ziet komen, dit niet aan het ontbreken van dit vermogen toe te schrijven, doch aan de gevolgen van overgevoeligheid t. o. v. den invloed van het licht op de nachttopvorming.

SAMENVATTING DER BELANGRIJKSTE RESULTATEN.

1. Licht heeft bij *Canavalia* géén invloed op de vorming van den nachttop, als de voorafgaande dagstand in het licht werd doorgebracht; dus kan zoowel een normale, als een abnormale periode in constant licht dagen lang worden voortgezet.

2. Duisternis heeft géén invloed op den dagstand, indien de voorafgaande nachtstand eveneens in het donker werd doorgebracht; dus kan zoowel een normale, als een abnormale periode in constant donker dagen lang worden voortgezet.

3. Geeft men een plant 24 uur duisternis (zoodat de laatste dagstand in het donker wordt doorgebracht), en daarna weer licht, dan vertraagt dit licht de vorming van den nachttop, zoodat daarvoor meer dan 12 uren noodig zijn.

4. De omkeering eener periode kan dus na één etmaal duisternis in 24 uur tot stand komen, doordat voor de in het licht vertraagde vorming van den nachttop zooveel uren noodig zijn, dat de erop volgende dagstand pas zoo laat bereikt wordt, dat een groot deel ervan nog samenvalt met de nieuwe lichtperiode.

5. Geeft men een plant 24 uur licht (zoodat de laatste nachtstand in het licht wordt doorgebracht), dan kan de dagstand in de nu volgende duisternisperiode veel langer dan 12 uren worden volgehouden.

6. De omkeering eener periode kan daardoor ook in 24 uur tot stand komen, als men de plant eerst een etmaal licht geeft, daar de in het duister verlengde dagstand oorzaak is, dat de erop volgende nachtstand weer grootendeels in het duister komt te vallen.

7. Geeft men een plant, die zich ook overdag in het donker bevindt, tijdens de daling van het blad een korten tijd licht (*welken tijd men bij een hooge lichtintensiteit tot één enkele minuut beperken kan*), dan treedt het keerpunt in den nachtstand later dan normaal op. Het licht remt dan dus de daling van het blad.

8. Geeft men een plant, die zich in het donker bevindt, tijdens de stijging van het blad een korten tijd licht, (*waarvoor ook reeds één minuut voldoende kan zijn)*, dan wordt de dagstand eerder bereikt. Het licht versnelt dus de stijging van het blad.

9. Uit het onder 7 en 8 genoemde volgt, dat men door korte periodieke belichtingen een geleidelijke omkeering der periode verkrijgen kan.

10. Voor het tot uiting komen van den vertragenden en versnellenden invloed van het licht is het niet noodzakelijk, dat de plant het overige deel van den dag geheel in het donker staat. Ook indien het laatste deel van den dagstand in het duister viel, kan men den vertragenden invloed van het licht op de daling van het blad reeds bemerken. Evenzoo bemerkt men den versnellenden invloed van het licht op de stijging van het blad, als een groot gedeelte van den nachtstand in het donker werd doorgebracht.

11. Uit het onder 3 en 5 genoemde volgt, dat planten, blootgesteld aan een periode van afwisselend 24 uur licht en donker, in het duister steeds in dagstand staan, terwijl de nachtstanden in het licht worden doorgebracht.

12. In alle lichtwisselingen, langzamer dan om de 6 uren, voert *Canavalia* synchrone bewegingen uit. Bij een periode om de 7 uren ziet men een streven naar de dagelijksche periode, hoewel sterk gestoord, toch nog te voorschijn komen.

13. Duren de perioden wel langer dan 6, doch korter dan 12 uren, dan treden de keerpunten der nachtstanden binnen de 24 uren op, daar de versnellende invloed van het licht op de stijging van het blad de oorspronkelijke periode bekorten zal.

14. Duren de perioden echter langer dan 12 uren, dan treden de keerpunten in de nachtstanden met grooter tusschenpoozen dan 24 uur op, daar de duisternis, die met den aanvang van den dagstand gaat samenvallen, nadat een deel van den nachtstand in het licht werd doorgebracht, den dagstand verlengen zal.

15. Geeft men licht- en duisternisperioden, die 6 uren of korter duren, dan komt een dagelijksche periode tot uiting. Perioden van 5 uur maken daarop echter een uitzondering, doordat de invloed der lichtwisseling om de 5 uren tevens duidelijk zichtbaar is.

16. Geeft men de planten na een abnormale lichtwisseling constant duister of constant licht, dan komt onmiddellijk een dagelijksch rhythme weer tot uiting, waarvan de keerpunten in den nachtstand even goed op het midden van den dag als in den nacht kunnen vallen.

17. Is in constant licht de dagelijksche periode ten slotte sterk verstoord, zonder dat men van stijfheid spreken kan, dan zal intredende constante duisternis weer een dagelijksch rhythme tot uiting laten komen, met keerpunten in de nachtstanden, ongeveer 6 uur na het intreden der duisternis gelegen.

18. Het periodiek bewegen der *Canavalia*-bladeren berust in eerste instantie op *een autonoom bewegingsvermogen* met een ongeveer dagelijksche periode. Dit blijkt:
    a. Uit het feit, dat het dagelijksch rhythme tijdens lichtwisselingen om de 6 of om minder dan 6 uren ongewijzigd wordt voortgezet, mits eenige perioden van licht plus duisternis tezamen 24 uur bedragen.
    b. Uit den terugkeer tot het dagelijksch rhythme indien constant licht of constante duisternis gegeven wordt, nadat bij een bepaalde lichtwisseling synchrone bewegingen werden uitgevoerd.
    c. Uit den terugkeer der dagelijksche periode in constante duisternis, indien de periode na een langdurig verblijf in constant licht ernstig verstoord was.

d. Uit de mogelijkheid de nachttoppen op willekeurige tijdstippen te fixeeren.

e. Uit de mogelijkheid de periode door kortstondige periodieke belichtingen geleidelijk om te keeren.

19. Een kritische beschouwing van het werk van oudere onderzoekers, speciaal van dat van PFEFFER, ondersteunt deze resultaten en leert tevens, dat de getrokken conclusies niet alleen op *Canavalia* van toepassing zijn, doch een algemeener beteekenis hebben.

20. De overgroote gevoeligheid van sommige planten voor den invloed van het licht op de groote variatiebewegingen, is oorzaak, dat lang niet altijd de autonome aard van het verschijnsel zoo sterk tot uiting komt, als bij *Canavalia* het geval is.

21. Er is geen uitwendige, niet in de lichtwisseling gelegen factor die oorzaak is van het periodiek bewegen der *Phaseolus*-bladeren, indien de planten zich in constant licht bevinden of in constante duisternis, daar de periode onder deze omstandigheden gemiddeld niet 24 uren duurt. Voor *Phaseolus* toonde PFEFFER reeds aan, dat de periode in constant licht slechts ongeveer 22 uren duurt, terwijl ook uit verschillende onderzoekingen blijkt, dat in constant donker de periode geen zuiver dagelijksche is.

22. Het periodiek bewegen van vele Leguminosenbladeren berust dus op een autonoom verschijnsel, geregeld door het licht.

STELLINGEN.

1.

De Crataegomespili zijn geen periklinaalchimaeren.

2.

De bloei van *Dendrobium crumenatum* Sw. wordt niet opgewekt door een prikkel van electrischen aard.

3.

Het is niet waarschijnlijk, dat men het melksap als excreet mag opvatten.

4.

Afwijkingen in de getallenverhoudingen bij mendelsplitsingen kunnen een gevolg zijn van de overdraging van erfelijke eigenschappen door het protoplasma.

5.

Het vaatbundelverloop in vruchten heeft een physiologische en een biologische beteekenis; daarom mag men het slechts met de noodige reserve als uitgangspunt voor morphologische beschouwingen gebruiken.

6.

Teratologische verschijnselen hebben waarschijnlijk geen phylogenetische beteekenis.

7.

De micrographie van hout, welke reeds bewezen heeft van veel nut te zijn, zoowel voor de systematische botanie als voor de identificatie van boomsoorten, zal eerst ten volle tot haar recht

kunnen komen, wanneer de physiologische en phylogenetische beteekenis van verschillende belangrijke morphologische kenmerken beter bestudeerd is geworden dan zulks tot dusver het geval was.

8.

De methode der serodiagnostiek kan hoogstens beteekenis hebben om den graad van verwantschap tusschen verschillende soorten of geslachten binnen zeer nauwe grenzen vast te stellen.

9.

Aan de „Age and Area" theorie van WILLIS mag misschien een beperkte, doch zeker geen algemeene beteekenis worden toegekend.

10.

Het geslacht Hornea kan als Bryophyt worden beschouwd.

11.

Virulentie berust op erfelijke eigenschappen, zoowel van den verwekker als van de aangetaste plant.

12.

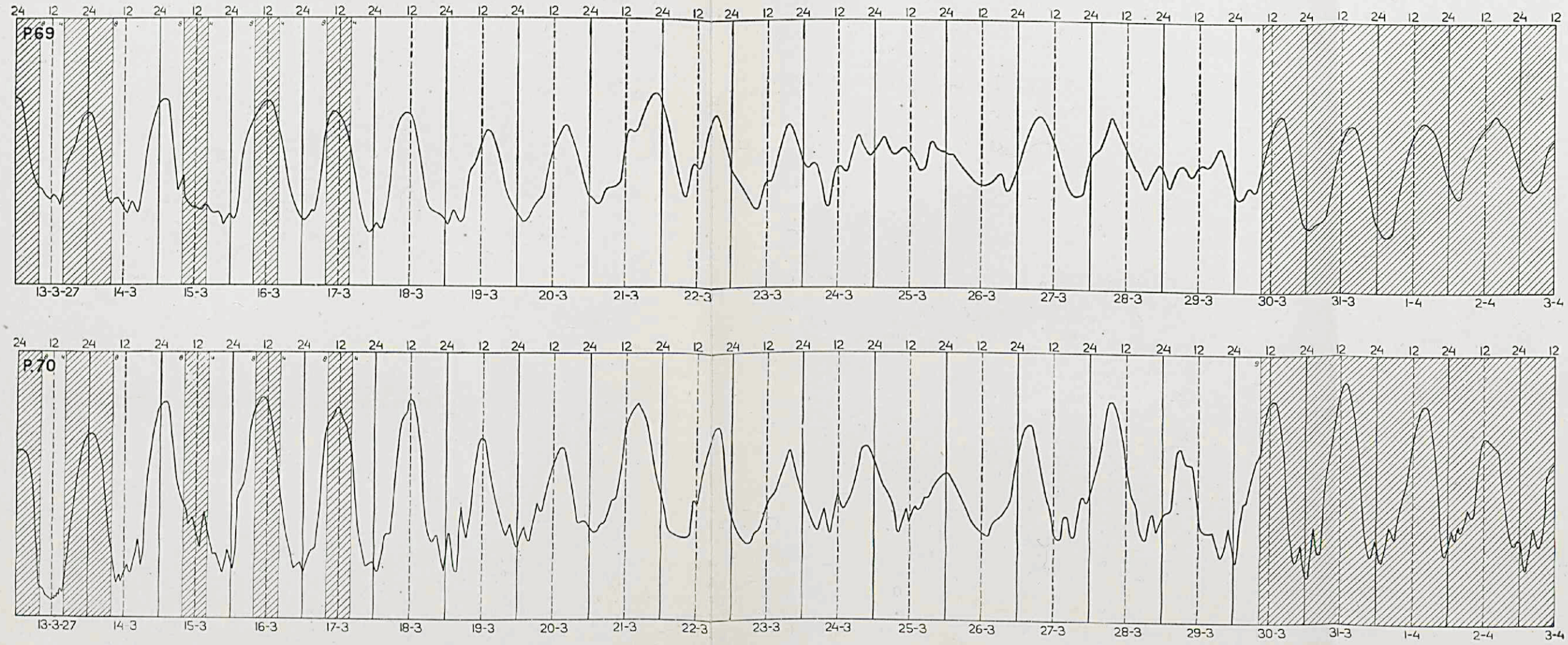
De studie der mycorrhiza is voor de phytopathologie van zeer groot belang.

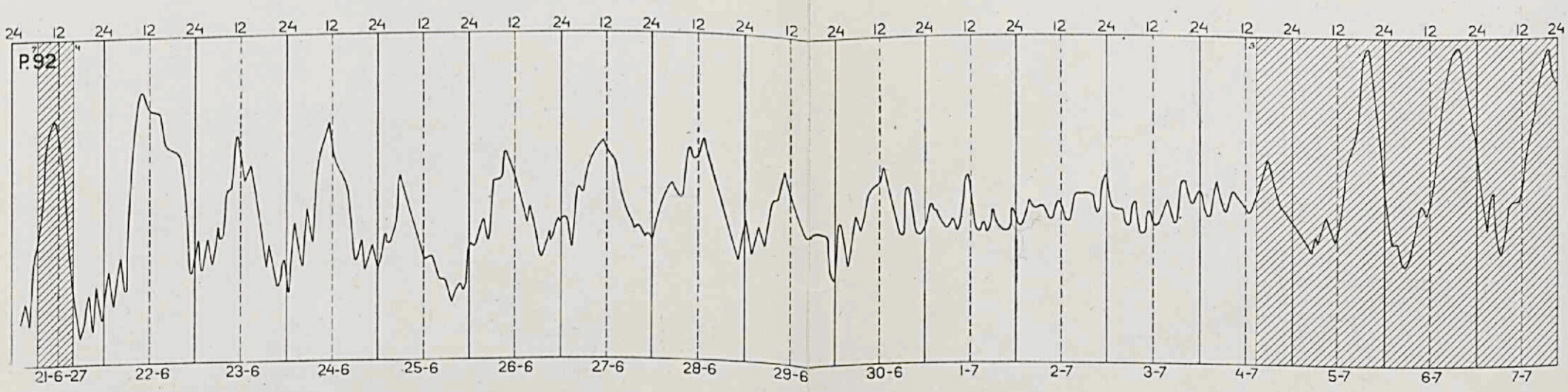
13.

De asymmetrie in den lichaamsbouw der Pleuronectidae is oorzaak van de benthonische levenswijze dezer dieren.

14.

Bij het onderwijs in de plantkunde aan H. B. S. en Gymnasium onderschatte men het belang van de beschrijvende plantkunde en van de systematiek niet.


P.69
P.70
P.71
P.72
24 12 24 12 24 12


P.92
24 12 24 12 24 12