Utrecht University Library
Partner in Science
Universiteit Utrecht

Geotropie en groeistof

https://hdl.handle.net/1874/296631

GEOTROPIE
EN
GROEISTOF

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

H. E. DOLK

GEOTROPIE EN GROEISTOF

GEOTROPIE EN GROEISTOF

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. A. A. PULLE, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE, VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAT DER UNIVERSITEIT TE VERDEDIGEN TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE OP MAANDAG 31 MAART 1930, DES NAMIDDAGS TE VIER UUR DOOR

HERMAN ELISA DOLK,
GEBOREN TE MAASTRICHT

† Pasadena, Cal.
ca. 1933

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

KEMINK & ZOON N.V. — OVER DEN DOM / DOMPLEIN 2 — UTRECHT

AAN MIJN MOEDER

Wanneer ik thans, aan het einde van mijn studie gekomen, een blik terug werp op den afgelegden weg, dan komt een gevoel van groote dankbaarheid in mij op.

Allereerst jegens U, Moeder, door Uw opoffering heb ik het groote voorrecht mogen genieten deze studie te kunnen volbrengen, iets waarvoor ik nooit dankbaar genoeg zal kunnen zijn.

Ook U, hoogleeraren der faculteit der Wis- en Natuurkunde, wil ik mijn dank betuigen voor het vele, dat Gij tot mijn vorming hebt bijgedragen.

Hooggeleerde Westerdijk, Pulle, Nierstrasz en Kruyt, al heb ik mij ook niet in de door U gedoceerde vakken verder ontwikkeld, toch zijn Uw colleges en practica voor mij van groote waarde geweest en ik zal hieraan dan ook steeds een aangename herinnering bewaren.

Hooggeleerde Jordan, dat ik gedurende eenige jaren onder Uw leiding als assistent op Uw laboratorium werkzaam heb mogen zijn, heeft op mijn ontwikkeling als physioloog grooten invloed gehad. Ongetwijfeld is de kennis van de problemen der Vergelijkende Physiologie ook voor den plantenphysioloog van het grootste belang. Niet alleen hebt Gij grooten invloed gehad op mijn inzichten in de vraagstukken der theoretische biologie, doch bovenal ben ik U dankbaar, dat ik zoo menigen avond Uw besprekingen over vraagstukken, geheel buiten het engere gebied der natuurwetenschappen vallend, heb mogen bijwonen.

U, Mevrouw Jordan, dank ik dan ook wel voor de genoten gastvrijheid en hartelijkheid, die ik van U ondervonden heb.

Hooggeleerde Went, hooggeachte promotor, meer dan van iemand anders is Uw invloed beslissend geweest voor mijn wetenschappelijke vorming. Dat ik mijn proefschrift onder Uw leiding heb mogen bewerken, zal ik nooit genoeg kunnen waardeeren. Uw voortdurende belangstelling en steun zijn van onschatbare waarde geweest bij mijn werk. Aan de jaren, waarin ik als assistent op Uw laboratorium werkzaam was, zal ik dan ook steeds de prettigste herinnering

behouden. Ondanks Uw drukke bezigheden stelt Gij Uw tijd steeds voor Uw leerlingen beschikbaar en nooit hebben wij vergeefs bij U om raad aangeklopt. Ook de persoonlijke omgang met Uw gezin heb ik zeer op prijs gesteld en ik wil U, Mevrouw Went hier dan ook, mede namens mijn aanstaande vrouw, hartelijk dankzeggen voor de vele gastvrijheid, bij U ondervonden.

Hooggeleerde van Slogteren, dat ik, hoewel onder zeer bijzondere omstandigheden op Uw laboratorium werkzaam, nooit de nadeelen hiervan ondervonden heb, is aan Uw ruime opvattingen te danken. Dat ik in Uw laboratorium kennis heb mogen maken met de vele problemen, die de praktijk aan de wetenschap stelt, is voor mijn ontwikkeling ook van groot belang geweest.

Hooggeleerde Baas Becking, ik ben dankbaar, dat ik zoo vele physiologische vraagstukken met U heb mogen bespreken en zoodoende van Uw groote kennis heb mogen profiteeren.

Zeergeleerde Went, de tijd, dat wij samen gewerkt hebben op het gebied, dat ons beiden zoo interesseert, behoort tot de aangenaamste van mijn geheele studie. Uw wijze van samenwerken, waarbij U het persoonlijke belang geheel op den achtergrond stelde, heeft hier in niet geringe mate toe bijgedragen.

U, waarde Huidekoper, dank ik zeer voor de buitengewoon hartelijke wijze, waarop Gij mij door het persklaar maken van dit proefschrift hebt geholpen.

Tenslotte zou het voor mij geheel onmogelijk geweest zijn in de gegeven omstandigheden dit proefschrift te bewerken, indien ik hierbij niet steeds den daadwerkelijken en moreelen steun van mijn aanstaande vrouw had mogen ondervinden.

Ook wil ik hierbij een woord van dank uitspreken aan het geheele personeel van het Botanisch Laboratorium, dat steeds in alles mij van dienst is geweest.

Zeer speciaal wil ik U, waarde P. A. de Bouter nog eens dank zeggen, ook namens mijn aanstaande vrouw, voor de vele hulp ons verleend en ook U, waarde A. de Bouter voor de keurige wijze, waarop Gij de teekeningen hebt uitgevoerd.

INHOUDSOPGAVE.

Blz.

HOOFDSTUK I. **Inleiding** 1

HOOFDSTUK II. **Verband tusschen zwaartekracht en groei** 8

§ 1. Verband tusschen groeistof en groei 8

§ 2. Invloed van de zwaartekracht op de groeistofproductie 13

§ 3. Invloed van de zwaartekracht op den groei 17

A. Literatuur 17

B. Eigen experimenten 20

1. Methodiek 20

2. Experimenten 22

C. Bespreking der resultaten in verband met de gegevens uit de literatuur 25

HOOFDSTUK III. **Invloed der zwaartekracht op de groeistofverdeeling** 29

§ 1. Eigen experimenten 29

A. Methodiek 29

B. De groeistofverdeeling in toppen van coleoptielen . 31

C. De groeistofverdeeling in coleoptielcylindertjes . . 34

§ 2. Bespreking der resultaten in verband met de gegevens uit de literatuur 35

HOOFDSTUK IV. **De verdeeling der geotropische gevoeligheid in het coleoptiel** 42

§ 1. Inleiding 42

§ 2. Literatuuroverzicht 45

Blz.

§ 3. Eigen experimenten 48
A. Methodiek 48
B. Experimenten 50

§ 4. Bespreking der resultaten in verband met de gegevens uit de literatuur 58

HOOFDSTUK V. **Het verloop der krommingen** 61

§ 1. Overzicht der literatuur 61

§ 2. Methodiek 62

§ 3. Experimenten 65
A. De normale geotropische kromming 65
B. De geotropische kromming van gedecapiteerde coleoptielen 75
C. De phototropische kromming 81
D. Krommingen veroorzaakt door eenzijdig toevoegen van groeistof 83

HOOFDSTUK VI. **Theoretische beschouwingen** 88

§ 1. Verband tusschen kromming en groei 88

§ 2. De perceptie van de zwaartekracht 95

HOOFDSTUK VII. **De invloed van de in de lengterichting werkende zwaartekracht op de geotropische kromming** . . 99

SLOT. **Samenvatting der belangrijkste resultaten** . . . 106

Tabellen 108

Literatuur-opgave 121

HOOFDSTUK I.

Inleiding.

Wanneer men de uitgebreide literatuur over tropistische bewegingsverschijnselen der planten overziet, dan valt direct in het oog, dat de studie der prikkelverschijnselen ons velerlei geleerd heeft omtrent den groei. Omgekeerd heeft de meerdere kennis van het groeiproces ons een veel dieper inzicht in het wezen der krommingsbewegingen gegeven. Het is dan ook tegenwoordig vrijwel niet meer mogelijk deze twee gebieden der plantenphysiologie scherp van elkander te scheiden.

Reeds Sachs (1873a) [1]) wijst zeer sterk op het verband tusschen groei en geotropische kromming. In tegenstelling met de phototropie is echter de invloed der zwaartekracht op het groeiproces in de laatste jaren betrekkelijk weinig onderzocht geworden. Toen Blaauw (1918) kon aantoonen, dat een betrekkelijk geringe hoeveelheid licht reeds een duidelijken invloed op den groei had, gaf dit hem een mogelijkheid om hieruit de phototropische kromming te verklaren. Bij eenzijdige belichting zal de lichtintensiteit in de verschillende deelen der plant ongelijk zijn en dus ook de lichtgroeireacties. „Die Lichtwachstumsreaktion ist die primäre, der Phototropismus die sekundäre Erscheinung, welche notwendig aus ihr erfolgt, wenn durch örtlich ungleiche Belichtung, örtlich ungleiche Lichtwachstumsreaktionen entstehen". Het licht zou dus alleen tonisch (in den zin van Miehe (1902)) of wel blastisch (in den zin van Buder (1920)) op de plant inwerken. Niet alleen de krommingsverschijnselen, doch ook de „stemmings"-verschijnselen, welke na alzijdige voorbelichtingen optreden, zouden op deze wijze verklaard kunnen worden. (Van de Sande Bakhuyzen (1920), van Dillewijn (1927)).

---

[1]) De jaartallen tusschen () verwijzen tevens naar de literatuuropgave.

Verschillende onderzoekers hebben getracht een dergelijke verklaring ook voor de geotropische kromming (Zollikofer (1921), Renner (1922), Weber (1927)), of voor de geotropische stemmingsverschijnselen (Riss (1913), Koningsberger (1922)) te geven. Ook hierbij zou de geotropische kromming daardoor ontstaan, dat de beide helften geheel onafhankelijk van elkaar een geogroeireactie vertoonen. De groote moeilijkheid is echter, het ontstaan van deze gescheiden groeireacties te verklaren, daar de voorwaarde die Blaauw (1918) geeft, n.l. de plaatselijk ongelijke belichting, voor de zwaartekracht niet geldig is. Hier toch is de intensiteit van de kracht overal hetzelfde. Zeer terecht wijzen Jost (1923) en Zollikofer (1921) dan ook hierop. Renner (1922) heeft getracht hiervoor een oplossing te geven, door een radiale polariteit aan te nemen. De cellen zouden een verschillende geogroeireactie geven al naar gelang de zwaartekracht in de richting van de as of in de richting van de peripherie op hen inwerkt. „Die primäre Wirkung des queren Angriffs der Schwerkraft ist also, dass jede Flanke des Organs ihre infolge der radialen Polarität charakteristische, von der Lage der Tangentialwände abhängige Wachstumsreaktion ausführt, die Resultante dieser Reaktionen ist die geotropische Krümmung". Van een directen invloed van de zwaartekracht op den groei is m.i. hierbij geen sprake en naar mijn meening is het dan ook onjuist als b.v. U. Weber (1927) zegt, dat „seine Ergebnisse unter Berücksichtigung von Renners Ansichten über radiale Polarität sich zwanglos in den Rahmen der Blaauw'schen Theorie einfügen lassen". Indien men deze theorie zoo ruim opvat, zegt men tenslotte niets anders dan dat de kromming tot stand komt door ongelijken groei van de twee zijden, terwijl juist voor het probleem, n.l. hoe deze verschillen in groei tot stand komen, men een onbewezen hypothese in de plaats stelt. Wel geven de proeven met gespleten stengeldeelen, welke reeds door Sachs (1873b), Schtscherback (1910), Copeland (1900) en Weber (1927) uitgevoerd zijn, eenigen steun voor de opvatting, dat de geotropische kromming tot stand komt door de som der geogroeireacties der enkele deelen, doch deze kunnen ook op geheel andere wijze verklaard worden, zooals ik later zal aantoonen. Men kan er zeker niet de bewijskracht aan toekennen, die Zimmer-

mann (1927a) ze geeft, door te zeggen: „Die geotropische Krümmung lässt sich aus den Geowachstumsreaktionen der einzelnen Hälften verstehen, wir brauchen zu ihrer Erklärung keinen Ganzheitsfaktor zu Hilfe nehmen" (blz. 147).

Uit het bovenstaande blijkt, dat een nadere analyse van de geotropische kromming door middel van enkel groeimetingen niet goed mogelijk is. Een veel beter inzicht verkrijgt men, indien men uitgaat van het proces der prikkelgeleiding. Een volledige historische behandeling der literatuur hierover zal ik niet geven, daar dit reeds door Stark (1927) gedaan is. Enkele der hoofdpunten wil ik hier echter naar voren brengen.

Boysen Jensen (1913) toonde aan, dat bij coleoptielen van *Avena* de geleiding van den phototropischen prikkel van den top naar de basis plaats vindt door middel van een stoftransport. Later kon hij tevens aantoonen, dat ook bij de geotropische prikkelgeleiding een stoftransport een rol speelt, hetgeen door Stark (1924) bevestigd wordt. Wat betreft den aard van deze stof, zoo denken zoowel Boysen Jensen (1913) als Stark (1927), dat onder invloed van de zwaartekracht een specifieke prikkelstof zou ontstaan, die den groei in de basis zou versnellen. Volgens Purdy (1921) zou de productie van deze stof uitsluitend aan de onderzijde van een geotropisch geprikkeld coleoptiel plaats vinden. De prikkelgeleiding zou dus aan deze zijde gelocaliseerd zijn. Voor volwassen stengels van *Labiaten* meende Gradmann (1925) hetzelfde te kunnen aantoonen. Ook Zimmermann (1927a) sluit zich in zijn bekende samenvatting geheel bij deze opvatting aan.

Door Paál (1919) werd echter aangetoond, dat er steeds een correlatieve invloed van den top op de basis van coleoptielen aanwezig is. In den top wordt steeds een stof geproduceerd, die den groei in de basis versnelt. Dit werd later door de groeimetingen van Söding (1925) bevestigd. Deze stof nu zou volgens Paál (1919) tevens een rol spelen bij de phototropische prikkelgeleiding. Het licht zou een remmenden invloed hebben op de productie van deze stof. Daar bij eenzijdige belichting er steeds een lichtverval in den top bestaat, zou ook aan de voorzijde de productie sterker geremd worden dan aan de achterzijde en dus een positieve kromming ontstaan. Een dergelijke beschouwing past dus geheel in het

kader der theorie van Blaauw (1918). Zelf (1926) heb ik kunnen aantoonen, dat de groeistof waarschijnlijk een rol zou spelen bij de phototropische en geotropische kromming, daar bij gedecapiteerde coleoptielen van *Avena* de bovenste zône na 150 minuten weer groeistof gaat vormen en dan tegelijkertijd weer de phototropische en geotropische gevoeligheid terugkeert. Cholodny (1924, 1926, 1927) sluit zich in zoo verre bij de theorie van Paál aan, dat ook hij aanneemt, dat de groeistof, die normaal in den top gevormd wordt, een rol zou spelen bij de prikkelgeleiding, terwijl hij het ontstaan van „tropohormonen" uitsluit. Het bleek, dat gedecapiteerde wortels weer geotropisch reageerden, indien men hierop een top van een coleoptiel van maïs plaatste, terwijl ook stengels van *Lupinus*, waaruit de centrale cylinder was geboord, weer geotropisch reageerden, wanneer men hierin toppen van coleoptielen van *maïs* bracht. Het verschil tusschen positieve en negatieve geotropie verklaart Cholodny, doordat hij kon aantoonen, dat dezelfde stof, die versnellend werkt op den groei van coleoptielen, den groei van wortels vertraagt. Ook Brauner (1923) had reeds voor de phototropische en geotropische kromming een dergelijke theorie opgesteld. Hierbij neemt hij echter aan, dat de top groeivertragende stoffen produceert. Het licht en de zwaartekracht zouden nu de permeabiliteit van de cellen in de basis veranderen, waardoor een ongelijke verdeeling van deze stoffen tot stand zou komen. In tegenstelling met Paál neemt Cholodny echter aan, dat niet de productie van de groeistof verandert, doch alleen de transportrichting een verandering ondergaat. Onder invloed van het licht of van de zwaartekracht zou een polarisatie in de cellen optreden, waardoor de transportrichting zou veranderen. Cholodny wijst hier op de photo-electrische verschijnselen door Waller (1900) en Bose (1907) aangetoond en het geo-electrisch phenomeen van Brauner (1927). Daar echter een quantitatieve methode tot het bepalen van de groeistof ontbrak, was het Cholodny niet mogelijk zijn theorie te toetsen. Tegelijkertijd en geheel onafhankelijk van Cholodny heeft Went Jr. (1928) een soortgelijke theorie opgesteld. Daar hij echter een methode uitgewerkt had om de groeistof quantitatief te bepalen, was het hem mogelijk de ongelijke verdeeling van de groeistof na eenzijdige be-

lichting quantitatief aan te toonen. Tevens kon hij een invloed van het licht op de groeistofproductie aantoonen. Volgens W e n t J r. moet men dus scherp onderscheiden:

a. de invloed van den prikkel op de groeistof p r o d u c t i e;
b. de invloed op het groeistof t r a n s p o r t.

De eerste invloed zal, bij alzijdige inwerking van den prikkel, een groeireactie tot gevolg hebben. De tweede invloed zal alleen dan typisch tot uiting komen, indien men den prikkel eenzijdig laat inwerken. Wat betreft het licht, kon W e n t J r. beide invloeden naast elkaar aantoonen. Beide invloeden zullen een rol spelen bij het tot stand komen van de phototropische kromming, doch indien men ze quantitatief vergelijkt, blijkt dat de tweede invloed sterk overheerscht. Wat betreft de verklaring van de phototropische kromming, heeft deze theorie van verschillende kanten steun ondervonden (F i l z e r (1929), B o y s e n J e n s e n (1928)). Geheel afwijzend hier tegenover heeft zich echter B e y e r (1928) uitgesproken. Zijn experimenten zijn echter geenszins bewijzend, waarop C h o l o d n y (1929) reeds uitvoerig gewezen heeft. Op dit onderzoek zal ik in de volgende hoofdstukken nog terugkomen.

In tegenstelling met de inwerking van het licht, bezitten we nog weinig quantitatieve gegevens over de inwerking der zwaartekracht. Het voornaamste doel van het hier medegedeelde onderzoek was dan ook, na te gaan in hoeverre de theorie van W e n t J r-C h o l o d n y ook ter verklaring van de geotropische kromming dienst kan doen.

Hiervoor moest allereerst onderzocht worden:

a. de invloed van de zwaartekracht op den totalen groei;
b. de invloed op de groeistofproductie;
c. de invloed op de groeistofverdeeling;
d. het verloop der geotropische kromming;
e. de mogelijkheid dit te verklaren uit de gegevens uit *a*—*c* verkregen.

Ten slotte heb ik nog getracht een nadere analyse te geven van de z.g. tonische werking van de in lengterichting werkende zwaarte-

kracht op het krommingsverloop, doch bij gebrek aan tijd, is dit deel van het onderzoek niet afgesloten. De gegevens hieromtrent verzameld, vindt men in hoofdstuk VII.

Als materiaal voor de proeven werd zoowel van coleoptielen van *Avena sativa* als *Zea Mays* gebruik gemaakt. Voor de met *Avena* uitgevoerde proeven, bezigde ik een zuivere lijn van Siegeshafer, welke ik aan de vriendelijkheid van Dr. Åkermann dank. De meeste proeven, beschreven in hoofdstuk IV, werden echter uitgevoerd met een zuivere lijn van Siegeshafer, oorspronkelijk afkomstig van Svalöv, doch later doorgekweekt aan het Laboratorium voor Plantenveredeling te Wageningen. Een verschillend reageeren van deze twee partijen heb ik in geen enkel opzicht kunnen waarnemen.

Het kweeken van het materiaal geschiedde op de gebruikelijke wijze. De zaadjes werden van de kafjes ontdaan en gedurende 2—3 uur in water geweekt, waarna ze op glazen brugjes, die met vochtig filtreerpapier bedekt waren, uitgelegd werden. Deze werden in een schaal met een weinig water gezet, welke door een glazen plaat was afgesloten. Na 24 uur werden de gekiemde zaadjes in vochtige aarde, dan wel in de door Went Jr. (1928) beschreven glazen houdertjes geplant. In 1927 en in begin 1928 vond de kieming plaats in een slechts matig verwarmde kas, waarin de temperatuur sterk schommelde. Later werden de zaadjes in een kas voor tropische planten te kiemen gezet. De temperatuur was hier veel hooger (circa 27° C.) en waarschijnlijk is het ook hieraan toe te schrijven, dat ik vrijwel geen last had van het uitgroeien van het mesocotiel, daar dit door toediening van hoogere temperatuur tijdens de kieming verhinderd kan worden, zooals door du Buy en Nuernbergk (1929a) is aangetoond. Het bleek, dat wanneer de zaadjes in de zomermaanden bij felle zonneschijn in de kas onder glas kiemen, de coleoptielen een geringere eindlengte bereiken, daar het primaire blad eerder doorbreekt. Daarom werd in deze gevallen de glazen plaat met een zwart papier afgedekt.

Bij de proeven, welke met *maïs* genomen werden, werd gebruik gemaakt van een aantal maïskolven afkomstig van Dr. I. Boldingh te Buitenzorg. Dit materiaal bleek zeer regelmatig te reageeren, veel regelmatiger dan de rassen, welke in Utrecht aanwezig waren.

Het kweeken van de coleoptielen geschiedde als volgt: De zaadjes werden gedurende 8 uur in water geweekt en vervolgens gedurende 24 uur op vochtig filtreerpapier te kiemen gezet, evenals dit bij de zaadjes van *Avena* geschiedde. Na verloop van dezen tijd zijn de zaadjes nog niet gekiemd, doch is reeds een zwelling van de jonge kiem waar te nemen. Hierna werden zij op dezelfde wijze als de zaadjes van *Avena* onder een hoek van 45° in vochtige aarde geplant. Na 4 × 24 uur zijn de coleoptielen zoover ontwikkeld (circa 2 cm), dat ze voor de proeven gebruikt kunnen worden.

Alle proeven werden uitgevoerd in een donkere kamer met constante temperatuur en vochtigheid, waarvan de inrichting door W e n t J r. (1928) beschreven is.

HOOFDSTUK II.

Verband tusschen zwaartekracht en groei.

§ 1. Verband tusschen groeistof en groei.

Van zeer groot belang is de vraag, of de groeistofproductie verandert onder invloed van de zwaartekracht. Dit toch kan ons een direct antwoord geven op de vraag of de geotropische kromming tot stand komt door een verandering in de hoeveelheid der normaal gevormde groeistof, òf wel, dat de transportrichting daarvan veranderd wordt, òf wel, dat er specifieke prikkelstoffen gevormd zouden worden. Voordat ik echter mijn proeven hieromtrent mededeel, wil ik eerst bespreken in hoeverre de groeistofproductie een directe maat is voor den groei.

Reeds in 1927 heb ik proeven hierover uitgevoerd, waarvan de resultaten door W e n t J r. (1928a) voorloopig zijn medegedeeld, zonder dat hij echter de nauwkeurige cijfers gaf. Door B e y e r (1928) zijn deze proeven herhaald geworden, waarbij hij tot geheel andere resultaten gekomen is. Daarom lijkt het mij wenschelijk, dat ik hierop uitvoerig inga. De vraag is: hoe moet men de groeistof opvatten?

a. is hier alleen sprake van een groeiversnelling door de groeistof?

b. of wordt de groei door deze stof pas mogelijk gemaakt, zoodat er zonder deze stof ook geen groei meer is?

W e n t J r. (1928a) kon aantoonen, dat gedecapiteerde coleoptielen, waarop eenzijdig agar met groeistof geplaatst is, zich krommen, terwijl de kromming evenredig is aan de hoeveelheid groeistof, die in de agar aanwezig is. Daar echter gedecapiteerde plantjes steeds nog groeien, is het mogelijk, dat wel de eenzijdige groeiver-

snelling evenredig is aan de hoeveelheid groeistof, doch niet de groei zelf. Ook kon W e n t J r. aantoonen, dat het basisgedeelte van lange coleoptielen, waarin de groei reeds geëindigd is, weer begint te groeien, wanneer men groeistof toevoegt.

Om dit nader te onderzoeken heb ik gebruik gemaakt van de verschijnselen, die optreden bij decapitatie van coleoptielen. Reeds vroeger heb ik in aansluiting aan S ö d i n g (1925) kunnen aantoonen, dat na decapitatie de groei zeer sterk achteruit gaat, om na 150 minuten een minimum te bereiken en daarna weer toe te nemen. Deze toename wordt veroorzaakt, doordat de bovenste zône van het gedecapiteerde coleoptiel weer groeistof gaat vormen. De bewering van B e y e r, dat ik dit niet aangetoond, doch indirect uit mijn groeimetingen geconcludeerd heb, berust op een misverstand. Immers op blz. 1113 toonde ik aan, dat indien men na 12 uur het bovenste stukje van een gedecapiteerd coleoptiel afsnijdt en dit eenzijdig op een stomp zet, er duidelijk negatieve krommingen optreden. Doet men dezelfde proef direct na het decapiteeren, dan treden er ongeveer geen krommingen op. Deze wijze van groeistof aantoonen komt vrijwel op hetzelfde neer als de methode, die B e y e r gebruikt, n.l. eenzijdig insnijden en de daaropvolgende z.g. „traumatotropische" kromming meten. Door eenzijdig opzetten verkrijgt men echter dat aan t w e e zijden van het coleoptiel de wondprikkel werkt. Dit is waarschijnlijk daardoor nauwkeuriger, daar W e i m a n n (1929) aangetoond heeft, dat naast correlatiestoringen ook een echte traumatotropische kromming kan optreden. Ook kon ik in tabel I (blz. 1115) aantoonen, dat deze groeiversnellende werking van de bovenste zône 150 min. na het decapiteeren optreedt en dus samenvalt met de groeiversnelling, welke gedecapiteerde plantjes na 150 min. vertoonen. Uit dit alles heb ik toen besloten, dat de toename in groei, die 150 min. na het decapiteeren optreedt, een gevolg is van de werking van de bovenste zône. Later heeft W e n t J r. (1928a) ook groeistof uit geregenereerde toppen kunnen isoleeren, hetgeen dus volkomen mijn conclusies bevestigt. Dat er anatomisch geen verschillen zijn waar te nemen, iets waarop T e t l e y en P r i e s t l e y (1927) wijzen, zegt natuurlijk niets, daar nooit iemand beweerd heeft, dat ook a n a t o m i s c h een nieuwe top zou ontstaan.

De latere proeven van Söding (1929) bevestigen ook volkomen, dat juist in de bovenste zône van gedecapiteerde coleoptielen na eenigen tijd weer groeistof gevormd wordt. Söding wijst er

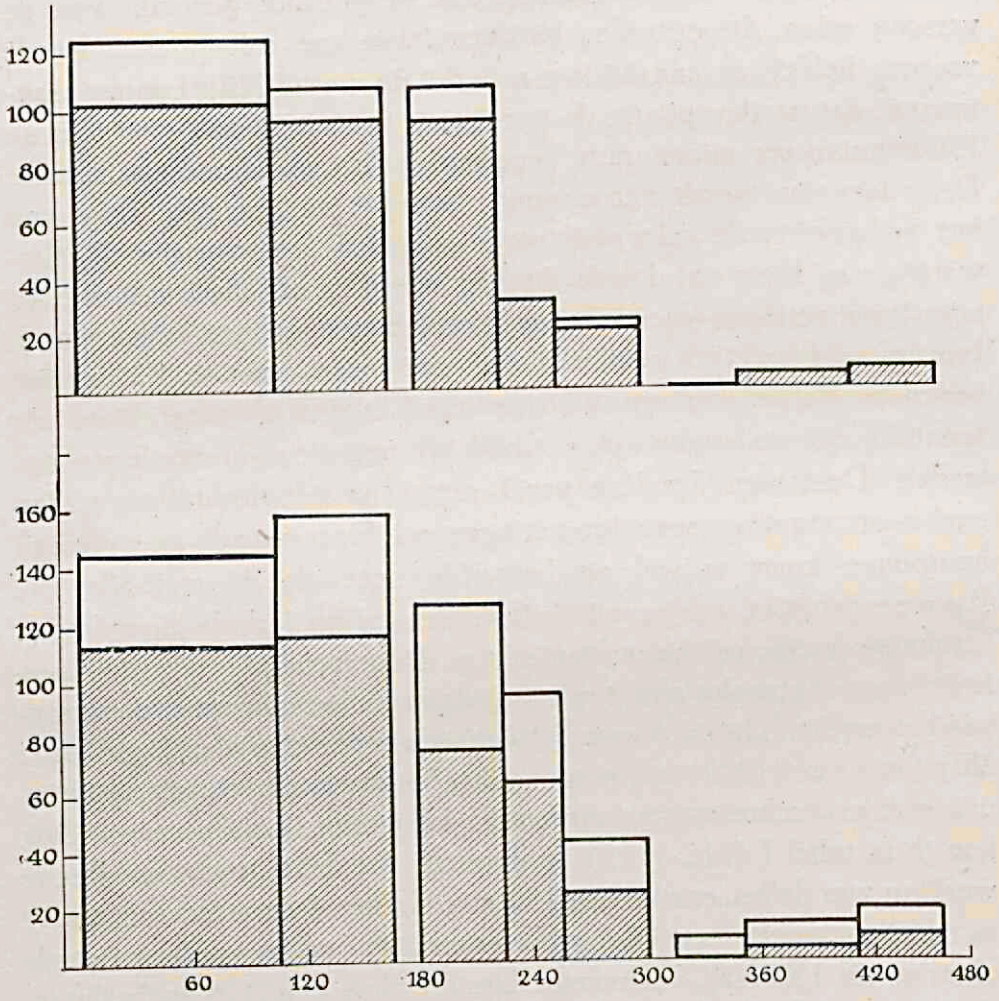

Fig. 1. Lengtegroei van coleoptielen voor en na het decapiteeren. Op de abscis is de tijd in minuten, op de ordinaat de groeisnelheid in 10 μ per uur aangeven. Het gearceerde deel geeft den groei van het apicale deel van het coleoptiel weer, het blanco gedeelte die van de basis. De plaatsen waar de kromme onderbroken is geven de tijden aan, waarop gedecapiteerd is.

namelijk op, dat de top van het coleoptiel groeistof vormt en dat de concentratie daarvan naar de basis toe afneemt, iets waarop ook

Nielsen (1924) en Went Jr. (1928a) reeds gewezen hebben. Hierdoor is te verklaren, dat na decapitatie de groei wel sterk vermindert, doch niet direct tot stilstand komt. Verhindert men nu het opnieuw vormen van groeistof door na 150 minuten voor de tweede maal te decapiteeren, dan zal de nog in het coleoptiel aanwezige groeistof vrijwel geheel verbruikt zijn. Indien de groei evenredig is aan de hoeveelheid groeistof, dan zal dus ook de groei vrijwel tot nul moeten dalen, terwijl er steeds een zekere „rest" groei moet overblijven, wanneer de groeistof slechts versnellend werkt.

De groeimetingen werden uitgevoerd bij rood licht, een temperatuur van 23° C. en een constante relatieve vochtigheid van 85 %. Dezelfde kathetometer werd gebruikt, waarmede ook mijn vorige metingen verricht waren. Een deelstreep van den oculair-micrometer komt overeen met 22,4 μ. De groei van het gedeelte van het coleoptiel boven de aarde, zoowel als van het gedeelte onder de aarde („basis") werd afzonderlijk bepaald. Hiertoe werd vlak boven de aarde een inktmerk op het coleoptiel aangebracht. Tabel XXV geeft enkele van deze groeimetingen weer, terwijl de laatste twee groeimetingen in figuur 1 zijn afgebeeld.

Hieruit blijkt, dat na het decapiteeren de groei zeer snel afneemt, dat deze echter nooit tot stilstand komt. Tevens blijkt uit deze cijfers, dat de groei van de „basis" relatief minder sterk beïnvloed wordt, dan van het bovenste deel. Dit komt geheel overeen met de cijfers, die Söding (1929) geeft, waarbij hij ook den invloed van de decapitatie op het bovenste deel van den stomp afzonderlijk bepaalde. Hierbij mag echter niet uit het oog verloren worden, dat het bovenste stuk van de coleoptielen, die Söding gebruikte, zeer veel korter is, dan dat van mijn coleoptielen. Hiervan was n.l. het stuk boven de aarde circa 2,5 cm, het deel onder de aarde 0,5—1,0 cm lang. Ook de mesocotielen waren steeds ontwikkeld (circa 3 mm). Na de tweede decapitatie vermindert de groei zeer sterk en is vaak zelfs geheel tot stilstand gekomen. Ook nu blijkt, dat in die gevallen, waarbij nog een duidelijke groei overblijft, deze toch meest in het basisstuk gelocaliseerd is. In het coleoptiel is echter in 5 van de 8 gevallen de groei geheel tot stilstand gekomen. Dit wijst er dus op, zooals Went Jr. (1928a) ook reeds aangaf, dat de groeistof niet versnellend op den groei werkt, doch dat de groei direct afhankelijk is van de hoeveelheid groeistof.

Na verloop van eenigen tijd neemt de groei weer toe, hetgeen waarschijnlijk aan de regeneratie van het vermogen tot het vormen van groeistof moet worden toegeschreven.

Beyer (1928) heeft op geheel dezelfde wijze coleoptielen 2 × gedecapiteerd, doch komt tot geheel andere resultaten. Volgens Beyer zou na de eerste decapitatie de groei sterk afnemen, doch daarna op een constant niveau blijven staan. Dit zou een restgroei zijn, die geheel onafhankelijk is van de aanwezigheid van groeistof. Hoe is dit verschil te verklaren? Allereerst is hierop te wijzen, dat Beyer gewerkt heeft met veel kortere plantjes dan ik voor mijn metingen gebruikte. Hoe korter de plantjes zijn, hoe meer groeistof

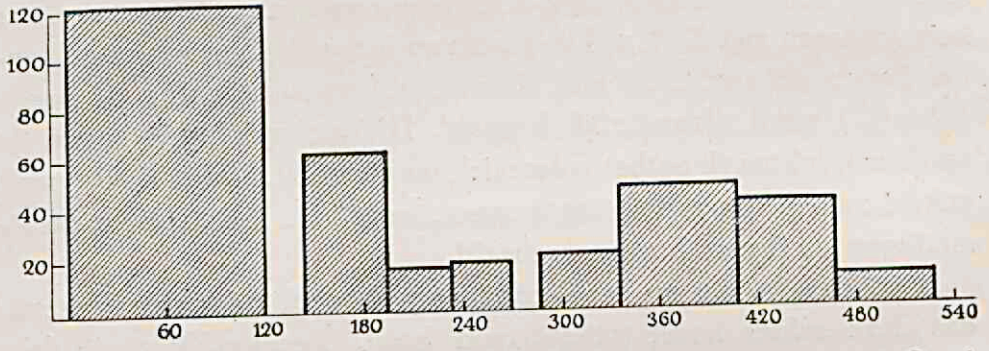

Fig. 2. Lengtegroei van een coleoptiel voor en na het decapiteeren. Op de abscis is de tijd in minuten, op de ordinaat de groeisnelheid in 10 μ per uur aangegeven. De plaatsen waar de kromme onderbroken is geven de tijden aan, waarop gedecapiteerd is. Na de 2de decapitatie werd agar met groeistof toegevoegd.

er in de basis aanwezig is. (Went Jr., l.c., blz. 74). Hierdoor zal de groeistof niet direct als limiteerende factor optreden. Ook Söding wijst er op, dat bij korte plantjes zich veel groeistof in de lager gelegen zônes bevindt en dat hij hierdoor bij decapitatie niet zulke sterke groeivertragingen vond, als bij mijn proeven. Een tweede punt is echter, dat Beyer veel te spoedig voor de tweede maal gedecapiteerd heeft. Uit mijn vroegere groeimetingen bleek, dat 2½ uur na de decapitatie nog lang niet alle groeistof uit het coleoptiel verdwenen is. Nu decapiteert Beyer na 1 uur reeds voor de tweede maal en na 2 uur voor de derde maal. Hierdoor heeft het coleoptiel geen tijd alle groeistof te verbruiken en zal er

ook steeds nog groeistof bij zijn proeven in de stompen aanwezig geweest zijn.

De stilstand in den groei, die bij deze proeven optrad, werd niet veroorzaakt door den wondprikkel, hetgeen duidelijk uit de volgende proeven blijkt. (Tabel XXVI).

Hierbij werd na de tweede decapitatie agar met groeistof op de stompen geplaatst. De groei neemt nu direct weer toe en de groeivertraging bij de vorige proeven kan dus geen directe invloed van den wondprikkel geweest zijn. Figuur 2 laat ons het resultaat van proef XVI zien. Werd de agar niet alzijdig op de stompen gezet, doch eenzijdig, dan kromden de stompen zich sterk (circa 15°). Uit deze proeven mag dus de conclusie getrokken worden, dat de groei direct afhankelijk is van de hoeveelheid aanwezige groeistof en dat zonder groeistof dus ook geen groei mogelijk is.

§ 2. Invloed van de zwaartekracht op de groeistofproductie.

Over den invloed van de zwaartekracht op de productie van groeistof heeft W e n t J r. (1926) in zijn voorloopige mededeeling reeds een en ander medegedeeld. Zijn methode ter bepaling van de hoeveelheden groeistof was echter destijds nog niet geheel uitgewerkt, zoodat de middelbare fout bij deze proeven ook vrij groot was. Daarom werden deze proeven herhaald en hierbij gebruik gemaakt van de verbeterde methode tot bepaling van de groeistof, zooals deze door W e n t J r. (1928a) uitvoerig beschreven is.

Hierbij worden van een aantal plantjes de toppen afgesneden en deze op een plaatje agar geplaatst. Na een bepaalden tijd worden de toppen van de agar verwijderd en laat men de groeistof gelijkmatig door de agar diffundeeren. Vervolgens wordt het plaatje agar in 12 gelijke stukjes verdeeld en deze eenzijdig op gedecapiteerde coleoptielen geplaatst. Hierin treedt nu eenzijdig een vermeerdering van den groei op, hetgeen aanleiding geeft tot een kromming. Deze kromming is recht evenredig met de hoeveelheid groeistof, die in de agar aanwezig is (tot een bepaalde grens). Voor de nadere bijzonderheden omtrent de techniek verwijs ik naar W e n t J r. Om de agar in 12 precies gelijke deelen te verdeelen, werd gebruik gemaakt van het in fig. 3 afgebeelde toestelletje.

In het celluloïd plaatje A is een rechthoekige opening aangebracht, waarin het agar plaatje precies past. De koperen plaatjes B_1 en B_2 kunnen op dit celluloïd plaatje gezet worden en wel zoodanig, dat de pinnetjes, welke zich onder aan deze plaatjes bevinden, precies

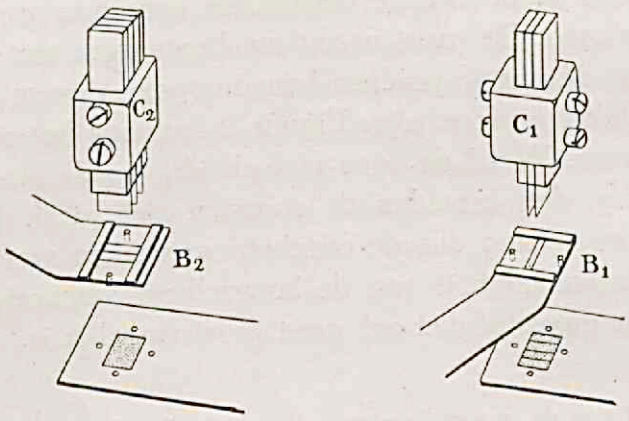

Fig. 3. Verklaring in den tekst.

in de overeenkomstige gaatjes van het celluloïd plaatje passen. Het plaatje B_1 bevat 2 insnijdingen, B_2 drie. Deze insnijdingen komen nu zoodanig boven het agar plaatje te liggen, dat zij dit in 3 resp. 4 gelijke deelen verdeelen. Van de stempeltjes C_1 en C_2 staan de mesjes op zoodanige afstanden, dat de mesjes van C_1 precies passen in de insnijdingen van B_1 en die van C_2 in die van B_2. Men legt nu eerst het agar plaatje in de opening van A, legt vervolgens B_2 hier overheen en drukt C_2 door de insnijdingen heen, hierna legt men B_1 op A en snijdt met C_1. Op deze wijze kan men zeer snel de agar in 12 precies gelijke deelen verdeelen.

Om den invloed van de zwaartekracht op de productie der groeistof na te gaan, werd vergeleken de vorming van groeistof in toppen van coleoptielen, welke horizontaal gestaan hebben, met die in toppen van verticaal staande coleoptielen. Om te onderzoeken of er ook nog een nawerking der zwaartekracht aanwezig was, werd: *a.* direct nadat de coleoptielen horizontaal hadden gestaan de groeistof geïsoleerd; *b.* de coleoptielen eerst horizontaal geprikkeld, daarna gedurende 60 minuten op de horizontale klinostaat-as geroteerd en vervolgens de groeistof geïsoleerd. Het was

niet mogelijk de coleoptielen gedurende dezen tijd verticaal te plaatsen, daar de top door de kromming opnieuw een tegengestelde geo-inductie zou ondervinden.

Er werden twee reeksen van proeven uitgevoerd waarbij de coleoptielen gedurende circa 10 minuten en circa 30 minuten horizontaal geprikkeld werden [1]).

TABEL I.

Vorming van groeistof in toppen van coleoptielen, welke horizontaal gestaan hebben, vergeleken met de vorming in toppen van verticaal staande coleoptielen. De coleoptielen gedurende 10 minuten geprikkeld.

Proef-nummer	Prikkelings-duur in minuten	Aantal toppen	Tijd op agar in minuten	Op agar geplaatst na:	Hoeveelheid groeistof	
					horizontaal	verticaal
1—2	10	6	60	direct	7.8	8.2
1—3	"	"	"	"	8.0	8.2
5—6	"	"	"	"	9.0	8.9
15—16	"	8	"	"	8.8	8 6
8—10	"	"	"	60 min.	9.1	9.9
17—18	"	"	"	" "	9.0	8.8
12—14	"	"	"	" "	10.5	10.8

De tabellen I en II geven het resultaat van deze proeven weer.

Uit deze tabellen blijkt ten duidelijkste, dat de productie van groeistof in toppen van horizontaal geplaatste coleoptielen precies gelijk is aan die in toppen van verticaal staande coleoptielen, hetgeen ook door W e n t J r. in zijn voorloopig onderzoek gevonden is.

De verschillen tusschen de beide bepalingen zijn zoo gering, dat deze geheel binnen de foutengrens van de methode vallen. Ook blijkt, dat er niet steeds een verschil in dezelfde richting aanwezig is. Nu eens is de productie in de horizontaal geplaatste coleoptielen

[1]) In mijn voorloopige mededeeling heb ik de proefopstelling niet nauwkeurig beschreven. Hierdoor is het te verklaren dat S t a r k in zijn referaat in het *Zeitschrift für Botanik, Bd. 22, S. 284* zegt, dat slechts de vorming van groeistof in toppen van coleoptielen, welke op de horizontale klinostaat-as geroteerd hebben, vergeleken is met die in toppen van verticaal staande coleoptielen en dat deze proeven dus nog geen antwoord geven op de vraag, of tijdens de geotropische kromming ook een verandering in de productie der groeistof optreedt. Zooals uit bovenstaande blijkt, is dit hier juist wel onderzocht.

grooter, dan weer juist in de verticaal staande. Het gemiddelde van alle bepalingen blijkt echter slechts zeer weinig te verschillen.

Door deze proeven is het onwaarschijnlijk gemaakt, dat bij geotropische kromming specifieke prikkelstoffen een rol zouden spelen. Ontstond b.v. door den geotropischen prikkel aan de onderzijde een stof die den groei versnelt, dan zou aan de bovenzijde een stof moeten ontstaan, die den groei in precies dezelfde mate vertraagt, zoodat de totale groei geen verandering ondergaat.

TABEL II.

Vorming van groeistof in toppen van coleoptielen, welke horizontaal gestaan hebben, vergeleken met de vorming in toppen van verticaal staande coleoptielen. De coleoptielen gedurende circa 30 minuten geprikkeld.

Proef-nummer	Prikkelings-duur in minuten	Aantal toppen	Tijd op agar in minuten	Op agar geplaatst na:	Hoeveelheid groeistof	
					horizontaal	verticaal
24—27	30	8	60	direct	10.3	10.1
28—29	33	8	61	"	8.4	8.4
54—55	30	8	60	"	5.5	6.4
59—60	30	8	63	"	2.2	2.8
65—66	30	8	60	"	7.8	7.9
25—26	30	8	60	60 min.	9.0	9.0

Deze resultaten zijn niet in overeenstemming met de gegevens in de literatuur vermeld, waarbij het bestaan van een „geogroeireactie" wordt aangenomen. Het is natuurlijk nu nog zeer goed mogelijk, dat de zwaartekracht op een andere phase van het groeiproces zou inwerken, zooals dit b.v. voor het licht vrij algemeen wordt aangenomen. Volgens du Buy en Nuernbergk (1926b) zou het licht, naast een invloed op het groeistoftransport, ook een directen invloed op den celwand uitoefenen. Door van Dillewijn (1927) wordt daarentegen een invloed op de permeabiliteit der cellen aangenomen. Ook Sierp en Seybold (1926) nemen naast een invloed op de productie der groeistof nog een directen invloed op den groei aan, terwijl volgens Went Jr. (1925) de door hem gevonden „basis"-groeireactie zou berusten op een directe werking van het licht op den groei. Tevens wijst hij op de mogelijkheid, dat dit voor de zwaartekracht ook het geval zou zijn en wel

in verband met de proeven van Jost en Wissmann (1924). Het was daarom van belang om ook den invloed van de zwaartekracht op den groei zelf te onderzoeken.

§ 3. Invloed der zwaartekracht op den groei.

A. Literatuuroverzicht.

Wanneer men de literatuur over den invloed der zwaartekracht op den groei van plantendeelen overziet, dan blijkt, dat op dit punt de verschillende onderzoekers tot geheel tegenstrijdige resultaten zijn gekomen. Het is dan ook niet mogelijk zich hierover reeds een definitief oordeel te vormen. Jost (1923) noemt in zijn „Pflanzenphysiologie" de questie van de geogroeireactie dan ook nog niet „diskutierbar". Ook Zimmermann (1927a) spreekt van „eine Fülle der umstrittenen und zweifelhaften Angaben". De oorzaak hiervan ligt voornamelijk in het feit, dat de verschillende onderzoekers geheel verschillende objecten gebruikten en verder ook, dat de gebezigde methoden zeer primitief en vaak zelfs principiëel fout waren.

1. De invloed van de zwaartekracht op den groei, wanneer zij in de richting van de lengte-as van het orgaan inwerkt, is o.a. onderzocht geworden door Schwarz (1881), Elfving (1883), Richter (1894), Ricome (1903), Hering (1904), Zollikofer (1921), Nemeček (1922) en Zimmermann (1927b). Elfving vindt voor sporangiëndragers van *Phycomyces nitens* bij inversen stand soms een groeivertraging, soms echter ook een groeiversnelling, terwijl dan na het verticaal plaatsen een groeivertraging optreedt. Hetzelfde wordt ook door Hering gevonden. Tegen de techniek van deze proeven is echter bezwaar te maken, daar zij b.v. niet in het donker uitgevoerd werden en dus mogelijk door lichtgroeireacties vertroebeld zijn. Schwarz noch Elfving vinden eenige groeiverandering, indien zij de in de normale richting werkende zwaartekracht door centrifugaalkrachten versterken. Zollikofer vindt, dat bij hoogere centrifugaalkrachten, die in de normale richting

aangrijpen, een groeivertraging optreedt. Richter vindt een groeivertraging bij het invers plaatsen van *Chara fragilis* en *Sterigmatocystis alba*. Volgens Ricome treedt bij wortels van *Vicia Faba* geen verandering van groei op, indien deze uit den inversen stand weer verticaal worden geplaatst. Zollikofer vindt, dat bij coleoptielen van *Avena* na het invers plaatsen een duidelijke groeiversnelling optreedt, ook bij invers aangrijpende centrifugaalkrachten werd dit gevonden. Bij sterkere krachten neemt het effect echter niet toe. Volgens Nemeček zou in den inversen stand bij wortels van *Zea Mays* en *Pisum sativum* en bij stengels van *Phaseolus coccineus* en *Helianthus annuus* een geringe groeivertraging optreden. Zimmermann toonde na een kort invers stellen een groeiversnelling aan bij wortels van *Lepidium*.

2. Wat betreft den invloed van de zwaartekracht, indien deze in de dwarse richting op het orgaan inwerkt, zoo zijn ook hier de gegevens vaak zeer tegenstrijdig. Hierbij moet men een onderscheid maken tusschen de gevallen, waarin de zwaartekracht diffuus aangrijpt, d.i. bij het roteeren om de horizontale as van den klinostaat en die gevallen, waarbij de zwaartekracht eenzijdig werkt.

2a. Bij het roteeren om de horizontale as van den klinostaat kon Schwarz (1881) bij wortels van *Vicia Faba* en *Pisum sativum*, zoowel als bij hypocotylen van *Helianthus annuus* geen verandering in den groei waarnemen. Ook Elfving (1883) vindt geen invloed bij wortels van *Lupinus*, evenals Luxburg (1905) en Renner (1922) bij coleoptielen van *Avena* en *Hordeum*. Zollikofer (1921) daarentegen vindt na het roteeren om de horizontale as van den klinostaat een duidelijke groeireactie. De groei wordt onregelmatig en er treedt een groeiversnelling op. Ook Koningsberger (1922) vindt na het roteeren om de horizontale klinostaat-as een sterke groeiversnelling, terwijl gedurende het roteeren de groei niet veranderen zou.

Nu kan men hiertegen aanvoeren, dat op den klinostaat de zwaartekracht niet gepercipiëerd zou worden (Klinostaat-theorie van Czapek). Ik wil hierop niet uitvoerig ingaan, doch de argumenten, welke Koningsberger ten gunste van deze theorie aanvoert, acht ik niet voldoende. Immers de tonische verschijnselen spreken

dit volkomen tegen, terwijl ook de resultaten van van Harreveld (1907) ten duidelijkste aantoonen, dat zeer geringe inducties wel degelijk gepercipiëerd worden. Ook de opvatting van Gradmann (1925) is moeilijk te verdedigen, daar bij rotatie om de horizontale as, de statolithen toch zeer zeker een druk op de tangentiale wanden zullen uitoefenen en er dus een prikkelstof gevormd zou moeten worden, hetgeen in den groei tot uiting moet komen.

2b. Bij eenzijdige inwerking der zwaartekracht vindt Sachs (1873 a en b), dat de groei van de middellijn bij wortels misschien iets vertraagd wordt, terwijl bij stengels hierin vrijwel geen groeiverandering optreedt. Noll (1888) vindt bij spruiten van *Hippuris* een sterke groeiversnelling van de middellijn, hetgeen echter door Luxburg (1905) wordt tegengesproken. Deze vindt noch bij wortels, noch bij spruiten van *Hippuris* een duidelijke verandering van den groei der middellijn. Door Giesenhagen (1901) werd bij *Chara*-wortels een groeivertraging gevonden. Copeland (1900) komt op grond van zijn proeven met gespleten stengels tot de conclusie, dat door de eenzijdige inwerking der zwaartekracht de groei toeneemt. Schtscherback (1910) vindt bij hypocotylen van *Lupinus* in dwangtoestand een sterk vertragenden invloed van de eenzijdig inwerkende zwaartekracht, hetgeen ook gevonden wordt door Nemeček (1922) en Weber (1927). Voor coleoptielen van *Avena* vindt Zollikofer (1921) een versnelling van den groei der middellijn, terwijl Weber (1927) onder dezelfde omstandigheden, vrijwel geen groeiverandering hiervan vindt. Ten slotte moet het onderzoek van Cholodny (1929) vermeld worden, waarbij gevonden werd, dat de totale groei van hypocotylen van *Helianthus* en *Lupinus*, die zich onder invloed der zwaartekracht krommen, niet verandert.

Uit het bovenstaande blijkt, hoe buitengewoon tegenstrijdig de gegevens zijn omtrent den invloed der zwaartekracht op den groei en hoezeer een nader onderzoek op dit gebied gewenscht is.

Op één punt zijn echter de verschillende onderzoekers (Sachs (1872), Barth (1894), Jost (1924), Luxburg (1905) e.a.) vrijwel tot dezelfde resultaten gekomen, n.l. wat betreft den groei van knoopen. Hierbij blijkt, dat de in dwarse richting werkende zwaartekracht den groei versnelt, dat soms zelfs een uitgegroeid deel

opnieuw tot groei gebracht wordt. Zeer waarschijnlijk gedragen de knoopen zich principiëel anders dan andere plantendeelen en mag men de hierbij verkregen resultaten zeker niet generaliseeren [1]).

B. Eigen experimenten.

1. Methode. Bij het bepalen van den invloed van de zwaartekracht op den groei, moet men rekening houden met het feit, dat groeireacties vaak een golfvormig verloop hebben en dus bestaan uit een groeivertraging en een groeiversnelling. Meet men daarom de lengtetoename met groote tijdsintervallen, dan bestaat de mogelijkheid, dat de aanwezige groeireactie daardoor in het geheel niet tot uiting komt. Men moet dus den groei in zoo kort mogelijke intervallen meten. Hiervoor kan men gebruik maken van de cinematographische methode door Buder (1926) en Lundgårdh (1918) uitgewerkt. Een bezwaar hiervan is echter, dat men gedurende het continu-roteeren op de horizontale as van den klinostaat den groei niet kan meten. Voor het meten van den groei op den klinostaat is de door Koningsberger (1922) geconstrueerde zelfregistreerende auxanometer zeer geschikt, waarvan ik dan ook gebruik heb gemaakt. Hiermee kan men niet alleen nauwkeurig den groei in zeer korte tijdsintervallen bepalen, doch tevens is het hierbij mogelijk den groei ook gedurende het roteeren om de horizontale klinostaat-as te registreeren. Men registreert den tijd, dien een plantje noodig heeft om 10 μ te groeien. Het plantje groeit tegen een zeer fijn gouden plaatje aan en drukt dit langzaam omhoog. Zoodra het plaatje 10 μ omhoog gedrukt is, wordt een contact gemaakt met een fijne platina punt. Dit moment wordt geregistreerd en tevens de contactpunt met het plaatje 10 μ omhoog verplaatst. Hierbij kan men tot op 1 μ nauwkeurig de lengtevermeerdering gedurende 6 minuten bepalen. Met behulp van deze methode heeft Koningsberger al een reeks geogroeireacties bepaald. Hierop is echter

---

[1]) In dit opzicht ben ik het geheel met Stark eens, wanneer hij in zijn referaat (*Zeitschr. f. Bot., Bd. 22, S. 284*) zegt, dat mijn proeven geen verklaring geven voor de verschijnselen, zooals deze bij knoopen optreden.

door Bremekamp (1925) een critiek uitgeoefend. Door hem is er n.l. op gewezen, dat, indien een plantje op de horizontale klinostaat-as een dorsiventraliteitskromming uitvoert, de top niet meer recht onder het gouden plaatje groeit en dus een langeren weg heeft af te leggen. Dit zal bij de registratie als een schijnbare groeivertraging tot uiting komen. Bij het weer verticaal plaatsen zal het plantje zich weer recht strekken en zoodoende schijnbaar een groeiversnelling vertoonen. Om exacte gegevens te verkrijgen moet deze dorsiventraliteitskromming worden uitgeschakeld. Eerst heb ik getracht dit te bereiken, door de coleoptielen, in plaats van op den normalen, op den intermitteerenden klinostaat te plaatsen. De zwaartekracht werkte dan steeds in de richting loodrecht op het symmetrievlak van het coleoptiel. Wordt n.l. de dorsiventraliteitskromming daardoor veroorzaakt, dat het coleoptiel niet alzijdig even gevoelig is voor de zwaartekracht, dan zou in dit geval geen kromming mogen optreden. Het bleek echter, dat de coleoptielen ook nu een zeer duidelijke kromming uitvoerden en dat de dorsiventraliteitskromming dus geheel autonoom is, zooals trouwens door Lange (1925) en Pisek (1926) reeds werd vermoed.

Nu het op deze wijze niet mogelijk was gebleken de dorsiventraliteitskromming uit te schakelen, heb ik gebruik gemaakt van de methode door van Dillewijn (1927) beschreven, om de zeer kleine nutaties uit te schakelen. De voor het ongewapende oog niet waarneembare nutaties veroorzaken reeds een duidelijke onregelmatigheid in de registratie van den groei. Van Dillewijn laat de coleoptielen door een zeer nauw ringetje groeien, zoodat het gedeelte vlak onder den top volkomen gefixeerd is. Op deze wijze blijkt de groei geheel constant te worden. Werden nu plantjes, waarvan de top op deze wijze gefixeerd was, op de horizontale as van den klinostaat geroteerd, dan bleek dat er geen kromming optrad, zelfs niet, wanneer gedurende meer dan een uur geroteerd werd.

De auxanometer was gemonteerd op een klinostaat van de Bouter (Went, 1922). Deze heeft het groote voordeel dat hij zeer soliede gebouwd is en zelfs bij groote excentrische belasting nog volkomen regelmatig blijft loopen. De auxanometer behoeft dan ook niet uitgebalanceerd te worden, zooals bij de proeven van Ko-

ningsberger nog het geval was. De omlooptijd van den auxanometer bedroeg 6 min. terwijl ook de groei elke 6 min. gemeten werd. De lengtetoename werd dus gemeten tusschen twee punten, waarin het coleoptiel zich in denzelfden stand bevond. Hierdoor is de fout, waarop Koningsberger (l.c., blz. 103) wijst, n.l. de schijnbare onregelmatigheid in den groei veroorzaakt door het doorbuigen van het coleoptiel, geheel uitgeschakeld.

De plantjes werden gekweekt in ronde zinken bakjes, die door middel van een klemschroef op den auxanometer bevestigd werden. (*zie:* Koningsberger (1922)). Een bezwaar is echter, dat bij het horizontaal stellen vaak zeer geringe verschuivingen der aarde plaats vinden. Dit geeft aanleiding tot een plotselingen „sprong" in de groeiregistratie. Om dit zoo veel mogelijk te vermijden, werd op de aarde een rond koperen plaatje gebracht voorzien van een rond gaatje, waardoor heen het coleoptiel groeit. Dit plaatje drukte door middel van een spiraalveer de aarde stevig aan, zoodat verschuivingen tot een minimum gereduceerd werden. Toch trad soms nog een zeer geringe verschuiving op, doch deze bedroeg slechts enkele microns. Uit het beeld der groeireactie is direct te zien, dat dit geen groei kan zijn, daar de verandering volkomen sprongsgewijze optreedt, zoowel na het horizontaal stellen, als na het weer verticaal plaatsen.

Nadat het plantje op den auxanometer bevestigd was, werd direct begonnen met het roteeren, waarbij echter de as van den klinostaat verticaal bleef staan. Na eenige uren, wanneer de groei constant was geworden, werd de as 90° gedraaid en na verloop van een bepaalden tijd weer verticaal gezet.

2. *Proeven.* In het geheel werden twee reeksen van proeven uitgevoerd, n.l. met een rotatieduur van 30 en van 60 minuten. Langer heb ik op de horizontale as niet geroteerd, daar ik vreesde, dat de dorsiventraliteitskromming niet geheel meer te verhinderen zou zijn en de resultaten dus onbetrouwbaar zouden worden. De resultaten van deze twee reeksen van metingen zijn in de tabellen XXVII en XXVIII weergegeven.

Elke reeks bestaat uit een groot aantal waarnemingen en hieruit is ten slotte het gemiddelde berekend. Dit laatste heb ik gedaan om den invloed van „Manipulationsreaktionen" (Zimmermann

(1927a)) uit te schakelen. Inderdaad bleek, dat in sommige gevallen, zoowel na het horizontaal stellen als na het weer verticaal plaatsen, een onregelmatigheid in den groei optrad. Dit geschiedde echter zeer onregelmatig. Nu eens trad na het weer verticaal plaatsen een versnelling (tabel XXVIII, 25, 26), dan weer een vertraging (tabel XXVIII, 24) op. Door den gemiddelden groei te nemen, vallen deze schommelingen vrijwel geheel weg. De vraag is echter of dit wel gecorloofd is. Indien n.l. de geogroeireactie een golfvormig verloop had, doch de cardinale punten niet op vaste tijden vielen, dan zou het mogelijk zijn, dat door het gemiddelde van vele reacties te nemen, de geheele geogroeireactie niet meer tot uiting kwam. Dit is hier echter toch geenszins het geval. Allereerst zijn de schommelingen volkomen onregelmatig en vertoonen in het geheel geen golfvormig verloop; er zijn echter ook verscheidene plantjes, die na het roteeren om de horizontale as absoluut geen verandering in den groei vertoonen, tabel XXVIII no. 18, 19, 20, 32, 33a, 33b).

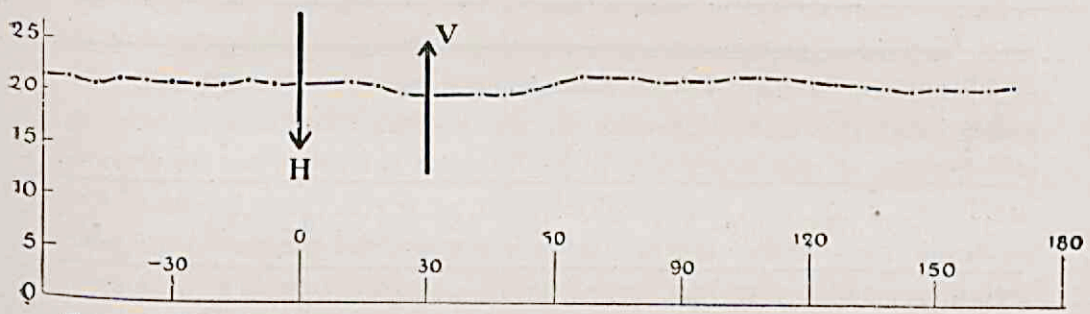

Fig. 4. Gemiddelde lengtegroei van coleoptielen voor en na het roteeren om de horizontale as van den klinostaat. Op de abscis is de tijd in minuten, op de ordinaat de groeisnelheid in μ per minuut aangegeven. H = horizontaal, V = verticaal. Duur der rotatie 30 min. Gemiddelde van 13 reacties.

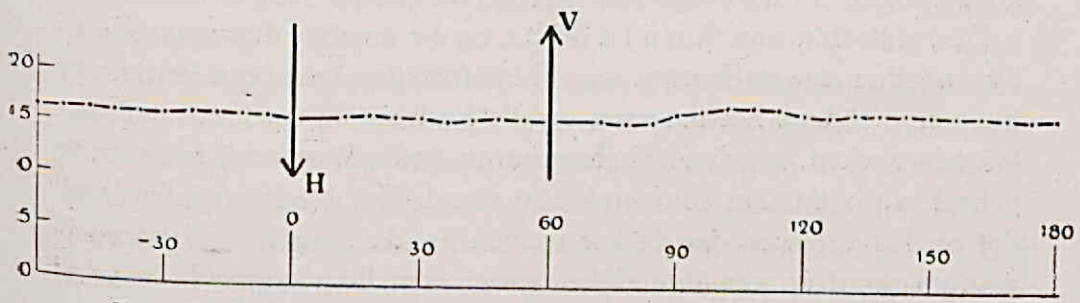

Fig. 5. Als fig. 4. Duur der rotatie 60 min. Gemiddelde van 19 reacties.

De figuren 4 en 5 laten ons den regelmatigen groei van de plantjes zien. Hierbij is de eerste meting na het horizontaal en het weer verticaal plaatsen niet aangegeven, daar deze om de bovengenoemde reden niet betrouwbaar is. Uit deze figuren ziet men duidelijk, dat noch na het horizontaal plaatsen noch na het weer verticaal plaatsen, een noemenswaardige groeireactie optreedt. Aan de zeer geringe schommeling in den groei, die na het weer verticaal plaatsen

TABEL III.

Groei van een coleoptiel, dat vrij onder het contactplaatje van den auxanometer staat, voor en na het roteeren om de horizontale as van den klinostaat. Rotatieduur 30 min. Bij ↓ horizontaal, bij ↑ verticaal.

Proef-nummer	0 min.				30 min. ↓ horizontaal					60 min. ↑ verticaal				90 min.
37	16.5	16.8	17.0	17.8	17.5	17.8	17.7	17.3	17.2	15.7	14.8	15.3	14.5	13.8	14.0

Proef-nummer	120 min.					150 min.				
37	16.0	18.0	18.2	20.5	20.5	19.5	18.7	18.3	18.2	17.5

gevonden werd, durf ik geen beteekenis te hechten. Zeer waarschijnlijk is deze nog een gevolg van een uiterst geringe nutatie. Hieruit blijkt dus, dat er geen geogroeireactie bij alzijdige inwerking der zwaartekracht optreedt.

De resultaten van Koningsberger moeten dus waarschijnlijk worden toegeschreven aan het optreden van een autonome kromming tijdens het roteeren om de horizontale as. Om dit nader te onderzoeken, werden enkele proeven gedaan, waarbij het plantje geheel vrij onder het contactplaatje stond. Het bleek nu inderdaad, dat na het roteeren om de horizontale as, de „groei" veel onregelmatiger werd en een duidelijke „groeiversnelling" optrad. In tabel III is een dergelijke proef weergegeven.

Wij zien hieruit, dat na het weer verticaal plaatsen, de „groei" onregelmatig wordt en een „groeiversnelling" optreedt. De hierbij gevonden reacties verschilden onderling vrij sterk. Ik moet er echter nog op wijzen, dat in deze gevallen de dorsiventraliteitskromming nog niet met het ongewapende oog was waar te nemen, een duidelijk bewijs hoe gevoelig de methode van Koningsberger is, doch tevens, hoe spoedig door uiterst geringe krommingen storingen kunnen optreden.

C. *Bespreking der resultaten in verband met de gegevens uit de literatuur.*

Bij de bespreking van de literatuur is er reeds op gewezen, hoe de verschillende onderzoekers tot geheel tegenstrijdige resultaten zijn gekomen en hoe dit voor een groot deel een gevolg is van de door hen gebezigde methodiek. Juist ten opzichte van deze methodiek zijn zeer ernstige bezwaren aan te voeren. Op de oudere onderzoekingen, b.v. die van Elfving, Schwarz, Noll en Hering zal ik hier niet ingaan, daar hierbij meestal geheel andere objecten onderzocht zijn en ook de meetmethoden niet fijn genoeg waren om zeer geringe verschillen in den groei aan te toonen. De waarneming van Luxburg, dat coleoptielen van *Avena* en *Triticum* bij plotseling horizontaal plaatsen in het geheel geen verandering in den groei vertoonen, klopt geheel met mijn eigen resultaten. Zeer jammer is het echter, dat bij dit onderzoek de groei gedurende slechts zeer korten tijd gemeten is, zoodat over het verdere verloop van den groei niets te zeggen valt. Hij bepaalde n.l. slechts den groei binnen den reactietijd, dus voor dat de kromming begon. Zijn resultaten zeggen dus niets omtrent het verband tusschen groei en kromming.

Dat Zollikofer (1921) tot zoo geheel andere resultaten is gekomen, moet waarschijnlijk wel door fouten in haar methodiek verklaard worden. Inderdaad is het zeer lastig in een horizontaal microscoop, waarin men telkens slechts een gedeelte van het coleoptiel ziet, den totalen groei te meten van een plantje dat zich kromt. Zeer terecht wijs Koningsberger op de groote fouten, die ontstaan bij de noodzakelijke verschuivingen. Het is dan ook

wel opmerkelijk, dat de reacties die zij vindt, onderling zeer sterk verschillen. Wel wordt de groei schijnbaar golfvormig, doch van een zekere regelmaat hierin is weinig te ontdekken.

Hoe de verschillen in de resultaten van Koningsberger en mij tot stand zijn gekomen, heb ik reeds besproken. Ook bij de resultaten van Koningsberger blijken de verschillende reacties een geheel verschillend karakter te hebben en is er weinig regelmaat te vinden. Ook bij de proeven van Koningsberger met langdurige rotatie heeft de dorsiventraliteitskromming de resultaten zeker vertroebeld. Na het onderzoek van Koningsberger zijn nog enkele onderzoekingen verschenen, waarbij de invloed der zwaartekracht werd onderzocht.

De onderzoekingen van Zimmermann (1927b), waarbij na inversen stand van wortels van *Lepidium* een groeiversnelling werd gevonden, schijnen met mijn resultaten in tegenspraak te zijn. De groeiversnelling die Zimmermann vindt is echter zeer gering. Deze is het gemiddelde van 10 reacties. Indien men echter de afzonderlijke reacties bekijkt, dan blijkt dat slechts een enkele wortel een duidelijke reactie vertoont. Bij de meeste is de groei na den inversen stand zeer onregelmatig, doch ook vóór het invers plaatsen traden schommelingen op. Men krijgt sterk den indruk, dat men hier te doen heeft met een „Manipulationsreaktion" en dat indien Zimmermann een grooter aantal waarnemingen had verricht, hij in het geheel geen reactie gevonden zou hebben.

De door Weber medegedeelde experimenten betreffende den invloed der zwaartekracht op den totalen groei van coleoptielen van *Avena* en *Hordeum* zijn met behulp van een geheel andere methode genomen. Hierdoor is het waarschijnlijk te verklaren, dat na het horizontaal plaatsen sterke veranderingen in den groei optraden. Weber gebruikt n.l. dezelfde methode als Schtscherback. Hij laat de coleoptielen groeien in glazen buisjes, waarin zij precies passen. Na gedurende eenigen tijd den groei in verticalen stand gemeten te hebben, worden de buisjes horizontaal geplaatst. Na verloop van circa 30 minuten, dus ongeveer de geotropische reactietijd, treedt een sterke groeivertraging op. Werden de buisjes hierna weer verticaal geplaatst, dan vindt hij een sterke groeiversnelling. Weber wijst op het verband met de groeireacties, die

door Koningsberger gevonden werden. Mijns inziens is het echter buiten allen twijfel, dat men deze resultaten moet beschouwen als een gevolg van den dwangtoestand, waarin de coleoptielen zich bevonden. Weber zegt zelf: „Ich habe die Beobachtungszeit leider sehr beschränken müssen, weil der Keimling sich in der Röhre der Wand derartig fest anlegte, dass ich wegen der Lichtbrechung die Spitze nicht mehr genau verfolgen konnte". Bij een volgende proefserie zorgt hij, dat de uiterste top nog even uit het glazen buisje steekt, doch ook dit verhindert niet, dat het coleoptiel zich geheel zal vastklemmen. Mijns inziens hebben deze metingen voor het beantwoorden van de gestelde vraag geen waarde, daar men van een normalen groei hier in het geheel niet meer kan spreken. Ook Schtscherback had destijds reeds gevonden, dat in glazen buisjes de groei vrijwel geheel tot stilstand komt. Bij de proeven, waarbij Weber direct den groei van de middellijn van coleoptielen, die zich vrij kunnen krommen, meet, vindt hij vrijwel geen groeiverandering. Soms treedt een geringe verandering op, doch daarbij blijkt dan tevens dat de groei vóór het horizontaal plaatsen ook niet geheel constant was. Hij had dan ook niet de conclusie mogen trekken, dat in de glazen buisjes dezelfde groeiveranderingen optreden als bij coleoptielen, die zich vrij kunnen krommen. Vergelijkt men b.v. zijn figuren 5 en 11 met elkaar, dan blijkt, dat na het weer verticaal plaatsen, de plantjes in de glazen buisjes een veel sterkere groeiversnelling geven, dan de plantjes, die zich vrij konden krommen.

Ook tegen de proeven van Nemeček zijn dezelfde argumenten aan te voeren, daar ook hij zijn objecten in glazen buisjes liet groeien om de geotropische kromming uit te schakelen. Hij ziet wel in dat het de vraag is of men hier te doen heeft met zuivere geogroeireacties, daar hij zelf zegt: „Die Reizvorgänge die sich in den, in solche abnorme Lagen gezwungenen Versuchspflanzen abspielen, dürfen sich wohl kaum auf geotropische Reizwirkungen allein[1]) beschränken, sondern es werden sich im Gegenteil sehr komplizierte Vorgänge abwicklen, die sich der näheren Beobachtung und Mes-

[1]) Spatieering van mij.

sung entziehen". Dit neemt niet weg, dat hij toch de veranderingen die hij vindt, in verband wil brengen met de geotropische verschijnselen.

Geheel in overeenstemming met mijn resultaten zijn de proeven van C h o l o d n y (1929), hoewel deze op een geheel andere wijze verkregen zijn. C h o l o d n y bepaalt niet direct de lengtevermeerdering, doch de toename in volumen van een stengel vóór- en nádat deze horizontaal werd geplaatst. Deze toename berekent hij uit de wateropname, terwijl hij de verdamping geheel buitensluit. Voor hypocotylen vindt hij noch bij *Helianthus*, noch bij *Lupinus* een duidelijke verandering in den groei na het horizontaal plaatsen.

HOOFDSTUK III.

Invloed der zwaartekracht op de groeistofverdeeling.

§ 1. Eigen experimenten.

Nadat in het vorige hoofdstuk is aangetoond, dat noch de groeistofproductie, noch de totale groei onder invloed der zwaartekracht verandert, moet de invloed van de zwaartekracht op het groeistoftransport onderzocht worden. Hiervoor moeten afzonderlijk de hoeveelheden groeistof, welke aan de twee zijden van een horizontaal geplaatst coleoptiel van den top naar de basis stroomen, bepaald worden.

A. Methode.

Om de groeistofhoeveelheden, welke aan de twee zijden getransporteerd worden, van elkaar te scheiden, werd gebruik gemaakt van het in fig. 6 afgebeelde toestelletje.

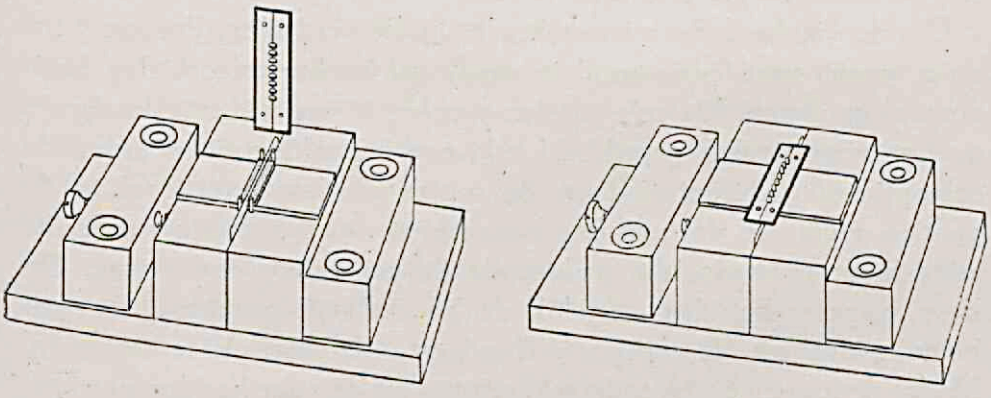

Fig. 6. Verklaring in den tekst.

Dit bestaat uit twee ebonieten blokjes, welke door middel van een schroef tegen elkaar gedrukt worden. Tusschen beide in is een

stukje van een scherp scheermesje geklemd. Dit mesje steekt slechts circa 2 mm boven de blokjes uit. Aan weerszijden van het mesje zijn met behulp van paraffine twee glazen plaatjes op de blokjes bevestigd. Aan beide zijden van het mesje wordt een reepje agar gelegd en wel zoodanig, dat het mesje ongeveer 0.25 mm boven de agar uitsteekt. Op dit mesje moeten nu de toppen worden gezet en wel zoodanig, dat deze er precies midden op komen te staan, daar dit anders aanleiding tot groote fouten kan geven. Om dit te bereiken werd in een platinaplaatje een reeks ovale openingen gevijld, waarin precies een topje paste. In dit plaatje is midden over deze openingen heen een ondiepe gleuf aangebracht. Het plaatje wordt nu zoodanig op de agar gelegd, dat het mesje precies in de gleuf past. Door de pinnetjes, die op de ebonieten blokjes bevestigd zijn, is de stand van het plaatje geheel gefixeerd. Zet men nu de toppen in de gaatjes, dan zullen ze precies midden op het mesje komen te staan. Het brengen van de topjes in de gaatjes bij zwak rood licht vereischt eenige oefening. Het bleek, dat dit gemakkelijker uit te voeren was, indien de oppervlakte van het platina donker was. Daarom werd op het platina een zeer dun plaatje eboniet bevestigd. Het is tevens een moeilijkheid, dat voorkomen moet worden, dat er groeistof door capillaire werking uit het eene stukje agar in het andere diffundeert. Hiervoor werd het mesje, zoowel als het platina plaatje, met een zeer dun laagje paraffine bedekt.

Om den invloed der zwaartekracht op de verdeeling der groeistof na te gaan, werd een aantal in aarde gekweekte coleoptielen horizontaal geplaatst. De coleoptielen werden in een richting loodrecht op het symetrievlak geprikkeld. Na een bepaalden tijd werden de coleoptielen gedecapiteerd en de topjes zoodanig verticaal in de gaatjes geplaatst, dat aan den eenen kant van het mesje steeds die zijde komt te staan, die gedurende de prikkeling onder was. Op deze wijze is het dus mogelijk de hoeveelheid groeistof, die aan beide zijden uit de toppen diffundeert, afzonderlijk te isoleeren. Nadat de toppen gedurende zekeren tijd op de agar hadden gestaan, werden ze verwijderd en de groeistof op de normale wijze quantitatief bepaald.

B. De groeistofverdeeling in toppen van coleoptielen.

Eerst werd een reeks proeven met coleoptielen van *Avena* uitgevoerd. Het resultaat hiervan is in tabel IV weergegeven.

TABEL IV.

Verdeeling der groeistof in toppen van coleoptielen van *Avena*, welke horizontaal geprikkeld zijn.

Proef-nummer	Tijd horizontaal in seconden	Aantal toppen	Tijd op agar in minuten	Hoeveelheid groeistof	
				bovenzijde	onderzijde
20—22	660	6	60	8.5	9.5
37—38	1800	6	90	2.0	6.2
39—41	1800	6	90	7.8	9.0
42—45	1800	7	60	4.4	7.0
51—54	1800	8	60	3.0	6.2
57—60	1800	8	60	3.2	4.0
61—64	1800	8	60	2.4	9.0

Hieruit blijkt, dat inderdaad een verschil in de hoeveelheid groeistof aan de beide zijden van den top aanwezig is. Steeds is er aan de onderzijde meer groeistof in de agar gekomen, dan aan de bovenzijde. Bij enkele proeven werd als contrôle ook de groeistof uit plantjes, die niet horizontaal gestaan hadden, geïsoleerd. Het bleek, dat de hoeveelheid groeistof ongeveer gelijk was aan de som van de hoeveelheid groeistof, die aan boven- en onderzijde geïsoleerd was. Dat het verschil in de totale hoeveelheid groeistof tusschen plantjes, die horizontaal of verticaal hadden gestaan, hier grooter was dan in tabel I werd gevonden, moet worden verklaard uit het feit, dat deze wijze van isoleeren minder exact is en geringe verliezen van groeistof hierbij niet te vermijden zijn.

Uit tabel IV blijkt ook nog, dat de resultaten onderling sterk uiteen loopen. Oorspronkelijk werd dit toegeschreven aan eventueele proeffouten, dat ondanks alle voorzorgen de topjes toch niet geheel midden op het mesje gestaan zouden hebben. Hoe kleiner de topjes zijn, hoe grooter de fout zal zijn. Daarom werd deze serie proeven herhaald, doch in plaats van coleoptielen van *Avena* werden nu

coleoptielen van *maïs* gebruikt. De toppen hiervan zijn circa 3 × zoo groot als die van coleoptielen van *Avena*, dus zullen fouten, die ontstaan doordat de toppen niet midden op het mesje staan ook 3 × zoo klein worden.

Eerst moest onderzocht worden of de groeistof uit toppen van *maïs* ook geanalyseerd kon worden met behulp van coleoptielen van *Avena*. Dit bleek inderdaad het geval te zijn, zooals de volgende proef laat zien.

Proefnummer 68. Datum 12 Mei 1928. 8 Maïstoppen 60 minuten op agar; agar verdeeld in 12 stukken; éénzijdig op gedecapiteerde coleoptielen van *Avena* geplaatst; kromming 20.5°.

De groeistof werkt dus in het geheel niet specifiek, hetgeen reeds door meerdere onderzoekers is aangetoond. Het bleek zelfs, dat toppen van *maïs* zeer veel groeistof vormen, circa 3 × de hoeveelheid van toppen van coleoptielen van *Avena*. Daarom werd in het vervolg voor proeven, waarbij groeistof noodig was, deze uit *maïs* geïsoleerd.

In tabel V ziet men het resultaat van de proefserie met maïstoppen.

TABEL V.

Verdeeling der groeistof in toppen van coleoptielen van *maïs*, welke horizontaal geprikkeld zijn.

Proef-nummer	Tijd horizontaal in seconden	Aantal toppen	Tijd op agar in minuten	Hoeveelheid groeistof	
				bovenzijde	onderzijde
70—75	2700	5	60	12.4	19.5
76—83	1800	4	60	9.6	14.0
	1800	4	60	10.5	16.2
	1800	4	60	13.4	16.7
84—89	1800	4	60	8.3	22 5
	1800	4	60	6.3	11.2
90—91	1800	4	60	2.5	8.5
92—95	900	4	60	4.6	8.7
96—97	1800	4	60	2.6	6.6
98—100	900	4	60	2.5	5.3
105—107	1800	4	60	3.2	7.0
117—123	1800	6	60	12.7	14.6
	1800	6	60	12.3	16.7

Ook hier zien we weer, dat steeds aan de zijde, die onder heeft gestaan, meer groeistof in de agar is gediffundeerd dan aan de zijde, die boven heeft gestaan. Het verschil is zeer belangrijk, doch ook hier loopen de cijfers onderling sterk uiteen. Deze zullen voor een deel misschien nog wel berusten op proeffouten, dat n.l. ondanks alle voorzorgen toch nog capillair groeistof uit het eene agar plaatje in het andere gediffundeerd is. Later werd echter ook nog een andere verklaring voor deze verschillen gevonden. Zooals uit het volgende hoofdstuk zal blijken, is de geotropische gevoeligheid niet uitsluitend in den top van het coleoptiel gelocaliseerd, doch ook in de meer basalwaarts gelegen zônes wordt de zwaartekracht gepercipiëerd. Ook het eenzijdig groeistoftransport heeft dus niet alleen in den top, doch over een betrekkelijken afstand in het coleoptiel plaats. Daar nu de lengte der afgesneden toppen bij de bovenbeschreven proeven nooit geheel gelijk was, zal dus ook steeds over een verschillend lange zône een polair groeistoftransport hebben plaats gevonden. Hierdoor zijn de verschillen in de tabellen IV en V voor een belangrijk deel te verklaren. Inderdaad bleek ook, dat naar mate de afgesneden toppen langer waren, een grooter verschil in de groeistofhoeveelheden gevonden werd.

Naar aanleiding van de in hoofdstuk V te beschrijven proeven werd nog onderzocht, hoe lang het polaire groeistoftransport na de prikkeling aanhield. Hiertoe werden de coleoptielen (*Avena*) eerst gedurende 30 minuten horizontaal geprikkeld, daarna gedurende

TABEL VI.

Verdeeling der groeistof in toppen van coleoptielen van *Avena*, welke horizontaal geprikkeld en daarna op de horizontale klinostaat-as geroteerd zijn.

Proef-nummer	Tijd horizontaal in seconden	Aantal toppen	Rotatie tijd in minuten	Tijd op agar in minuten	Hoeveelheid groeistof	
					bovenzijde	onderzijde
261—262	1800	6	64	105	5.0	4.7
264—265	1800	7	60	90	5.8	5.6
266—267	1800	7	60	90	6.7	7.0
268—269	1800	7	60	90	6.8	6.6
270—271	1800	7	60	90	5.3	5.7
272—273	1800	7	60	90	11.0	10.6
273—274	1800	7	60	90	12.0	12.5

1 uur op de horizontale as van den intermitteerenden klinostaat geplaatst. Vervolgens werden de toppen afgesneden en op de bovenbeschreven wijze de hoeveelheden groeistof aan beide zijden bepaald. Tabel VI toont ons het resultaat van deze proefserie.

Hieruit ziet men, dat nu aan beide zijden evenveel groeistof in de agar diffundeert. Het polaire groeistoftransport is dus spoedig na de prikkeling opgeheven. In hoofdstuk V zal ik op deze proefserie nog nader terugkomen.

C. De groeistofverdeeling in coleoptielcylindertjes.

Nadat uit de in het volgende hoofdstuk te beschrijven proeven gebleken was, dat de geoperceptie ook in de meer basaalwaarts gelegen zônes plaats vond, werd getracht om ook hierin een polair groeistoftransport aan te toonen. Dat dit inderdaad optreedt blijkt uit de volgende proeven.

Van een aantal in aarde gekweekte coleoptielen van *Avena* werden de toppen op 1 mm lengte afgesneden. Daarna werd van de stompen de bovenste 2 mm afgesneden en wel zoodanig, dat het primaire blad aan de plant vast bleef zitten. In dergelijke coleoptielcylindertjes is nu zeer gemakkelijk het groeistoftransport aan te toonen. (W e n t J r., l.c., blz. 56). Hiervoor plaatst men deze cylindertjes op een stukje agar en zet hierop een tweede stukje agar met groeistof. Het blijkt nu, dat de groeistof uit dit stukje door de cylindertjes heen in het eerste stukje agar overgaat. Om den invloed van de zwaartekracht hierop na te gaan, werden de cylindertjes op het in fig. 6 afgebeelde toestelletje geplaatst. Het mesje stak nu echter circa ½ mm boven de agar uit, zoodat de cylindertjes door een geringen druk vast op dit mesje bevestigd konden worden. Hierna werd op elk der cylindertjes een stukje agar met groeistof gezet. Vervolgens werd het geheele toestelletje 90° gedraaid, zoodat de cylindertjes horizontaal kwamen te staan. Na verloop van 90 minuten werden de cylindertjes verwijderd en de hoeveelheid groeistof, die aan elke zijde door de cylindertjes heen getransporteerd is, afzonderlijk geanalyseerd. Tabel VII geeft het resultaat van deze bepalingen.

Men ziet dus dat inderdaad het groeistoftransport ook hier onder

invloed der zwaartekracht een afwijking ondervonden heeft. Aan de onderzijde is steeds meer groeistof in de agar gekomen dan aan de bovenzijde.

TABEL VII.

Verdeeling der groeistof in horizontaal geplaatste cylindertjes van coleoptielen van *Avena*.

Proef-nummer	Tijd horizontaal in minuten	Hoeveelheid groeistof		Hoeveelheid groeistof op cylindertjes
		bovenzijde	onderzijde	
226	120	6.3	9.8	11.7
228	120	7.5	10.3	11.7
231	120	4.0	8.8	9.5
232	126	6.5	8.0	9.5
237	120	6.3	8.8	16.3
236	120	3.4	6.8	16.3
234	120	3.8	8.8	16.3

Deze proeven zijn ook daarom van belang, omdat in deze cylindertjes geen productie van groeistof plaats vindt, zooals uit contrôleproeven blijkt. De zwaartekracht kan dus uitsluitend een invloed gehad hebben op het transport der groeistof. De proeven met toppen zijn in zoo verre niet absoluut bewijzend, daar men ten slotte toch altijd hiertegen kan aanvoeren, dat hier een verandering in de productie van de groeistof plaats gehad zou hebben. Zoo zou b.v. onder invloed van de zwaartekracht de productie aan de onderzijde vermeerderd kunnen zijn, doch uitsluitend ten koste van die der bovenzijde, zoodat het eindresultaat zou wezen, dat de totale productie niet veranderde. Een dergelijke verklaring is door deze proeven onwaarschijnlijk geworden.

§ 2. Bespreking der resultaten in verband met de gegevens uit de literatuur.

Uit deze proeven is ten duidelijkste gebleken, dat bij de geotropische kromming de totale groei ten slotte niet verandert. Slechts de groeiverdeeling ondervindt een invloed van de zwaartekracht. Hierin verschilt de geotropische kromming dus van de phototropische, waar

zoowel de totale groei, als de groeiverdeeling beïnvloed wordt door het licht. De ongelijke groei komt daardoor tot stand, dat de groeistof niet meer alzijdig van den top naar de basis getransporteerd wordt, doch onder invloed der zwaartekracht een afwijking ondervindt. Door de zwaartekracht wordt een polariteit in de cellen van het coleoptiel geïnduceerd, zoodat ook het groeistoftransport polair wordt. Het woord polariteit zegt natuurlijk niets omtrent het wezen van het proces zelf en ik wil er dan ook geen andere beteekenis aan geven, dan Zimmermann in zijn bekende monographie (1927a) gedaan heeft, n.l. een as met twee ongelijke polen. Hiermede is dus ten duidelijkste aangetoond, dat men bij het tot stand komen der geotropische kromming wel degelijk het coleoptiel in zijn geheel moet beschouwen en dat de deelen dus zeker niet geheel onafhankelijk van elkaar reageeren. De reactie, die de eene zijde uitvoert is afhankelijk van die der andere zijde, zoodat ze dus harmonisch samenwerken.

Wat betreft de gegevens uit de literatuur over de groeiverdeeling bij horizontaal geplaatste plantendeelen, zoo blijkt, dat ook hier de meeste onderzoekers tot het resultaat gekomen zijn, dat bij negatief geotropisch reageerende deelen de onderzijde een groeiversnelling, de bovenzijde een groeivertraging vertoont. Bij positief geotropisch reageerende deelen is dit juist omgekeerd. Sachs (1873b) geeft reeds verschillende cijfers voor de groeiverdeeling van horizontaal geplaatste stengels en vindt een groeiversnelling aan de onderzijde, een vertraging aan de bovenzijde. Dit is later door vele onderzoekers bevestigd geworden, o.a. door Noll (1888), Luxburg (1905), Schtscherback (1910), Weber (1927) enz. Slechts over de quantitatieve verhouding tusschen de versnelling en de vertraging zijn de meeningen verdeeld.

Deze groeiverdeeling is nu geheel te verklaren uit de ongelijke verdeeling der groeistof.

Veel moeilijker is dit echter voor die onderzoekers, welke aannemen, dat bij de geotropische kromming een specifieke prikkelstof een rol zou spelen. Zoo komt b.v. Purdy (1921) op grond van haar experimenten tot de conclusie, dat uitsluitend aan de onderzijde van het coleoptiel van *Avena* de geleiding van den geotropischen prikkel plaats zou vinden. In zijn bekend overzicht over de prikkel-

geleiding sluit Stark (1927) zich nog bij deze opvatting aan. Hoe Purdy echter de groeivertraging, die aan de bovenzijde van het horizontaal geplaatste coleoptiel optreedt, wil verklaren is niet recht duidelijk, daar zij hier toch, zooals op blz. 16 uiteen gezet is, een groeivertragende stof moet aannemen. Op het feit, dat de proeven van Purdy geenszins bewijzend zijn, is van verschillende zijden o.a. door Beyer (1928) reeds gewezen, daar hierbij geen rekening is gehouden met de regeneratieprocessen, die na verwonding optreden.

Door Gradmann (1925) wordt aangenomen, dat in horizontale stengels van *Labiaten* slechts aan de onderzijde een groeiversnellende stof gevormd zou worden. Om de groeivertraging te kunnen verklaren, die aan de bovenzijde van horizontaal geplaatste stengels optreedt, maakt Gradmann gebruik van de statolithentheorie. Volgens hem zou de groeiversnellende stof dàn ontstaan, wanneer de statolithen tegen den tangentialen wand der cel drukken. Daar nu in den normalen verticalen stand de statolithen ook steeds een geringen druk op de tangentiale wanden uitoefenen, zou hierbij ook een geringe productie van prikkelstof plaats vinden. Bij het horizontaal plaatsen zal deze druk in de bovenhelft ophouden en hieruit verklaart Gradmann het optreden der groeivertraging. Ook Zimmermann (1927a) sluit zich bij deze beschouwing aan, waar hij zegt (blz. 148): „Sowohl die Wachstumsdifferenz zwischen Ober- und Unterseite, wie die Feststellung eines Wachstumsgefälles in Ober- und Unterhälfte, nicht aber in Mittellamellen, passt sehr gut zu den Befunden der Reizstoffbildung in beiden Hälften, sowie zur Annahme, dass der Schwerereiz nur dann eine Reizreaktionskette auslöst, wenn die Verlagerung der Stärkekörner radial auswärts erfolgt". Toch is mijns inziens een dergelijke verklaring voor het optreden van een groeivertraging wel zeer hypothetisch, vooral indien men bedenkt, dat de druk, die in den normalen verticalen stand op de tangentiale wanden wordt uitgeoefend, toch slechts buitengewoon gering kan zijn en daartegenover de groeivertraging bij het horizontaal plaatsen zeer sterk is. Ook heeft Cholodny (1927) later met groote zekerheid aangetoond, dat ook gespleten stengels, die met de sneevlakte naar onderen horizontaal geplaatst zijn, wel degelijk een geotropische kromming

uitvoeren, hetgeen door Gradmann ontkend was en met zijn hypothese ook niet te verklaren is. Ook Weber (1927) vindt dat van gespleten coleoptielen beide helften nog een kromming uitvoeren.

Zollikofer (1926) komt op grond van haar proeven met hypocotylen van *Paniceeën*, welke vóór de prikkeling geschroeid werden, tot de conclusie, dat slechts aan de onderzijde van het horizontaal geplaatste coleoptiel groeiversnellende stoffen gevormd zouden worden. Zij vergelijkt haar resultaten echter niet met de normale groeiverdeeling en geeft dus ook geen verklaring voor de groeivertraging, die aan de bovenzijde optreedt.

Ook volgens de laatste onderzoekingen van Beyer (1928) zou bij de geotropische kromming een prikkelstof een rol spelen. Volgens hem zou het niet mogelijk zijn met behulp van de theorie van Cholodny-Went Jr. de geotropische en phototropische kromming te verklaren. Zijn proefresultaten zijn echter eensdeels door Cholodny (1929a) weerlegd, terwijl zij ook voor de inwerking van de zwaartekracht geenszins bewijzend zijn, daar hierbij geen rekening is gehouden met het feit, dat ook de basale zônes de zwaartekracht kunnen percipiëeren. Hij ontkent, dat de prikkelgeleiding eenzijdig gelocaliseerd zou zijn. Hoe hij zich voorstelt, dat het groeiverschil tusschen de twee zijden tot stand komt, bespreekt hij echter niet.

Dat in ieder geval de in den top gevormde groeistof, voor het tot stand komen der kromming noodzakelijk is, toonde Brauner (1923) aan. Hij zette n.l. gedecapiteerde coleoptielen van *Avena* horizontaal en plaatste, nadat ze weer verticaal stonden, hierop ongeprikkelde toppen. Slechts die coleoptielen, waarop een top was geplaatst, reageerden duidelijk. Ongeveer hetzelfde kon door Went Jr. (1926) en Seubert (1925) aangetoond worden, n.l. dat gedecapiteerde coleoptielen niet geotropisch reageeren, tenzij men hierop agar met groeistof of speeksel plaatst. Toch bewijzen deze proeven nog niet, dat de groeistof direct een rol speelt bij het tot stand komen der geotropische kromming. Men kan er ook een andere verklaring aan geven, zooals b.v. Stark (1927) en Zimmermann (1927a) doen, n.l. dat de stoffen den groei versnellen en hierdoor de kromming pas tot uiting kan komen. De werking

zou dus zuiver tonisch zijn. Een zelfde bezwaar is aan te voeren tegen de proeven van Cholodny (1926), bij enkele van zijn proeven is dit echter uitgesloten.

Nu rest mij nog te bespreken de proeven, die uitgevoerd zijn om aan te toonen, dat de verschillen in groei aan de beide zijden onafhankelijk van elkaar tot stand komen.

Reeds Sachs (1873b) toonde aan, dat bij in de lengte gespleten stengels de bovenzijde (sneevlakte naar onderen) een groeivertraging, de onderzijde (sneevlakte naar boven) een groeiversnelling vertoont. Deze proef is door vele onderzoekers herhaald geworden en wel steeds met hetzelfde resultaat. (Copeland (1900), Schtscherback (1910), Weber (1927)). Aan de juistheid van de waarneming valt dan ook niet te twijfelen. Het is echter de vraag of men de reacties, zooals deze bij gespleten stengels optreden, zonder meer mag vergelijken met die van intacte planten. Hierop heb ik reeds in mijn voorloopige mededeeling (1929a) gewezen, terwijl ook Cholodny (1929a) tot dezelfde conclusie is gekomen. Indien namelijk de geotropische kromming daardoor tot stand komt, dat het normale groeistoftransport een afwijking ondervindt, dan zal bij een gespleten stengel in de helft met de sneevlakte naar onderen gekeerd, de groeistof naar deze sneevlakte toe worden gevoerd; in de andere helft echter juist hier van af. Daar nu een zoo diep ingrijpende verwonding zeer sterk den groei van de dichtbij gelegen cellen vertraagt (Schtscherback), kan de werking der groeistof hier waarschijnlijk niet tot uiting komen, terwijl juist in de andere helft de groeistof naar de normale weefsels toe wordt gevoerd. Inderdaad zijn er aanwijzingen, dat deze opvatting juist is. Zoo wijst Cholodny (1927) er op, dat indien men een gespleten stengel met de sneevlakte naar onderen gekeerd horizontaal legt, deze aanvankelijk geen geotropische kromming uitvoert. Pas na 36 uur, dus als het weefsel zich eeniger mate hersteld heeft, begint er een duidelijke geotropische kromming op te treden.

Doch ook uit de proeven van Schtscherback kan men afleiden, dat bij gespleten stengels een stoftransport naar de sneevlakte toe plaats vindt. In de hypocotylen van *Lupinus* wordt de groeistof waarschijnlijk in den centralen cylinder gevormd. (Cholodny (1926)). Schtscherback toonde destijds reeds aan,

dat indien hij een hypocotyl zoodanig in de lengte spleet, dat de eene helft den intacten centralen cylinder bevatte, deze nog slechts groeide, terwijl in de helft, die alleen nog schors bevatte, de groei tot stilstand gekomen was. Werden dergelijke gespleten stengels nu horizontaal geplaatst en wel zoodanig, dat de grootste helft zich boven bevond, dan traden er twee verschijnselen op: *a.* alleen het bovenstuk kromde zich en het onderste schorsgedeelte bleef recht; *b.* het schorsgedeelte kromde zich ook en de geheele kromming had een normaal karakter. Het verschil werd hierdoor veroorzaakt, dat in het eerste geval het contact tusschen de beide helften niet goed was. Werd voor een goed contact tusschen de helften gezorgd, dan trad er tevens een sterke groei in het onderste gedeelte op. Dit wijst mijns inziens op het feit, dat ook bij deze helften een stofuitwisseling plaats vindt en dat men dus ook niet met geheel van elkaar onafhankelijke reacties te doen heeft.

Hier kan ook nog een proefserie van Gradmann (1925) vermeld worden. Gradmann toonde aan, dat gespleten *Labiaten*-stengels, waarbij de twee helften op elkaar waren gebonden, een duidelijke geotropische kromming vertoonden. Werd echter tusschen beide helften een stukje bladtin gebracht, dan was de kromming veel zwakker. Gradmann verklaart deze proeven door een diffusie van de in de onderhelft gevormde prikkelstoffen naar de bovenhelft toe aan te nemen. Naar onze meening moet de remming van de kromming juist daarin gezocht worden, dat de groeistof niet van de bovenhelft in de onderhelft kan diffundeeren. Ook hier echter toonen deze proeven in ieder geval aan, dat beide helften niet onafhankelijk van elkaar reageeren.

Uit het bovenstaande blijkt dus duidelijk, dat men de proeven met gespleten stengels op geheel verschillende wijze kan interpreteeren en dat men hieruit, zooals in de inleiding er reeds op gewezen werd (blz. 2), geenszins mag afleiden, dat de geotropische kromming tot stand komt door het onafhankelijk reageeren der twee helften, een conclusie waartoe al deze onderzoekers komen en die ook Zimmermann in zijn overzicht (1927a) als juist erkent. In tegendeel, indien men al deze gegevens overziet, dan blijkt, dat

deze geheel te verklaren zijn met de theorie van Cholodny-Went Jr. Ik zou echter een uitzondering willen maken voor die gevallen, waarbij de geotropische kromming tot stand komt door middel van knoopen, daar ik, in tegenstelling met Cholodny, wèl van meening ben, dat hier wel degelijk een verandering in den totalen groei plaats vindt.

HOOFDSTUK IV.

De verdeeling der geotropische gevoeligheid in het coleoptiel.

§ 1. Inleiding.

Oorspronkelijk was het mijn bedoeling te onderzoeken of het mogelijk was uit de verschillen in de hoeveelheden groeistof, die aan beide zijden uit een top naar de basis toe stroomen, de geotropische kromming ook quantitatief te verklaren. Is de totale groeistofproductie en de totale groei bekend, dan kan men uit de verschillen in de hoeveelheid groeistof ook de verschillen in den groei der beide zijden en hieruit weer de kromming berekenen. Uit de tabellen IV en V bleek reeds, dat dit door de groote variabiliteit niet mogelijk was. Een verklaring voor deze variabiliteit werd gevonden, door het gedrag van de stompen der coleoptielen na te gaan, die na horizontale prikkeling gedecapiteerd werden voor isolaties van groeistof. Het blijkt namelijk, dat deze stompen nog een zeer sterke geotropische kromming uitvoeren. Een dergelijke kromming van plantjes, die na de prikkeling direct gedecapiteerd werden, is reeds meerdere malen beschreven (b.v. Rothert (1896)). Indien de gedecapiteerde plantjes zelf al een kromming uitvoeren, dan is het natuurlijk niet mogelijk om uit de isolaties van de groeistof uit den top de kromming van intacte plantjes te berekenen, daar een deel van deze krommingen geheel onafhankelijk van den top tot stand komt. Wel bleek, dat de top toch een duidelijken invloed op de kromming heeft, hetgeen ook zeer begrijpelijk is, gezien de resultaten van het vorige hoofdstuk. Om een indruk te krijgen van den invloed van den top op de sterkte van de geotropische kromming werd de volgende serie proeven uitgevoerd:

Een aantal coleoptielen van *Zea Mays* werd gedurende 30 minuten horizontaal geprikkeld en daarna op de horizontale as van den klinostaat geroteerd. Een deel van de coleoptielen werd direct na de

prikkeling gedecapiteerd, een ander deel na 60 minuten roteeren. Na verschillenden tijd werden de coleoptielen gefotografeerd en de krommingen gemeten. Tabel VIII geeft ons het resultaat van deze proeven.

TABEL VIII.

Geotropische kromming van coleoptielen van *Zea Mays*, welke gedurende 30 min. horizontaal geprikkeld zijn en daarna direct op de horizontale as van den klinostaat geroteerd. Een deel der coleoptielen werd direct na de prikkeling gedecapiteerd, de rest na 60 min.

Proef-nummer	Aantal coleoptielen	Gedecapiteerd na ... min.	Gephotographeerd na ... min.	Kromming	Verschil
519	11	0	135	26.7	5.1
519	11	60	135	31.8	
520	10	0	120	29.1	11.6
520	9	60	120	40 7	
521	8	0	150	19.6	6.2
521	8	60	150	25 8	
522	15	0	120	16.8	14.3
522	12	60	120	31 1	
532	3	0	145	16 0	8.7
532	3	60	145	24.7	

Uit deze tabel blijkt duidelijk, dat de plantjes, die pas 60 minuten na de prikkeling gedecapiteerd zijn, een sterkere kromming vertoonen. Het verschil van beide krommingen geeft ons een maat voor den invloed, dien de top gedurende deze 60 minuten op de kromming heeft gehad. Uit tabel V blz. 32 bleek, dat indien men gedurende deze 60 minuten de afgesneden toppen op twee stukjes agar plaatste, de hoeveelheden groeistof, welke hierin aan beide zijden diffundeerden ongelijk waren. Uit deze verschillen zou men moeten kunnen berekenen hoe groot het verschil in kromming is tusschen die plantjes, welke direct na het prikkelen en die, welke pas na 60 minuten gedecapiteerd zijn. Bij deze laatste immers zal gedurende deze 60 minuten de groeistof uit den top zich ongelijk over de twee helften der basis verdeelen. Oorspronkelijk was het dan ook mijn plan deze proeven zeer nauwkeurig te herhalen om te zien of dit inderdaad ook quantitatief uitkomt. Bij nader inzien bleek echter,

dat dit zonder meer niet mogelijk is. Bij de in het vorige hoofdstuk beschreven proeven stonden de toppen verticaal op de agar, terwijl bij de hierboven beschreven proeven de plantjes om de horizontale as van den klinostaat roteerden. Nu zal uit hoofdstuk VII blijken, dat de in de lengterichting werkende zwaartekracht een zeer sterken invloed heeft op de voorafgegane geo-inductie. De groeistofverdeeling zal dus in toppen, die verticaal staan zeker anders zijn, dan in toppen, die om de horizontale as van den klinostaat roteeren. Om dus beide proefseries met elkaar te kunnen vergelijken, zou men ook de groeistofisolaties op de horizontale as van den klinostaat moeten laten plaats vinden. Dit geeft echter zeer groote technische moeilijkheden en daarom werden deze proeven dan ook niet door mij uitgevoerd. Ook kan men de plantjes na de prikkeling niet gedurende 60 minuten verticaal laten staan, daar de kromming dan reeds aangevangen is en dus een tegengesteld gerichte geo-inductie op zou treden.

Hoe moeten de krommingen van de coleoptielen, die na de prikkeling gedecapiteerd werden, verklaard worden? Het was zeer goed mogelijk, dat gedurende het horizontaal staan de ongelijke groeistofverdeeling van uit den top de basis reeds bereikt zou hebben en dat hierdoor de basiskrommingen tot stand zouden komen. Indien dit werkelijk het geval was, dan zou na een kort durende prikkeling in het gedecapiteerde coleoptiel geen kromming meer mogen optreden. Hierbij zou het dan tevens mogelijk zijn, om een quantitatief verband tusschen groeistofverdeeling en kromming aan te toonen. Om dit nader te onderzoeken, werden coleoptielen van *Avena* en van *Zea Mays* gedurende korten tijd (1—5 min.) op de centrifuge geprikkeld met krachten variëerende tusschen 5—10 g. Direct na het prikkelen werden de plantjes gedecapiteerd, doch ook nu traden nog duidelijke krommingen in den stomp op. Een prikkelgeleiding van uit den top is hierbij vrijwel uitgesloten en dus moeten deze krommingen veroorzaakt zijn door een perceptie, die ook in de basis heeft plaats gevonden. Inderdaad kon zelfs, zooals op blz. 35 is medegedeeld, hierin een afwijking van het groeistoftransport worden aangetoond. Het is daarom noodzakelijk de verdeeling der geotropische gevoeligheid nader te onderzoeken. Alvorens de resultaten van mijn proeven mede te deelen, wil ik eerst een kort overzicht van de desbetreffende literatuur geven.

§ 2. Literatuuroverzicht.

De verdeeling der geotropische gevoeligheid is veel moeilijker te onderzoeken dan die der phototropische, daar men de zwaartekracht niet, zooals het licht op elke willekeurige zône eenzijdig kan laten inwerken. Voor het bepalen van de verdeeling der geotropische gevoeligheid heeft men voornamelijk van twee methoden [1]) gebruik gemaakt: *a.* van decapitatieproeven; *b.* van de methode van P i c c a r d, d.i. de plantendeelen zoodanig op de centrifuge te prikkelen, dat de centrifugaalkracht op den top en de basis in verschillende richting inwerkt. Reeds D a r w i n (1880) wijst er op, dat er waarschijnlijk een verschil in gevoeligheid voor licht en zwaartekracht in de basis van coleoptielen van *Phalaris* bestaat. Sneed hij namelijk van den top 0.14, 0.1 en 0.07 duim af, dan bleken de stompen nog wel geotropisch, echter niet meer phototropisch te reageeren. Ook R o t h e r t (1896) vond een duidelijke geotropische reactie bij gedecapiteerde coleoptielen. Hij wijst er echter op, dat direct na het decapiteeren de phototropische, zoowel als de geotropische gevoeligheid is opgeheven en dat deze na zekeren tijd pas weer terugkeeren. Tegelijkertijd wordt ook de groei weer sterker, hetgeen hij toeschreef aan het regenereeren van een nieuwen physiologischen top. Daar zijn proeven met gedecapiteerde coleoptielen zich steeds over langeren tijd uitstrekken, geven deze ons geen nadere gegevens over de verdeeling der gevoeligheid, daar met het regenereeren van een nieuwen physiologischen top ook de gevoeligheid van deze zône verandert. R o t h e r t wijst reeds hierop, terwijl ik (1926) voor coleoptielen van *Avena* heb kunnen aantoonen, dat de phototropische gevoeligheid in een bepaalde zône toeneemt na regeneratie van de vorming van groeistof. Dit is de reden, waarom vele in de literatuur beschreven decapitatieproeven niet bewijzend zijn. R o t h e r t komt tot de conclusie, dat de geotropische gevoeligheid voornamelijk in den top gelocaliseerd is, daar hier de kromming het eerst optreedt, terwijl de zône van maximalen groei veel lager gelegen is.

---

[1]) De methoden, die in enkele oudere onderzoekingen (b.v. C z a p e k (1898)) gebruikt zijn, zullen hier verder niet besproken worden.

Ook Tröndle (1913) heeft getracht uit het verloop der geotropische kromming conclusies te trekken omtrent de verdeeling der gevoeligheid. Deze methode is echter niet juist, daar hij geen rekening houdt met de prikkelgeleiding. Een kromming in een zône van de basis behoeft daar ter plaatse nog niet gepercipiëerd te zijn. Het is dus ook totaal onmogelijk den presentatietijd van een dergelijke zône te bepalen, door te onderzoeken hoe lang men moet prikkelen om in deze zône een nog juist zichtbare kromming te verkrijgen.

Fr. Darwin (1899) toonde aan, dat indien men een kiemplantje van *Phalaris, Setaria* en *Sorghum* zoodanig horizontaal legt, dat de top volkomen gefixeerd is, terwijl de basis zich vrij kan krommen, er geen evenwichtstoestand bereikt wordt, doch dat de kromming steeds verder door gaat, zoodat ten slotte het geheele kiemplantje zich oprolt.

Massart (1902) heeft deze proeven met coleoptielen van *Avena* herhaald en vindt, dat de kromming wel veel verder dan den verticalen stand doorgaat, dat echter een evenwichtsstand bereikt wordt, hetgeen dus op een geotropische gevoeligheid van de basis wijst. Op deze methode is echter door Miehe (1902) en Jost (1903) kritiek uitgeoefend, daar de proeven ook op geheel andere wijze te verklaren zijn. Dit is de reden, dat door Fr. Darwin (1908) met behulp van de methode van Piccard de verdeeling der geotropische gevoeligheid bij *Sorghum* nog eens nader onderzocht werd. Hij komt tot de conclusie, dat slechts het coleoptiel gevoelig is, terwijl het mesocotyl geheel ongevoelig zou zijn.

Door von Guttenberg (1911) is met behulp van deze methode een uitgebreid onderzoek verricht over de verdeeling der gevoeligheid van coleoptielen van diverse *Gramineeën*. Bij *Avena* vindt von Guttenberg een zeer gevoelige zône van 2.8 mm. Bij *Hordeum* is deze zône langer, n.l. 4 mm, terwijl bij *Setaria* het geheele coleoptiel ongeveer in gelijke mate gevoelig zou zijn en het mesocotyl geheel ongevoelig. Bij enkele coleoptielen van *Avena* en *Hordeum* traden S-vormige krommingen op, d.w.z. de basis en de top reageerden onafhankelijk van elkaar. Ook door Dewers (1914) werden de S-krommingen regelmatig gevonden. Hij komt dan ook tot dezelfde conclusies als von Guttenberg, slechts op enkele punten, b.v. de gevoeligheid van de mesocotylen van *Paniceeën*,

zijn zijn resultaten afwijkend. Von Guttenberg zoowel als Dewers besluiten uit het teruggaan der S-krommingen tot het bestaan van een acropetale prikkelgeleiding, m.i. ten onrechte, daar deze teruggang even goed verklaard kan worden door het zich verplaatsen van de topkromming naar de basis, waarbij het apicale gedeelte zich recht strekt. (*zie:* hoofdstuk V). Door Herzog (1925) is nog de verdeeling der gevoeligheid bij kiemplantjes van *Vicia sativa, Brassica Napus, Linum usitatissimum* en *Lepidium sativum* onderzocht geworden. Hij komt tot het resultaat, dat een betrekkelijk lange zône geotropisch gevoelig is en dat de gevoeligheid binnen deze zône gelijkmatig verdeeld is. Bij bloeistengels van *Bellis perennis* is echter de apicale zône duidelijk gevoeliger dan de meer basaalwaarts gelegen zônes, zoodat deze zich meer aansluiten bij hetgeen van *Gramineeën* bekend is.

Al geeft de methode van Piccard ons wel een inzicht in de vraag of er een localisatie van de gevoeligheid aanwezig is, een nadere analyse van de verdeeling daarvan kan zij ons niet geven. Het is slechts mogelijk het punt te bepalen, waarbij het deel aan de eene zijde van de rotatie-as even sterk geprikkeld wordt als het deel, dat aan de andere zijde uitsteekt. Over een verdeeling der gevoeligheid binnen deze deelen zegt deze methode ons echter niets, vooral als de lengte der gevoelige zône niet bekend is. Door Jost (1912) is vooral de aandacht hierop gevestigd. Het is n.l. mogelijk zeer vele hypothesen omtrent de verdeeling der gevoeligheid op te stellen, die alle het resultaat van een rotatieproef verklaren. Ook de andere onderzoekers, die deze methode gebruikt hebben, wijzen hier op. Daarom werd vaak getracht door decapitatieproeven de lengte der gevoelige zône te bepalen. Deze zijn echter geenszins bewijzend, daar door de decapitatie meest de normale correlatie verbroken is en de objecten dan na regeneratie pas weer reageeren. Zoo zijn hierdoor b.v. de gegevens van Herzog zeer twijfelachtig. Hierbij komt nog, dat Dewers (1914) gevonden heeft, dat bij toepassing van de methode van Piccard de ligging van het compensatiepunt naar gelang van de rotatiesnelheid wisselt. Dit maakt het interpreteeren van de resultaten nog moeilijker, daar blijkbaar bij deze wijze van prikkelen de productregel reeds niet meer geldig is.

§ 3. Eigen experimenten.

Voor de analyse van de verdeeling van de geotropische gevoeligheid werd gebruik gemaakt van decapitatieproeven. De hierbij optredende correlatiestoring werd daardoor opgeheven, dat op de gedecapiteerde coleoptielen agar met groeistof werd geplaatst. Dat onder dergelijke omstandigheden een coleoptielstomp nog duidelijke geotropische krommingen uitvoert, is aangetoond door Brauner (1923), Seubert (1925) en Went Jr. (1926).

De coleoptielen werden op verschillende hoogte gedecapiteerd en van de zoodoende verkregen stompen de presentatietijd bepaald. Een voordeel van het bepalen van den presentatietijd is ongetwijfeld, dat hierbij de productregel nog geldig is. Een bezwaar is echter, dat de bepaling een subjectief karakter draagt, daar de grens voor een juist zichtbare kromming nooit scherp is. Toch zijn de cijfers onderling vrij goed te vergelijken en dit was voor mijn doel het voornaamste.

A. Methodiek.

De coleoptielen werden op de normale wijze in aarde gekweekt. Zoodra ze een lengte van circa 3 cm bereikt hadden, werd de top zeer nauwkeurig op een bepaalde lengte afgesneden. Hiervoor werd gebruik gemaakt van het in fig. 7 afgebeelde toestel.

Het bakje met coleoptielen wordt geplaatst op de koperen plaat A. Door middel van de stelschroef D is deze te verschuiven langs de as B. Eén omwenteling van de stelschroef verplaatst de plaat 1 mm. Op D is een verdeeling van 100 streepjes aangebracht, waarbij dus elk streepje een verplaatsing van 0.01 mm geeft. Door middel van de klemschroef C is de stelschroef op de as bevestigd. Wordt C dus losgedraaid, dan is het mogelijk A tegelijk met D langs de as B te verschuiven. De bovenplaat E is vast met de as verbonden. Hierin is een kleine opening e aangebracht. Door C los te draaien kan men A zoodanig langs de as verschuiven, dat de top van het coleoptiel vlak onder de opening in de bovenplaat E komt te staan. Men zet nu C vast en draait voorzichtig met behulp van D de grondplaat verder omhoog, totdat de top van het coleoptiel even hoog komt als de bovenkant van plaat E. Men kan dit het gemak-

kelijkst waarnemen, door op E een scheermesje te leggen en dan zoolang te draaien, totdat de top dit mesje juist raakt. Men leest vervolgens den stand van D af en draait hierna D zooveel verder als men van den top wil afsnijden. Door nu het scheermesje vlak op de bovenplaat te leggen en dit tegen het coleoptiel aan te drukken, kan men den top op de bepaalde lengte afsnijden. Op deze wijze kan men in korten tijd een aantal coleoptielen precies op een bepaalde hoogte decapiteeren.

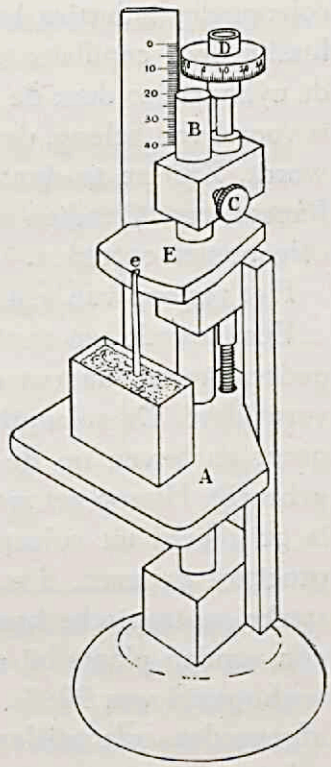

Fig. 7.
Verklaring in den tekst.

Vóór het opzetten van de stukjes agar moet het primaire blad uit het coleoptiel verwijderd worden. Dit is alleen mogelijk volgens de methode van S t a r k, indien men minstens 3 à 4 mm van den top afsnijdt. Daar het voor mij van belang was, om de zônes vlak onder den top te onderzoeken, moest ik op een andere wijze te werk gaan. Hiervoor werd eenzelfde methode gebruikt, als ook door C h o l o d n y (1928) beschreven is. Onder aan de basis wordt voorzichtig een dwarse insnijding gemaakt. Door nu het coleoptiel een weinig om te buigen, breekt het op deze plaats af, terwijl het primaire blad intact blijft. Dit laat meestal geheel aan de basis los, zoodat het voor een deel uit het coleoptiel steekt, waardoor men in staat is het uit het coleoptiel te trekken. Soms breekt het echter af, men kan dan, door in de apicale opening een fijne glazen capillair in het coleoptiel te brengen, het blad voorzichtig hieruit duwen. De zoodoende verkregen coleoptielcylindertjes worden in lange staafjes paraffine geplaatst. Hierin zijn op bepaalde afstanden gaatjes geboord en op den bodem hiervan kleine stukjes van een fijn uitgetrokken glazen staaf bevestigd. Op deze glazen staafjes kunnen nu juist de coleoptielcylindertjes geplaatst worden. De gaatjes zijn gevuld met water, zoodat de cylindertjes steeds voldoende vocht ter beschikking heb-

ben. De paraffine staafjes kan men verticaal plaatsen, zoodat de coleoptielcylindertjes horizontaal komen te staan. Het water wordt hierbij door capillaire werking in de gaatjes vastgehouden, terwijl de cylindertjes door de glazen staafjes volkomen gefixeerd zijn. Het is vooral van belang, dat de dikte van deze staafjes met zorg gekozen wordt. Zijn ze te dun; dan zijn de cylindertjes niet volkomen gefixeerd, terwijl indien ze te dik zijn, er licht beschadigingen van de coleoptielen optreden.

Het verloop van een proef heeft nu als volgt plaats:

Eerst wordt een aantal (circa 8) coleoptielen op de juiste hoogte gedecapiteerd, daarna de basis doorgesneden en het primaire blad verwijderd. De coleoptielcylindertjes worden in de paraffine blokjes gezet en boven op de sneevlakte een druppeltje gelatine (10 %) gebracht. Hierop zet men het stukje agar met groeistof. De groeistof is geïsoleerd uit coleoptielen van *maïs*, steeds werd een overmaat groeistof gegeven, d.w.z. zooveel dat de coleoptielen hiermede een sterke geotropische kromming konden uitvoeren. Al deze handelingen vonden plaats bij een temperatuur van 24° C. en een relatieve vochtigheid van 90 %. Dit laatste vooral is van groot belang, daar afgesneden coleoptielen anders zeer spoedig verdrogen. Nadat de coleoptielen van agar voorzien zijn, worden ze horizontaal geplaatst onder een glazen klok, die van binnen met vochtig filtreerpapier bekleed is, ze staan dus in een met waterdamp verzadigde omgeving. Ook na het weer verticaal plaatsen blijven de coleoptielen in dit milieu. Na verloop van 30—45 minuten worden de krommingen op bromide papier als schaduwbeeldjes vastgelegd en later bepaald. Bij contrôleproeven bleek, dat, indien men eenige oefening in de techniek verkregen heeft, traumatotropische krommingen vrijwel niet optreden. Het verwijderen van het primaire blad biedt alleen soms eenige moeilijkheden.

B. Experimenten.

Allereerst moesten eenige oriënteerende proeven uitgevoerd worden. Zoo moest onderzocht worden, of de plantjes onder invloed der verwonding wellicht tijdelijk minder gevoelig voor de zwaartekracht geworden zijn. Hiertoe werden de coleoptielen op de boven beschreven wijze gedecapiteerd en in de blokjes gezet. Na verschillende

tijden echter werden ze horizontaal geplaatst. Uit tabel IX blijkt, dat de coleoptielen, die direct na het decapiteeren horizontaal geplaatst zijn, de sterkste krommingen vertoonen.

TABEL IX.

Geotropische kromming van gedecapiteerde coleoptielen, welke gedurende verschillende tijden horizontaal hebben gestaan.

Proefnummer	Toplengte in mm	Horizontaal na ... min.	Tijd horizontaal in minuten	Kromming na 25 minuten
150	1	10	60	14.5
152	1	20	60	11.3
147	1	45	60	7.0
151	1	50	60	5.4
203	1	5	45	10.1
149	1	30	45	7.0
148	1	45	45	3.2

Van een shockwerking is hierbij dus geen sprake en de gegevens, hieromtrent in de literatuur vermeld, moeten in deze gevallen aan de correlatiestoring worden toegeschreven, welke pas later weer wordt opgeheven door de regeneratie van het vermogen tot vorming van groeistof.

Ik kan nu tot het bespreken van de eigenlijke experimenten overgaan. Uit de boven beschreven proeven is gebleken, dat het wenschelijk is de plantjes zoo snel mogelijk na het decapiteeren horizontaal te plaatsen. Daar het verwijderen van het primaire blad en het opzetten van de agar eenigen tijd vordert, verliep tusschen het decapiteeren en het horizontaal plaatsen steeds 10 minuten.

Allereerst werd een zône van 1 mm van de coleoptielen afgesneden en de presentatietijd van de stompen bepaald. Tabel X geeft het resultaat van deze proeven weer. Hierin is in de tweede kolom de prikkeltijd, in de derde het aantal gekromde, in de vierde het aantal ongekromde plantjes aangegeven, de laatste kolom geeft de sterkte van de krommingen aan. Dit laatste is natuurlijk geheel subjectief; het teeken — beteekent geen duidelijke reactie; ±: een juist zichtbare kromming bij ongeveer de helft der plantjes; +: een goed zichtbare kromming; ++: een zeer duidelijke reactie en +++: een sterke kromming (circa 25°).

TABEL X.

Geotropische kromming van coleoptielen, welke op 1 mm lengte gedecapiteerd zijn.

Proef-nummer	Tijd horizontaal in minuten	Ge-kromd	Onge-kromd	Resultaat
172a	5	2	7	—
171	5	2	5	—
170	10	6	2	+ +
169	10	4	4	±
166	10	5	2	+
168	15	5	2	+ +
167	15	7	0	+ + +
163	20	6	1	+ + +
165	20	6	1	+ + +
164	25	6	1	+ + +
162	30	8	0	+ + +

Bij het beoordeelen van deze en de volgende tabellen moet men in het oog houden, dat de op deze wijze behandelde plantjes nooit zoo regelmatig zullen reageeren als intacte. Men kan dan ook niet die regelmaat verwachten, die b.v. Rutten-Pekelharing (1910) en ook Schneider (1926) vinden. Ook het aantal plantjes is vrij gering. Dit is een gevolg daarvan, dat deze proeven zeer veel tijd kosten, daar de plantjes met de meeste zorg gedecapiteerd moeten worden. Het was dan ook niet zoo zeer het doel van deze proeven zeer nauwkeurig den presentatietijd, doch wel de grootheidsorde hiervan te bepalen, om zoodoende een indruk te krijgen van de gevoeligheid van de basiszônes. Dit is dan ook de reden, dat de tijden niet nauwkeuriger dan met intervallen van 5 minuten werden gekozen, daar kleinere intervallen toch geen zin gehad zouden hebben. Uit tabel X blijkt, dat na een prikkeltijd van 5 minuten nog geen duidelijke reactie is waar te nemen, terwijl bij 10 minuten een duidelijke reactie optreedt. De presentatietijd ligt dus tusschen 5 en 10 minuten in.

Op dezelfde wijze geeft tabel XI de resultaten wanneer 2 mm van den top zijn afgesneden.

Hierbij ziet men, dat na 20 minuten horizontale prikkeling steeds een kromming optreedt. Bij proef 220 treedt reeds een reactie op na

TABEL XI.

Geotropische kromming van coleoptielen, welke op 2 mm lengte gedecapiteerd zijn.

Proef-nummer	Tijd horizontaal in minuten	Ge-kromd	Onge-kromd	Resultaat
224	15	2	4	—
221	15	3	5	—
220	15	4	4	±
174	20	3	4	±
180	20	4	5	±
184	20	5	3	±
225	20	4	4	±
223	20	5	4	±
219	20	5	4	±
175	25	6	3	+
179	25	4	2	+
181	25	7	2	+ +
172b	25	6	1	+ +
222	25	5	2	+ +
176	30	5	2	+ +
178	30	8	1	+ + +
183	30	7	2	+ +
173	45	5	1	+ + +
177	45	9	0	+ + +

TABEL XII.

Geotropische kromming van coleoptielen, welke op 3 mm lengte gedecapiteerd zijn.

Proef-nummer	Tijd horizontaal in minuten	Ge-kromd	Onge-kromd	Resultaat
202	15	2	5	—
191	15	2	5	—
198	15	4	4	±
200	15	1	6	—
192	20	6	3	+
193	20	4	5	±
194	20	5	3	±
190	25	4	3	+
197	25	6	2	+
201	25	6	3	+
188	30	3	2	±
189	30	7	4	+ +
195	30	8	1	+ +
196	30	5	2	+ +
187	35	7	4	+
186	40	7	1	+ +
199	45	7	1	+ + +

15 minuten, terwijl ook van proef 221 enkele plantjes al gekromd zijn. Wij mogen hieruit dus concludeeren, dat de presentatietijd hier tusschen 15 en 20 minuten ligt.

Uit tabel XII blijkt, dat indien men 3 mm van den top afsnijdt, de geotropische gevoeligheid niet sterk verminderd is, daar ook hier de presentatietijd bij ongeveer 20 minuten ligt. De krommingen na 25 minuten prikkelen zijn hier echter duidelijk zwakker dan in de vorige tabel.

TABEL XIII.

Geotropische kromming van coleoptielen, welke op 4 mm lengte gedecapiteerd zijn.

Proef-nummer	Tijd horizontaal in minuten	Ge-kromd	Onge-kromd	Resultaat
210	20	4	4	±
216	20	4	5	±
217	20	1	7	—
214	25	6	2	+
212	25	4	2	+
213	25	7	2	+
218	30	7	2	+ +
219	30	4	1	+ +
211	30	5	2	+ +

Indien men tabel XIII bekijkt, dan blijkt, dat hier de presentatietijd tusschen 20 en 25 min. ligt. Bij proef 210 zijn nog 50 % der plantjes even gekromd, proef 217 vertoont in het geheel geen reactie. Daarentegen treedt bij 25 min. prikkeling steeds nog een duidelijke reactie op.

Decapiteert men 5 mm dan blijkt, dat de presentatietijd veel langer is geworden (Tabel XIV).

Hierbij vertoonen na 30 minuten horizontale prikkeling alleen nog proef 239 en 242 een juist zichtbare kromming, terwijl ook na 35 minuten de reacties ook nog maar zwak zijn. De presentatietijd ligt hier dus ongeveer bij 35 minuten.

In tabel XV zijn de resultaten van de proeven, waarbij 6 mm is weggesneden, weergegeven. Na 40 minuten prikkeling treedt een

TABEL XIV.

Geotropische kromming van coleoptielen, welke op 5 mm lengte gedecapiteerd zijn.

Proef-nummer	Tijd horizontaal in minuten	Ge-kromd	Onge-kromd	Resultaat
251	25	2	6	—
238	25	0	6	—
252	30	2	5	—
253	30	2	5	—
239	30	3	4	±
242	30	4	4	±
254	35	3	5	±
255	35	4	5	±
256	35	4	4	±
246	35	4	4	±
243	35	5	4	+
244	35	4	3	±
257	40	5	2	+
258	40	4	4	+
245	40	3	4	±
259	45	7	2	+ +
249	45	6	2	+ +
247	47	7	0	+ + +
240	45	5	3	+
241	45	5	0	+ +
248	50	6	1	+ + +
250	60	6	1	+ + +

TABEL XV.

Geotropische kromming van coleoptielen, welke op 6 mm lengte gedecapiteerd zijn.

Proef-nummer	Tijd horizontaal in minuten	Ge-kromd	Onge-kromd	Resultaat
277	35	2	7	—
278	35	4	3	±
279	40	5	3	+
280	40	5	3	+
281	45	3	4	±
282	45	4	3	+
283	45	7	1	+ +
284	45	3	4	±
285	50	6	2	+
286	50	5	4	+
287	60	3	1	+

duidelijke reactie op, na 35 minuten is deze nog zeer twijfelachtig. De presentatietijd ligt hier dus tusschen 35 en 40 minuten.

TABEL XVI.

Geotropische kromming van coleoptielen, welke op 7 mm lengte gedecapiteerd zijn.

Proef-nummer	Tijd horizontaal in minuten	Ge-kromd	Onge-kromd	Resultaat
290	40	3	4	—
291	45	3	5	—
292	50	3	6	—
293	50	5	4	±
294	55	4	4	±
295	55	4	4	±
296	60	3	4	—
297	60	4	4	±
298	65	3	5	—
299	65	3	3	±
300	65	4	3	±
301	70	6	3	+
302	70	5	2	+
304	75	4	3	+
305	75	4	2	+

TABEL XVII.

Geotropische kromming van coleoptielen, welke op 8 mm lengte gedecapiteerd zijn.

Proef-nummer	Tijd horizontaal in minuten	Ge-kromd	Onge-kromd	Resultaat
306	45	0	6	—
307	50	2	5	—
308	55	1	4	—
309	55	2	4	—
310	60	3	4	—
311	65	3	4	—
312	70	5	5	±
313	70	3	3	±
314	80	6	2	+ +
315	80	5	3	+
316	90	7	2	+ +
317	90	7	0	+ +
318	100	5	3	+
319	100	6	1	+ +

Wanneer 7 mm zijn weggesneden, dan ligt, zooals uit tabel XVI blijkt, de presentatietijd bij ongeveer 60 minuten. De reacties zijn hierbij zeer zwak, terwijl de resultaten veel minder regelmatig zijn dan bij de vorige proeven. Zoo treedt b.v. bij proef 293 reeds een juist zichtbare kromming op en bij proef 296 niet. De presentatietijd is hierdoor slechts bij benadering aan te geven.

Na een decapitatie van 8 mm werd een presentatietijd van 70 minuten gevonden, zooals uit tabel XVII blijkt.

Werd 9 mm afgesneden, dan is de presentatietijd ongeveer 80 minuten (Tabel XVIII).

TABEL XVIII.

Geotropische kromming van coleoptielen, welke op 9 mm lengte gedecapiteerd zijn.

Proef-nummer	Tijd horizontaal in minuten	Ge-kromd	Onge-kromd	Resultaat
320	60	1	7	—
321	70	2	7	—
325	70	2	6	—
326	70	3	4	—
322	80	4	3	±
327	80	4	3	±
328	80	4	3	±
323	90	4	3	±
329	90	4	2	+
324	100	3	4	±
330	100	6	1	+ +
331	100	7	0	+ + +

Ten slotte werd de presentatietijd nog bepaald, nadat 10 mm was weggesneden (Tabel XIX). Het blijkt, dat de presentatietijd nu tusschen 100 en 110 minuten ligt.

De lager gelegen zônes werden niet verder onderzocht, daar de presentatietijd hier zoo groot is, dat de mogelijkheid niet uitgesloten is, dat regeneratieprocessen de resultaten zullen vertroebelen.

TABEL XIX.

Geotropische kromming van coleoptielen, welke op 10 mm lengte gedecapiteerd zijn.

Proef-nummer	Tijd horizontaal in minuten	Ge-kromd	Onge-kromd	Resultaat
332	80	2	5	—
333	90	1	5	—
334	90	2	4	—
335	100	4	4	±
336	100	3	3	±
337	110	2	2	±
338	110	3	3	±

§ 4. Bespreking der resultaten in verband met de gegevens uit de literatuur.

Indien men de resultaten van de boven beschreven proeven samenvat, dan blijkt uit tabel XX, dat de geotropische gevoeligheid in den top het grootst is en naar de basis toe afneemt.

TABEL XX.

Presentatietijd van coleoptielen, die op verschillende hoogten gedecapiteerd zijn.

Lengte der afgesneden toppen in mm	Presentatietijd in minuten
Contrôle = 0	4
1	5—10
2	15—20
3	20
4	20—25
5	35
6	35—40
7	60
8	70
9	80
10	100—110

De resultaten zijn hierbij vergeleken geworden met die van contrôle-coleoptielen. Deze zijn op dezelfde wijze aan de basis afgesne-

den en daarna gedecapiteerd. De top werd echter weer met behulp van gelatine op de stompen geplaatst. Merkwaardig is dat bij deze coleoptielen een zoo korte presentatietijd gevonden wordt. De geotropische gevoeligheid wordt blijkbaar door de verschillende verwondingen slechts weinig beïnvloed, daar zoowel Rutten-Pekelharing (1910) als Rutgers (1912) onder dezelfde omstandigheden bij intacte coleoptielen een presentatietijd van 2—3 minuten vonden. Dit wijst er tevens op, dat het gebruik van deze methode geoorloofd is.

De geheele onderzochte zône van 10 mm bleek nog duidelijk geotropisch gevoelig te zijn, van een localisatie in den top is dus geen sprake. Was de theorie van Cholodny-Went Jr. juist, dan zou het polaire groeistoftransport ook in de basis moeten zijn aan te toonen, hetgeen uit de op blz. 35 beschreven proeven werkelijk het geval blijkt te zijn.

Indien men deze resultaten vergelijkt met de gegevens uit de literatuur, dan blijkt, dat deze meestal goed overeenstemmen. Het is b.v. hiermede gemakkelijk te verklaren, dat bij de proeven van Massart de coleoptielen van *Avena*, in tegenstelling met die van *Setaria* en *Soghum* zich niet spiraalvormig oprolden.

Ook stemmen mijn resultaten goed overeen met die van von Guttenberg, die ook reeds een betrekkelijk lange percipiëerende zône vond. Hij geeft hiervoor een lengte van 5 mm. De bovenste 2.8 mm zou ongeveer 6 × zoo gevoelig zijn als alle lager gelegen zônes tezamen. Dit klopt niet geheel met mijn resultaten, doch von Guttenberg wijst er zelf reeds op, dat men aan deze opgave slechts een beperkte waarde mag hechten.

Met de conclusies van Tröndle zijn mijn cijfers niet geheel te vereenigen, doch zooals er reeds op gewezen werd zijn deze conclusies geenszins gerechtvaardigd.

Vergelijkt men de resultaten met de gegevens, die bekend zijn over de verdeeling der phototropische gevoeligheid in het coleoptiel van *Avena*, dan valt direct het groote verschil in het oog. De verdeeling der phototropische gevoeligheid is in de laatste jaren uitvoerig onderzocht geworden door Sierp en Seybold (1926) en door Lange (1927). Hierbij is duidelijk gebleken, dat de gevoeligheid zeer sterk in den top gelocaliseerd is. Sierp en Seybold vonden

b.v., dat bij het uitschakelen van 2 mm van den top, de presentatietijd 360 × zoo lang werd, terwijl ook L a n g e tot dergelijke waarden komt. Voor de geotropie vonden wij onder deze omstandigheden echter slechts een verviervoudiging van den presentatietijd. S i e r p en S e y b o l d zoowel als L a n g e wijzen er op, dat de phototropische prikkel gepercipiëerd wordt in de zône, waarin ook de groeistofproductie plaats vindt. De geotropische prikkel wordt daarentegen ook in de groeiende zônes gepercipiëerd. Dit verschil zal ook in het krommingsverloop tot uiting komen, zooals uit het volgende hoofdstuk zal blijken. Bij sterke belichtingen zullen ook de basiszônes percipiëeren. Deze basiskrommingen zijn m.i. niet alleen door een strooiing van het licht in het coleoptiel naar den top toe te verklaren, zooals b.v. door L a n g e wordt aangenomen. In tegendeel, het lijkt mij waarschijnlijk, dat ook hier een directe perceptie aanwezig is, zooals ook de meeste onderzoekers aannemen. Ook S i e r p en S e y b o l d onderscheiden een invloed van het licht op een zône van „topwerking" en op „een zône van groei".

Het was nu belangrijk te onderzoeken in hoeverre de verdeeling der geotropische en phototropische gevoeligheid ook in het verloop der kromming tot uiting komt en daarom werd dit krommingsverloop nader onderzocht.

HOOFDSTUK V.

Het verloop der krommingen.

§ 1. Overzicht der literatuur.

Over het verloop der geotropische kromming van het coleoptiel van *Avena* is slechts weinig bekend. De meeste onderzoekers beschrijven het krommingsverloop in algemeene trekken, doch slechts weinigen hebben de kromming ook quantitatief bepaald.

Door Maillefer (1912) werd de verplaatsing van den top van het coleoptiel zeer nauwkeurig bepaald en dit als maatstaf voor de geotropische kromming aangenomen. Hij komt tot de conclusie, dat de kromming eerst langzaam begint en daarna steeds sneller verloopt. Het verloop der kromming zou daarbij dezelfde wetten volgen als de versnelling van den vrijen val door de zwaartekracht. Ook door Weber (1927) en Polowzow (1909) is slechts de verplaatsing van den top gemeten. Door Tröndle (1913) is er zeer terecht op gewezen, dat de verplaatsing van den top ons weinig zegt omtrent het verloop der kromming, omdat de verplaatsing sterk afhankelijk is van de zône, waarin de kromming plaats vindt. Een geringe kromming in de basis zal een sterke verplaatsing van den top veroorzaken, terwijl een kromming in den top zelf weinig invloed heeft; ook beginnen de zônes in de basis zich pas te krommen als de apicale zônes zich strekken. Het is daarom veel juister de kromming der enkele zônes te meten, zooals dit door Tröndle gedaan is. Helaas zijn deze metingen echter niet zeer nauwkeurig, terwijl ook de interpretatie vaak fout is. Indien men n.l. de cijfers van Tröndle goed bekijkt, dan blijkt, dat de kromming niet gelijkmatig plaats vindt, doch wel degelijk eerst langzaam begint, daarna sneller verloopt, om ten slotte weer af te nemen. Ook door Jost (1923) is hierop reeds gewezen.

Door Lundegårdh (1926) is met behulp van zijn cinemato-

grafische registratiemethode het krommingsverloop van verschillende plantendeelen, vooral van wortels van *Pisum*, nauwkeurig vastgesteld. Lundegårdh geeft echter steeds slechts de totale reactie van alle zônes tezamen en niet die der enkele zônes. Hierdoor verkrijgt men geen volledig overzicht van de kromming. Lundegårdh verdeelt het reactieverloop in verschillende phasen, n.l. de startphase (langzaam), de eumotorische phase (sneller) en de eindphase (weer langzaam). De overgang tusschen eumotorische en eindphase wordt als reactie-optimum bestempeld. Het blijkt echter uit zijn cijfers, dat het vaak moeilijk is deze phasen scherp te scheiden en het is dan ook twijfelachtig of hieruit wel wetmatigheden mogen worden afgeleid, iets waarop speciaal door Jost (1927) gewezen is.

Om te toetsen of de geotropische kromming door middel van de theorie van Cholodny-Went Jr. verklaard kan worden, is het noodig het krommingsverloop in de enkele zônes te bepalen. Door Went Jr. (1928b) is dit voor een enkel geval van de phototropische kromming gedaan, het leek me daarom gewenscht dit op een meer uitgebreide schaal voor de geotropische kromming te herhalen.

§ 2. Methodiek.

Ongeveer dezelfde methodiek, zooals Went Jr. (1928b) die beschrijft, werd gebruikt. De coleoptielen van *Avena* werden eerst gedurende eenigen tijd horizontaal geprikkeld en daarna het krommingsverloop cinematografisch geregistreerd. In tegenstelling met de proeven van Went Jr. vond echter de registratie plaats, terwijl de plantjes geroteerd werden op een intermitteerenden klinostaat met horizontale as. Hiervoor werd gebruik gemaakt van den intermitteerenden klinostaat volgens de Bouter (Went (1929)). De filmbeeldjes werden bij rood licht opgenomen op een Agfa Pankinefilm met behulp van een „Universal Kinamo" met voorzetlens van de firma Zeiss-Ikon. De as van het filmtoestel was met de as van den klinostaat verbonden door middel van een gewrichtsas (een ketting in een buigzame stalen slang). Iedere vier minuten werd een opname gemaakt, waarvan de belichtingsduur telkens 2 minuten bedroeg, terwijl de plantjes horizontaal stonden. De vol-

gende 2 minuten was de lens van het filmtoestel afgedekt, terwijl de as van den klinostaat 180° gedraaid was. Bij de hierop volgende rotatie komen de plantjes weer in den ouden stand te staan en wordt een tweede opname gemaakt. De coleoptielen werden ongeveer 2—3 × verkleind opgenomen, waardoor het mogelijk was, steeds de kromming van 4 plantjes tegelijk op één filmbeeldje te registreeren. De plantjes waren in bakjes met aarde geplant en stonden loodrecht op de as tijdens het roteeren. Het uitmeten der filmbeeldjes bleek zeer lastig te zijn, ook W e n t J r. wijst reeds hierop. Zijn methode, n.l. het telkens nateekenen van de vergroote beeldjes op papier en het daarna meten van de kromming, bleek niet zeer nauwkeurig te zijn. Op deze wijze is het niet mogelijk sterke vergrootingen aan te wenden. Ik heb daarom een eenigszins gewijzigde methode gebezigd. De op boven beschreven wijze verkregen filmbeeldjes werden met behulp van het groote belichtingsapparaat voor microfotografie der firma Zeiss, ongeveer 60 × vergroot op een matglazen plaat geprojecteerd. De vergrooting werd zoodanig gekozen, dat de totale vergrooting van het coleoptiel precies 20 × was. Het beeld van het coleoptiel, dat dan nog goed scherp was, werd op de matglazen plaat in zônes van 4 cm lengte verdeeld; deze komen dus met zônes van 2 mm lengte van het coleoptiel overeen. Van deze zônes werd de kromtestraal van de concave zijde bepaald door het aanpassen van uit carton gesneden cirkelschijven met verschillenden kromtestraal. De kromtestralen van deze schijven waren genummerd van 1—10 en zoo gekozen, dat elke opvolgende straal overeen komt met een groeiverschil der flanken van 5 μ per mm bij een coleoptieldikte van 1.2 mm. Dit groeiverschil is immers $\frac{d}{r}$, waarbij d de dikte van het coleoptiel voorstelt en r den kromtestraal. De lengte der kromtestralen was dus $\frac{1.2 \times 20}{0.005}$ mm voor no. 1; $\frac{1.2 \times 20}{2 \times 0.005}$ mm voor no. 2; $\frac{1.2 \times 20}{3 \times 0.005}$ mm. voor no. 3 enz. Op deze wijze was het na eenige oefening mogelijk de kromming der enkele zônes vrij nauwkeurig te meten. Anderzijds zijn er ook belangrijke nadeelen aan deze methode verbonden. Zoo werden b.v. bij het uitmeten der krommingen de zônes constant op een lengte van 4 cm (overeenkomend met 2 mm van het coleoptiel) gehouden en werd dus de groei

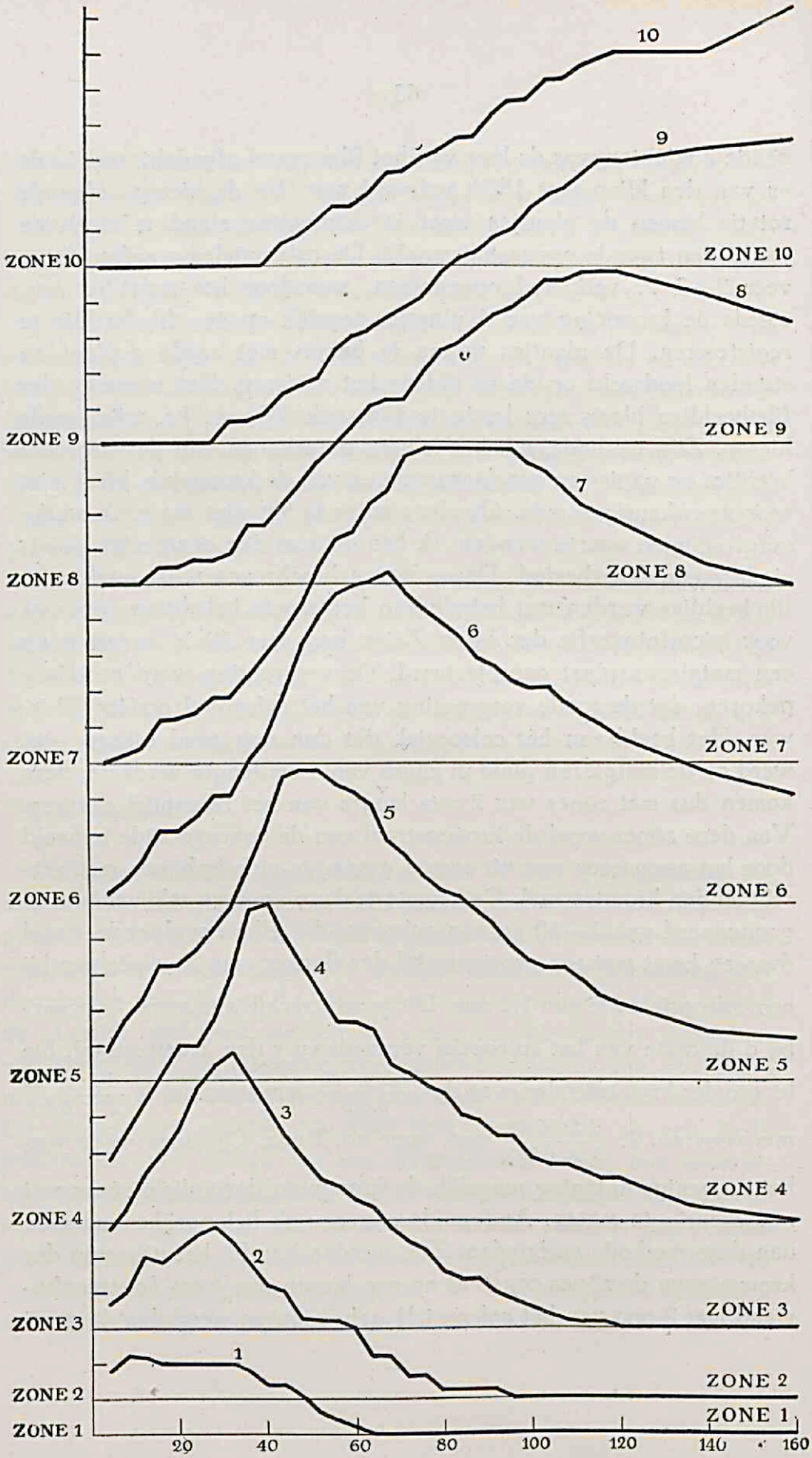

Fig. 8. Als fig. 11; 30 min. geprikkeld.

der zônes, die tijdens de registratie plaats heeft gevonden, niet in rekening gebracht. Deze fout is echter niet zeer groot, daar de registratie slechts over een betrekkelijk korten tijd plaats vindt, zoodat de groei hierop nog geen grooten invloed gehad kan hebben. De totale groei bedraagt gedurende de registratie slechts circa 2 mm. Een tweede bezwaar van deze methode is, dat men slechts indirect het groeiverschil der beide flanken meet en niet den absoluten groei zelf. Men kan dus niet waarnemen of de kromming tot stand komt door een groeivertraging van de bovenzijde, of door een groeiversnelling van den onderkant, of wel door een gelijktijdig optreden van deze beide. Daarom verdient een methode, zooals deze door du Buy en Nuernbergk (1929a) gebezigd is, waarbij de groei van beide flanken direct gemeten wordt, de voorkeur. Het was echter zonder meer niet mogelijk deze te gebruiken, daar filmbeelden met behulp van een voorzetlens opgenomen, zich niet zoo sterk laten vergrooten; bij het uitmeten van dergelijke opnamen worden de fouten te groot. Indien men de absolute waarden van den groei meet, stuit men echter ook op andere moeilijkheden, daar men voor het bepalen van de groeiveranderingen bij reacties, die zeer lang duren, zooals b.v. de phototropische kromming, uit den gemeten groei zonder meer niet kan afleiden of men met een versnelling dan wel met een vertraging te doen heeft. Hiervoor moet de groote periode van den normalen groei in het donker voor elke zône bekend zijn, hetgeen alleen door een uitgebreid statistisch onderzoek te verkrijgen is. Behalve het boven genoemde technische bezwaar, was ook dit een reden, waarom ik er van afgezien heb den groei der flanken zelf te meten.

Voor mijn doel, n.l. het krommingsverloop in groote trekken na te gaan, bleek de door mij gebezigde methode volkomen bruikbaar. Ook uit het regelmatige verloop der gevonden krommingen kan men afleiden, dat de meetfouten zeer gering zijn.

§ 3. Experimenten.

A. De normale geotropische kromming.

Het verloop der geotropische krommingen na verschillende lange prikkelingstijden werd onderzocht. Allereerst zullen de proeven me-

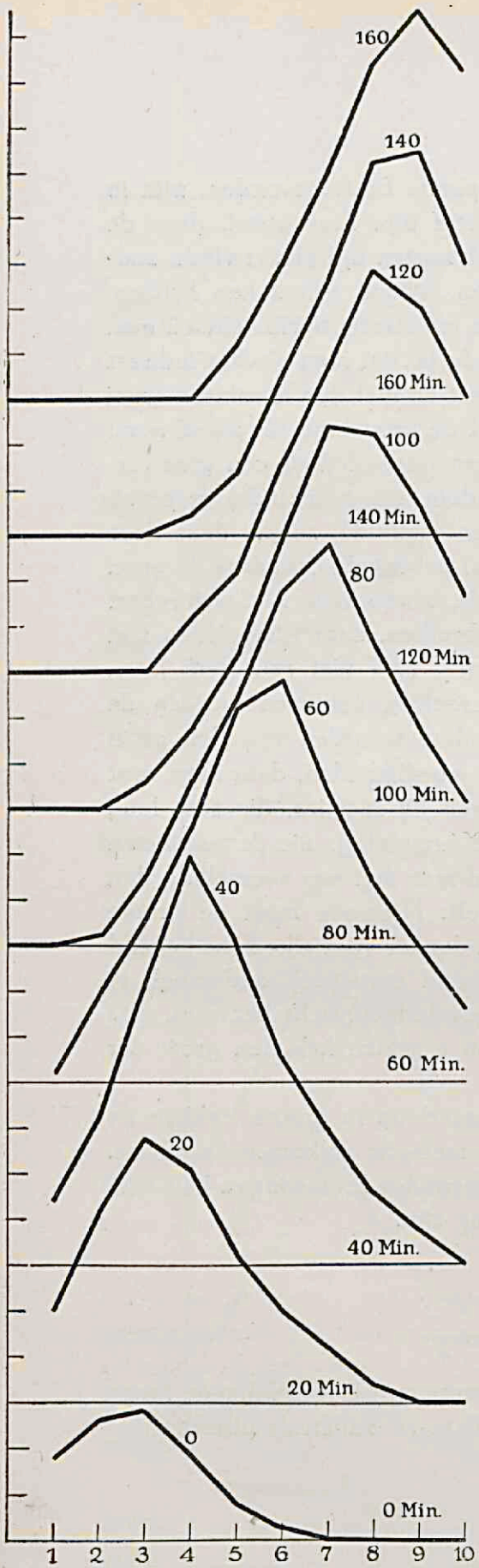

Fig. 9.

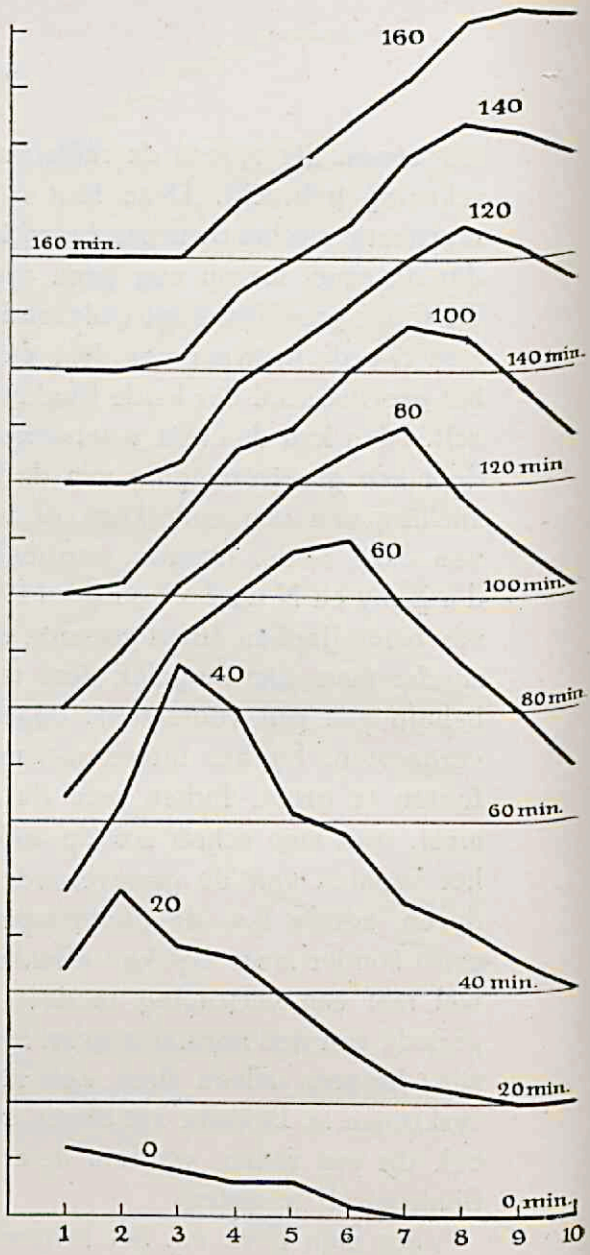

Fig. 10. De verdeeling van de geotropische kromming over het coleoptiel. De verschillende krommen geven de verdeeling met tijdsintervallen van 20 min. weer. De enkele zônes zijn op de abscis, de reciproke waarden van de kromtestralen op de ordinaat afgezet. Gedurende 15 min. horizontaal geprikkeld. Gemiddelde van 5 krommingen.

Fig. 9. Als fig. 10, doch hierbij werd gedurende 30 min. horizontaal geprikkeld. Gemiddelde van 5 krommingen.

degedeeld worden, waarbij de coleoptielen gedurende 30 minuten horizontaal geprikkeld werden. In tabel XXIX zijn de resultaten van deze proeven weergegeven, waarbij de gemiddelde kromtestralen van 5 plantjes aangegeven zijn. Het weergeven van de enkele reacties zou te veel plaatsruimte vergen. De plantjes reageerden echter onderling zeer gelijkmatig, een enkele maal traden storende nutaties op, doch dergelijke plantjes werden verder niet gemeten en de cijfers hiervan dan ook niet gebruikt. De eerste verticale kolom geeft het nummer van de opname weer. Deze cijfers met 4 vermenigvuldigd geven ons dus den tijd aan (in minuten), welke verloopen is na het einde van de prikkeling. De eerste 30 opnamen werden allen uitgemeten, daarna slechts op elke 5 opnamen één, daar na 120 minuten de kromming veel langzamer verloopt dan direct na de prikkeling. In de volgende verticale kolommen zijn de gemiddelde kromtestralen van de opeenvolgende zônes aangegeven. De bovenste 2 mm (zône 0) kon wegens haar parabolischen vorm niet gemeten worden. Zône 1 begint dus 2 mm onder den top. Zooals reeds gezegd is, is de lengte der opeenvolgende stralen zoodanig gekozen, dat zij bij een coleoptieldoorsnede van 1.2 mm overeenkomen met een groeiverschil van 5 μ per mm. Kromtestraal 1 komt dus overeen met een groeiverschil van 5 μ, 2 met 10 μ, 3 met 15 μ enz. Door de cijfers van deze tabel met 5 te vermenigvuldigen krijgt men dus het groeiverschil der flanken. Hierbij moet men natuurlijk rekening houden met het feit, dat de dikte der coleoptielen kan wisselen, zoodat deze cijfers geen absolute waarde hebben. Daar voor ons doel de cijfers toch slechts onderling vergeleken behoeven te worden, heeft deze fout geen invloed.

Een veel beter beeld van het krommingsverloop krijgt men, indien men deze cijfers grafisch weergeeft. In fig. 8 is het krommingsverloop der enkele zônes aangegeven. Hierbij is op de abscis de tijd afgezet, terwijl op de ordinaat de kromtestralen op dezelfde wijze zijn aangegeven als in de tabel.

Indien men deze figuur nader bekijkt, dan blijken bij het begin van de registratie de eerste zônes reeds duidelijk gekromd te zijn. Zône 1 kromt zich vrijwel niet verder meer en begint zich spoedig recht te strekken; na 64 min. is zij weer volkomen gestrekt. Zône 2 kromt daarentegen verder en bereikt na 28 min. een duidelijk maxi-

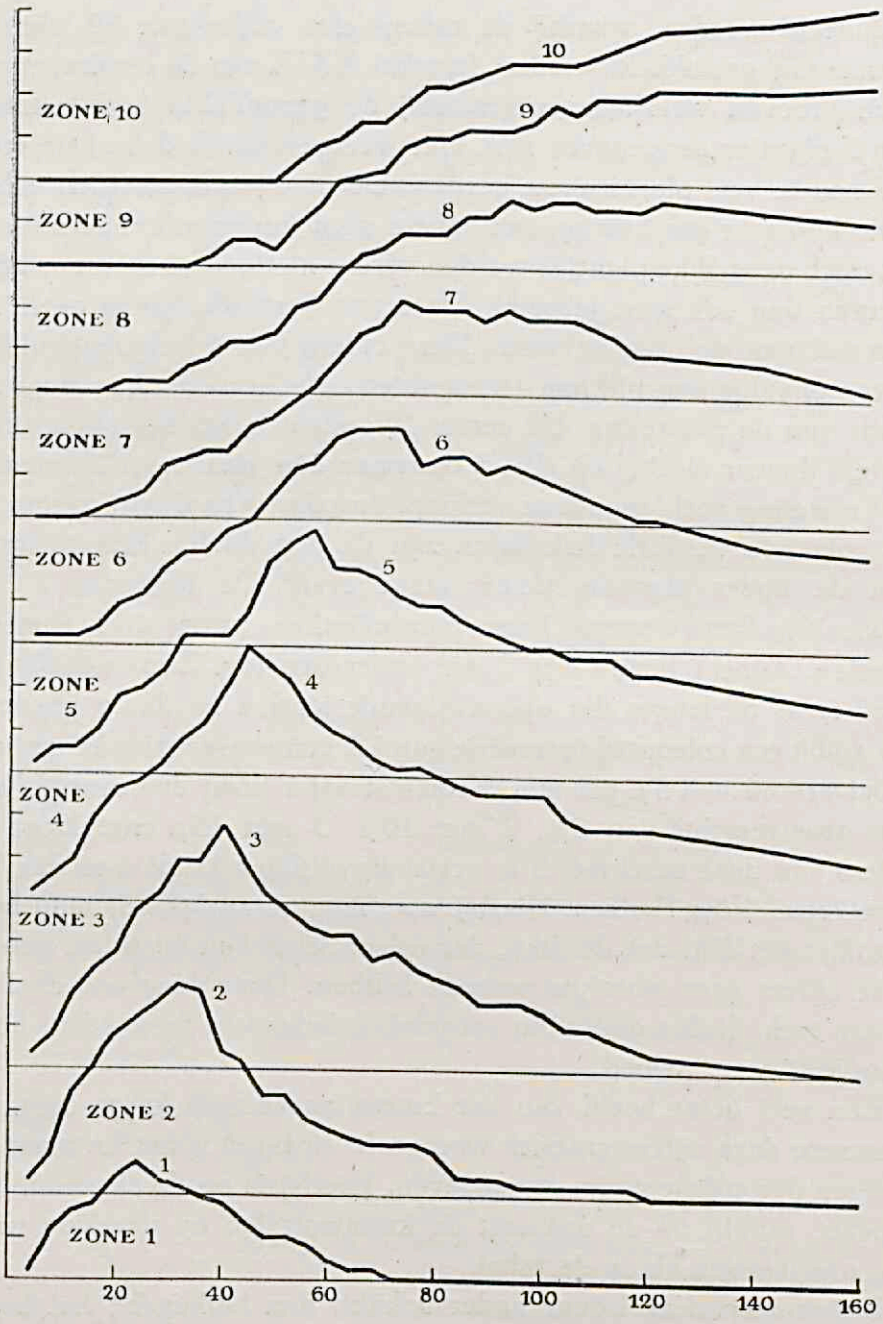

Fig. 11. Het verloop van de geotropische kromming in de enkele zônes van het coleoptiel. Op de abscis is de tijd in minuten, op de ordinaat zijn de reciproke waarden van de kromtestralen afgezet. Gedurende 15 min. horizontaal geprikkeld. Gemiddelde van 5 krommingen.

mum, van nu af aan begint ook deze zône zich te strekken en na 96 min. is ook zij geheel rechtgestrekt. Geheel overeenkomstig gedragen zich de andere zônes, zoo bereikt zône 3 het maximum na 32 min.; 4 na 40 min.; 5 na 50 min.; 6 na 68 min.; 7 na 84 min. en 8 na 116 min. In de zônes 9 en 10 treedt gedurende den tijd waarin geregistreerd werd, in het geheel geen maximum meer op. Zône 4 heeft zich nog volkomen gestrekt na 160 min., doch bij de andere zônes vindt dit niet meer plaats.

Doordat de kromming in de apicale zônes zoo snel terug gaat, is zij steeds in een betrekkelijk kort stuk van het coleoptiel gelocaliseerd. Hoe de kromming over het coleoptiel verdeeld is, kan men uit de figuur niet goed afleiden. Hiervoor zijn de cijfers uit tabel XXIX op een andere wijze in fig. 9 uitgezet en wel zoodanig, dat de zônes op de abscis en de kromtestralen op de ordinaat afgezet zijn. (Zône 0 wordt steeds buiten beschouwing gelaten). De verschillende krommen geven nu de verdeeling van de kromming over de verschillende zônes van het coleoptiel op bepaalde tijden weer. Het tijdsinterval tusschen twee opeenvolgende krommen bedraagt steeds 20 minuten.

Uit deze figuur blijkt duidelijk, dat de kromming in den top aanvangt en zich daarna snel naar de basis toe verplaatst. Bij het begin der registratie bevindt de maximale kromming zich reeds in zône 3; na 40 min. in zône 4; na 60 min. in 6; na 80 min. in 7; na 120 min. in 8 en na 160 min. in 9. Tevens ziet men uit deze figuur, hoe de maximale kromming in een slechts kort stuk van het coleoptiel gelocaliseerd is.

Geheel op dezelfde wijze werd de kromming geregistreerd van coleoptielen, welke gedurende 15 min. horizontaal geprikkeld werden. De resultaten hiervan zijn in tabel XXX weergegeven. Ook hier werd het gemiddelde van 5 krommingen bepaald. De figuren 10 en 11 zijn op dezelfde wijze geconstrueerd als de vorige. Indien men het verloop der kromming in de verschillende zônes nagaat (fig. 11), dan blijkt dat deze vrijwel op dezelfde wijze reageeren als bij een prikkelingsduur van 30 minuten. Juist bij den aanvang der registratie begint in de apicale zônes de kromming op te treden. Deze wordt sterker en ook hier is spoedig een maximum bereikt, zoo b.v. in zône 1 na 24 min.; in 2 na 32 min. enz. Ook hier wordt in de

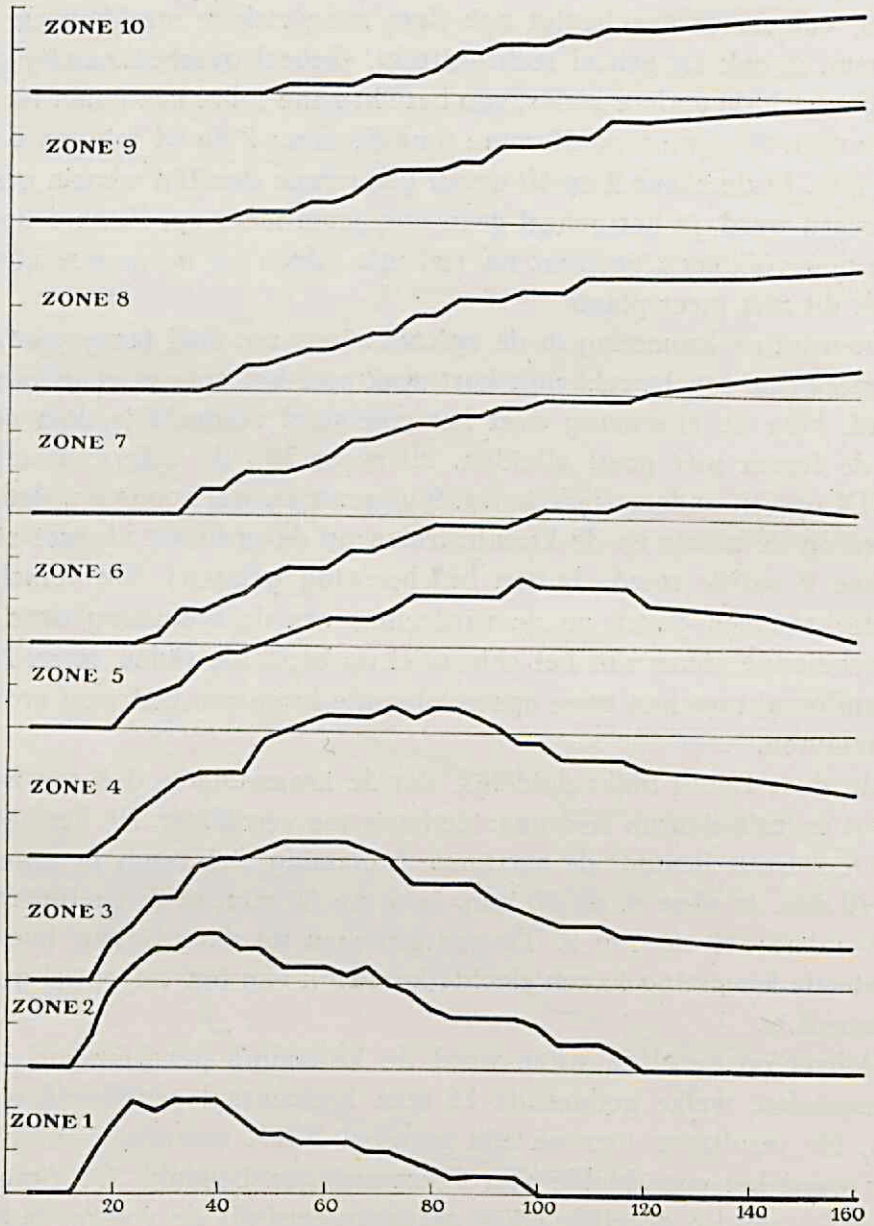

Fig. 12. Het verloop van de geotropische kromming in de enkele zônes van het coleoptiel. Op de abscis is de tijd in minuten, op de ordinaat zijn de reciproke waarden van de kromtestralen afgezet. Gedurende 7.5 min. horizontaal geprikkeld. Gemiddelde van 5 krommingen.

basale zônes geen maximum meer bereikt. Na het bereiken van het maximum vindt weer spoedig een rechtstrekking plaats; zoo zijn aan het einde der registratieperiode de eerste drie zônes weer volkomen gestrekt. In de eerste twee zônes is de reactie ook quantitatief vrijwel gelijk aan die der vorige proefserie. In de meer basale zônes is zij daarentegen veel zwakker, zoo is zij b.v. in de laatste twee zônes nog slechts half zoo groot.

Wat betreft de verdeeling der kromming over het coleoptiel, zoo blijkt uit fig. 10, dat deze veel overeenkomst vertoont met de vorige proefserie. Daar de basale zônes nu echter niet zoo sterk reageeren, is de kromming ook niet zoo scherp over een kort stuk van het coleoptiel gelocaliseerd.

Deze verschillen komen nog sterker tot uiting bij de coleoptielen, welke slechts 7.5 min. horizontaal geprikkeld werden. De resultaten van deze proeven zijn weergegeven in tabel XXXI en in de figuren 12 en 13. Ook hierbij is weer het gemiddelde van 5 krommingen genomen. Uit fig. 12 blijkt, dat 16 min. na de prikkeling de eerste zônes beginnen te krommen, de kromming neemt snel toe, zoodat hier spoedig een maximum bereikt wordt. Het teruggaan der kromming gaat echter veel langzamer, het is hierdoor vaak moeilijk precies den tijd aan te geven, waarop het maximum bereikt wordt. Ook blijkt dat in de zônes 7—10 in het geheel geen maximum meer optreedt, terwijl het opvallend is, dat de eerste zône vrijwel even sterk reageert als bij de vorige proeven. De meer basaalwaarts gelegen zônes reageeren daarentegen veel zwakker. Zoo is in zône 10 de reactie maar ¼ van die van coleoptielen, welke gedurende 30 min. geprikkeld zijn. Uit fig. 13 blijkt, dat ook hier de kromming eerst in de apicale zônes gelocaliseerd is en zich later basaalwaarts verplaatst. Nog veel sterker dan bij de vorige proefserie blijkt, dat hier de kromming niet in een kort stuk van het coleoptiel gelocaliseerd is. Vergelijkt men b.v. fig. 9 met fig. 13, dan blijkt, dat in het eerste geval de kromming voornamelijk in zône 9 gelocaliseerd is, terwijl ze in het tweede geval meer gelijkmatig over de zônes 6—9 verdeeld is.

Uit al deze proeven blijkt dus duidelijk, dat de kromming in den top aanvangt en zich snel naar de basis toe verplaatst. Vooral na langere prikkeling geschiedt dit zeer snel. Indien men hiermede de

cijfers van T r ö n d l e (1913) vergelijkt, dan blijkt dat ook hier de kromming in de bovenste zônes vrij snel teruggaat. Zijn cijfers zijn echter niet geheel met de hier medegedeelde te vergelijken, daar hij

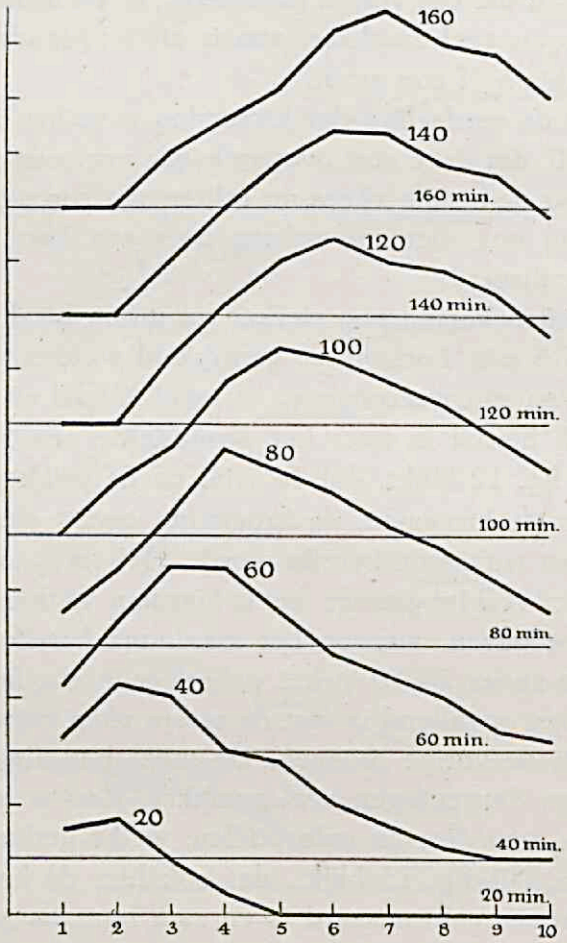

Fig. 13. De verdeeling van de geotropische kromming over het coleoptiel. De verschillende krommen geven de verdeeling met tijdsintervallen van 20 min. weer. De enkele zônes zijn op de abscis, de reciproke kromtestralen op de ordinaat afgezet. Gedurende 7.5 min. horizontaal geprikkeld. Gemiddelde van 5 krommingen.

slechts de kromming nagaat van coleoptielen, die blijvend horizontaal staan.

Het is ongetwijfeld zeer jammer, dat de bovenste zône (zône 0) geheel buiten beschouwing moest worden gelaten, omdat hiervan

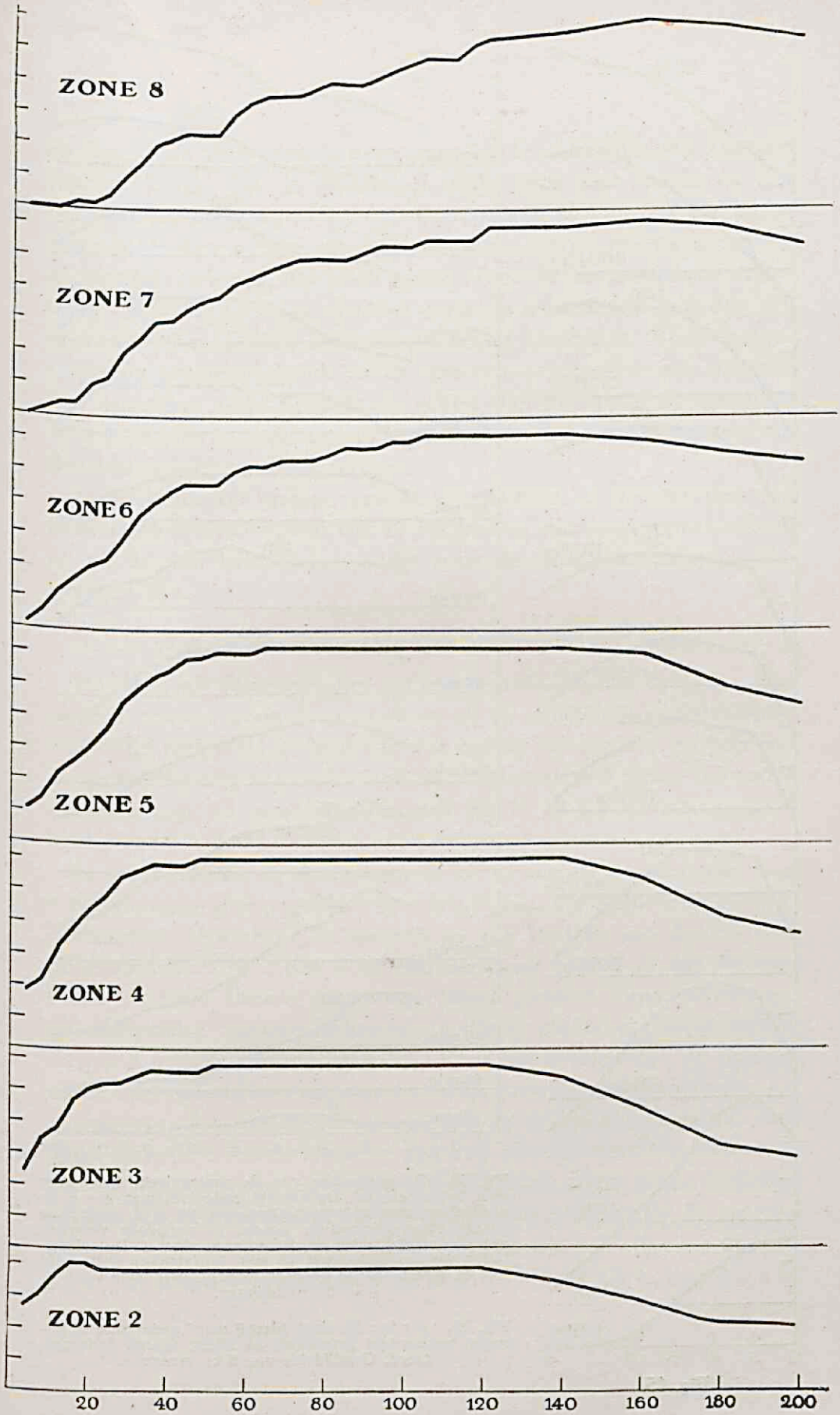

Fig. 14. Als fig. 17; 30 min. geprikkeld.

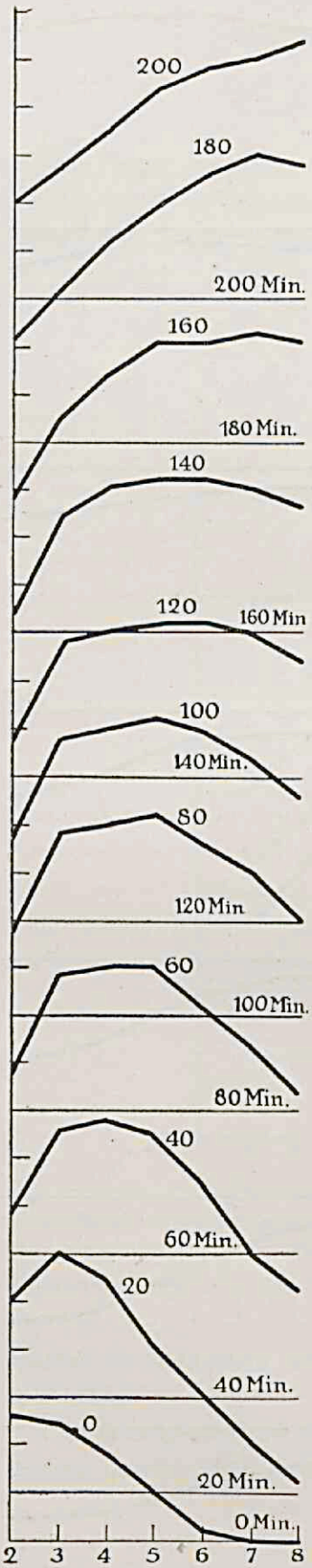

Fig. 15.

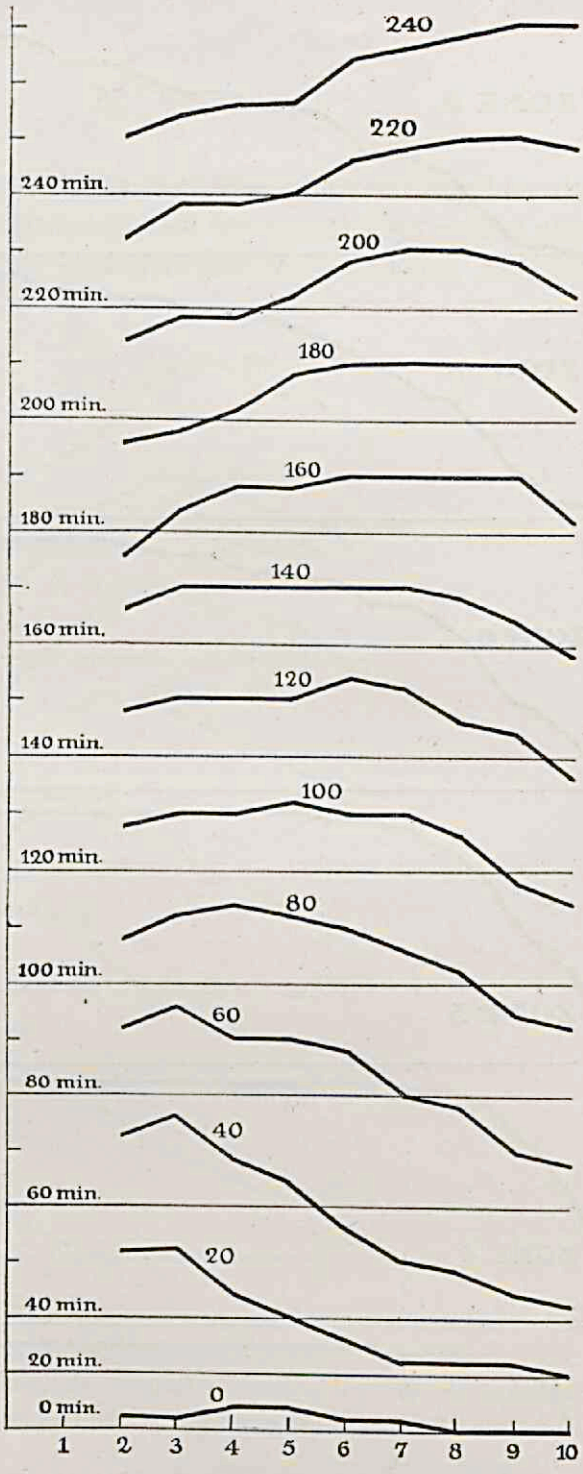

Fig. 16. De verdeeling van de geotropische kromming over het coleoptiel. De verschillende krommen geven de verdeeling met tijdsintervallen van 20 min. weer. De enkele zônes zijn op de abscis, de reciproke waarden van de kromtestralen op de ordinaat afgezet. De coleoptielen werden gedurende 15 min. horizontaal geprikkeld en direct daarna gedecapiteerd. Gemiddelde van 5 krommingen.

Fig. 15. Als fig. 16, doch hierbij werd gedurende 30 minuten horizontaal geprikkeld en direct daarna gedecapiteerd. Gemiddelde van 5 krommingen.

op deze wijze geen quantitatieve gegevens te verkrijgen zijn. Uit mijn proeven bleek, dat de kromming vaak, doch niet steeds, in den uitersten top aanvangt. Hier ontstaat dan een asymmetrie. De kromming blijft hier echter steeds zeer zwak, zooals trouwens ook de eerste zône zich nog niet sterk kromt. Voor de phototropische kromming heeft W e n t J r. (1928a) eerst de asymmetrie van den top ontkend, later (1928b) heeft hij dit echter herroepen. Voor de geotropische kromming geldt zeker, dat een asymmetrie van den top *kan* optreden, *altijd* behoeft dit echter niet het geval te zijn. Ook W e b e r (1927) geeft aan, in bepaalde gevallen een asymmetrie van den top te hebben waargenomen.

In hoeverre het verloop van de krommingen in overeenstemming te brengen is met hetgeen van de verdeeling van de groeistof bekend is, wil ik later behandelen, nadat eerst de andere krommingen besproken zijn.

B. De geotropische kromming van gedecapiteerde coleoptielen.

Het leek mij belangrijk het verloop van die krommingen te registreeren, waarbij het coleoptiel direct na de prikkeling gedecapiteerd was. Hier toch is de invloed van den top op het verdere verloop van de kromming uitgeschakeld. Ook nu werden weer 3 series van proeven genomen, n.l. waarbij gedurende 30, 15 en 7.5 minuten geprikkeld werd.

In tabel XXXII en de figuren 14 en 15 zijn de gemiddelden van 5 krommingen weergegeven van coleoptielen, die gedurende 30 min. horizontaal geprikkeld en daarna op een hoogte van 2—2.5 mm gedecapiteerd zijn. Zône 0 en een deel van zône 1 is dus weggesneden, zoodat slechts de overige zônes gemeten zijn. Enkele van de coleoptielen waren iets korter, zoodat in plaats van 10 zônes nu slechts 8 gemeten konden worden. Voor het overige zijn de figuren en de tabel geheel met die van de vorige proeven te vergelijken.

Gaat men het verloop der kromming in de enkele zônes na, dan blijkt dit geheel verschillend te zijn van dat der normale coleoptielen. Bij het begin der registratie zijn de apicale zônes reeds duidelijk gekromd. Deze kromming versterkt zich nog, zooals ook bij de vorige proefseries gevonden werd. Z ij g a a t e c h t e r n i e t t e r u g n a d a t h e t m a x i m u m b e r e i k t i s, d o c h

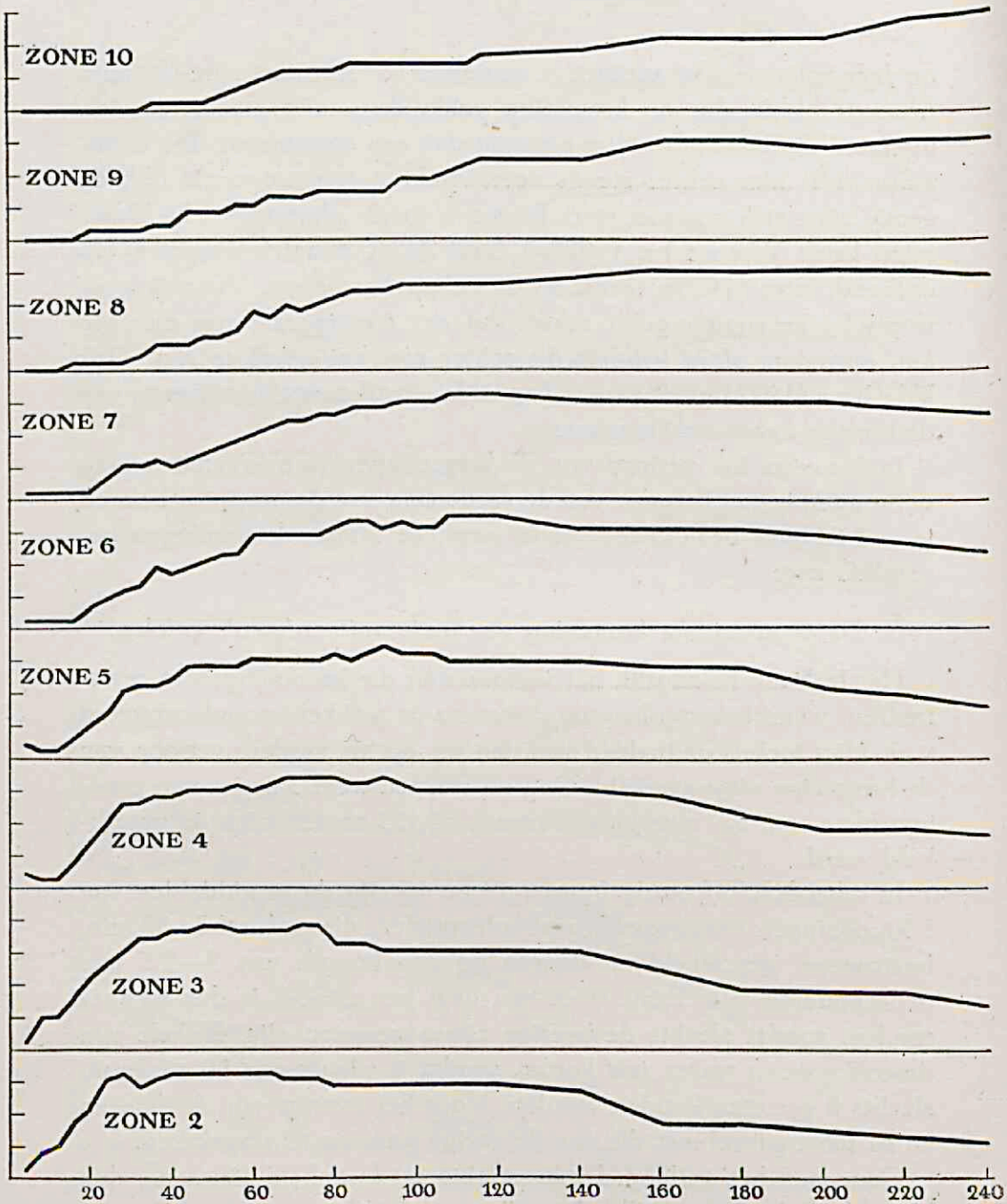

Fig. 17. Het verloop van de geotropische kromming van de enkele zônes van het coleoptiel. Op de abscis is de tijd in minuten, op de ordinaat zijn de reciproke waarden van de kromtestralen afgezet. De coleoptielen werden gedurende 15 min. horizontaal geprikkeld en direct daarna gedecapiteerd. Gemiddelde van 5 krommingen.

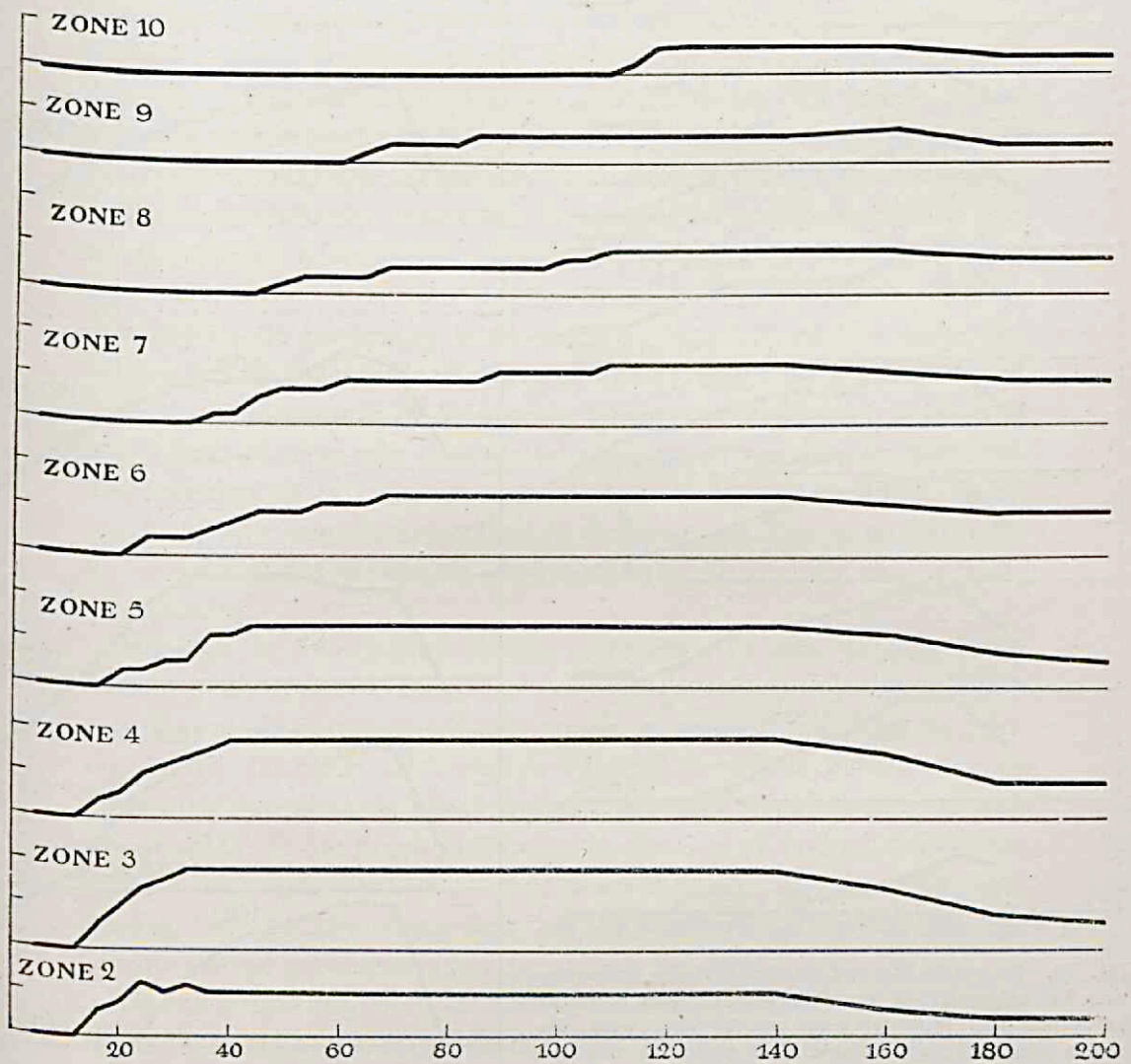

Fig. 18. Het verloop van de geotropische kromming in de enkele zônes van het coleoptiel. Op de abscis is de tijd in minuten, op de ordinaat zijn de reciproke waarden van de kromtestralen afgezet. De coleoptielen werden gedurende 7.5 min. horizontaal geprikkeld en direct daarna gedecapiteerd. Gemiddelde van 5 krommingen.

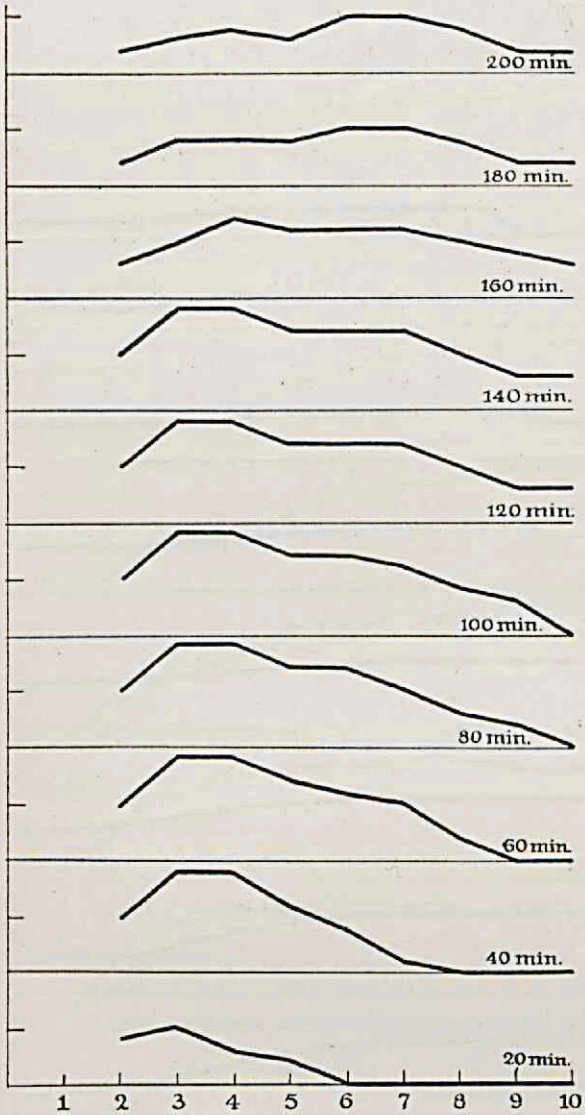

Fig. 19. De verdeeling van de geotropische kromming over het coleoptiel. De verschillende krommen geven de verdeeling met tijdsintervallen van 20 min. weer. De enkele zônes zijn op de abscis, de reciproke waarden van de kromtestralen op de ordinaat afgezet. De coleoptielen werden gedurende 7.5 min. horizontaal geprikkeld en direct daarna gedecapiteerd. Gemiddelde van 5 krommingen.

Fig. 20. De verdeeling van de phototropische kromming over het coleoptiel. De verschillende krommen geven de verdeeling met tijdsintervallen van 20 min. weer. De enkele zônes zijn op de abscis, de reciproke waarden van de kromtestralen op de ordinaat afgezet. De coleoptielen werden gedurende 10 sec. met 50 M.K. eenzijdig belicht. Gemiddelde van 3 krommingen.

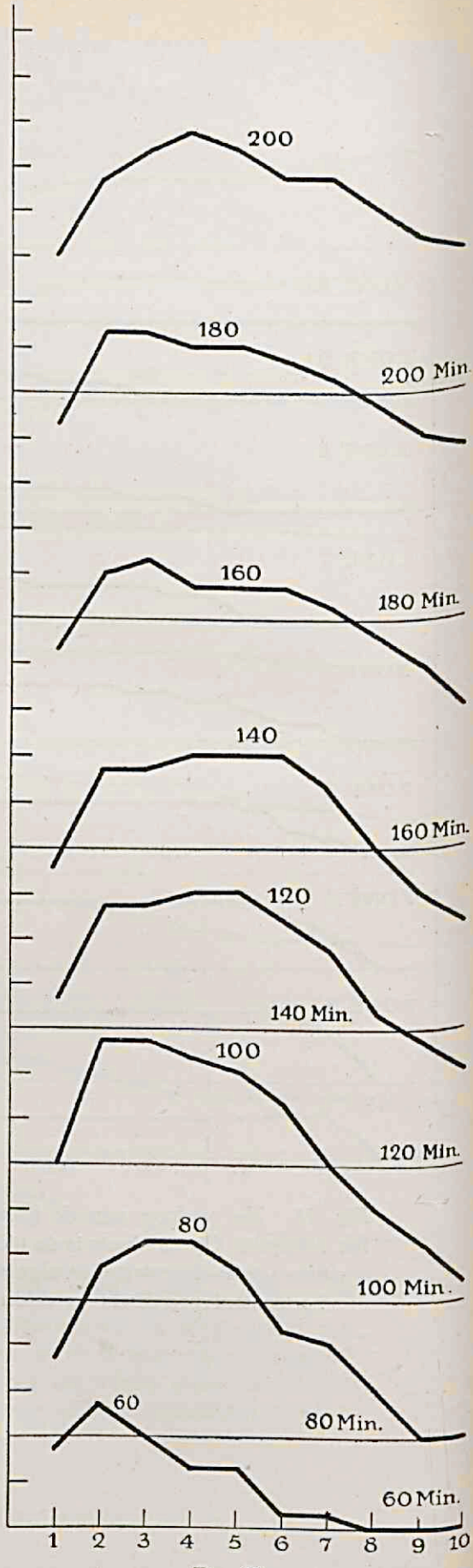

Fig 20

houdt gedurende eenigen tijd deze constante waarde. Pas 120—140 minuten na het decapiteeren beginnen de apicale zônes zich weer recht te strekken. Om deze rechstrekking beter tot uiting te doen komen, werd in plaats van gedurende 160 minuten, gedurende 200 minuten geregistreerd. De basale zônes strekken zich vrijwel niet. Door fig. 14 met fig. 8 te vergelijken komt dit verschil duidelijk tot uiting. Ook de verdeeling der kromming over de verschillende zônes van het coleoptiel is geheel anders, dan bij de normale coleoptielen, zooals een vergelijking van fig. 15 met fig. 9 ons direct doet zien. In het begin is evenals bij de normale coleoptielen de kromming in de apicale zônes het sterkst. Later beginnen ook de meer basaalwaarts gelegen zônes zich te krommen en doordat de kromming in de apicale zônes niet teruggaat, is spoedig het coleoptiel over zijn geheele lengte vrijwel regelmatig gekromd. Pas wanneer na 140 min. de apicale zônes zich gaan strekken, treedt een localisatie van de kromming in de basis op. Zoo is na 180 min. de verdeeling der kromming eenigermate gelijk aan die van normale coleoptielen.

Worden de coleoptielen slechts gedurende 15 min. geprikkeld en daarna gedecapiteerd, zoo is het krommingsverloop in principe gelijk aan dat van de vorige proefserie, zooals uit tabel XXXIII en de figuren 16 en 17 blijkt. Het eenige verschil hierbij is echter, dat de kromming vooral in de basale zônes weer veel zwakker is. Ook hier treedt echter in het begin in de apicale zônes geen rechtstrekking op. Pas na 140 min. gaan deze zich weer duidelijk strekken. De verdeeling van de kromming over het coleoptiel is ook gelijk aan die van de vorige proefserie (*zie:* fig. 15 en fig. 16).

Bij een prikkelingstijd van slechts 7.5 min. blijkt, dat de kromming slechts uiterst zwak is, doch ook hier vinden we in principe hetzelfde (tabel XXXIV en de figuren 18 en 19). Hierbij heeft aanvankelijk ook geen teruggang der kromming in de apicale zônes plaats. Daar echter de basale zônes hier nog slechts zeer zwak reageeren, treedt zelfs na 200 min. nog geen localisatie van de kromming op en blijft het coleoptiel over de geheele lengte uiterst zwak gekromd (fig. 19).

Uit deze proeven blijkt dus ten duidelijkste, welke groote rol de top speelt bij het verloop van de geotropische kromming en vooral

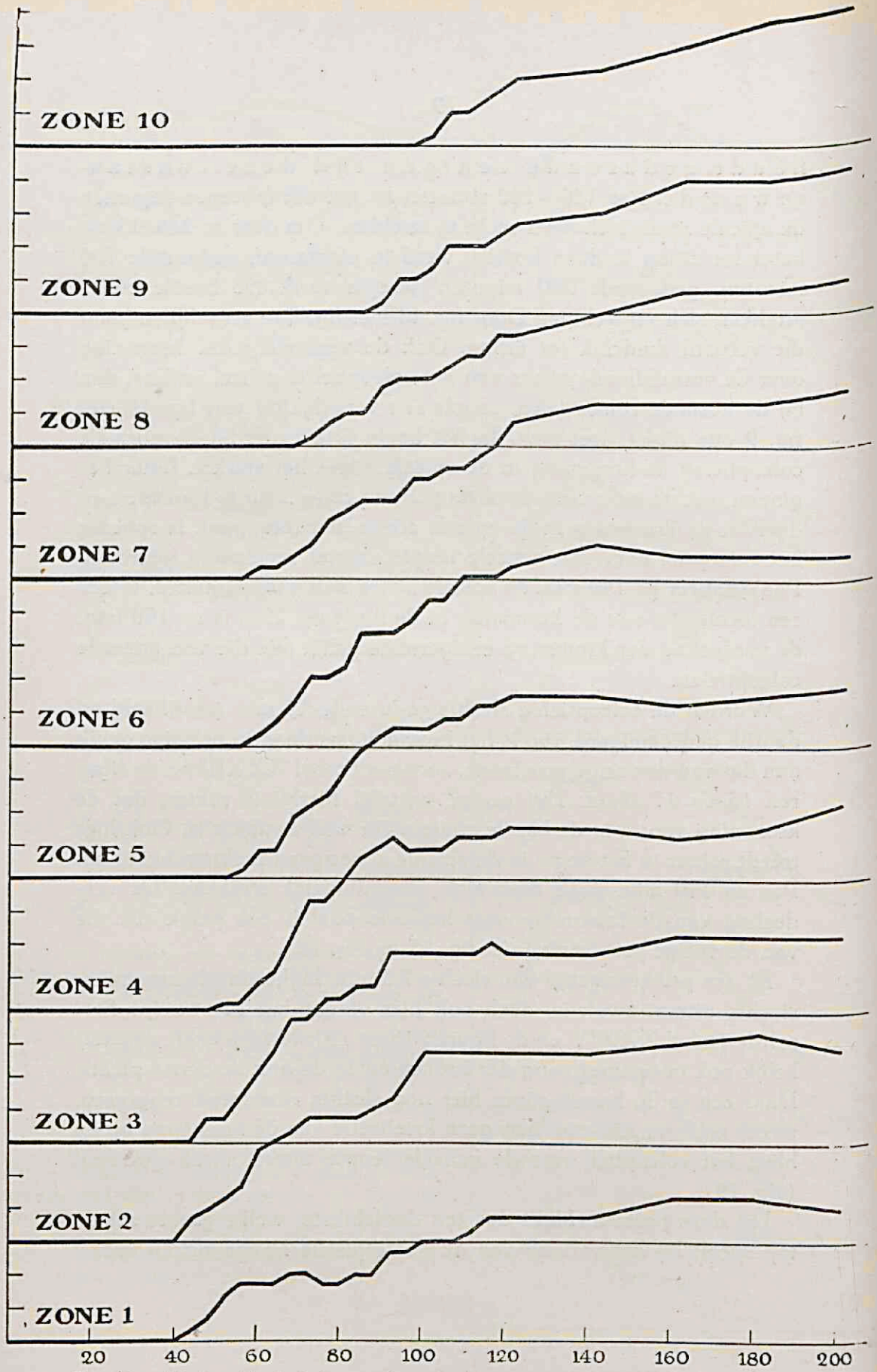

Fig. 21. Als fig. 11, doch hier gedurende 10 sec. met 50 M.K. eenzijdig belicht.

bij de rechtstrekking in de apicale zônes. In het volgende hoofdstuk zal ik hierop nader ingaan, doch nu eerst het verloop der phototropische kromming bespreken.

C. *De phototropische kromming.*

Het verloop der phototropische kromming is voor een enkel geval reeds door W e n t J r. (1928b) onderzocht. Daar hierbij de invloed van de zwaartekracht niet uitgesloten was, kunnen deze resultaten zonder meer niet met de bovenstaande proeven vergeleken worden. Het leek me daarom gewenscht onder precies gelijke omstandigheden in een enkel geval ook het verloop van een phototropische kromming na te gaan. Hiertoe werden de coleoptielen gedurende 10 sec. met 50 M.K. eenzijdig belicht, zoodat men volgens A r i s z (1915) een sterke eerste positieve kromming verwachten kan. Het leek me gewenscht de eerste positieve kromming te onderzoeken, daar bij de tweede positieve kromming wellicht complicaties optreden (basisreacties). De coleoptielen werden met een Philips Argenta lamp eenzijdig belicht, direct op den intermitteerenden klinostaat geplaatst, waarna met de registratie begonnen werd. In tabel XXXV is het gemiddelde van de krommingen van 3 plantjes weergegeven. Indien men het reactieverloop in de enkele zônes nagaat, dan blijkt uit fig. 21 duidelijk, dat dit geheel verschillend is van dat der geotropische kromming. Allereerst beginnen alle zônes pas veel later zich te krommen, waarop trouwens door vele onderzoekers reeds gewezen is, doch tevens blijkt dat het maximum ook veel later bereikt wordt. Slechts in zône 1 en 2 wordt een maximum bereikt en dit is nog slechts zeer onduidelijk. Van een snellen teruggang der kromming in de apicale zônes is hierbij geen sprake. Ook blijkt weer, dat zône 1 het zwakste reageert, terwijl ook in de meest basale zônes de kromming niet sterk is. Was de registratie echter langer voortgezet, dan zou ongetwijfeld ook hier de kromming zich versterkt hebben.

Doordat de kromming in de apicale zônes niet zoo sterk teruggaat, is deze ook niet zoo scherp gelocaliseerd over een kort stuk van het coleoptiel, hetgeen duidelijk uit fig. 20 blijkt. Hieruit ziet men, dat de kromming wel in de apicale zônes begint, doch zich

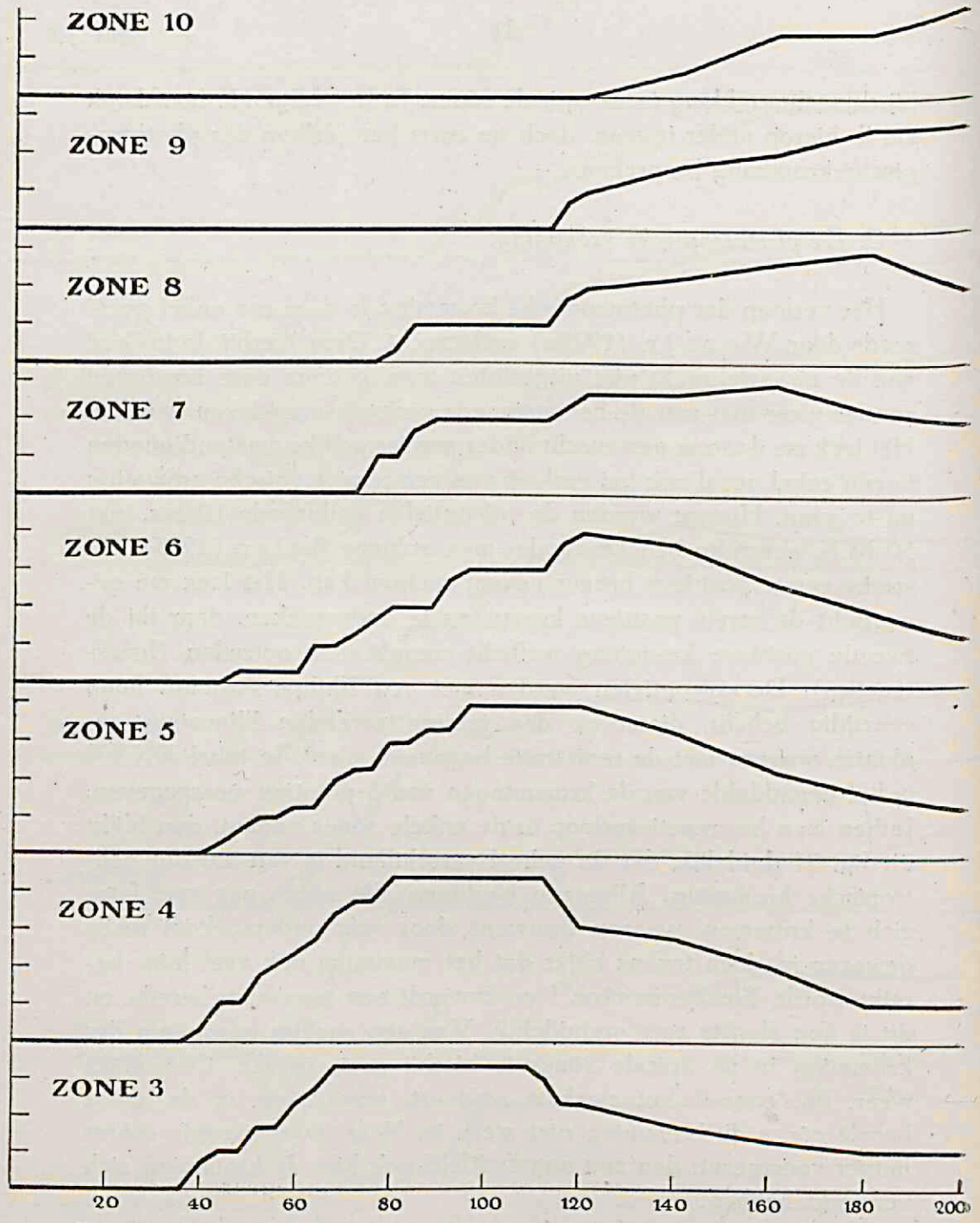

Fig. 22. Het verloop van de kromming, welke ontstaat door het eenzijdig toevoegen van groeistof op gedecapiteerde coleoptielen, in de enkele zônes van het coleoptiel. Op de abscis is de tijd in minuten, op de ordinaat zijn de reciproke waarden van de kromtestralen afgezet. Per coleoptiel werd 15 top/min. groeistof toegevoegd. Gemiddelde van 3 krommingen.

slechts zeer langzaam naar de basis verplaatst. Na 200 min. bevindt de maximale kromming zich nog in zône 4, terwijl tevens blijkt, dat alle zônes meer of minder sterk gekromd zijn. Indien men b.v. fig. 9 met fig. 20 vergelijkt, komt dit groote verschil in de verdeeling der phototropische en geotropische kromming duidelijk tot uiting. De resultaten blijken goed met die van W e n t J r. overeen te stemmen, want ook in zijn grafieken blijkt de kromming zich slechts zeer langzaam naar de basis toe te verplaatsen. Wel gaat hier de kromming in de apicale zônes sneller terug, doch dit is ongetwijfeld een gevolg van de tegenwerking der zwaartekracht, zooals W e n t J r. trouwens zelf ook zegt. De resultaten van d u B u y en N u e r n b e r g k stemmen geheel met de mijne overeen, daar ook hier de kromming in de bovenste zônes slechts zeer langzaam teruggaat.

D. Krommingen veroorzaakt door het eenzijdig toevoegen van groeistof.

Ten slotte werd nog het verloop van die krommingen vastgesteld, welke ontstaan, indien men agar met groeistof eenzijdig op gedecapiteerde coleoptielen plaatst. Men heeft hier te doen met het eenvoudigste krommingsverloop, daar men hier precies weet, waardoor de kromming tot stand komt, omdat slechts aan één zijde de hoeveelheid groeistof vermeerderd wordt. Bij deze proeven werd gebruik gemaakt van precies dezelfde methodiek als bij de quantitatieve groeistofbepalingen. De coleoptielen werden dus op een afstand van circa 5 mm van den top gedecapiteerd, daarna bleven ze gedurende 40 min. staan, waarna de agar met groeistof éénzijdig opgezet werd. De groeistof werd geïsoleerd uit coleoptielen van *maïs*. Er werden twee proefseries genomen met verschillende hoeveelheden groeistof.

Bij deze proeven stonden de coleoptielen niet op den intermitteerenden klinostaat, zoodat de invloed der zwaartekracht niet was uitgesloten. Dit is ongetwijfeld een groot nadeel van deze proeven, doch het bleek technisch onmogelijk de proefplantjes te laten roteeren, daar de agar dan direct indroogt, terwijl er ook kans bestaat, dat ze van de coleoptielen afvalt. Bij de eerste serie werd op elk

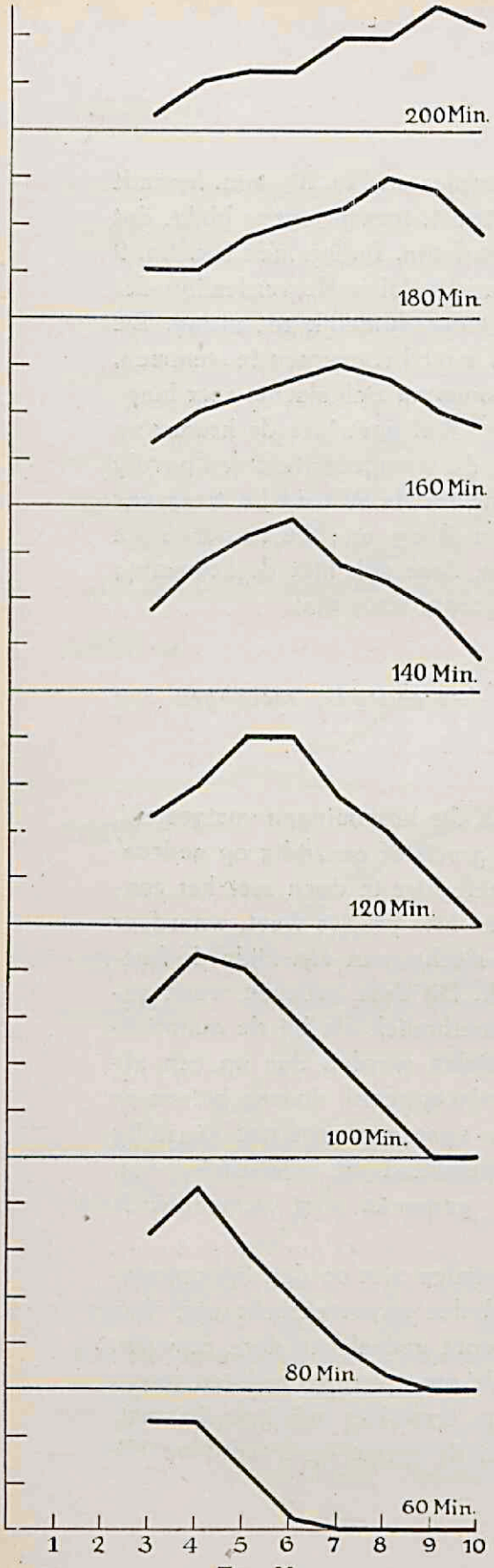

Fig. 23.

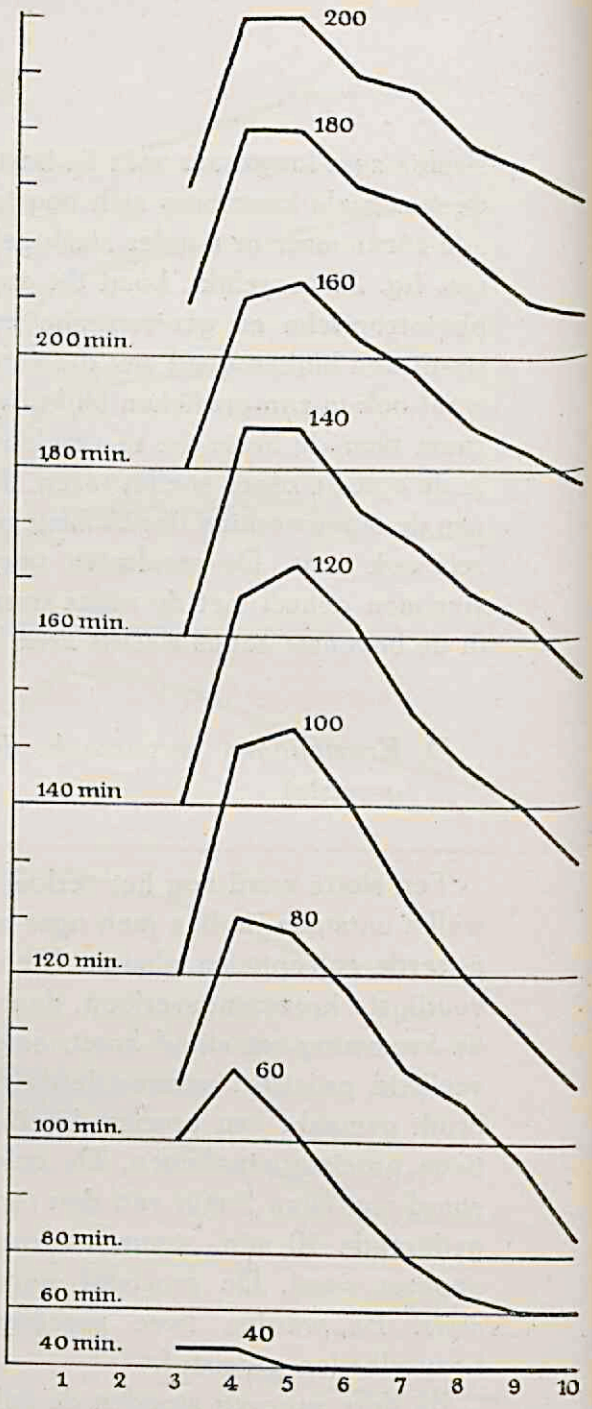

Fig. 24. De verdeeling over het coleoptiel van de kromming, welke ontstaat door het eenzijdig toevoegen van groeistof op gedecapiteerde coleoptielen. De verschillende krommen geven de verdeeling met tijdsintervallen van 20 min. weer. De enkel zônes zijn op de abscis, de reciproke waarden van de kromtestralen op de ordinaat afgezet. Per coleoptiel werd 60 top/min. eenzijdig toegevoegd. Gemiddelde van 3 krommingen.

Fig. 23. Als fig. 24, doch hierbij per coleoptiel 15 top/min. groeistof toegevoegd. Gemiddelde van 3 krommingen.

coleoptiel een hoeveelheid groeistof geplaatst, overeenkomend met die, welke in 15 minuten uit een maïstop diffundeert.

In tabel XXXVI en de figuren 22 en 23 zijn de gegevens van het gemiddelde van drie krommingen weergegeven. Indien men eerst het reactieverloop der krommingen in de enkele zônes nagaat, dan blijkt uit fig. 22, dat de kromming pas na 40 min. in de apicale zônes aanvangt. Hierin versterkt de kromming zich vrij snel, zoodat spoedig het maximum bereikt wordt; het eerst gebeurt dit in zône 3, daarna in zône 4 enz. Merkwaardig is echter, dat ook hier voorloopig geen teruggang der kromming in de apicale zônes is waar te nemen. Eerst na 112 min., dat is dus 152 min. na het decapiteeren, beginnen de apicale zônes zich te strekken; tegelijkertijd gaan de basale zônes zich sterker krommen, zoodat de kromming zich naar de basis toe verplaatst. Dit is zeer duidelijk te zien in fig. 23, waaruit blijkt, dat de maximale kromming in zône 4 gedurende 100 min. gelocaliseerd blijft om zich pas later basaalwaarts te verplaatsen. Zoo bevindt de maximale kromming zich na 200 min. in zône 9. Het verloop der kromming doet dus sterk denken aan dat van coleoptielen, welke na geotropische prikkeling gedecapiteerd werden, alleen treedt nu de kromming in de basale zônes veel later op.

Bij de tweede proefserie werd op den coleoptielstomp eenzijdig een hoeveelheid groeistof geplaatst, die overeenkomt met de hoeveelheid, welke in 60 min. uit een top van een coleoptiel van *maïs* diffundeert. Het gemiddelde van drie dergelijke krommingen is in tabel XXXVII en de figuren 24 en 25 weergegeven.

Men ziet dat het krommingsverloop hier in de enkele zônes (fig. 25) iets anders is. De kromming begint normaal in de apicale zônes, deze bereiken een maximum, dat ook hier niet teruggaat; zelfs na 112 min. is de teruggang der kromming in de apicale zônes hier, in tegenstelling met de vorige proefserie, nog zeer gering, terwijl de basale zônes zich nog sterker krommen. De verdeeling van de kromming over het coleoptiel is hierdoor ook eenigszins anders, daar de kromming meer in de apicale zônes gelocaliseerd blijft, zooals duidelijk uit fig. 24 blijkt. Indien we de figuren 24 en 25 vergelijken met de figuren 20 en 21, dan blijkt, dat dit type van kromming eeniger mate gelijkt op dat der phototropische kromming. Ook hier is een steeds sterker worden der kromming zonder een teruggang in de apicale zônes waar te nemen.

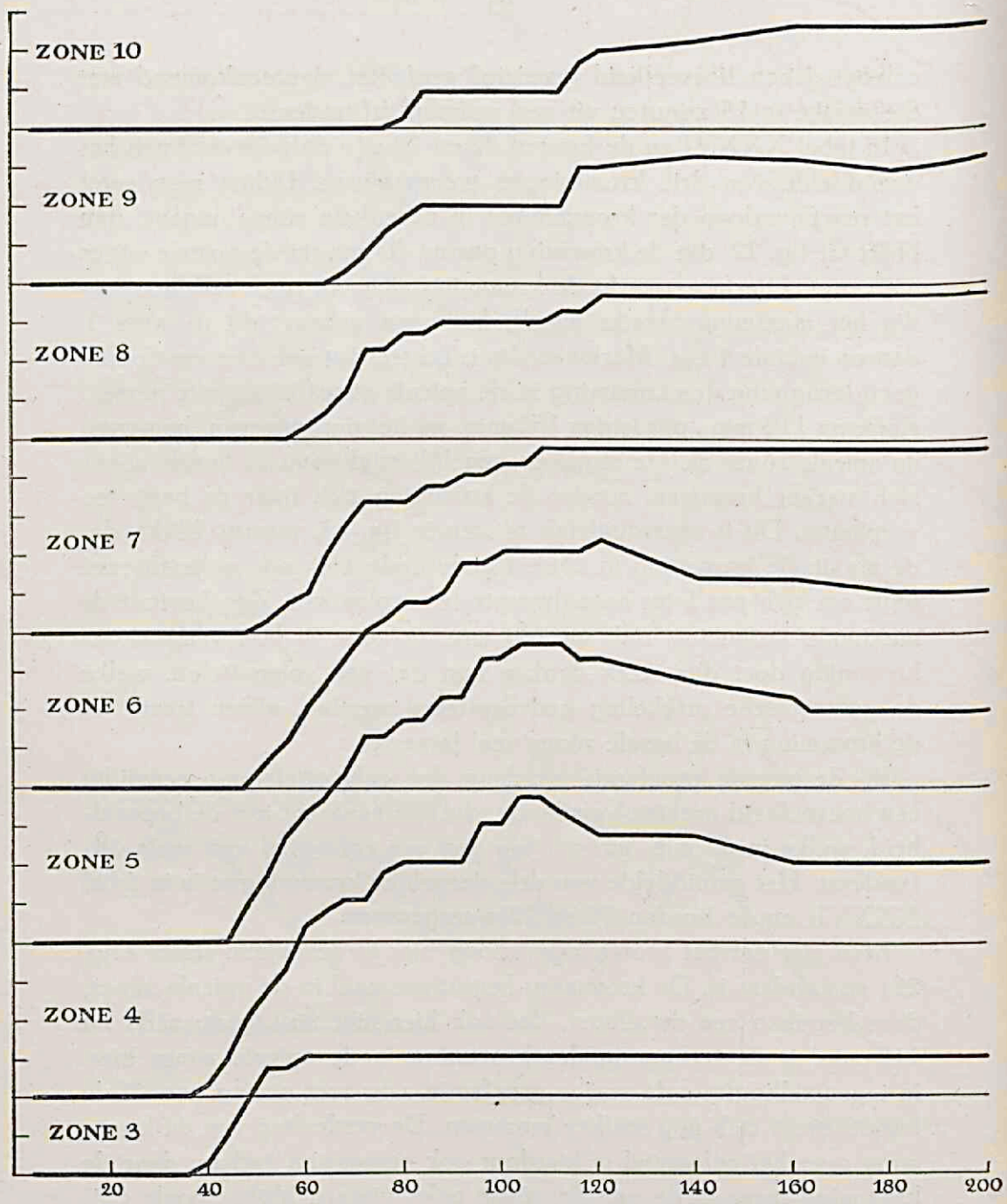

Fig. 25. Het verloop van de kromming, welke ontstaat door het eenzijdig toevoegen van groeistof op gedecapiteerde coleoptielen, in de enkele zônes van het coleoptiel. Op de abscis is de tijd in minuten, op de ordinaat zijn de reciproke waarden van de kromtestralen afgezet. Per coleoptiel werd 60 top/min. groeistof toegevoegd. Gemiddelde van 3 krommingen.

Ook blijkt uit deze proeven duidelijk, dat de kromming inderdaad zoo verloopt als W e n t J r. (1928a) haar beschrijft en dat juist na 110 minuten de maximale kromming bereikt wordt en hierna snel teruggaat. Na 110 minuten wordt ook bij de methode van W e n t J r. de kromming gefotografeerd, zoodat hierbij steeds de maximale kromming geregistreerd wordt.

HOOFDSTUK VI.

Theoretische beschouwingen.

§ 1. Het verband tusschen kromming en groei.

In het begin der inleiding werd er reeds op gewezen, dat de prikkelbewegingen slechts in samenhang met het groeiproces te verklaren zijn. Alvorens dus de krommingen nader te bespreken, willen we eerst het groeiproces bij coleoptielen van *Avena* eens nader beschouwen. Hierbij zou ik uit willen gaan van de synthese van het groeiproces, zooals deze door W e n t J r. (1928a) gegeven is. W e n t Jr. kon aantoonen, dat de groei van het coleoptiel afhankelijk is van meerdere factoren. Wanneer men aan een gedecapiteerd coleoptiel groeistof toevoegt, dan blijkt dat de groei evenredig met de toegevoegde hoeveelheid groeistof toeneemt. Deze toename kan natuurlijk niet ongelimiteerd doorgaan en inderdaad vindt W e n t J r. ook, dat bij een bepaalde grens een vermeerdering van de hoeveelheid groeistof geen versnelling van den groei meer tot gevolg heeft. De groei zou nu door een anderen factor gelimiteerd worden. Deze andere factor zou gevormd worden door de beschikbare hoeveelheid celstrekkingsmateriaal. Dit laatste is een vrij hypothetisch begrip en bij nadere analyse is het zeer wel mogelijk, dat deze factor een geheel complex van factoren zal blijken te zijn. Zoolang echter deze factor nog niet nader geanalyseerd is, zullen wij dezen, evenals W e n t J r., samenvatten onder een enkelen naam n.l. Z.S.M. („Zellstreckungsmaterial"). De verdeeling van den groei over het coleoptiel is volgens W e n t J r. geheel te verklaren uit de verdeeling van de groeistof en den factor Z.S.M. De factor Z.S.M. zou in de basis het grootst zijn en naar den top toe afnemen, de groeistofconcentratie daarentegen is in den top het grootst en neemt geleidelijk naar de basis toe af. In den top zou de hoeveelheid Z.S.M. den groei limiteeren, terwijl in de basis de hoe-

veelheid groeistof in het minimum zou zijn. Volgens W e n t J r. nu zou de limiteering van den groei door deze twee factoren het ideale B l a c k m a n-schema volgen. In den top zou dus de hoeveelheid groeistof en in de basis de hoeveelheid Z.S.M. in het geheel geen invloed op den groei hebben. W e n t J r. leidt dit af uit de kromme, die hij vindt, indien hij de toename van den groei bepaalt als functie van de hoeveelheid toegevoegde groeistof. Deze kromme heeft inderdaad het karakter van een B l a c k m a n-kromme. Met zekerheid is hieruit echter nog niet af te leiden, dat de groeistof of de factor Z.S.M. direct volledig den groei zouden limiteeren, vooral daar ook bij deze kromme nog steeds een overgangsgebied aanwezig is. (*Verg.:* B o r e s c h (1928), R o m e l l (1926) en v a n d e n H o n e r t (1928)). Indien in den uitersten top de groeistof in het geheel geen invloed op den groei heeft, dan is het ook buitengewoon moeilijk het optreden van een asymmetrie in den top bij den aanvang van een phototropische of een geotropische kromming te verklaren. W e n t J r. (1928a) heeft het bestaan hiervan dan ook eerst ontkend, doch dit later (1928b) ten deele herroepen. Ook de krommingen, die optreden indien men coleoptielen aan de basis eenzijdig insnijdt, zooals bij de proeven van B e y e r (1925) is geschied, zijn moeilijk te verklaren indien het limiteeren van den groei door den factor Z.S.M. het B l a c k m a n-schema zou volgen. Deze krommingen daarentegen wijzen er op, dat ook in de basis de factor Z.S.M. nog wel een invloed op den groei kan uitoefenen. In het algemeen wil ik dus het schema van den groei, zooals dit door W e n t J r. is aangegeven, als basis voor mijn verdere beschouwingen gebruiken, hierbij dit echter in zooverre wijzigen, dat de twee factoren den groei in de verschillende deelen der plant niet absoluut, doch slechts relatief beperken (*zie:* R o m e l l (1926) en v a n d e n H o n e r t (1928)). In het geheele coleoptiel zal de groei dus steeds afhankelijk zijn van *beide* factoren. De invloed hiervan is echter *quantitatief* verschillend. Zoo zal in den top een verandering in den factor Z.S.M. een sterke verandering in den groei ten gevolge hebben, terwijl een verandering in de hoeveelheid groeistof betrekkelijk weinig invloed heeft. In de basis is dit juist omgekeerd en zal ook een verandering in de hoeveelheid groeistof verreweg den grootsten invloed hebben. In hoeverre zijn nu met

behulp van deze hypothese en de gegevens omtrent de groeistofverdeeling de door mij gemeten krommingen te verklaren?

Vergelijkt men eerst de krommingen, die optreden bij intacte coleoptielen, welke gedurende verschillende tijden horizontaal gestaan hebben, dan blijkt, dat de totale kromming des te sterker is naar mate de coleoptielen langer horizontaal hebben gestaan. (Fig. 8, 11, 12 en fig. 9, 10, 13). Vergelijkt men echter de kromming in de enkele zônes, dan blijkt, dat de apicale zône in alle gevallen vrijwel even sterk reageert. In de meer basaalwaarts gelegen zônes komt echter het groote verschil in sterkte van de reactie pas tot uiting. Vergelijkt men b.v. bij de verschillende proefseries de reactie van zône 1 met die van zône 8, dan blijkt dit duidelijk. In hoofdstuk III is aangetoond, dat onder invloed der eenzijdig inwerkende zwaartekracht de verdeeling van de groeistof over de twee helften van het coleoptiel ongelijk wordt. Hierdoor zal ook de groei ongelijk worden. In de apicale zônes is echter de groei niet direct evenredig aan de hoeveelheid groeistof en zal het verschil hierin ook slechts een geringe groeiverandering tot gevolg hebben. Berust de geotropische kromming dus inderdaad uitsluitend op een verandering in de hoeveelheid groeistof aan beide zijden, dan zullen de apicale zônes zich ook slechts in zeer beperkte mate kunnen krommen, daarentegen zal in de basale zônes de kromming wel toenemen naar mate het groeistofverschil grooter is.

Vergelijkt men de verdeeling van de kromming over het coleoptiel, dan blijkt, dat hoe langer de plantjes horizontaal gestaan hebben, des te sneller de kromming zich naar de basis toe verplaatst. Ook dit is gemakkelijk te verklaren uit de resultaten van de in de hoofdstukken III en IV beschreven proeven. Hierbij toch is gebleken, dat de verandering in de transportrichting van de groeistof niet uitsluitend in den top, doch ook in de daar onder gelegen zônes plaats vindt. De presentatietijd van de lager gelegen zônes is echter langer, zoodat bij een korten prikkelingstijd de „topperceptie" zal overheerschen, terwijl bij langere prikkeling meerdere zônes zullen percipiëeren. Hierdoor zal men ook mogen verwachten, dat de maximale kromming zich sneller naar de basis toe zal verplaatsen, hetgeen inderdaad het geval blijkt te zijn. (Fig. 9, 10, 13). Bij een prikkelingstijd van 7.5 min. bevindt de maximale kromming zich na

100 min. in zône 5; bij een prikkelingstijd van 15 en 30 min. in zône 7.

Merkwaardig is dat de kromming in de verschillende zônes zeer spoedig een maximum bereikt en hierna snel teruggaat, zoodat de apicale zônes weer geheel rechtgestrekt zijn. Men heeft hier met het bekende verschijnsel der autotropie te doen.

In tegenstelling met de eigenlijke kromming is de autotropie betrekkelijk weinig onderzocht geworden en zijn de meeningen van de verschillende onderzoekers hierover ook sterk verdeeld. Wat betreft de autotropische rechtstrekking na de phototropische kromming, zoo zou deze volgens enkele onderzoekers (Sierp (1918), van de Sande Bakhuyzen (1920)) een gevolg zijn van de donkergroeireactie, die na afloop der eenzijdige belichting optreedt.

Volgens Koningsberger (1923) daarentegen, zou de autotropie geheel door inwendige factoren tot stand komen. De golfvormige photogroeireactie zou uit twee deelen bestaan: *a.* de eigenlijke groeireactie, *b.* de antireactie, welke hiervan volkomen onafhankelijk zou zijn en een rol bij de autotropische rechtstrekking zou spelen. Door Pisek (1926) is er echter speciaal op gewezen, dat de autotropische rechtstrekking pas veel later begint, dan de groeiversnelling der lichtgroeireactie, die na alzijdige belichting optreedt, zoodat deze moeilijk met elkaar in verband te brengen zijn. In tegenstelling met de genoemde onderzoekers acht Pisek het dan ook onmogelijk de kromming uit de lichtgroeireacties, zooals deze bij alzijdige belichtingen optreden, af te leiden.

Ook bij de geotropische kromming is wel verband gezocht met het golfvormig verloop van de groeireactie. Zoowel Zollikofer (1921) als Weber (1927) hebben getracht hiermede de autotropie te verklaren. Door Simon (1912) wordt de autotropie als een autonome tegenreactie op de geotropische kromming opgevat, terwijl ook volgens Lundegårdh de geotropische kromming een resultante van verschillende reacties zou zijn. Hij onderscheidt meerdere tegenreacties: *a.* de morphotropische, *b.* de antitropische, *c.* de aitiotropische tegenreactie. De laatste treedt vooral bij de phototropische kromming op den voorgrond. Bij de kromming van coleoptielen van *Avena* zouden we, volgens de terminologie van Lundegårdh, met een morphotropische tegenreactie te doen hebben, daar hier, in

tegenstelling met de reactie van wortels, slechts een rechtstrekking van de apicale zônes optreedt, waarbij de top zich slechts uiterst zelden in de tegenovergestelde richting kromt. Daar Lundegårdh niet zoo sterk den nadruk legt op het verband tusschen groei en kromming, geeft hij ook geen nadere verklaring voor de autotropie. Bij de morphotropische tegenreactie zou een „Formperzeption" een rol spelen, bij de antitropische tegenreactie zou „die Primärreaktion die Rolle einer „Auslösung" übernehmen". Uit het bovenstaande blijkt hoe tegenstrijdig de verschillende opvattingen omtrent de autotropie zijn. Toch is het wellicht mogelijk de rechtstrekking in de apicale zônes van het coleoptiel van *Avena* in een direct verband te brengen met de voorafgaande kromming. Een aanwijzing hiertoe geven de proeven met coleoptielen, die na de geotropische prikkeling gedecapiteerd werden (Fig. 14—19). Zooals er reeds op gewezen werd, strekken de apicale zônes zich aanvankelijk niet, pas na ongeveer 2½ uur gaat de kromming in deze zônes terug. Zooals reeds vroeger (1926) aangetoond is, treedt ook juist na 2½ uur de regeneratie van het vermogen tot vorming van groeistof op. Het rechtstrekken der apicale zônes geschiedt dus blijkbaar onder invloed van den top. Men kan dit nu als volgt verklaren:

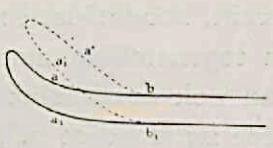
Fig. 26.

Beschouwt men een coleoptiel (Fig. 26), dat gedurende eenigen tijd horizontaal geprikkeld is, dan zal onder invloed der zwaartekracht het groeistoftransport tijdelijk een verandering ondergaan. De onderzijde a_1 b_1 ontvangt meer groeistof, de bovenzijde a b minder. In de apicale zônes zal dus de groei aan de onderzijde (a_1) toenemen, aan de bovenzijde (a) daarentegen afnemen. Hierdoor zal het factorencomplex Z.S.M. bij a_1 sterker verbruikt worden en komt hierdoor spoedig in het minimum. Aan de bovenzijde van het coleoptiel zal bij a daarentegen minder Z.S.M. verbruikt worden. Worden de coleoptielen na afloop der prikkeling op de horizontale klinostaat-as geplaatst, dan zal spoedig het groeistoftransport weer geheel normaal zijn, zooals uit de proeven, in hoofdstuk III beschreven, duidelijk blijkt. (Tabel VI). Aan beide zijden van het coleoptiel wordt nu evenveel groeistof basaalwaarts gevoerd, zoodat bij a en a_1 evenveel

groeistof komt. Toch zal de groei hier niet gelijk zijn, daar de hoeveelheid Z.S.M. bij a grooter is dan bij a_1. Bij a zal de groei dus sterker worden dan bij a_1. Dit zal zoolang plaatsvinden, totdat de verschillen in het Z.S.M. niet meer bestaan, m.a.w. totdat de zône zich geheel recht gestrekt heeft. Gedurende den tijd dat bij a de groei sterker is, zal hier ook meer groeistof verbruikt worden dan bij a_1. Dit heeft tot gevolg, dat de volgende zône bij b minder groeistof zal ontvangen dan bij b_1, de groei zal dus bij b sterker afnemen en de kromming zich in deze zône versterken. Op deze wijze is het te verklaren, dat de kromming zich langzamerhand naar de basis toe verplaatst, terwijl de apicale zônes zich rechtstrekken. Ten slotte zal de kromming geheel in de basis gelocaliseerd zijn en hier gefixeerd worden. (*Zie hiervoor:* W e n t J r. (1928a)). In deze zônes gaat de kromming vrijwel niet terug, iets waar P i s e k (1926) vooral op gewezen heeft, terwijl dit ook uit de figuren, welke A r i s z (1915) op blz. 69 voor het verloop der phototropische kromming geeft, duidelijk blijkt.

Ik wil er hierbij direct op wijzen, dat een dergelijke verklaring alleen voor de kromming van coleoptielen van *Avena* te geven is. Bij wortels is het proces ongetwijfeld veel gecompliceerder, daar hier, zooals L u n d e g å r d h (1918) heeft aangetoond, sterke tegenkrommingen in den top optreden, welke soms zelfs zoover kunnen gaan, dat de geheele wortel zich in de tegenovergestelde richting kromt. Zoolang echter nog zoo weinig bekend is omtrent den groei van wortels en speciaal omtrent den invloed van den top hierop, is een nadere analyse van de kromming hier ook nog niet mogelijk.

Niet alleen bij de geotropische kromming komt de invloed van den top op de rechtstrekking tot uiting, doch ook bij die krommingen, welke optreden na het eenzijdig opzetten van agar met groeistof op gedecapiteerde coleoptielen. (Fig. 22—25). Ook bij deze proeven blijken de apicale zônes zich pas 150 min. na het decapiteeren te strekken. Vooral in fig. 22 is dit duidelijk te zien. Bij deze krommingen kan men precies dezelfde beschouwing toepassen, als bij de geotropische kromming. Ook hier ontstaat de kromming, doordat tijdelijk eenzijdig meer groeistof aanwezig is. Bij de regeneratie van het vermogen tot vorming van groeistof zal bij de proefserie, waarbij slechts weinig groeistof eenzijdig werd toegevoegd, alle groeistof uit

de agar verdwenen zijn en dus zal nu aan beide zijden evenveel groeistof basaalwaarts stroomen. Hierdoor treedt een rechtstrekking in de apicale zônes op en de kromming verplaatst zich naar de basis toe, zooals ook duidelijk uit fig. 23 blijkt.

Bij de proefserie, waarbij echter 4 × zooveel groeistof werd toegevoegd, zal na 110 min. nog niet alle groeistof uit de agar verdwenen zijn. Hierdoor blijft het verschil in de hoeveelheid groeistof aan beide zijden hier veel langer bestaan en zullen de apicale zônes zich ook niet zoo sterk rechtstrekken. Hoewel ook de basale zônes zich nu ook krommen, blijft hierdoor toch de kromming in de apicale zônes gelocaliseerd. (Fig. 24).

Beschouwt men het verloop van de phototropische kromming (fig. 20, 21), dan blijkt, dat dit zich geheel bij het laatst besproken geval aansluit. Ook hier beginnen basale zônes zich te krommen, zonder dat aanvankelijk de kromming in de apicale zônes teruggaat. Door W e n t J r. (1928a) is echter aangetoond, dat langen tijd na de eenzijdige belichting de groeistof nog steeds polair getransporteerd wordt. Zoo blijkt, dat in de tweede 75 minuten na de belichting het verschil in de hoeveelheden groeistof, die aan beide zijden van het coleoptiel basaalwaarts stroomen, zelfs nog veel grooter is dan in de eerste 75 minuten. Het verschil in de hoeveelheden groeistof blijft hier dus veel langer bestaan dan bij de geotropische prikkeling en hierdoor is het dan ook te verklaren, dat, hoewel de basale zônes zich krommen, de kromming in de apicale zônes toch niet teruggaat. Evenals bij de proeven, waarbij veel groeistof eenzijdig werd toegevoegd, blijft ook hier de maximale kromming gedurende langen tijd in de apicale zônes gelocaliseerd. Het verschil in den duur van het polaire groeistoftransport na geotropische en phototropische prikkeling komt dus ook in het verloop der kromming duidelijk tot uiting.

Dat na een eenzijdige belichting de kromming pas zooveel later optreedt dan bij de geotropische prikkeling, is gemakkelijk te verklaren, daar hier de perceptie vrijwel uitsluitend in den uitersten top plaats vindt, terwijl bij de geotropische prikkeling ook in de groeiende zônes gepercipiëerd wordt. Er werd reeds op gewezen, dat hoe korter geprikkeld werd, hoe meer ook hier de „topperceptie" tot uiting komt.

Vatten wij de resultaten van dit hoofdstuk samen, dan blijkt dat de geotropische kromming in coleoptielen van *Avena* in principe zeer goed volgens de theorie van Cholodny-Went Jr. uit het polaire groeistoftransport is af te leiden. Zij ontstaat daardoor, dat de correlatie tusschen top en basis door de zwaartekracht beïnvloed wordt. Hierdoor wordt een van de factoren (groeistof), welke het groeiproces beheerschen, tijdelijk ongelijk verdeeld, hetgeen een ongelijken groei tot gevolg heeft. Tevens zal hierdoor echter de verdeeling der andere factoren juist in de omgekeerde richting verschoven worden, waardoor later een rechtstrekking van het gekromde deel optreedt. Doordat het polaire groeistoftransport bij de phototropische kromming zooveel langer aanhoudt en uitsluitend in den top plaats vindt, is het krommingsverloop hier ook anders, in principe berusten echter beide op hetzelfde verschijnsel.

De hier gegeven afleiding van de kromming zal in de toekomst ongetwijfeld veel te eenvoudig blijken te zijn. Voor dat men echter deze nader zal kunnen analyseeren, zal eerst een grondiger kennis van het groeiproces noodzakelijk zijn, vooral de nog geheel hypothetische factor Z.S.M. zal verder onderzocht dienen te worden om het krommingsverloop geheel te kunnen verklaren. Ook zal men hierbij dan niet kunnen volstaan met het indirect meten der groeiverschillen, zooals bij dit onderzoek is gebeurd, doch zal men deze direct quantitatief dienen te bepalen.

§ 2. De perceptie der zwaartekracht.

Voor het probleem, dat ongetwijfeld het belangrijkste is voor onze kennis van de geotropische kromming, n.l. hoe de afwijking in het groeistoftransport tot stand komt, is in het hier meegedeelde onderzoek in het geheel geen oplossing gegeven. Er werd slechts gesproken van een door de zwaartekracht geïnduceerde polariteit, hetgeen maar een omschrijving der waargenomen feiten is en hiervoor geen verklaring geeft. Zeer waarschijnlijk hangt deze polariteit direct samen met de perceptie der zwaartekracht. Deze is nog zeer raadselachtig en de voorstelling, die men zich hier omtrent kan vormen, berust nog geheel op vage hypothesen.

Bij de perceptie van het licht spelen waarschijnlijk photochemische

processen een rol, terwijl door het eenzijdige lichtverval reeds een polariteit in het coleoptiel aanwezig is. Door den productregel is waarschijnlijk gemaakt, dat de zwaartekracht op bewegende deeltjes inwerkt (Rutten-Pekelharing (1910)). Of hierbij de statolithen een rol spelen is ondanks de vele onderzoekingen nog steeds niet met zekerheid aangetoond. Dat deze een druk op een bepaald deel van den protoplast uitoefenen en dat hierdoor de geoperceptie tot stand zou komen, acht ik niet waarschijnlijk. Wellicht treedt door de verplaatsing der statolithen ook een verschuiving van electrische ladingen op (Zollikofer (1921)). Dat bij de geoperceptie een verschuiving van electrische ladingen een rol zou spelen, wordt door verschillende onderzoekers aangenomen (Stoppel (1920), Cholodny (1923), Small (1920), Jost (1924)). Door Brauner (1927) is aangetoond, dat inderdaad onder invloed der eenzijdig werkende zwaartekracht een potentiaalverschil optreedt.

Berust nu de geoperceptie op een ladingsverschuiving, dan is het veel gemakkelijker dit in verband te brengen met het polaire groeistoftransport. Men kan zich dit verband op twee wijzen denken: *a.* het potentiaalverschil werkt direct op de groeistof, *b.* het potentiaalverschil werkt op het mechanisme van het groeistoftransport in, zoodat dit polair verandert.

Is de groeistof b.v. electrolytisch gedissociëerd, dan bestaat de mogelijkheid, dat het potentiaalverschil direct op haar in zou werken. Daarom werd dit nog nader onderzocht. Hoewel de proeven hieromtrent genomen niet geheel bewijzend zijn, wijzen ze er toch op, dat een verplaatsing van de groeistof in een electrisch veld niet optreedt. Mijn desbetreffende cijfers zal ik dus niet mededeelen. De groeistof werd op de normale wijze uit toppen van *maïs* in agar geisoleerd. Hiertoe werden twee agar plaatjes, welke precies evenveel groeistof bevatten, naast elkaar gelegd zoodat ze samen twee platina electroden met elkaar verbonden. Hier tusschen werd een potentiaalverschil aangelegd en na verloop van een uur onderzocht of de concentratie van de groeistof zich in beide plaatjes veranderd had. Het bleek spoedig, dat hierbij storingen optreden. Is n.l. het potentiaalverschil te groot, b.v. 10 Volt, dan treedt een sterke electrosmose op. Hierdoor wordt het water uit het eene stukje agar weggezogen,

terwijl de zwelling van het andere plaatje sterk toeneemt. Onder dergelijke omstandigheden zegt een verplaatsing van de groeistof natuurlijk niets. Ook moet er rekening mede gehouden worden, dat een sterke electrolyse aan de electroden de groeistof misschien kan vernietigen. Bij een geringe spanning (2 Volt) is noch de electrolyse, noch de electrosmose belangrijk. Het blijkt, dat onder deze omstandigheden de groeistofconcentratie in de beide plaatjes gelijk bleef. Hoewel deze proef dus niet geheel bewijzend is, geeft ze toch wel een aanwijzing, dat de groeistof zich niet in een electrisch veld verplaatst. Met behulp van de door F ü r t h (1929) beschreven methodiek, n.l. door de stof in een hoogspanningsveld te brengen met electroden van geleiders der tweede klasse, was althans de electrolyse vermeden en waarschijnlijk ook de electrosmose gereduceerd, daar de hierbij optredende stroomsterkten minimaal zijn. Hiermede zijn dan ook waarschijnlijk betrouwbaarder gegevens te verkrijgen, doch daar ik de hiervoor benoodigde apparatuur niet tot mijn beschikking had, was het me niet mogelijk deze methode toe te passen. Op zichzelf is het echter ook niet zeer waarschijnlijk, dat men bij de geoperceptie met een directen invloed van het potentiaalverschil op de groeistof te doen heeft. De potentialen, welke onder invloed van de zwaartekracht verschuiven, zijn alle electrokinetische ζ potentialen. De hierbij aanwezige ladingen hebben, in tegenstelling met de thermodynamische ε potentialen, een zeer geringe capaciteit. Deze potentialen zullen dus slechts een zeer geringe energie kunnen leveren en daar alle geladen deeltjes zich onder hun invloed verplaatsen, zal slechts een zeer geringe afwijking van het groeistoftransport kunnen plaats vinden.

Werkt dus het potentiaalverschil niet direct op de groeistof in, zoo blijft de tweede mogelijkheid bestaan, n.l. dat het transportmechanisme polair beïnvloed wordt. Volgens B r a u n e r (1924) en W e n t J r. (1928a) zou bij het groeistoftransport de protoplasmastrooming een rol spelen. Het is nu mogelijk, dat het potentiaalverschil hierop inwerkt en wel zoodanig, dat in alle cellen de strooming polair wordt en dus in één richting plaats vindt. Indien in alle cellen het protoplasma in dezelfde richting stroomt, dan zal dit tot gevolg hebben, dat het geheele orgaan gepolariseerd is en het groeistoftransport een afwijking ondervindt. Stroomt het proto-

plasma in elke cel onder invloed van de eenzijdig inwerkende zwaartekracht aan de onderzijde basaalwaarts, aan de bovenzijde apicaalwaarts, dan zal dit tot gevolg hebben, dat de groeistof slechts aan de onderzijde van elke cel basaalwaarts vervoerd wordt. Indien de groeistof op deze wijze meerdere cellen passeert, zal ze steeds meer naar de onderzijde van het orgaan toe worden vervoerd. Op deze wijze zou mogelijk het polaire groeistoftransport verklaard kunnen worden; de geoperceptie zou dan ten nauwste samenhangen met het groeistoftransport. Zoolang het mechanisme hiervan nog niet nader onderzocht is geworden, zal het ook niet mogelijk zijn nadere gegevens omtrent de geoperceptie te verkrijgen. Mogelijk geeft een microscopische bestudeering van de protoplasmastrooming onder invloed der zwaartekracht ons hierover een nader inzicht.

HOOFDSTUK VII.

De invloed van de in de lengterichting werkende zwaartekracht op de geoptropische kromming.

A. Inleiding.

In hoofdstuk IV blz. 44 werd erop gewezen, dat het zonder meer niet mogelijk was uit de verschillen in de hoeveelheid groeistof, die na horizontale prikkeling aan beide zijden uit een top geïsoleerd kon worden, de geotropische kromming te berekenen. Hierbij toch stonden de coleoptielen *verticaal* op de agar, terwijl bij het registreeren van de kromming de plantjes op de *horizontale* as van den klinostaat roteerden. Het was daarom van belang na te gaan in hoeverre de in de lengterichting werkende zwaartekracht bij coleoptielen van *Avena* een invloed op de geotropische kromming heeft.

In de inleiding is er echter reeds op gewezen, dat het in dit hoofdstuk meegedeelde stuk van het onderzoek geenszins afgesloten is en ik wil dan ook hier voornamelijk slechts enkele resultaten van mijn proeven mededeelen.

Door de onderzoekingen van Rutten-Pekelharing (1910), Fitting (1905), Tröndle (1913), Schneider (1925) e.a. is aangetoond, dat de werking van de zwaartekracht evenredig is met den sinus van den hoek van afwijking. Bij een afwijkingshoek van 90° zou de werking der zwaartekracht optimaal zijn. Volgens deze opvatting mag men dus de zwaartekracht in twee componenten ontbinden en wel zoodanig, dat de eene loodrecht op het orgaan inwerkt, de andere in de lengterichting. De eerste component zou dan slechts werkzaam zijn. Bij deze onderzoekingen werd òf intermitteerend geprikkeld, òf de presentatietijd bepaald; de prikkelingstijd was dus steeds betrekkelijk kort. Deze resultaten zijn niet in overeenstemming met die van Czapek (1906), waarbij een optimale werking bij een afwijkingshoek van 135° gevonden is. Hierbij is echter gedurende langen tijd in dwangtoestand geprikkeld.

Door verschillende onderzoekers is echter aangetoond, dat de in de lengterichting werkende zwaartekracht toch een invloed op de geotropische kromming heeft (Riss (1913), Bremekamp (1915), Zimmermann (1927b), Lundegårdh (1917), von Ubisch (1925), Coelingh (1927)). De in de normale richting werkende zwaartekracht remt de geotropische kromming, werkt ze echter in de inverse richting, zoo wordt deze versterkt. Bij vrijwel alle onderzoekingen werden wortels als object gebruikt, slechts Bremekamp heeft den invloed bij coleoptielen van *Avena* onderzocht en komt tot geheel dezelfde resultaten.

Hoe het verband is tusschen dezen geotonischen invloed en de geotropische kromming, is nog geheel onbekend. Verschillende onderzoekers Koningsberger (1922), Nemeček (1922), Weber (1927)) hebben getracht dit verband te verklaren uit de geogroeireacties, die onder invloed van de in de lengterichting werkende zwaartekracht zouden optreden. Zooals gebleken is, treden deze niet op, terwijl ik wel een geotonische werking kon aantoonen (zie hieronder); deze is dus niet met de geogroeireactie in verband te brengen.

Door von Ubisch is een *quantitatief* verband gezocht tusschen de geotonische werking en de geotropische kromming. De tonische werking zou evenredig zijn met de cosinus van den hoek van afwijking. Bij een bepaalden hoek wordt de geotonische remming zoo groot, dat er in het geheel geen kromming meer optreedt. Deze hoek is voor hoofdwortels en zijwortels verschillend. Volgens von Ubisch zou bij een volkomen remming der kromming gelden:

$$g \sin. \alpha = 1 \cos. \alpha$$

waarbij 1 dan een maat voor de geotonische werking is.

Op deze wijze van formuleering is door Rawitscher (1926) en Zimmermann (1927b) critiek uitgeoefend. Volgens Zimmermann is niet bewezen, dat voor de geotonische werking de cosinusregel geldt, zoodat het ook niet geoorloofd is, de zwaartekracht in twee componenten te ontbinden en hieruit de tonische werking af te leiden. Tevens wijst hij erop, dat aan de eene zijde van het gelijkteeken een krommingsneiging, aan den anderen kant een

remming staat en dat het zeer onwaarschijnlijk is, dat deze op een dergelijke wijze met elkaar verbonden mogen worden. Volgens de genoemde onderzoekers is het waarschijnlijk, dat de tonische werking afhankelijk is van den prikkel, die in de dwarse richting werkt. In mijne voorloopige mededeeling (1929a) heb ik hierop ook reeds gewezen. Nadat mijn proeven reeds beëindigd waren, is een uitvoerige publicatie van M e t z n e r (1929) verschenen, waarbij deze tot geheel dezelfde conclusies komt. M e t z n e r geeft de volgende formuleering:

Het geotropische effect G is gelijk aan:

$$G = \underset{\text{inductie}}{gt \sin. \alpha} - \underset{\text{remming}}{gt \sin. \alpha \, k \cos. \alpha} = gt \sin. \alpha \, (1 - k \cos. \alpha)$$

k is hierbij een constante voor de geotonische werking.

De remming zou dus direct evenredig zijn met de voorafgegane inductie. M e t z n e r spreekt hier van „das erweiterte Sinusgesetz" en hiermede zijn verschillende resultaten goed te verklaren.

Hoe moet men verklaren, dat bij de proeven, waarbij de geldigheid van de sinuswet aangetoond werd, de tonische werking van de zwaartekracht niet tot uiting kwam?

De verschillende onderzoekers hebben er reeds op gewezen, dat een tijdsfactor hierbij waarschijnlijk een rol speelt. De in de lengterichting werkende zwaartekracht zou slechts een *voorafgegane* krommingsimpuls kunnen beïnvloeden. Laat men dus de zwaartekracht gedurende langeren tijd onder een bepaalden hoek inwerken, dan zal de tonische werking tot uiting kunnen komen; bij een kort durende prikkeling daarentegen niet. Bij de bepalingen van den presentatietijd wordt meestal slechts korten tijd geprikkeld, zoodat hier de tonische werking niet tot uiting zou komen. Is echter de formuleering, zooals deze door v o n U b i s c h gegeven is juist, dan zouden er bij geringe afwijkingshoeken toch verschillen moeten optreden. Hoe kleiner de hoek van afwijking is, des te langer moet er geprikkeld worden om een juist zichtbare kromming te verkrijgen. Tevens zou de tonische werking onder deze omstandigheden vrijwel maximaal zijn, daar deze den cosinusregel zou volgen. Volgens de formuleering van M e t z n e r is de geotonische werking zoowel van

den sinus als van den cosinus afhankelijk. Bij geringe afwijkingshoeken zal ze daarom niet zoo sterk toenemen, daar bij toename van den cosinus de sinus gelijktijdig afneemt.

B. Proeven.

Allereerst werd onderzocht in hoeverre de in de lengterichting werkende zwaartekracht een invloed uitoefent op een geo-inductie, *die daaraan voorafgegaan is.* Uit tabel XXI blijkt duidelijk, dat wanneer de zwaartekracht in de inverse richting inwerkt de kromming sterker is, dan wanneer de coleoptielen normaal geplaatst zijn. Uit contrôleproeven, waarbij direct geroteerd werd, bleek, dat in het eene geval de kromming versterkt, in het andere geval verzwakt was.

TABEL XXI.

Geotropische kromming in graden van coleoptielen, welke gedurende 10 min. horizontaal geprikkeld werden en daarna gedurende 15 min normaal (A) of invers (B) geplaatst werden. Hierna werden zij op de horizontale as van den klinostaat geroteerd.

Proefnummer	Aantal plantjes	Geroteerd gedurende .. min.	A normaal	B invers
500	14	45	7.5	9.5
501	12	45	3.0	9.6
503	38	45	6.9	18.1
504	35	45	6.0	14.5
508	13	45	5.4	16.3
509	18	45	6.8	13.5
510	9	45	7.3	17.4
			42.9	98.9

Om te onderzoeken, of de tonische werking afhankelijk is van de daaraan voorafgegane geo-inductie, werden de volgende proeven uitgevoerd:

De coleoptielen werden gedurende verschillende tijden horizontaal geprikkeld, hierna een bepaalden tijd (10 min.) invers of normaal geplaatst, vervolgens op de horizontale as van den klinostaat geroteerd, waarna de kromming gephotographeerd werd. Indien nu de

tonische werking onafhankelijk van de voorafgegane geo-inductie is, dan zal zij bij een geringe prikkelsterkte relatief versterkt tot uiting moeten komen. Is de tonische werking daarentegen hiervan afhankelijk, dan zal zij bij geringere prikkelsterkten toch geen sterkeren invloed uitoefenen.

Volgens Metzner is dit laatste het geval [1]).

TABEL XXII.

Geotropische kromming in graden van coleoptielen, welke gedurende 5 min. horizontaal geprikkeld werden en daarna gedurende 10 min. normaal (A) of invers (B) geplaatst werden. Hierna werden zij op de horizontale as van den klinostaat geroteerd.

Proefnummer	Aantal plantjes	Geroteerd gedurende .... min.	A normaal	B invers
524	12	45	5.8	5.3
525	12	45	5.4	5.7
526	15	45	4.7	4.8
527	12	45	4.2	4.6
528	18	30	3.9	3.9
533	21	45	2.1	2.2
534	23	30	4.1	7.0
535	17	30	5.4	4.5
536	21	30	4.3	5.7
537	16	30	4.5	5.8
556	24	30	4.0	6.5
557	25	30	4.8	5.3
559	13	30	4.6	5.1
			57.8	66.4

De tabellen XXII, XXIII, XXIV geven de resultaten van deze proeven weer. Het blijkt, dat indien men gedurende slechts korten tijd (5 min.) prikkelt, de krommingen in beide gevallen vrijwel even sterk zijn. Bij langere prikkeling worden de verschillen grooter.

Was de formuleering van von Ubisch juist, dan zouden bij de

[1]) Hij bespreekt in dit verband de proeven van Bremekamp, welke hij echter niet juist weergeeft. Bremekamp heeft n.l. de zwaartekracht niet *na elkaar* in de twee richtingen laten inwerken doch *getijktijdig*, door de coleoptielen op de vertikale as van de centrifuge te prikkelen.

TABEL XXIII.

Geotropische kromming in graden van coleoptielen, welke gedurende 10 min. horizontaal geprikkeld werden en daarna gedurende 10 min. normaal (A) of invers (B) geplaatst werden. Hierna werden zij op de horizontale as van den klinostaat geroteerd.

Proefnummer	Aantal plantjes	Geroteerd gedurende ... min.	A normaal	B invers
538	16	45	11.1	16.0
539	13	45	10.1	15.8
540	13	45	5.0	11.4
541	15	45	4.6	7.4
542	15	45	6.4	7.9
543	15	45	6.6	7.3
544	14	45	4.4	5.2
545	11	45	3.2	5.5
548	11	45	2.3	7.0
551	11	45	6.1	6.8
553	24	45	5.6	8.6
554	24	45	5.4	9.4
558	23	45	4.5	11.0
561	12	45	6.4	9.6
563	14	45	5.0	7.5
			86.7	136.4

TABEL XXIV.

Geotropische kromming in graden van coleoptielen, welke gedurende 15 min. horizontaal geprikkeld werden en daarna gedurende 10 min. normaal (A) of invers (B) geplaatst werden. Hierna werden zij op de horizontale as van den klinostaat geroteerd.

Proefnummer	Aantal plantjes	Geroteerd gedurende ..... min	A normaal	B invers
546	12	45	6.5	8.3*
547	12	45	4.5	7.7*
549	11	45	5.8	9.3
550	11	45	8.8	11.4
552	28	45	8.5	11.8
555	29	45	5.7	14.4
560	24	45	8.5	13.1
562	9	45	4.8	8.0*
564	14	45	7.5	10.0
			60.6	94.0

* Lange plantjes, weinig gevoelig.

geringe prikkelsterkten juist de verschillen het grootst zijn. Volgens de formuleering van Metzner moet de verhouding tusschen de beide krommingen steeds constant blijven. In het eene geval (coleoptielen invers) is het geotropisch effect n.l. $G^1 = gt + gtkt_1$, in het andere geval (coleoptielen normaal) $G_2 = gt - gtkt_1$. Hierbij is t de tijd, gedurende welke horizontaal geprikkeld wordt; t_1 de tijd gedurende welke de coleoptielen invers of horizontaal staan. De sinus en de cosinus vallen hier weg, daar zij steeds 1 zijn. De verhouding wordt dus:

$$\frac{G_1}{G_2} = \frac{gt + gt\ kt_1}{gt - gt\ kt_1} = \frac{1 + kt_1}{1 - kt_1}$$

daar t_1 constant is, n.l. 10 min., is de breuk ook steeds constant.

Inderdaad werd in de laatste twee proefseries een constante verhouding gevonden, n.l. 1.57 en 1.55. In de eerste serie is de waarde daarvan echter zeer veel geringer, n.l. 1.15. Bij sterkere prikkels mogen de reacties echter niet zonder meer als een maat voor de „Erregung" gebruikt worden. (*Zie b.v.:* Fitting (1905)).

Men kan den geringeren tonischen invloed na kort durende prikkels, zooals deze hier gevonden is, op twee wijzen verklaren. Ten eerste is het mogelijk, dat de tonische werking niet direct evenredig is aan de voorafgegane geo-inductie, doch aan een hoogere macht daarvan. In dit geval zal de tonische werking bij geringere prikkelsterkten in verhouding sneller afnemen. Ten tweede heeft wellicht ook de tijdsfactor een invloed. Bij de boven beschreven proeven begint de werking van de in de lengterichting werkende zwaartekracht niet steeds op hetzelfde tijdstip ten opzichte van den aanvang van den prikkel. Hoe korter geprikkeld wordt, hoe eerder dit tijdstip zal vallen. Hierdoor is de tonische werking mogelijk zwakker, vooral de proeven van Zimmermann wijzen in deze richting, terwijl ook door Metzner hierop gewezen is. Door gebrek aan tijd was ik niet in staat dit verder uit te werken.

Uit de hier meegedeelde proeven is echter wel gebleken, dat bij geringe prikkelsterkten de tonische invloed der zwaartekracht niet zoo sterk tot uiting komt en hierdoor is het waarschijnlijk te verklaren, dat bij de proeven van Rutten-Pekelharing en Schneider een zoo geringe afwijking van de sinuswet gevonden werd.

SLOT.

Samenvatting der belangrijkste resultaten.

Indien men alle groeistof uit een coleoptiel verwijdert, blijkt de lengtegroei tot stilstand te komen; eerst nadat groeistof toegevoegd is treedt weer lengtegroei op.

Onder invloed van de eenzijdig werkende zwaartekracht verandert de totale *productie* van de groeistof in de toppen van coleoptielen van *Avena* niet.

Ook de lengtegroei blijkt zoowel bij het roteeren om de horizontale as, als na het weer verticaal plaatsen niet te veranderen. Een geogroeireactie is dus onder deze omstandigheden niet aan te toonen.

Onder den invloed van de eenzijdig werkende zwaartekracht verandert echter wel de *transportrichting* van de groeistof. Aan de onderzijde van het coleoptiel komt meer groeistof, aan de bovenzijde minder. Deze afwijking is zoowel bij coleoptielen van *Zea Mays*, als van *Avena sativa* aangetoond.

Reeds spoedig na afloop van de prikkeling is het groeistoftransport weer normaal.

De afwijking vindt niet uitsluitend in den top plaats, doch ook in de meer basaalwaarts gelezen zônes.

De geotropische gevoeligheid neemt slechts langzaam van den top naar de basis toe af. Een 10 mm lange zône is duidelijk geotropisch gevoelig.

Het verloop van een aantal geotropische krommingen werd cinematographisch geregistreerd. Hiermede werd het verloop van een phototropische kromming en van krommingen, verkregen door het eenzijdig opzetten van agar met groeistof op gedecapiteerde coleoptielen, vergeleken.

Het blijkt, dat de geotropische kromming in vergelijking met de phototropische zich veel sneller naar de basis verplaatst. De apicale zônes blijken zich hierbij weer spoedig geheel recht te strekken.

Het krommingsverloop is qualitatief geheel volgens de theorie van W e n t-C h o l o d n y uit de verkregen gegevens omtrent het groeistoftransport te verklaren.

Bij de autotropische rechtstrekking der apicale zônes blijkt de top een rol te spelen.

De geotropische kromming komt tot stand, doordat *tijdelijk* over een betrekkelijk *lange* zône het groeistoftransport van den top naar de basis eenzijdig verschoven wordt. Hierdoor worden de andere factoren, die bij het groeiproces een rol spelen aan de eene zijde sterker, aan de andere minder sterk verbruikt, waardoor een mogelijkheid voor de autotropische rechtstrekking gegeven is.

Op een mogelijk verband tusschen de perceptie van de zwaartekracht en de afwijking in het groeistoftransport werd gewezen.

De in de lengterichting werkende zwaartekracht blijkt een invloed uit te oefenen op de reactieketen van een *voorafgegane* geo-inductie.

Naarmate deze inductie korter geduurd heeft, is deze invloed geringer. Bij de bepaling van den presentatietijd komt de invloed van de in de lengterichting werkende component van de zwaartekracht waarschijnlijk dus vrijwel niet tot uiting.

TABEL XXV.

Lengtegroei van coleoptielen, welke 2 × gedecapiteerd werden. Lengtegroei in 10 μ per uur aangegeven. De eerste kolom geeft telkens den groei van het deel boven den grond, de tweede dien van het deel onder den grond weer. De cijfers boven de verticale lijnen geven het tijdsverloop weer. Temp. 23.0 °C., relatieve vochtigheid 85 %.

	0 min.		45 min.		90 min.		165 min.	180 min.		225 min.		270 min.		330min.	335 min.		365 min.		425 min.		465 min.
Proef-nummer	coleoptiel	basis	coleoptiel	basis	coleoptiel	basis	1ste decapitatie	coleoptiel	basis	coleoptiel	basis	coleoptiel	basis	2de decapitatie	coleoptiel	basis	coleoptiel	basis	coleoptiel	basis	
IV	164	24	155	21	134	15	3.4 mm	78	12	48	12	15.7	0	2.2 mm	4.4	0	3.7	3	13.8	3	
V	170	0	176	6.	115	0	3.9 mm	59	0	48	0	20.0	0	2.8 mm	0	0	6.7	0	10.1	3.3	
VI	191	0	159	6	158	9	3.7 mm	108	3	66	0	29.4	2	2.4 mm	18	0	11.2	0	27	0	

	0 min.		105 min.		165 min.		180 min.			225 min.		255 min.		300 min.	315 min.		350 min.		410 min.		455 min.
VIII	—	—	93.0	28.0	86.0	24.0	3.1 mm	50.5	21.5	44.6	4.4	11.9	3.0	2.1 mm	3.0	4.7	0	2.2	9.0	2.9	
IX	—	—	134.0	37.0	135.0	29.0	2.1 mm	128 1	20.9	58.1	17.9	42.2	26.8	2.2 mm	14.1	15.3	17.9	8.9	0	8.9	
X	—	—	134.6	15.4	130.1	17.9	2.4 mm	122.0	3.0	62.7	4.5	44.8	0	1.1 mm	23.0	0	16.4	0	11.9	0	
XI	—	—	102.0	23.0	95.8	11.2	2.5 mm	95.0	12.0	31.4	0	20.9	3.0	2.5 mm	0	0	4.4	0	6.0	0	
XII	—	—	113.0	31.0	115.0	43.0	2.4 mm	75.0	51.0	63.0	31.0	24.0	18.0	2.2 mm	0	7.7	4.4	9	8.7	9.0	

TABEL XXVI.

Lengtegroei van 2 × gedecapiteerde coleoptielen, na de 2de deapitatie agar met groeistof toegevoegd. Lengtegroei in 10 μ per uur aangegeven. De cijfers boven de verticale lijnen geven het tijdsverloop weer. Temp. 23.0 C., relatieve vochtigheid 88 %.

	0 min.	120 min.		143 min.	193 min.	233 min.	270 min.		287 min.	337 min.	407 min.	467 min.	527 min.
Proef-nummer		1ste decapitatie					2de decapitatie						
XIII	145	5.6 mm		15	30	7.6	1.4 mm		8.1	38.5	17.9	8.9	
XIV	114	2.9 mm		43	11	7.6	1.1 mm		13.4	34.5	13.4	4.5	
XV	86	3.6 mm		35	20	7.6	1.3 mm		2.7	17.3	2.2	4.4	
XVI	122	4.3 mm		62	16.8	18.2	3.2 mm		21.5	48.0	42.5	22.4	

TABEL XXVII.

Gemiddelde lengtegroei per 6 min. Groei in μ per min. aangegeven.
Gedurende 30 min om de horizontale klinostaat-as geroteerd.
Bij ↓ klinostaat-as horizontaal, bij ↑ weer verticaal. Temperatuur 23.5 °C, relatieve vochtigheid 80%.

Proef-nummer	0 min.					30 min.					60 min.					90 min.				120 min.
2a	20.0	19.0	20.2	20.2	20.4	19.5	19.4	19.8	19.8	19.8	21.7	20.8	19.1	19.1	18.8	18.5	18.7	18.1	17.5	16.1
2b	20.8	20.2	21.3	21.3	21.2	20.0	18.3	18.3	18.3	18.3	19.7	18.3	17.8	17.0	16.3	15.7	16.8	18.0	19.2	19.2
8a	25.8	25.5	25.0	23.8	23.7	21.7	22.7	22.3	22.2	22.2	25.8	23.0	23.7	22.3	21.7	19.7	24.2	22.5	22.5	23.0
8b	24.2	25.0	25.0	24.5	25.8	26.7	25.0	26.7	25.7	26.3	25.0	26.7	26.7	26.2	25.0	22.2	26.7	28.3	29.2	30.0
9a	21.7	21.7	22.5	22.5	22.2	21.7	21.7	22.0	22.0	21.3	23.3	21.0	20.3	19.7	19.2	18.0	19.2	18.0	19.5	23.3
9b	22.5	22.2	24.2	23.8	23.0	23.3	24.2	23.0	21.7	22.7	25.0	24.0	20.8	20.8	21.7	20.0	21.5	21.7	23.0	22.7
10	26.5	27.5	27.3	27.5	25.0	26.3	27.2	27.2	26.7	26.2	25.7	25.0	25.8	24.3	23.0	20.5	21.5	22.5	22.5	23.2
11	17.7	16.3	16.3	16.3	16.2	15.7	15.7	16.3	16.5	16.3	17.3	17.5	16.8	16.5	16.5	12.8	16.7	16.7	16.7	18.2
12	28.2	26.0	25.8	25.8	26.7	28.2	28.5	29.0	29.3	30.0	31.0	32.0	32.0	30.0	30.0	28.7	30.0	31.7	31.7	32.5
14	26.4	25.3	26.2	26.0	25.8	26.4	25.5	27.0	28.3	27.8	26.2	25.5	24.5	23.4	25.0	25.0	24.0	23.7	25.8	26.0
15	16.3	15.8	15.0	15.0	15.5	15.0	14.7	15.0	15.0	14.5	13.3	13.0	13.3	13.2	12.8	11.3	11.3	11.3	11.7	13.3
16	18.0	18.3	19.0	18.7	18.5	18.7	18.3	18.9	18.0	18.0	17.8	18.0	18.3	18.0	17.8	18.3	18.3	18.0	17.8	17.8
17	9.3	8.8	8.7	8.7	8.8	8.7	8.7	8.7	8.7	8.7	8.7	8.0	8.0	8.3	9.0	8.3	8.3	8.2	8.0	7.8
Gem. Groei	21.3	20.9	21.3	21.1	21.0	20.8	20.8	21.1	20.9	20.9	21.5	21.0	20.5	19.9	19.8	18.4	19.9	19.9	20.3	21.0

Proef-nummer	150 min.					180 min.					210 min.					
2a	16.4	16.5	17.5	17.4	18.6	20.6	20.7	20.3	19.8	18.8	17.5	17.4	18.2	18.5	18.0	18.0	18.3	18.0
2b	20.7	20.8	20.8	19.8	19.8	20.7	21.7	21.2	21.2	19.8	19.2	18.2	17.2	17.7	18.2	16.7	16.7	18.0
8a	24.2	23.2	23.0	23.3	23.3	23.3	23.3	23.3	25.0	23.3	23.0	24.0	25.0	23.7	23.3	24.2	25.0	25.0
8b	31.3	31.8	30.3	31.3	30.8	29.2	30.5	30.2	29.7	30.0	28.8	28.3	29.2	29.8	30.7	30.0	30.0	30.0
9a	23.3	22.0	22.7	21.8	23.2	23.0	23.3	23.3	22.0	23.3	24.2	24.8	23.3	23.3	24.3	23.7	24.2	23.8
9b	23.7	24.7	23.0	22.0	23.3	22.7	22.8	23.0	22.8	21.7	21.3	22.3	21.7	21.7	22.2	23.3	23.2	22.7
10	23.3	23.7	24.7	23.8	23.8	24.3	26.0	26.7	26.7	25.0	26.7	25.5	25.0	25.0	24.0	24.2	25.0	26.7
11	18.3	19.2	18.7	18.7	18.8	19.3	19.8	20.3	19.3	19.7	19.7	18.8	18.0	18.3	18.0	17.5	17.2	17.0
12	34.0	32.8	33.3	32.5	32.3	33.5	33.5	34.2	34.2	33.7	33.2	31.5	31.0	30.8	30.8	32.5	31.2	31.3
14	25.0	25.3	26.2	25.0	25.3	24.8	24.0	24.2	25.0	24.0	24.5	24.5	24.5	24.5	24.5	24.5	24.5	24.5
15	13.8	13.8	13.8	13.8	12.7	11.7	11.2	12.3	12.5	12.7	12.7	12.3	12.5	12.8	13.0	12.2	12.0	12.5
16	18.5	18.5	18.3	17.6	18.0	17.6	17.5	17.0	17.5	18.0	18.3	18.0	16.8	17.4	16.7	17.5	17.5	17.5
17	8.0	8.5	7.8	8.2	8.0	7.8	8.2	7.8	7.8	7.8	7.8	7.8	7.8	7.8	7.8	7.8	7.8	7.8
Gem. Groei	21.6	21.6	21.6	21.2	21.4	21.4	21.8	21.8	21.8	21.9	21.3	21.0	20.9	20.6	20.9	20.9	21.0	21.1

TABEL XXVIII.

Gemiddelde lengtegroei per 6 min. Groei in μ per min. aangegeven.
Gedurende 60 min. om de horizontale klinostaat-as geroteerd.
Bij ↓ klinostaat-as horizontaal, by ↑ weer verticaal. Temp. 23.S° C, relatieve vochtigheid 80 %.

Proef-Nummer	0 min.					30 min.					60 min.					90 min.				120 min.
18	15.7	15.0	15.5	15.8	16.0	16.3	16.2	15.5	15.0	15.0	15.2	15.2	13.8	14.0	15.3	15.3	15.3	15.5	15.8	
19	11.7	11.7	11.3	11.3	12.2	12.0	11.7	11.7	11.7	11.3	11.3	11.3	12.0	12.8	12.2	11.7	11.3	12.0	11.8	
20	16.3	16.3	16.2	15.8	15.0	15.7	15.8	15.8	15.0	15.0	17.5	15.7	15.0	14.5	14.5	14.8	15.3	16.3	16.3	
21	14.1	14.5	14.7	14.8	14.7	15.0	15.3	15.5	15.7	16.0	19.2	16.2	15.8	15.5	15.3	14.8	14.8	14.3	14.3	
22	12.0	12.0	11.7	12.3	12.7	12.7	12.5	12.2	13.0	13.0	14.8	14.0	12.7	12.2	12.5	12.8	14.0	14.3	14.3	
23	22.5	22.8	22.0	22.8	21.2	19.7	19.7	20.2	20.3	20.0	19.5	18.3	20.0	19.7	18.0	16.8	17.3	18.5	18.0	
24	22.8	23.9	25.0	24.7	24.0	24.0	23.2	22.2	22.2	21.7	22.2	21.7	22.5	22.5	21.7	21.7	21.3	(20.5)	(20.0)	
25	13.0	13.2	12.8	12.5	12.7	13.0	13.2	12.8	12.7	12.3	13.5	13.2	13 7	13.7	13.0	12.0	12.0	12.2	12.3	
26	17.3	17.0	16.5	16.3	16.5	16.3	16.2	16.2	16.3	16.3	15.7	14.7	14 7	14.0	13.3	13.5	13.2	13.5	13.2	
27a	21.0	20.7	19.7	20.0	20.0	19.0	18.8	19.7	20.0	19.0	20.0	19.5	19 3	19.7	18.8	18.3	18.3	19.0	18.0	
27b	19.0	19.3	19.5	19.7	18.5	18.5	19.0	19.3	19.0	19.0	20.0	19.2	19.8	19.7	19.5	19.3	19.5	19.2	18.3	
28a	22.2	20.2	19.7	20.3	20.2	20.7	20.8	20.8	20.5	20.3	20.8	19.0	11 3	20.7	22.7	23.5	23.3	23.0	22.2	
28b	21.7	21.7	22.2	21.7	21.3	22.5	23.3	22.3	21.3	21.7	23.0	21.8	21.7	22.2	22.8	22.8	23.7	24.2	(24.7)	
30	10.2	10.0	9.8	9.8	10.3	10.7	10.8	10.2	9.8	9.8	10.8	10.5	10.7	10.3	10.8	10.7	10.5	10.0	9.8	
31	14.0	13.8	13.2	12.2	13.3	13.0	13.7	13.0	12.5	12.7	12.5	12.2	12.7	11.8	11.5	10.7	11.5	12.0	12.2	
32	11.5	11.3	11.2	11.2	10.7	10.3	10.7	11.3	11.1	10.7	12.0	10.5	10.8	11.5	11.7	10.0	10.8	11.1	11.8	
33a	14.7	14.2	14.7	14.5	14.8	14.5	13.5	13.8	14.3	13.8	15.0	14.3	14.8	14.7	14.8	15.0	15.0	14.2	14.2	
33b	16.8	17.5	17.5	16.8	17.5	18.2	18.5	18.2	18.2	18.8	20.0	18.0	17.2	17.2	17.3	17.2	17.0	16.5	18.5	
34	16.2	15.8	15.5	15.2	14.7	14.8	14.8	14.8	14.7	14.5	14.8	14.2	14.7	14.7	14.3	14.0	14.8	14.8	15.0	
Gem. groei	16.4	16.4	16.2	16.2	16.1	16.2	16.2	16.1	16.0	15.8	16.8	15.8	16.0	15.9	15.8	15.5	15.7	15.9	15.8	

Proef-Nummer	120 min.					150 min.					180 min.					210 min.					240 min.
18	15.7	15.8	17.0	16.8	15.8	15.8	16.2	16.8	18.0	17.3	17.5	17.8	18.0	17.5	17.7	18.3	18.3	18.2	17.5	18.0	18.0
19	12.8	13.0	13.7	13.3	13.3	14.5	14.8	14.8	14.8	14.0	13.3	13.5	13.8	14.7	15.0	15.0	14.0	14.0	15.0	16.3	16.7
20	15.5	15.0	15.8	16.2	15.8	16.2	16.2	15.7	16.8	16.8	15.8	15.8	17.0	16.8	17.5	17.5	18.3	17.2	17.2	17.5	17.5
21	14.2	12.7	13.2	13.2	12.8	13.3	12.0	12.2	12.7	13.2	12.2	11.3	11.2	11.0	11.0	10.8	9.8	11.3	11.7	11.7	12.0
22	14.3	15.3	15.7	15.7	16.7	16.7	17.0	18.8	19.2	18.3	15.7	16.0	16.7	15.5	15.5	13.8	13.0	12.3	12.3	12.7	12.3
23	16.5	15.0	14.7	14.7	17.5	19.5	19.5	18.3	18.5	17.8	17.3	17.3	17.8	18.5	18.3	17.8	18.0	18.8	18.8	18.7	18.7
24	(19.5)	19.2	19.8	17.8	17.5	18.2	18.2	17.8	17.5	16.8	17.8	17.5	17.7	17.8	18.0	18.7	18.2	18.5	17.7	18.0	18.5
25	12.5	10.8	12.3	11.3	12.0	13.7	15.5	16.2	15.7	14.7	14.7	14.7	14.5	14.5	14.7	14.0	13.8	13.7	13.8	13.8	14.7
26	12.3	11.8	11.7	12.2	13.2	14.2	14.8	15.8	15.8	16.0	15.8	15.5	15.7	16.0	14.3	14.2	14.3	14.2	14.3	14.2	14.2
27a	17.8	17.5	17.7	17.5	16.8	17.8	19.0	20 0	18.7	18.2	18.5	19.3	19.3	19.0	19.3	19.3	19.5	19.7	18.5	18.5	19.0
27b	18.3	17.2	17.8	16.8	17.2	18.0	18.5	19.3	19.0	18.8	18.5	19.3	18.8	19.3	20.0	20.0	20.5	20.5	20.5	21.0	21.0
28a	21.0	20.3	22.2	21.8	22.7	23.5	23.8	25.0	25.5	25.8	26.0	26.0	26.0	26.0	26.7	26.7	26.3	26 2	25.0	23.7	23.5
28b	24.7	22.5	24.2	25.3	24.0	24.7	25.0	25.0	25.0	25.5	25.0	24.7	26.0	26.0	26.3	26.3	26.5	26.7	27.3	25.3	25.0
30	10.0	9.3	10.3	10.8	13.3	13.5	13.8	14.3	13.7	14.3	13.3	12.3	12.0	11.8	11.3	11.8	13.9	13.7	12.8	11.2	11.7
31	12.3	12.2	12.2	12.2	12.3	14.2	15.7	16.0	15.0	15.3	14.3	13.3	13.7	14.7	14.0	13.7	13.8	14.0	14.3	14.5	14.3
32	11.1	10.0	11.7	12.5	11.3	10.8	10.8	11.8	11.8	10.8	10.5	11.1	11.1	11.1	10.7	10.5	11.1	10.5	11.3	10.5	10.5
33a	14.5	13.3	15.0	14.2	13.2	13.8	14.7	15.3	15.5	15.8	15.2	15.2	15.2	15.8	16.3	16.2	16.0	16.3	16.5	16.8	16.8
33b	18.0	16.3	18.3	17.3	17.5	18.8	19.5	18.7	19.2	18.8	18.3	18.0	18.3	18.3	18.7	19.0	18.2	17.8	17.8	17.8	16.5
34	15.2	14.8	15.3	15.0	14.8	15.5	16.5	16.8	16.8	16.3	15.7	15.5	15.5	15.7	15.3	14.8	14.0	14.0	13.7	13.8	14.8
Gem. groei	15.6	13.8	15.7	15.5	15.7	16.5	16.9	17.3	17.3	17.1	16.6	16.5	16.8	16.8	16.9	16.8	16.7	16.7	16.6	16.5	16.6

TABEL XXVII.

Gemiddelde lengtegroei per 6 min. Groei in μ per min. aangegeven.
Gedurende 30 min om de horizontale klinostaat-as geroteerd.
Bij ↓ klinostaat-as horizontaal, bij ↑ weer verticaal. Temperatuur 23.5 °C, relatieve vochtigheid 80%.

Proef-nummer	0 min.					30 min.					60 min.					90 min.				120
2a	20.0	19.0	20.2	20.2	20.4	19.5	19.4	19.8	19.8	19.8	21.7	20.8	19.1	19.1	18.8	18.5	18.7	18.1	17.5	16.1
2b	20.8	20.2	21.3	21.3	21.2	20.0	18.3	18.3	18.3	18.3	19.7	18.3	17.8	17.0	16.3	15.7	16.8	18.0	19.2	19.2
8a	25.8	25.5	25.0	23.8	23.7	21.7	22.7	22.3	22.2	22.2	25.8	23.0	23.7	22.3	21.7	19.7	24.2	22.5	22.5	23.0
8b	24.2	25.0	25.0	24.5	25.8	26.7	25.0	26.7	25.7	26.3	25.0	26.7	26.7	26.2	25.0	22.2	26.7	28.3	29.2	30.0
9a	21.7	21.7	22.5	22.5	22.2	21.7	21.7	22.0	22.0	21.3	23.3	21.0	20.3	19.7	19.2	18.0	19.2	18.0	19.5	23.3
9b	22.5	22.2	24.2	23.8	23.0	23.3	24.2	23.0	21.7	22.7	25.0	24.0	20.8	20.8	21.7	20.0	21.5	21.7	23.0	22.7
10	26.5	27.5	27.3	27.5	25.0	26.3	27.2	27.2	26.7	26.2	25.7	25.0	25.8	24.3	23.0	20.5	21.5	22.5	22.5	23.2
11	17.7	16.3	16.3	16.3	16.2	15.7	15.7	16.3	16.5	16.3	17.3	17.5	16.8	16.5	16.5	12.8	16.7	16.7	16.7	18.2
12	28.2	26.0	25.8	25.8	26.7	28.2	28.5	29.0	29.3	30.0	31.0	32.0	32.0	30.0	30.0	28.7	30.0	31.7	31.7	32.5
14	26.4	25.3	26.2	26.0	25.8	26.4	25.5	27.0	28.3	27.8	26.2	25.5	24.5	23.4	25.0	25.0	24.0	23.7	25.8	26.0
15	16.3	15.8	15.0	15.0	15.5	15.0	14.7	15.0	15.0	14.5	13.3	13.0	13.3	13.2	12.8	11.3	11.3	11.3	11.7	13.3
16	18.0	18.3	19.0	18.7	18.5	18.7	18.3	18.9	18.0	18.0	17.8	18.0	18.3	18.0	17.8	18.3	18.3	18.0	17.8	17.8
17	9.3	8.8	8.7	8.7	8.8	8.7	8.7	8.7	8.7	8.7	8.7	8.0	8.0	8.3	9.0	8.3	8.3	8.2	8.0	7.8
Gem. Groei	21.3	20.9	21.3	21.1	21.0	20.8	20.8	21.1	20.9	20.9	21.5	21.0	20.5	19.9	19.8	18.4	19.9	19.9	20.3	21.0

Proef-nummer	min.				150 min.					180 min.					210 min.				
2a	16.4	16.5	17.5	17.4	18.6	20.6	20.7	20.3	19.8	18.8	17.5	17.4	18.2	18.5	18.0	18.0	18.3	18.0	
2b	20.7	20.8	20.8	19.8	19.8	20.7	21.7	21.2	21.2	19.8	19.2	18.2	17.2	17.7	18.2	16.7	16.7	18.0	
8a	24.2	23.2	23.0	23.3	23.3	23.3	23.3	23.3	25.0	23.3	23.0	24.0	25.0	23.7	23.3	24.2	25.0	25.0	
8b	31.3	31.8	30.3	31.3	30.8	29.2	30.5	30.2	29.7	30.0	28.8	28.3	29.2	29.8	30.7	30.0	30.0	30.0	
9a	23.3	22.0	22.7	21.8	23.2	23.0	23.3	23.3	22.0	23.3	24.2	24.8	23.3	23.3	24.3	23.7	24.2	23.8	
9b	23.7	24.7	23.0	22.0	23.3	22.7	22.8	23.0	22.8	21.7	21.3	22.3	21.7	21.7	22.2	23.3	23.2	22.7	
10	23.3	23.7	24.7	23.8	23.8	24.3	26.0	26.7	26.7	25.0	26.7	25.5	25.0	25.0	24.0	24.2	25.0	26.7	
11	18.3	19.2	18.7	18.7	18.8	19.3	19.8	20.3	19.3	19.7	19.7	18.8	18.0	18.3	18.0	17.5	17.2	17.0	
12	34.0	32.8	33.3	32.5	32.3	33.5	33.5	34.2	34.2	33.7	33.2	31.5	31.0	30.8	30.8	32.5	31.2	31.3	
14	25.0	25.3	26.2	25.0	25.3	24.8	24.0	24.2	25.0	24.0	24.5	24.5	24.5	24.5	24.5	24.5	24.5	24.5	
15	13.8	13.8	13.8	13.8	12.7	11.7	11.2	12.3	12.5	12.7	12.7	12.3	12.5	12.8	13.0	12.2	12.0	12.5	
16	18.5	18.5	18.3	17.6	18.0	17.6	17.5	17.0	17.5	18.0	18.3	18.0	16.8	17.4	16.7	17.5	17.5	17.5	
17	8.0	8.5	7.8	8.2	8.0	7.8	8.2	7.8	7.8	7.8	7.8	7.8	7.8	7.8	7.8	7.8	7.8	7.8	
Gem. Groei	21.6	21.6	21.6	21.2	21.4	21.4	21.8	21.8	21.8	21.9	21.3	21.0	20.9	20.6	20.9	20.9	21.0	21.1	

TABEL XXVIII.

Gemiddelde lengtegroei per 6 min. Groei in μ per min. aangegeven.
Gedurende 60 min. om de horizontale klinostaat-as geroteerd.
Bij ↓ klinostaat-as horizontaal, by ↑ weer verticaal. Temp. 23.5° C, relatieve vochtigheid 80 %.

Proef-Nummer	0 min.					30 min.					60 min.					90 min.				120 min.
18	15.7	15.0	15.5	15.8	16.0	16.3	16.2	15.5	15.0	15.0	15.2	15.2	13.8	14.0	15.3	15.3	15.3	15.5	15.8	15.7
19	11.7	11.7	11.3	11.3	12.2	12.0	11.7	11.7	11.7	11.3	11.3	11.3	12.0	12.8	12.2	11.7	11.3	12.0	11.8	12.8
20	16.3	16.3	16.2	15.8	15.0	15.7	15.8	15.8	15.0	15.0	17.5	15.7	15.0	14.5	14.5	14.8	15.3	16.3	16.3	15.5
21	14.1	14.5	14.7	14.8	14.7	15.0	15.3	15.5	15.7	16.0	19.2	16.2	15.8	15.5	15.3	14.8	14.8	14.3	14.3	14.2
22	12.0	12.0	11.7	12.3	12.7	12.7	12.5	12.2	13.0	13.0	14.8	14.0	12.7	12.2	12.5	12.8	14.0	14.3	14.3	16.5
23	22.5	22.8	22.0	22.8	21.2	19.7	19.7	20.2	20.3	20.0	19.5	18.3	20.0	19.7	18.0	16.8	17.3	18.5	18.0	(19.5)
24	22.8	23.9	25.0	24.7	24.0	24.0	23.2	22.2	22.2	21.7	22.2	21.7	22.5	22.5	21.7	21.7	21.3	(20.5)	(20.0)	12.5
25	13.0	13.2	12.8	12.5	12.7	13.0	13.2	12.8	12.7	12.3	13.5	13.2	13.7	13.7	13.0	12.0	12.0	12.2	12.3	12.3
26	17.3	17.0	16.5	16.3	16.5	16.3	16.2	16.2	16.3	16.3	15.7	14.7	14.7	14.0	13.3	13.5	13.2	13.5	13.2	17.8
27a	21.0	20.7	19.7	20.0	20.0	19.0	18.8	19.7	20.0	19.0	20.0	19.5	19.3	19.7	18.8	18.3	18.3	19.0	18.0	18.3
27b	19.0	19.3	19.5	19.7	18.5	18.5	19.0	19.3	19.0	19.0	20.0	19.2	19.8	19.7	19.5	19.3	19.5	19.2	18.3	21.0
28a	22.2	20.2	19.7	20.3	20.2	20.7	20.8	20.8	20.5	20.3	20.8	19.0	11 3	20.7	22.7	23.5	23.3	23.0	22.2	24.7
28b	21.7	21.7	22.2	21.7	21.3	22.5	23.3	22.3	21.3	21.7	23.0	21.8	21.7	22.2	22.8	22.8	23.7	24.2	(24.7)	10.0
30	10.2	10.0	9.8	9.8	10.3	10.7	10.8	10.2	9.8	9.8	10.8	10.5	10.7	10.3	10.8	10.7	10.5	10.0	9.8	12.3
31	14.0	13.8	13.2	12.2	13.3	13.0	13.7	13.0	12.5	12.7	12.5	12.2	12.7	11.8	11.5	10.7	11.5	12.0	12.2	11.1
32	11.5	11.3	11.2	11.2	10.7	10.3	10.7	11.3	11.1	10.7	12.0	10.5	10.8	11.5	11.7	10.0	10.8	11.1	11.8	14.5
33a	14.7	14.2	14.7	14.5	14.8	14.5	13.5	13.8	14.3	13.8	15.0	14.3	14.8	14.7	14.8	15.0	15.0	14.2	14.2	18.0
33b	16.8	17.5	17.5	16.8	17.5	18.2	18.5	18.2	18.2	18.8	20.0	18.0	17.2	17.2	17.3	17.2	17.0	16.5	18.5	15.2
34	16.2	15.8	15.5	15.2	14.7	14.8	14.8	14.8	14.7	14.5	14.8	14.2	14.7	14.7	14.3	14.0	14.8	14.8	15.0	
Gem. groei	16.4	16.4	16.2	16.2	16.1	16.2	16.2	16.1	16.0	15.8	16.8	15.8	16.0	15.9	15.8	15.5	15.7	15.9	15.8	15.6

Proef-Nummer	120 min.				150 min.					180 min.					210 min.					240 min.
18	15.8	17.0	16.8	15.8	15.8	16.2	16.8	18.0	17.3	17.5	17.8	18.0	17.5	17.7	18.3	18.3	18.2	17.5	18.0	18.0
19	13.0	13.7	13.3	13.3	14.5	14.8	14.8	14.8	14.0	13.3	13.5	13.8	14.7	15.0	15.0	14.0	14.0	15.0	16.3	16.7
20	15.0	15.8	16.2	15.8	16.2	16.2	15.7	16.8	16.8	15.8	15.8	17.0	16.8	17.5	17.5	18.3	17.2	17.2	17.5	17.5
21	12.7	13.2	13.2	12.8	13.3	12.0	12.2	12.7	13.2	12.2	11.3	11.2	11.0	11.0	10.8	9.8	11.3	11.7	11.7	12.0
22	15.3	15.7	15.7	16.7	16.7	17.0	18.8	19.2	18.3	15.7	16.0	16.7	15.5	15.5	13.8	13.0	12.3	12.3	12.7	12.3
23	15.0	14.7	14.7	17.5	19.5	19.5	18.3	18.5	17.8	17.3	17.3	17.8	18.5	18.3	17.8	18.0	18.8	18.8	18.7	18.7
24	19.2	19.8	17.8	17.5	18.2	18.2	17.8	17.5	16.8	17.8	17.5	17.7	17.8	18.0	18.7	18.2	18.5	17.7	18.0	18.5
25	10.8	12.3	11.3	12.0	13.7	15.5	16.2	15.7	14.7	14.7	14.7	14.5	14.5	14.7	14.0	13.8	13.7	13.8	13.8	14.7
26	11.8	11.7	12.2	13.2	14.2	14.8	15.8	15.8	16.0	15.8	15.5	15.7	16.0	14.3	14.2	14.3	14.2	14.3	14.2	14.2
27a	17.5	17.7	17.5	16.8	17.8	19.0	20 0	18.7	18.2	18.5	19.3	19.3	19.0	19.3	19.3	19.5	19.7	18.5	18.5	19.0
27b	17.2	17.8	16.8	17.2	18.0	18.5	19.3	19.0	18.8	18.5	19.3	18.8	19.3	20.0	20.0	20.5	20.5	20.5	21.0	21.0
28a	20.3	22.2	21.8	22.7	23.5	23.8	25.0	25.5	25.8	26.0	26.0	26.0	26.0	26.7	26.7	26.3	26.2	25.0	23.7	23.5
28b	22.5	24.2	25.3	24.0	24.7	25.0	25.0	25.0	25.5	25.0	24.7	26.0	26.0	26.3	26.3	26.5	26.7	27.3	25.3	25.0
30	9.3	10.3	10.8	13.3	13.5	13.8	14.3	13.7	14.3	13.3	12.3	12.0	11.8	11.3	11.8	13.9	13.7	12.8	11.2	11.7
31	12.2	12.2	12.2	12.3	14.2	15.7	16.0	15.0	15.3	14.3	13.3	13.7	14.7	14.0	13.7	13.8	14.0	14.3	14.5	14.3
32	10.0	11.7	12.5	11.3	10.8	10.8	11.8	11.8	10.8	10.5	11.1	11.1	11.1	10.7	10.5	11.1	10.5	11.3	10.5	10.5
33a	13.3	15.0	14.2	13.2	13.8	14.7	15.3	15.5	15.8	15.2	15.2	15.2	15.8	16.3	16.2	16.0	16.3	16.5	16.8	16.8
33b	16.3	18.3	17.3	17.5	18.8	19.5	18.7	19.2	18.8	18.3	18.0	18.3	18.3	18.7	19.0	18.2	17.8	17.8	17.8	16.5
34	14.8	15.3	15.0	14.8	15.5	16.5	16.8	16.8	16.3	15.7	15.5	15.5	15.7	15.3	14.8	14.0	14.0	13.7	13.8	14.8
Gem. groei	13.8	15.7	15.5	15.7	16.5	16.9	17.3	17.3	17.1	16.6	16.5	16.8	16.8	16.9	16.8	16.7	16.7	16.6	16.5	16.6

TABEL XXIX.

Gemiddelde kromming van 5 plantjes, welke gedurende 30 minuten horizontaal gestaan hebben.

Zône / No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	1.8	2.6	2.8	1.8	0.8	0.2				
2	2.2	3.0	3.4	2.6	1.6	0.6	0.2			
3	2.2	4.0	4.4	3.4	2.2	1.2	0.4			
4	2.0	3.8	5.0	4.2	3.2	2.0	1.2	0.4		
5	2.0	4.2	5.8	5.0	3.2	2.0	1.2	0.4		
6	2.0	4.6	6.8	5.0	3.6	2.4	1.4	0.6		
7	2.0	4.8	7.4	5.8	4.2	3.0	1.8	0.6		
8	2.0	4.4	7.8	7.0	4.8	3.0	1.8	0.8	0.6	
9	1.8	3.8	7.0	8.8	6.0	4.0	2.4	1.6	0.6	
10	1.4	3.2	6.2	9.0	7.2	4.6	3.0	1.6	0.8	
11	1.4	3.0	5.4	8.0	8.6	5.8	3.6	2.2	1.4	0.6
12	1.0	2.2	4.8	7.2	8.8	7.2	4.4	2.8	1.6	0.8
13	0.6	2.2	4.2	6.4	8.8	8.0	5.4	3.4	1.8	1.2
14	0.4	2.2	4.0	5.6	8.4	8.6	6.2	4.0	2.6	1.6
15	0.2	2.0	3.6	5.6	8.2	8.8	6.4	4.4	3.0	1.6
16		1.2	3.4	5.4	7.8	9.0	7.2	5.0	3.2	2.0
17		1.2	2.8	4.4	6.8	9.2	7.6	5.2	3.6	2.6
18		0.6	2.4	4.2	6.4	8.6	8.6	5.2	3.8	2.6
19		0.6	2.2	3.8	5.8	8.2	8.8	6.0	4.2	3.0
20		0.2	1.6	3.6	5.4	7.8	8.8	6.6	4.8	3.2
21		0.2	1.4	3.0	5.2	7.4	8.8	6.8	5.2	3.6
22		0.2	1.4	2.8	4.8	6.8	8.8	7.2	5.4	3.6
23		0.2	1.0	2.4	4.4	6.6	8.8	7.6	5.8	4.2
24			0.8	2.4	3.8	6.2	8.8	7.8	6.0	4.6
25			0.6	1.8	3.4	6.0	8.4	8.2	6.6	4.6
26			0.4	1.6	3.2	6.0	8.2	8.6	7.0	5.2
27			0.2	1.6	3.2	5.6	7.8	8.6	7.2	5.2
28			0.2	1.4	2.8	5.2	7.2	8.8	7.6	5.6
29			0.2	1.2	2.4	5.0	7.0	8.8	8.0	5.8
30				1.2	2.2	4.6	6.8	8.8	8.0	6.0
35				0.4	1.4	3.6	5.6	8.2	8.4	6.0
40					1.2	3.0	5.0	7.4	8.6	7.2

TABEL XXX.

Gemiddelde kromming van 5 plantjes, welke gedurende 15 min. horizontaal gestaan hebben.

No \ Zône	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	0.2	0.4	0.4	0.2	0.2	0.2				
2	1.2	1.0	0.8	0.6	0.6	0.2				
3	1.6	2.4	1.8	1.0	0.6	0.2				
4	1.8	3.0	2.4	2.0	1.0	0.4	0.2			
5	2.4	3.8	2.8	2.6	1.8	1.0	0.4	0.2		
6	2.8	4.2	3.8	2.8	2.0	1.2	0.6	0.2		
7	2.4	4.6	4.2	3.2	2.4	1.8	1.2	0.2		
8	2.2	5.0	5.0	3.8	3.2	2.2	1.4	0.6		
9	2.0	4.8	5.0	4.2	3.2	2.2	1.6	0.8	0.2	
10	1.8	3.4	5.8	5.0	3.2	2.8	1.6	1.2	0.6	
11	1.4	3.2	5.0	6.0	3.8	3.0	2.2	1.2	0.6	
12	1.0	2.4	4.2	5.6	5.0	3.6	2.4	1.4	0.4	
13	1.0	2.4	3.8	5.2	5.4	4.2	2.8	2.0	1.0	0.4
14	0.8	1.8	3.4	4.4	5.6	4.4	3.2	2.2	1.4	0.8
15	0.4	1.6	3.2	4.0	4.8	5.0	3.8	2.8	2.0	1.0
16	0.2	1.4	3.2	3.8	4.8	5.2	4.4	3.2	2.0	1.4
17	0.2	1.2	2.6	3.4	4.6	5.2	4.6	3.4	2.2	1.4
18		1.2	2.8	3.2	4.2	5.2	5.2	3.8	2.8	1.8
19		1.2	2.4	3.2	4.0	4.4	5.0	3.8	3.0	2.2
20		1.0	2.2	3.0	4.0	4.6	5.0	3.8	3.0	2.2
21		0.4	2.0	2.8	3.6	4.6	5.0	4.2	3.2	2.4
22		0.4	1.6	2.6	3.4	4.2	4.8	4.2	3.2	2.6
23		0.4	1.6	2.6	3.2	4.4	5.0	4.6	3.2	2.8
24		0.2	1.6	2.6	3.0	4.2	4.8	4.4	3.4	2.8
25		0.2	1.4	2.6	3.0	4.0	4.8	4.6	3.8	2.8
26		0.2	1.0	2.0	2.8	3.8	4.8	4.6	3.6	2.8
27		0.2	1.0	1.8	2.8	3.6	4.6	4.4	4.0	3.0
28		0.2	0.8	1.8	2.8	3.4	4.4	4.4	4.0	3.2
29		0.2	0.6	1.8	2.4	3.2	4.0	4.4	4.0	3.4
30			0.4	1.8	2.4	3.2	4.0	4.6	4.2	3.6
35			0.2	1.4	2.0	2,6	3.8	4.4	4.2	3.8
40				1.0	1.6	2.4	3.2	4.2	4.4	4.2

TABEL XXXI.

Gemiddelde kromming van 5 plantjes, welke gedurende 7.5 minuut horizontaal gestaan hebben.

Zône / No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
4	0.8	0.8								
5	1.6	1.8	1.0	0.4						
6	2.2	2.4	1.4	1.0	0.6					
7	2.0	2.8	2.0	1.4	0.8	0.2				
8	2.2	2.8	2.0	1.8	1.0	0.8				
9	2.2	3.2	2.8	2.0	1.6	0.8	0.6			
10	2.2	3.2	3.0	2.0	1.8	1.0	0.6	0.2		
11	1.8	2.8	3.0	2.0	1.8	1.2	1.0	0.6	0.2	
12	1.4	2.8	3.2	2.8	2.0	1.6	1.0	0.6	0.2	
13	1.4	2.4	3.4	3.0	2.2	1.8	1.0	0.8	0.2	0.2
14	1.2	2.4	3.4	3.2	2.4	1.8	1.2	1.0	0.4	0.2
15	1.2	2.4	3.4	3.4	2.6	1.8	1.4	1.0	0.4	0.2
16	1.2	2.2	3.4	3.4	2.6	2.2	1.8	1.2	0.6	0.2
17	1.0	2.4	3.2	3.4	2.6	2.2	1.8	1.4	1.0	0.4
18	1.0	2.0	3.0	3.6	2.8	2.4	2.0	1.4	1.2	0.4
19	0.8	1.8	2.4	3.4	3.2	2.6	2.2	1.8	1.2	0.4
20	0.6	1.4	2.4	3.6	3.2	2.8	2.2	1.8	1.2	0.6
21	0.4	1.2	2.4	3.6	3.2	2.8	2.4	2.2	1.4	1.0
22	0.4	1.2	2.4	3.4	3.2	2.8	2.4	2.2	1.4	1.0
23	0.4	1.2	2.0	3.2	3.2	2.8	2.6	2.2	1.8	1.2
24	0.4	1.2	1.8	2.8	3.6	3.0	2.6	2.4	1.8	1.2
25		1.0	1.6	2.8	3.4	3.2	2.8	2.4	1.8	1.2
26		0.6	1.4	2.4	3.4	3.2	2.8	2.4	2.0	1.4
27		0.6	1.4	2.4	3.4	3.2	2.8	2.8	2.0	1.4
28		0.6	1.4	2.4	3.4	3.2	2.8	2.8	2.4	1.6
29		0.4	1.2	2.4	3.4	3.4	2.8	2.8	2.4	1.6
30			1.2	2.2	3.0	3.4	3.0	2.8	2.4	1.6
35			1.0	2.0	2.8	3.4	3.4	2.8	2.6	1.8
40			1.0	1.6	2.2	3.2	3.6	3.0	2.8	2.0

TABEL XXXII.

Gemiddelde kromming van 5 plantjes, welke gedurende 30 minuten horizontaal gestaan hebben en daarna gedecapiteerd zijn.

Zône / No.	2	3	4	5	6	7	8
1	2.6	2.4	1.8	1.0	0.2		
2	3.0	3.4	2.2	1.4	0.6	0.2	
3	3.6	3.8	3.2	2.2	1.2	0.4	
4	4.0	4.6	3.8	2.6	1.6	0.4	0.2
5	4.0	5.0	4.4	3.0	2.0	1.0	0.2
6	3.8	5.2	4.8	3.6	2.2	1.2	0.4
7	3.8	5.2	5.4	4.4	2.8	2.0	1.0
8	3.8	5.4	5.6	4.8	3.6	2.4	1.4
9	3.8	5.6	5.8	5.2	4.0	3.0	2.0
10	3.8	5.6	5.8	5.4	4.4	3.0	2.2
11	3.8	5.6	5.8	5.8	4.6	3.4	2.4
12	3.8	5.6	6.0	5.8	4.6	3.6	2.4
13	3.8	5.8	6.0	6.0	4.6	3.8	2.4
14	3.8	5.8	6.0	6.0	5.0	4.2	3.0
15	3.8	5.8	6.0	6.0	5.2	4.4	3.4
16	3.8	5.8	6.0	6.2	5.2	4.6	3.6
17	3.8	5.8	6.0	6.2	5.4	4.8	3.6
18	3.8	5.8	6.0	6.2	5.4	5.0	3.6
19	3.8	5.8	6.0	6.2	5.4	5.0	3.8
20	3.8	5.8	6.0	6.2	5.6	5.0	4.0
21	3.8	5.8	6.0	6.2	5.8	5.0	4.0
22	3.8	5.8	6.0	6.2	5.8	5.2	4.0
23	3.8	5.8	6.0	6 2	5.8	5.4	4.2
24	3.8	5.8	6.0	6.2	6.0	5.4	4.4
25	3.8	5.8	6.0	6.2	6.0	5.4	4.6
26	3.8	5.8	6.0	6.2	6.2	5.6	4.8
27	3.8	5.8	6.0	6.2	6.2	5.6	4.8
28	3.8	5.8	6.0	6.2	6.2	5.6	4.8
29	3.8	5.8	6.0	6.2	6.2	5.6	5.2
30	3.8	5.8	6.0	6.2	6.2	6.0	5.4
35	3.4	5.4	6.0	6.2	6.2	6.0	5.6
40	2.8	4.4	5.4	6.0	6.0	6.2	6.0
45	2.2	3.2	4.2	5.0	5.6	6.0	5.8
50	2.0	2.8	3.6	4.4	4.8	5.0	5.4

TABEL XXXIII.

Gemiddelde kromming van 5 plantjes, welke gedurende 15 minuten horizontaal gestaan hebben en daarna gedecapiteerd zijn.

Zône / No.	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	0.2	0.2	0.4	0.4	0.2	0.2			
2	0.8	1.0	0.2	0.2	0.2	0.2			
3	1.0	1.0	0.2	0.2	0.2	0.2			
4	1.8	1.6	0.8	0.6	0.2	0.2	0.2		
5	2.2	2.2	1.4	1.0	0.6	0.2	0.2	0.2	
6	3.0	2.6	2.0	1.4	0.8	0.6	0.2	0.2	
7	3.2	3.0	2.6	2.0	1.0	1.0	0.2	0.2	
8	2.8	3.4	2.6	2.2	1.2	1.0	0.4	0.2	
9	3.0	3.4	2.8	2.2	1.8	1.2	0.8	0.4	0.2
10	3.2	3.6	2.8	2.4	1.6	1.0	0.8	0.4	0.2
11	3.2	3.6	3.0	2.8	1.8	1.2	0.8	0.8	0.2
12	3.2	3.8	3.0	2.8	2.0	1.4	1.0	0.8	0.2
13	3.2	3.8	3.0	2.8	2.2	1.6	1.0	0.8	0.4
14	3.2	3.6	3.2	2.8	2.2	1.8	1.2	1.0	0.6
15	3.2	3.6	3.0	3.0	2.8	2.0	1.8	1.0	0.8
16	3.2	3.6	3.2	3.0	2.8	2.2	1.6	1.2	1.0
17	3.0	3.6	3.4	3.0	2.8	2.4	2.0	1.2	1.2
18	3.0	3.8	3.4	3.0	2.8	2.4	1.8	1.2	1.2
19	3.0	3.8	3.4	3.0	2.8	2.6	2.0	1.4	1.2
20	2.8	3.2	3.4	3.2	3.0	2.6	2.2	1.4	1.2
21	2.8	3.2	3.2	3.0	3.2	2.8	2.4	1.4	1.4
22	2.8	3.2	3.2	3.2	3.2	2.8	2.4	1.4	1.4
23	2.8	3.0	3.4	3.4	3.0	2.8	2.4	1.4	1.4
24	2.8	3.0	3.2	3.2	3.2	3.0	2.6	1.8	1.4
25	2.8	3.0	3.0	3.2	3.0	3.0	2.6	1.8	1.4
26	2.8	3.0	3.0	3.2	3.0	3.0	2.6	1.8	1.4
27	2.8	3.0	3.0	3.0	3.4	3.2	2.6	2.0	1.4
28	2.8	3.0	3.0	3.0	3.4	3.2	2.6	2.2	1.4
29	2.8	3.0	3.0	3.0	3.4	3.2	2.6	2.4	1.6
30	2.8	3.0	3.0	3.0	3.4	3.2	2.6	2.4	1.6
35	2.6	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0	2.8	2.4	1.8
40	1.6	2.4	2.8	2.8	3.0	3.0	3.0	3.0	2.2
45	1.6	1.8	2.2	2 8	3.0	3.0	3.0	3.0	2.2
50	1.4	1.8	1.8	2.2	2.8	3.0	3.0	2.8	2.2
55	1.2	1.8	1.8	2.0	2.6	2.8	3.0	3.0	2.8
60	1.0	1.4	1.6	1.6	2.4	2.6	2.8	3.0	3.0

TABEL XXXIV.

Gemiddelde kromming van 5 plantjes, welke gedurende 7.5 minuut horizontaal gestaan hebben en daarna gedecapiteerd zijn.

No. \ Zône	2	3	4	5	6	7	8	9	10
4	0.6	0.6	0.4						
5	0.8	1.0	0.6	0.4					
6	1.2	1.4	1.0	0.4	0.4				
7	1.0	1.6	1.2	0.6	0.4				
8	1.2	1.8	1.4	0.6	0.4				
9	1.0	1.8	1.6	1.2	0.6	0.2			
10	1.0	1.8	1.8	1.2	0.8	0.2			
11	1.0	1.8	1.8	1.4	1.0	0 6			
12	1.0	1.8	1.8	1.4	1.0	0.8	0.2		
13	1.0	1.8	1.8	1.4	1.0	0.8	0.4		
14	1.0	1.8	1.8	1.4	1.2	0.8	0.4		
15	1.0	1.8	1.8	1.4	1.2	1.0	0.4		
16	1.0	1.8	1.8	1.4	1.2	1.0	0.4	0.2	
17	1.0	1.8	1.8	1.4	1.4	1.0	0.6	0.4	
18	1.0	1.8	1.8	1.4	1.4	1.0	0.6	0.4	
19	1.0	1.8	1.8	1.4	1.4	1.0	0.6	0.4	
20	1.0	1.8	1.8	1.4	1.4	1.0	0.6	0.4	
21	1.0	1.8	1.8	1.4	1.4	1.0	0.6	0.6	
22	1.0	1.8	1.8	1.4	1.4	1.2	0.6	0.6	
23	1.0	1.8	1.8	1.4	1.4	1.2	0.6	0.6	
24	1.0	1.8	1.8	1.4	1.4	1.2	0.6	0.6	
25	1.0	1.8	1.8	1.4	1.4	1.2	0.8	0.6	
26	1.0	1.8	1.8	1.4	1.4	1.2	0.8	0.6	
27	1.0	1.8	1.8	1.4	1.4	1.4	1.0	0.6	
28	1.0	1.8	1.8	1.4	1.4	1.4	1.0	0.6	0.2
29	1.0	1.8	1.8	1.4	1.4	1.4	1.0	0.6	0.6
30	1.0	1.8	1.8	1.4	1.4	1.4	1.0	0.6	0.6
35	1.0	1.8	1.8	1.4	1.4	1.4	1.0	0.6	0.6
40	0.6	1.0	1.4	1.2	1.2	1.2	1.0	0.8	0.6
45	0.4	0.8	0.8	0.8	1.0	1.0	0.8	0.4	0.4
50	0.4	0.6	0.8	0.6	1.0	1.0	0.8	0.4	0.4

TABEL XXXV.

Gemiddelde kromming van 3 plantjes, welke gedurende 10 minuten belicht zijn met 50 M. K.

Zône / No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
11	0.3	0.7								
12	0.7	1.0	0.7							
13	1.3	1.3	0.7	0.7						
14	1.7	1.7	1.3	0.7	0.7					
15	1.7	2.7	2.0	1.3	1.3	0.3	0.3			
16	1.7	3.0	2.7	1.7	1.3	0.7	0.3			
17	2.0	3.3	3.7	2.7	2.3	1.3	0.7			
18	2.0	3.7	3.7	3.7	2.7	2.0	1.0	0.3		
19	1.7	3.7	4.3	3.7	3.0	2.0	1.7	0.7		
20	1.7	3.7	4.3	4.3	3.7	2.3	2.0	1.0		
21	2.0	3.7	4.7	5.0	4.3	3.3	2.3	1.0		
22	2.0	4.0	4.7	5.3	4.7	3.3	2.3	1.7	0.3	
23	2.7	4.3	5.7	5.7	5.0	3.3	2.3	2.0	1.0	
24	2.7	5.0	5.7	5.3	5.0	3.7	3.0	2.0	1.0	
25	3.0	5.7	5.7	5.3	5.0	4.3	3.0	2.0	1.3	0.3
26	3.0	5.7	5.7	5.3	5.3	4.3	3.3	2.3	2.0	1.0
27	3.0	5.7	5.7	5.7	5.3	5.0	3.3	2.7	2.0	1.0
28	3.3	5.7	5.7	5.7	5.7	5.0	3.7	2.7	2.0	1.3
29	3.7	5.7	6.0	5.7	5.7	5.0	4.0	3.3	2.3	1.7
30	3.7	5.7	5.7	6.0	6.0	5.3	4.7	3.3	2.7	2.0
35	3.7	5.7	5.7	6.0	6.0	6.0	5.3	4.0	3.0	2.3
40	4.3	6.0	6.3	5.7	5.7	5.7	5.3	4.7	4.0	3.0
45	4.3	6.3	6.3	6.0	6.0	5.7	5.3	4.7	4.0	3.7
50	4.0	5.7	6.3	6.7	6.3	5.7	5.7	5.0	4.3	4.0

TABEL XXXVI.

Gemiddelde kromming van 3 plantjes, waarop eenzijdig agar met groeistof is geplaatst, per plantje 15 top/min.

No. \ Zône	3	4	5	6	7	8	9	10
10	0.7	0.3						
11	1.0	1.0	0.3					
12	1.0	1.0	0.7	0.3				
13	1.7	1.7	1.0	0.3				
14	1.7	2.0	1.0	0.3				
15	2.3	2.3	1.3	0.3				
16	2.7	2.7	1.3	1.0				
17	3.3	3.3	2.0	1.0				
18	3.3	3.7	2.3	1.3				
19	3.3	3.7	2.3	1.7	1.0			
20	3.3	4.3	3.0	2.0	1.0	0.3		
21	3.3	4.3	3.0	2.0	1.7	1.0		
22	3.3	4.3	3.3	2.0	2.0	1.0		
23	3.3	4.3	3.3	2.7	2.0	1.0		
24	3.3	4.3	4.0	3.0	2.0	1.0		
25	3.3	4.3	4.0	3.0	2.0	1.0		
26	3.3	4.3	4.0	3.0	2.0	1.0		
27	3.3	4.3	4.0	3.0	2.0	1.0		
28	3.0	4.3	4.0	3.0	2.0	1.0		
29	2.3	3.7	4.0	3.7	2.3	1.7	0.7	
30	2.3	3.0	4.0	4.0	2.7	2.0	1.0	
35	1.7	2.7	3.3	3.7	2.7	2.3	1.7	0.7
40	1.3	2.0	2.3	2.7	3.0	2.7	2.0	1.7
45	1.0	1.0	1.7	2.0	2.3	3.0	2.7	1.7
50	0.3	1.0	1.3	1.3	2.0	2.0	2.7	2.3

TABEL XXXVII.

Gemiddelde kromming van 3 plantjes, waarop eenzijdig agar met groeistof is geplaatst, per plaatje 60 top/min.

Zône / No.	3	4	5	6	7	8	9	10
10	0.3	0.3						
11	1.0	1.0						
12	2.0	2.0	1.0					
13	2.7	2.7	1.7	0.7	0.3			
14	2.7	3.3	2.7	1.3	0.7			
15	3.0	4.3	3.3	2.0	1.0	0.3		
16	3.0	4.7	3.7	2.7	2.0	0.7		
17	3.0	5.0	4.3	3.3	2.7	1.3	0.3	
18	3.0	5.0	5.3	4.0	3.3	2.3	0.7	
19	3.0	5.7	5.3	4.3	3.3	2.3	1.3	
20	3.0	6.0	5.7	4.7	3.3	2.7	1.7	0.3
21	3.0	6.0	5.7	4.7	3.7	2.7	2.0	1.0
22	3.0	6.0	6.3	5.0	3.7	3.0	2.0	1.0
23	3.0	6.0	6.3	5.7	4.0	3.0	2.0	1.0
24	3.0	7.0	7.3	5.7	4.0	3.0	2.0	1.0
25	3.0	7.0	7.3	6.0	4.3	3.0	2.0	1.0
26	3.0	7.7	7.7	6.0	4.3	3.0	2.0	1.0
27	3.0	7.7	7.7	6.0	4.7	3.0	2.0	1.0
28	3.0	7.3	7.7	6.0	4.7	3.3	2.3	1.0
29	3.0	7.0	7.3	6.0	4.7	3.3	3.0	1.7
30	3.0	6.7	7.3	6.3	4.7	3.7	3.0	2.0
35	3.0	6.7	6.7	5.3	4.7	3.7	3.3	2.3
40	3.0	6.0	6.3	5.3	4.7	3.7	3.3	2.7
45	3.0	6.0	6.0	5.0	4.7	3.7	3.0	2.7
50	3.0	6.0	6.0	5.0	4.7	3.7	3.3	2.7

LITERATUUROPGAVE.

1. Arisz, W. H., (1915), Untersuchungen über Phototropismus. *Rec. d. trav. bot. néerl., T. 12, p. 45.*
2. Bakhuyzen, H. L. van de Sande, (1920), Analyse der fototropische stemmingsverschijnselen. *Diss., Utrecht.*
3. Barth, R., (1894), Die geotropische Wachstumskrümmungen der Knoten. *Diss., Leipzig.*
4. Beyer, A., (1925), Untersuchungen über den Traumatotropismus der Pflanzen. *Biol. Zentralbl., B. 20, S. 683.*
5. ———, (1928), Beiträge zum Problem der Reizleitung. *Zeitschr. f. Bot., B. 20, S. 321.*
6. Blaauw, A. H., (1918), Licht und Wachstum, III. *Meded. v. d. Landbouwhoogeschool, B. 15, blz. 91.*
7. Boresch, K., (1928), Über Ertragsgesetze bei Pflanzen. *Ergebn. d. Biol., B. 4, S. 130.*
8. Bose, J. C., (1907), Comparitive Electrophysiology.
9. Boysen Jensen, P., (1913), Über die Leitung des phototropischen Reizes in der Avenakoleoptile. *Ber. d. deutsch. bot. Ges., B. 31, S. 559.*
10. ———, (1928), Die phototropische Induktion in der Spitze der Avenakoleoptile. *Planta, B. 5, S. 464.*
11. Brauner, L., (1923), Über den Einfluss der Koleoptilenspitze auf die geotropische Reaktion der Avenakeimlingen. *Ber. d. deutsch. bot. Ges., B. 41, S. 208.*
12. ———, (1924), Permeabilität und Lichtwachstumsreaktion *Zeitschr. f. Bot., B. 16, S. 113.*
13. ———, (1927), Untersuchungen über das geoelektrische Phänomen. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 66, S. 381.*
14. ———, (1928), Untersuchungen über das geoelektrische Phänomen, II. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 68, S. 711.*
15. Bremekamp, C. E. B., (1915), Over den invloed, dien licht- en zwaartekrachtreacties bij planten op elkaar uitoefenen. *Versl. Kon. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, B. 23, blz. 1241.*

16. ———, (1925), Das Verhalten der Graskeimlingen auf den Klinostaten. *Ber. d. deutsch. bot. Ges., B. 43, S. 159.*

17. Buder, J., (1920), Neue phototropische Fundamentalversuche. *Ber. d. deutsch. bot. Ges., B. 38, S. 10.*

18. ———, (1926), Kinematografische Registrierung mit dunkelstem Rot und kurzer Belichtung. *Ber. d. deutsch. bot. Ges., B. 44, S. (47).*

19. Buy, H. G. du & Nuernbergk, E., (1929a), Über das Wachstum der Koleoptile und des Mesokotyls von Avena sativa unter verschiedenen Aussenbedingungen. *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, V. 32, p. 614.*

20. ——— & ———, (1929b), Weitere Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf das Wachstum vom Koleoptile und Mesokotyl bei Avena sativa. *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, V. 32, p. 808.*

21. Cholodny, N., (1923), Zur Theorie des Geotropismus. *Beih. z. bot. Zentralbl., B. 39, I, S. 222.*

22. ———, (1924), Über die hormonale Wirkung der Organspitze bei der geotropischen Krümmung. *Ber. d. deutsch. bot. Ges., B. 42, S. 356.*

23. ———, (1926), Beitrag zur Analyse der geotropischen Reaktion. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 65, S. 447.*

24. ———, (1927), Wuchshormone und Tropismen bei den Pflanzen. *Biol. Zentralbl., B. 47, S. 604.*

25. ———, (1928), Beiträge zur hormonalen Theorie von Tropismen. *Planta, B. 6, S. 118.*

26. ———, (1929a), Einige Bemerkungen zum Problem der Tropismen. *Planta, B. 7, S. 461.*

27. ———, (1929b), Wachstum des vertikal und horizontal orientierten Stengels. *Planta, B. 7, S. 702.*

28. Coelingh, W., (1927), Over den vertragenden invloed van den lengtecomponent van de zwaartekracht op de geotropische reactie bij wortels van Pisum Sativum. *Versl. Kon. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, B. 36, blz. 925.*

29. Copeland, E. B., (1900), Studies on the geotropism of stems. *Bot. Gaz., V. 29, p. 185.*

30. Czapek, Fr., (1898), Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 32, S. 175.*

31. ———, (1906), Die Wirkung verschiedener Neigungslagen auf den Geotropismus parallelotroper Organe. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 43, S. 145.*

32. Darwin, Ch. & Fr., (1880), The power of movement in plants. *London, 1880.*

33. Darwin, Fr., (1899), On geotropism and the localisation of the sensitive region. *Ann. of Bot., V. 13, p. 567.*

34. ———, (1908), On the localisation of the geo-perception in the cotyledon of Sorghum. *Wiesner Festschr., Wien, S. 125.*

35. Dewers, F., (1914), Untersuchungen über die Verteilung der geotropischen Sensibilität an Wurzeln und Keimsprossen. *Beih. z. bot. Zentralbl., B. 31, I, S. 309.*

36. Dillewijn, C. van, (1927), Die Lichtwachstumsreaktionen von Avena. *Rec. d. trav. bot. néerl., T. 24, p. 407.*

37. Dolk, H. E., (1926), Concerning the sensibility of decapitated coleoptiles of Avena sativa for light and gravitation. *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, V. 29, p. 1113.*

38. ———, (1929a), Über die Wirkung der Schwerkraft auf Koleoptilen von Avena sativa. *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, V. 32, p. 40.*

39. ———, (1929b), Über die Wirkung der Schwerkraft auf Koleoptilen von Avena sativa II. *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, V. 32, p. 1127.*

40. Elfving, F., (1883), Beitrag zur Kenntnis der physiologischen Einwirkung der Schwerkraft auf den Pflanzen. *Acta soc. scient. Fennica, B. 12, S. 23.*

41. Filzer, P., (1929), Untersuchungen über Wachstumsreaktionen und Krümmung bei achsenparalleler Lichtrichtung. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 70, S. 435.*

42. Fitting, H., (1905), Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang, I und II. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 41, S. 221.*
43. Fürth, R., (1929), Die elektrische Charakteristik der Lösungen, Farbstoffe und Biokolloide. *Kolloidchem. Beih., B. 28, S. 285.*
44. Giesenhagen, K., (1901), Über innere Vorgänge bei der geotropischen Krümmung der Wurzeln von Chara. *Ber. d. deutsch. bot. Ges., B. 19, S. 277.*
45. Gradmann, H., (1925), Untersuchungen über geotropischen Reizstoffe. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 64, S. 201.*
46. Guttenberg, H. von, (1911), Über die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Koleoptile der Gramineen. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 50, S. 289.*
47. Harreveld, Ph. van, (1907), Die Unzulänglichkeit der heutigen Klinostaten für reizphysiologischen Untersuchungen. *Rec. d. trav. bot. néerl., T. 3, p. 173.*
48. Hering, G., (1904), Untersuchungen über das Wachstum inversgestellter Pflanzenorgane. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 40, S. 499.*
49. Herzog, W., (1925), Über die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in negativ geotropen Pflanzenorganen. *Planta, B. 1, S. 116.*
50. Honert, T. H. van den, (1928), Koolzuurassimilatie en beperkende factoren. *Diss., Utrecht.*
51. Jost, L., (1903), Referaat in *Bot. Zeitung, B. 61, II, S. 23.*
52. ———, (1912), Studien über Geotropismus, I, Die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Wurzelspitze. *Zeitsch. f. Bot., B. 4, S. 161.*
53. ———, (1923), Benecke-Jost, Pflanzenphysiologie. *Jena.*
54. ———, (1924), Über den Geotropismus der Grasknoten. *Ber. d. deutsch. bot. Ges., B. 42, S. 338.*
55. ———, (1926), H. Lundegårdh und die Reizphysiologie. *Zeitsch. f. Bot., B. 19, S. 408.*
56. ——— & Wissmann, H., (1924), Über die negativ-geotropische Reaktion der Wurzern. *Zeitsch. f. Bot., B. 16, S. 177.*

57. Koningsberger, V. J., (1922), Tropismus und Wachstum. *Rec. d. trav. bot. néerl., T. 19, p. 1.*

58. ———, (1923), Lichtintensität und Lichtempfindlichkeit. *Rec. d. trav. bot. néerl., T. 20, p. 257.*

59. Lange, S., (1925), Über autonome Krümmungen der Koleoptile von Avena auf den Klinostaten. *Ber. d. deutsch. Bot. Ges., B. 43, S. 438.*

60. ———, (1927), Die Verteilung der Lichtempfindlichkeit in der Spitze der Haferkoleoptile. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 67, S. 1.*

61. Lundegårdh, H., (1917), Die Ursachen der Plagiotropie und die Reizbewegungen der Nebenwurzeln. *Lunds Univ. Arsskrift., B. 13, S. 1.*

62. ———, (1918), Über die Beziehungen zwischen Reizgrösse und Reaktion bei der geotropischen Bewegungen und über den Autotropismus. *Bot. Notiser, J. 1918, S. 65.*

63. ———, (1926), Reizphysiologische Probleme. *Planta, B. 2, S. 152.*

64. Luxburg, H. von, (1905), Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropischen Bewegung. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 41, S. 399.*

65. Maillefer, A., (1910), Étude sur la reaction géotropique. *Bull. d. l. soc. vaud. sc. nat., T. 46, p. 235.*

66. ———, (1912), Nouvelle étude expérimentale sur le géotropisme etc. *Bull. d. l. soc. vaud. sc. nat., T. 48, p. 411.*

67. ———, (1915), Nouvelles expériences sur la géotropime de l'avoine. *Bull. d. l. soc. vaud. sc. nat., T. 50, p. 365.*

68. Metzner, P., (1929), Über die Wirkung der Längskraft beim Geotropismus. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 71, S. 325.*

69. Miehe, H., (1902), Über korrelative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 37, S. 527.*

70. Nemeček, R., (1924), Über die Abhängigkeit des Längenwachstums der Wurzel und des Stengels von ihren Lage. *Österr. bot. Zeitschr., B. 71, S. 255.*

71. Nielsen, N., (1924), Studies on the transmission of stimuli

in the coleoptile of Avena. *Dansk bot. Arch., B. 4, No. 8.*

72. Noll, F., (1888), Beitrag zur Kenntnis der physiologischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zugrunde liegen. *Arb. d. bot. Inst. Würzburg, III, S. 507.*
73. Paál, A., (1919), Über phototropische Reizleitung. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 58, S. 406.*
74. Pisek, A., (1926), Untersuchungen über den Autotropismus der Haferkoleoptile bei Lichtkrümmung, über Reizleitung und den Zusammenhang von Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 65, S. 460.*
75. Polowzow, W., (1909), Untersuchungen über Reizerscheinungen bei den Pflanzen. *Jena.*
76. Purdy, H. A., (1921), Studies on the path of transmission of phototropic and geotropic stimuli in the coleoptile of Avena. *Kgl. Danske vid. selsk. biol. meddel., B. 3, No. 8.*
77. Rawitscher, F., (1926), Die Wirkungen der Schwerkraft auf Haupt- und Nebenwurzeln. *Zeitschr. f. Bot., B. 19, S. 171.*
78. Renner, O., (1922), Die Wachstumsreaktionen bei Licht- und Schwerkraftreizung. *Zeitschr. f. Bot., B. 14, S. 449.*
79. Richter, J., (1894), Über Reaktionen der Characeen auf äussere Einflüsse. *Flora, B. 78, S. 399.*
80. Ricome, H., (1903), Sur les racines dressées de bas en haut, obtenues expérimentalement. *Comptes Rendus Acad. sc., Paris, T. 137, p. 204.*
81. Riss, M. M., (1913), Über den Einfluss allseitig und in der Längsrichtung angreifender Schwerkraft auf Wurzeln. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 53, S. 157.*
82. Romell, L. G., (1926), Über das Zusammenwirken der Produktionsfaktoren. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 65, S. 739.*
83. Rothert, W., (1896), Über Heliotropismus. *Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, B. 7, S. 1.*

84. Rutgers, A. A. L., (1912), The influence of temperature on the geotropic presentation-time. *Rec. d. trav. bot. néerl., T. 9, p. 1.*

85. Rutten-Pekelharing, C. J., (1910), Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes. *Rec. d. trav. bot. néerl., T. 7, p. 241.*

86. Sachs, J., (1872), Längenwachstum der Ober- und Unterseite horizontal gelegter sich aufwärts krümmender Sprosse. *Arb. d. bot. Inst. Würzburg, B. 1, S. 193.*

87. ———, (1873a), Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. *Arb. d. bot. Inst. Würzburg, B. 1, S. 385.*

88. ———, (1873b), Über Wachstum und Geotropismus aufrechter Stengel. *Flora, B. 56, S. 321.*

89. Schneider, E., (1925), Über die Gültigkeit des Sinusgesetzes für die geotropische Reizung von Avenakoleoptilen bei kleiner Ablenkungswinkeln. *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, V. 28, p. 426.*

90. Schtscherback, J., (1910), Die geotropische Reaktion in gespaltenen Stengeln. *Beih. z. bot. Zentralbl., B. 25, I, S. 358.*

91. Schwarz, F., (1881), Der Einfluss der Schwerkraft auf das Längenwachstum der Pflanzen. *Untersuch. a. d. bot. Inst. Tübingen, B. 1, S. 53.*

92. Seubert, E., (1925), Über Wachtumsregulatoren in der Koleoptile von Avena. *Zeitschr. f. Bot., B. 17, S. 49.*

93. Sierp, H., (1918), Ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa. *Zeitschr. f. Bot., B. 10, S. 641.*

94. ——— & Seybold, A., (1926), Untersuchungen über die Lichtempfindlichkeit der Spitze und des Stumpfes in der Koleoptile von Avena sativa. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 65, S. 592.*

95. Simon, S., (1912), Untersuchungen über den autotropischen Ausgleich geotropischer und mechanischer Krümmungen der Wurzeln. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 51, S. 81.*

96. Small, J., (1920), A theory of geotropism; with some experiments on the chemical reversal of geotropic response in stem and root. *New. Phytol. V. 19, p. 208.*

97. Söding, H., (1925), Zur Kenntnis der Wuchshormone in der Haferkoleoptile. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 64, S. 587.*

98. ———, (1929), Weitere Untersuchungen über die Wuchshormone der Haferkoleoptile. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 71, S. 184.*

99. Stark, P., (1924), Geotropische Reizleitung bei Unterbrechung des organischen Zusammenhanges. *Ber. d. deutsch. bot. Ges., B. 42, S. 125.*

100. ———, (1927), Das Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuerer Erfahrungen. *Ergebn. d. Biol., B. 2, S. 1.*

101. Stoppel, R., (1920), Die Pflanze in ihrer Beziehung zur atmosphärischen Elektrizität. *Zeitschr. f. Bot., B. 12, S. 529.*

102. Tetley, U. & Priestley, J. H., (1927), The histology of the coleoptile in relation to its phototropic response. *New Phytol., V. 26, p. 171.*

103. Tröndle, A., (1913), Der zeitliche Verlauf der geotropischen Reaktion und die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Koleoptile. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 52, S. 186.*

104. Ubisch, G. von, (1925), Die Wirkung der Schwerkraft auf Haupt- und Nebenwurzeln. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 64, S. 651.*

105. Waller, A. D., (1900), Action électromotrice de la substance végétale consécutive à l'excitation lumineuse. *Comptes Rendus d. l. soc. biol., T. 52, p. 1093.*

106. Weber, U., (1927), Untersuchungen über Wachstum und Krümmung unverletzter und halbierter Koleoptilen nach geotropischer Reizung. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 66, S. 35.*

107. Weimann, R., (1929), Untersuchungen über den Traumatotropismus des Avena-Koleoptile. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 70, S. 269.*

108. Went, F. A. F. C., (1922), On a new clinostate after de Bouter. *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, V. 25, p. 475.*

109. ———, (1929), Ein neuer intermittirender Klinostat nach de Bouter. *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch., V. 32, p. 32.*

110. Went, F. W., (1925), Concerning the difference in sensibility of the tip and base of Avena to light. *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, V. 29, p. 185.*

111. ———, (1926), On growth-accelerating substances in the coleoptile of Avena sativa. *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, V. 30, p. 10.*

112. ———, (1928a), Wuchsstoff und Wachstum. *Rec. d. trav. bot. néerl., T. 25, p. 1.*

113. ———, (1928b), Die Erklärung des phototropischen Krümmungsverlaufs. *Rec. d. trav. bot. néerl.. T. 25, A, p. 483.*

114. Zimmermann, W., (1927a), Die Georeaktionen der Pflanzen. *Ergebn. d. Biol., B. 2, S. 116.*

115. ———, (1927b), Beiträge zur Kenntnis der Georeaktionen, I und II. *Jahrb. f. wiss. Bot., B. 66, S. 631.*

116. Zollikofer, Cl., (1921), Über den Einfluss des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa. *Rec. d. trav. bot. néerl., T. 18, p. 237.*

117. ———, (1926), Über geotropische Krümmungen von Paniceenkoleoptilen bei gehemmter Reizleitung. *Planta, B. 2, S. 10.*

STELLINGEN.

I.

Het is wenschelijk het begrip lichtgroeireactie scherper te omschrijven en dit slechts tot die gevallen te beperken, waarbij een verandering in den totalen groei na een alzijdige belichting optreedt.

II.

Door een mathematische formuleering wordt geen nadere analyse van het groeiproces verkregen.

III.

Het is niet bewezen, dat statische bio-electrische potentialen een rol zouden spelen bij het suikertransport in planten.

IV.

Pulsaties van cellen zijn niet aan te toonen met behulp van een statistische methode.

V.

Het is niet juist om in de Vergelijkende Morphologie aan de teratologische verschijnselen geen waarde toe te kennen.

VI.

De bladen van de Monocotylen mogen niet als phyllodiën worden opgevat.

VII.

De conclusie van Barcroft, dat de biologische beteekenis van de haemoglobine bij Arenicola daarin zou liggen, dat deze als zuurstofreservoir dienst doet, mag men niet overdragen op andere wormen, die haemoglobine bezitten.

VIII.

De viscosoïde tonus der gladde spieren kan niet verklaard worden met behulp van de hypothese, dat in deze spieren twee soorten van contractiele elementen voorkomen.

IX.

Dat het zuurstofverbruik van Chironomus-larven bij lage zuurstofspanningen door diffusieprocessen gelimiteerd zou worden, is niet bewezen; waarschijnlijk heeft de dissociatie-kromme van de haemoglobine hierop een invloed.

X.

De biologische oxydatieprocessen berusten niet uitsluitend op een activatie van de waterstofatomen in het te oxydeeren molecuul.

XI.

Het is in het algemeen niet juist, om ter bepaling van de bruikbaarheid van verschillende bestrijdingsmiddelen, zoowel chemische (beitsen) als physische (hooge temperatuur), deze op parasiet en voedsterplant afzonderlijk te laten inwerken en uit de zoodoende verkregen gegevens conclusies te trekken omtrent de werking op het zieke organisme.

XII.

Uit de waarnemingen van O. Crüger mag niet worden afgeleid, dat schimmelinfecties een secundaire rol zouden spelen bij het voetrot van tarwe, rogge en gerst.