Utrecht University Library
Partner in Science
Universiteit Utrecht

De periodieke bewegingen van de primaire bladeren bij de kiemplanten van Canavalia Ensiformis

https://hdl.handle.net/1874/283729

DE PERIODIEKE BEWEGINGEN VAN DE PRIMAIRE BLADEREN BIJ CANAVALIA ENSIFORMIS

DOOR

G. BROUWER



Diss.
Utrecht
1926

DE PERIODIEKE BEWEGINGEN VAN DE PRIMAIRE BLADEREN BIJ DE KIEMPLANTEN VAN CANAVALIA ENSIFORMIS

Diss. Utrecht 1926

DE PERIODIEKE BEWEGINGEN VAN DE PRIMAIRE BLADEREN BIJ DE KIEMPLANTEN VAN CANAVALIA ENSIFORMIS

PROEFSCHRIFT TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE AAN DE RIJKSUNIVERSITEIT TE UTRECHT, OP GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS MR. J. PH. SUYLING, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER RECHTSGELEERDHEID, VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAT DER UNIVERSITEIT TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE TE VERDEDIGEN OP MAANDAG 25 JANUARI 1926, DES NAMIDDAGS TE 4 UUR DOOR

GERRIT BROUWER

GEBOREN TE 's-GRAVENHAGE

UNIVERSITEITS BIBLIOTHEEK UTRECHT

H. J. PARIS

AMSTERDAM - MCMXXVI

AAN MIJNE OUDERS

AAN MIJNE AANSTAANDE VROUW

Gaarne grijp ik de gelegenheid aan, om bij het beëindigen van dit proefschrift, een oogenblik stil te staan en terug te zien op den mooien tijd, die achter mij ligt. Al heb ik door geldelijke omstandigheden, nooit ten volle van het studentenleven kunnen genieten, toch hebben deze jaren een onvergetelijken indruk op mij gemaakt, zoodat ik het als een groot voorrecht beschouw, een universitaire opleiding te hebben genoten. Met groote dankbaarheid denk ik terug aan allen, die tot mijn wetenschappelijke vorming hebben bijgedragen.

Hooggeleerde NIERSTRASZ, Uwe colleges hebben mij steeds getroffen, omdat Gij zoo scherp de hoofdzaken van de bijzaken wist te scheiden, waardoor de groote problemen zoo duidelijk te voorschijn traden.

Hooggeleerde PULLE, behalve aan Uwe colleges, zal ik ook steeds met groote erkentelijkheid denken aan de vele, buitengewoon aantrekkelijke excursies, die wij onder Uwe leiding gemaakt hebben, en waarvan vooral die naar het Bernina-Hospitz in Zwitserland, een onvergetelijken indruk bij mij achtergelaten heeft.

Van U, Hooggeleerde JORDAN, heb ik begrepen, hoe noodzakelijk het is, dat men bij het wetenschappelijk onderzoek, zich de problemen duidelijk voor oogen stelt. Veel van hetgeen ik bij U geleerd heb, heb ik met zeer veel voordeel kunnen toepassen bij het onderwijs aan mijn leerlingen.

Hooggeleerde WESTERDIJK, onvergetelijk blijven voor mij de keeren, dat ik onder Uwe bezielende leiding in Uw laboratorium heb kunnen werken. Heerlijk zijn de herinneringen aan de gesprekken met U, aan de wandelingen door het mooie Cantonspark in Baarn, en aan de leerrijke excursies, die wij onder Uwe leiding naar verschillende kweekerijen hebben gemaakt.

De belangstelling, die Gij in mij voor de schimmels en bacteriën hebt gewekt, draag ik over aan mijn leerlingen, waarbij ik telkens vertel van den enormen en belangrijken arbeid, die in het Phytopathologisch Laboratorium wordt verricht.

Hooggeleerde VAN ITERSON JR., het is mij niet mogelijk in enkele woorden mijn groote dankbaarheid jegens U uit te drukken. Gij verleendet mij gastvrijheid in Uw Laboratorium, op de meest volmaakte manier. Twee jaren lang heb ik van de donkere kamer

in Uw Laboratorium, en van de Experimenteer-kas gebruik mogen maken; alle mogelijke hulpmiddelen steldet Gij te mijner beschikking, maar daarnaast stond Gij mij ter zijde met Uwe veelzijdige kennis en wist Gij mij, als ik momenten van ontmoediging had, weer met nieuwen lust te bezielen. Zonder Uwe hulp en medewerking had ik dit onderwerp nooit voor mijn dissertatie kunnen bewerken.

Hooggeleerde WENT, Hooggeachte Promotor, ik beschouw het als een groote eer, dat Gij mijn Promotor hebt willen zijn. Hoe druk en volhandig Gij als Geleerde van internationale bekendheid, het ook moogt hebben, toch hebt Gij altijd nog tijd, om met Uwe leerlingen studie-belangen of particuliere aangelegenheden te bespreken.

De bijzondere spheer, die door U en Uwe vrouw geschapen wordt, heeft een onuitwischbaren indruk bij mij achtergelaten.

Gij leert ons, hoe noodzakelijk strenge waarheidsliefde en scherpe kritiek zijn, niet alleen bij het beoordeelen van verhandelingen van andere onderzoekers, maar bovenal, bij de resultaten van eigen experimenten. Nimmer zal ik den heerlijken tijd, in Uw Laboratorium doorgebracht, vergeten.

Toch zou de bewerking van dit proefschrift mij niet mogelijk zijn geweest zonder de medewerking en de hulp, die ik van de directeuren der beide Hoogere Burgerscholen waaraan ik verbonden ben, heb mogen ontvangen. Hooggeachte Heeren KAMERBEEK en Dr. VAN DER WIJK, dank zij Uwe welwillendheid werden mijn 23 lesuren zoo geregeld, dat ik den meest mogelijken vrijen tijd overhield, terwijl vervang-uren mij zooveel mogelijk bespaard werden. Hartelijk dank ik U voor Uwe bereidwilligheid.

Tenslotte ben ik zeer erkentelijk voor de vele hulp, die ik mocht ontvangen van het personeel van den Cultuur-tuin voor technische gewassen en van het Laboratorium voor Technische Botanie te Delft.

De Heer A. DE BOUTER, teekenaar van het Botanisch Laboratorium te Utrecht, was zoo vriendelijk, alle figuren voor mij te teekenen, waarvoor ik hem hierbij hartelijk dank zeg.

Ook den Amanuensis van het Botanisch Laboratorium te Utrecht, den Heer P. A. DE BOUTER, ben ik zeer erkentelijk voor de uitstekende wijze, waarop hij de donkere kamer aldaar, in korten tijd voor mijn proeven geschikt maakte.

VOORWOORD

De aanleiding tot dit onderzoek, waren een aantal proeven, die ik in 1922 in het Botanisch Laboratorium te Utrecht deed.

Op aanraden van Prof. Dr. F. A. F. C. WENT, koos ik dit onderwerp voor mijn dissertatie.

Het was mij echter, door mijn betrekking bij het Middelbaar Onderwijs te Den Haag, niet mogelijk, het onderzoek in Utrecht uit te voeren.

Prof. Dr. G. VAN ITERSON Jr. was echter zoo welwillend mij toe te staan, in het Laboratorium voor Technische Botanie te Delft, te komen werken, waaraan ik, met goedvinden van Prof. WENT, gaarne gehoor gaf.

In den zomer van 1925 heb ik een aantal proeven, die ik in Delft genomen had, in het Laboratorium te Utrecht nog eens gedaan ter vergelijking.

INHOUD

Pag.

HOOFDSTUK I

LITERATUUR-OVERZICHT 1

HOOFDSTUK II

EIGEN ONDERZOEK 34

A. Methodiek 34

B. Proeven in de Exper. kas 43

§ 1. Bespreking der Normaal-krommen 43

§ 2. Proeven met een kunstblad en met een bedekte bladschijf 46

§ 3. Proeven met afgesneden bladeren 49

§ 4. Proeven met bladeren onder water 57

§ 5. Beweging der bladeren na verwijdering van een gewrichtshelft 58

C. Proeven in de donkere kamer 63

§ 1. Krommen van planten, die in constant licht zijn opgekweekt 63

§ 2. Invoering van een periode van 24 uur 68

§ 3. Proeven met Sprieten (bladsteel met hoofdnerf) . . . 70

§ 4. Omkeering van de periode 75

§ 5. Proeven in constante duisternis 82

§ 6. Proeven in constant licht 86

HOOFDSTUK III

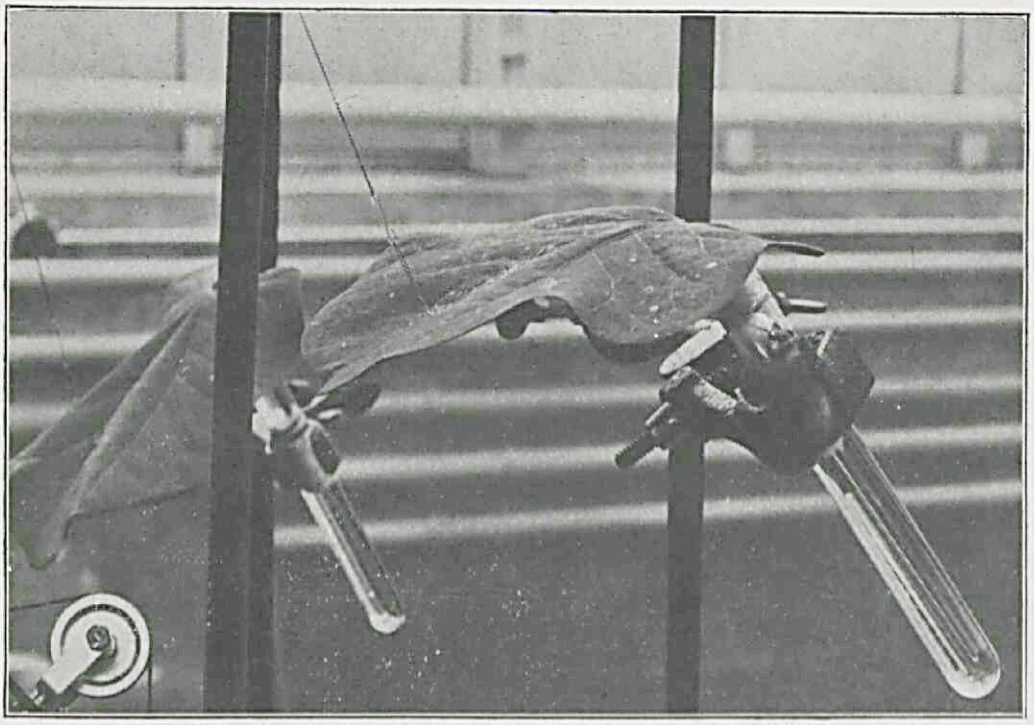
THEORETISCH GEDEELTE 92

HOOFDSTUK IV

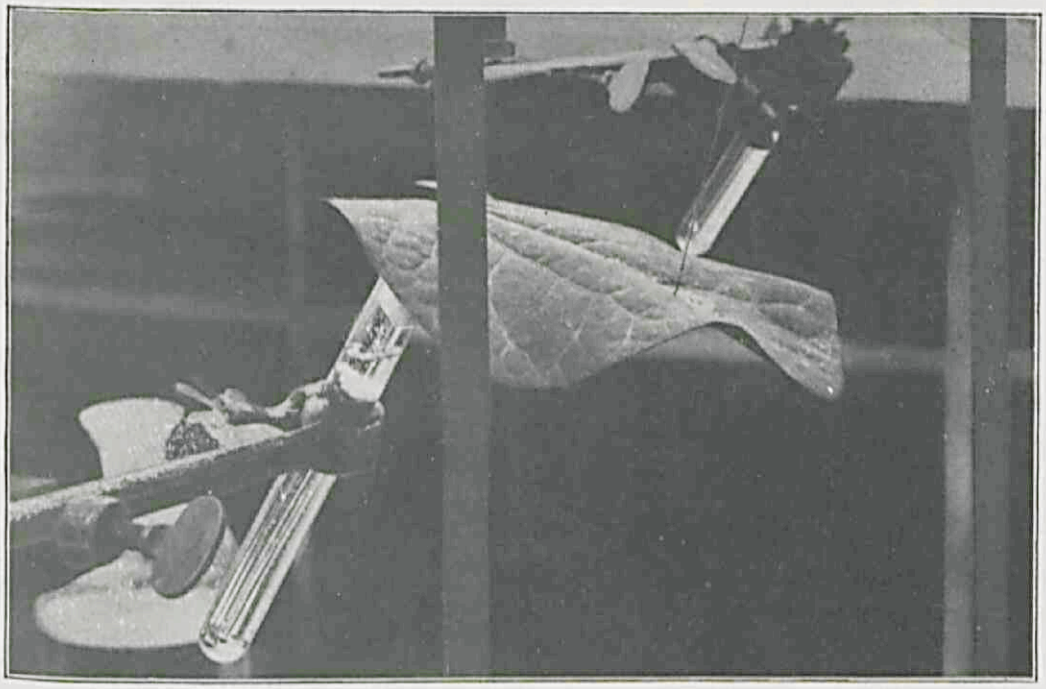
KLINOSTAATPROEVEN 102

OVERZICHT DER VOORNAAMSTE RESULTATEN 104

LITERATUUR-LIJST 107



PLAAT 1. P17 (links) met bladsteel-gewicht.
P17′ (rechts) zonder bladsteel-gewicht.
12-12-1924; 2.30 n.m.



PLAAT 2. P17. Na verwijdering van het bladsteel-gewicht.
16-12-1924; 2.30 n.m.





HOOFDSTUK I

LITERATUUR-OVERZICHT.

Het verschijnsel, dat bladeren en bloemen 's avonds een anderen stand innemen als overdag, kan men gemakkelijk opmerken. De samengestelde bladeren van den Acacia b.v. vouwen dan hun blaadjes naar boven toe tegen elkaar aan; ook op een veldje met boonen (Phaseolus spec.), ziet men, dat de blaadjes tegen den avond naar beneden gaan hangen. Dikwijls worden ook door de bladstelen bewegingen daarbij uitgevoerd.

Veel bloemen, zooals de Tulp, de Crocus en vele Composieten, sluiten zich 's avonds, om 's morgens weer open te gaan.

Het is gebleken, dat in verschillende van deze gevallen de overgang van licht in donker, of een verandering van de temperatuur de oorzaak is; dus niet de *richting* van het licht is hier van invloed.

Wij spreken daarom niet van een Tropisme, maar van een Nastie. En omdat de wisseling van dag en nacht hierbij zoo'n groote rol speelt, spreekt men van Nyctinastie.

Nu kan de beweging van het desbetreffende orgaan veroorzaakt worden door een ongelijken groei van den boven- en onderkant, of door een verschillenden turgor van de beide zijden. In het eerste geval spreken we van een *Groei-* of *Nutatie*-beweging; in het tweede geval van een *Variatie*-beweging.

De Nutatie-beweging houdt natuurlijk op, zoodra het orgaan volwassen is, de Variatie-beweging daarentegen blijft doorgaan; hierbij worden de bewegingen bijna altijd uitgevoerd door speciale organen, de „Gewrichten".

Zeer mooi kan men deze vinden aan de bladeren en bladstelen van vele Leguminosen en Oxalidaceeën. (Hansgirg) (17).

Groeibewegingen vinden we o.a. bij Alsineeën, Composieten, Solaneeën en Balsaminaceeën. (Batalin) (2).

Al deze bewegingen komen tot stand door een uitwendigen prikkel, zooals verandering van licht of temperatuur; men noemt

ze daarom tezamen wel *Paratonische* bewegingen, in tegenstelling tot de *Spontane* of *Autonome* bewegingen, die (schijnbaar) van de uitwendige omstandigheden onafhankelijk zijn, maar door innerlijke factoren tot stand zouden komen. Een bekend voorbeeld hiervan is Desmodium gyrans, welks blaadjes steeds draaiende bewegingen uitvoeren.

Wij zullen nu overgaan tot een ongeveer chronologische bespreking van de op dit onderwerp betrekking hebbende artikelen.

Het wekt geen verwondering, dat reeds door Plinius (33) op het verschijnsel der bladbewegingen is gewezen. Hij had gezien, dat de blaadjes van de Klaver bij een opkomende onweersbui gingen hangen; allicht heeft hij ook de dagelijksche slaapbewegingen gekend.

Toch heeft het tot 1751 geduurd eer dit verschijnsel door Linnaeus (24) „Plantenslaap" werd genoemd.

Verschillende schrijvers hebben daarna getracht een theorie op te stellen, om dit eigenaardig gebeuren te verklaren. Met behulp van een stuk karton, waarop een in graden verdeelden hoek van 90° was geteekend, werd een meer of minder groot aantal malen per dag de stand van het blad ten opzichte van de verticale gemeten; deze punten werden dan op papier graphisch uitgezet en door rechte lijnen verbonden. Zoo verkreeg men in groote trekken een overzicht van de uitgevoerde bewegingen. Pas in 1907 werd door Pfeffer de zelf-registreerende methode gebezigd.

Hill (18) was de eerste, die in 1757 uitsprak, dat de dagelijksche afwisseling van licht en donker, de oorzaak van de slaapbewegingen was.

Zinn (56) (1759) kon dit door zijn proeven niet bevestigen en nam daarom inwendige factoren als oorzaak aan.

In 1806 nam De Candolle (10) proeven met kunstmatige belichting en besloot daaruit, dat afwisselende belichting van het grootste belang is voor het tot stand komen der slaapbewegingen. Hij kon echter niet definitief vaststellen, of het licht zelf de aanleidende oorzaak der nyctinastie was, dan wel of het slechts een erfelijk in de plant vastgelegd vermogen om periodieke bewegingen uit te voeren, op een bepaalde manier regelde.

In 1837 komt Dutrochet (14) tot de conclusie, dat het licht een tweevoudige beteekenis heeft voor het tot stand komen dezer bewegingen. Wanneer namelijk door constante duisternis verstijving (= „Dunkelstarre") opgetreden is, en men geeft weer licht, dan zal dit in de eerste plaats de gevoeligheid doen terugkeeren, terwijl het dan bovendien de oorzaak van de beweging is. Door een vermindering van deze gevoeligheid 's avonds, zou de slaapstand veroorzaakt worden.

Ook door Dassen (13) (1837) schijnt een erfelijk vastgelegde bewegings-oorzaak te worden aangenomen; deze zou dan intusschen sterk door uitwendige prikkels beïnvloed worden. Eigenaardig is ook, dat volgens dezen auteur het licht slechts een geringen-, warmte en vochtigheid daarentegen een zeer grooten invloed zouden hebben.

Aan Meyen (25) gelukte het in 1839 door kunstmatige belichting de dagelijksche periode om te keeren, zoodat de bladeren dus 's avonds in den dagstand kwamen en in de ochtenduren gingen zakken.

Brücke (9) (1848) meende, dat de beweging, die tengevolge van een licht- of warmteprikkel wordt uitgevoerd, in haar uiting wel gelijk aan de dagelijksche slaapbewegingen kan zijn, maar dat ze er in wezen toch verschillend van is.

Door Sachs (35) werd in 1857 vastgesteld, dat de werking van het gewricht zóó is, dat als de eene helft ervan een vermeerdering van turgor heeft, de andere helft dan tegelijkertijd een vermindering van de spanning krijgt.

Later (1863) (36) komt hij tot de conclusie, dat de planten een erfelijk vastgelegd bewegings-vermogen hebben, dat echter door een afwisselende belichting in een bepaalde regelmaat zou verloopen.

Hofmeister (19) (1862) kon zich met deze opvattingen van Sachs vereenigen; wat het mechanisme der bewegingen in het gewricht betreft, die beschouwt hij als een bijzonder geval van de door hem ontdekte „Weefselspanning".

Door Bert (4) werd in 1866 een zeer hypothetische verklaring gegeven van het tot stand komen der slaapbewegingen. Hij neemt aan, dat er onder invloed van het licht bepaalde stoffen gevormd worden, die dan 's avonds pas in een endosmotischen

vorm zouden worden omgezet; daardoor zou een turgor-verandering optreden, wat het zakken van het blad tengevolge heeft.

Batalin (2) (1873) vond, dat de beweging der bloembladeren door ongelijken groei tot stand komt; ten onrechte meende hij echter, dat deze verklaring ook geldig zou zijn voor de beweging, die door de gewrichten veroorzaakt wordt.

De eerste diepgaande, fundamenteele studie over de nyctinastie verscheen in 1875 van de hand van Pfeffer (28). Ik kan de voornaamste feiten hieruit kort vermelden; bij zijn onderzoekingen in 1907 met de zelfregistreerende methode komt hij namelijk tot dezelfde conclusies; daar zal ik er verder op doorgaan. Bij vermindering der belichting volgt een verhooging, bij vermeerdering der belichting een verlaging van den turgordruk in de gewrichten; in beide antagonistische helften gelijktijdig en in gelijken zin (d.w.z. dus óf in beide een vermeerdering óf in beide een vermindering: „gleichsinnig"), maar met ongelijke snelheid. Pfeffer heeft dus een andere meening hierover dan Sachs in 1857.

Door een afwisselende belichting wordt op het blad een prikkel uitgeoefend, waardoor dit gaat zakken en na eenigen tijd weer stijgt. Als daarop constant licht of constante duisternis volgt, blijft deze prikkel zich nog eenigen tijd doen gelden in den vorm van steeds minder wordende nawerkingen.

Maar daarenboven komt er iederen dag een nieuwe prikkel bij; door de samenwerking van de nawerkingen en de nieuwe prikkels komen dan de dagelijksche bewegingen tot stand.

In constant licht of donker worden de bewegingen geringer, om ten slotte geheel op te houden. De dagelijksche afwisseling van licht en donker is daarom volgens Pfeffer niet te beschouwen als een regulatie van een vermogen, dat al erfelijk is vastgelegd, maar zij moet opgevat worden als de onmiddellijke oorzaak van de periodieke bewegingen.

De autonome bewegingen, die voortdurend uitgevoerd worden, zijn geheel onafhankelijk van de dagelijksche periodieke bewegingen; zij vormen dus het derde type van de door Pfeffer onderscheiden bewegingsmogelijkheden.

Ook Ch. Darwin (12) heeft zich geïnteresseerd voor de slaapbewegingen der verschillende planten. Hij heeft getracht het nut

ervan voor de planten vast te stellen, en komt dan tot de conclusie, dat de verticale stand 's nachts de bladeren zal beschermen tegen te groote uitstraling; door proeven heeft hij aangetoond, dat als de bladeren gedwongen worden 's nachts in een horizontalen stand te blijven, ze veel meer van deze uitstraling te lijden hebben.

Door de onderzoekingen van Pfeffer in 1875 is Darwin er van overtuigd, dat de afwisseling van dag en nacht de oorzaak der slaapbewegingen is. Toch meent hij, dat deze afwisseling soms meer reguleerend optreedt, want in de ochtenduren, als het nog donker is, gaan de bladeren alweer omhoog, dan kan het licht dus zijn invloed nog niet hebben doen gelden. Bovendien voeren sommige bladeren in het donker een geheelen dag (!) nog bewegingen uit. Met het begrip „Nachwirkungen" van Pfeffer kan hij zich niet vereenigen. Dus vindt hij voor de bladbewegingen: „we may conclude that the periodicity of their movements is to a certain extent inherited."

Voor een zeer groot aantal bladeren heeft Darwin kunnen vaststellen, dat de bladeren circumnutaties uitvoeren; soms beschrijft de top van het blad per dag één, soms meerdere ellipsen. Wanneer deze bewegingen bij een aantal planten door de afwisseling van dag en nacht regelmatiger worden, ontstaan de nyctinastische bewegingen.

Hij vermeldt ook een zeer uitgebreide lijst van planten, wier primaire bladeren slaapbewegingen uitvoeren (53 stuks), terwijl hij voor 86 geslachten opgeeft, dat de bladeren nyctinastische bewegingen vertoonen.

Met nagenoeg al deze planten heeft Darwin geëxperimenteerd, zoodat hij zelfs voor iedere soort nog afzonderlijk de voornaamste bijzonderheden weet mede te deelen. Al beschouwen wij tegenwoordig geotropie, phototropie, nyctinastie en andere bewegingen bij de planten, niet meer als een gewijzigde circumnutatie, in den geest van Darwin, toch zien wij nog vol groote bewondering op naar den enormen arbeid, dien deze geniale natuuronderzoeker ook in dit vraagstuk heeft geleverd.

In 1891 publiceert A. Fischer (15) zijn proeven over den invloed der zwaartekracht op de bewegingen der bladeren. Wanneer hij de bladeren om de horizontale as van een klinostaat

laat draaien, hebben de slaapbewegingen den volgenden morgen aanzienlijk in intensiteit afgenomen, om na enkele dagen reeds geheel op te houden. Als de bladeren daarna weer in hun normalen stand worden teruggebracht, zijn na 24 uur de bewegingen alweer volkomen gelijk aan die bij het begin van de proef.

Worden Phaseolus-planten omgekeerd neer gezet, dan keeren ook de slaapbewegingen om. Als hij daarentegen Cassia invers plaatst, worden de slaapbewegingen normaal voortgezet.

Hij onderscheidt daarom: A. Geonyctitrope bladeren. De slaapbewegingen keeren om, als de plant invers wordt geplaatst. Hiertoe behooren o. a. Phaseolus spec., Lupinus albus, Gossypium.

B. Autonyctitrope planten. De slaapbewegingen worden normaal uitgevoerd bij omkeering. Hiertoe behooren b.v. Trifolium pratense, Acacia spec., Mimosa sp., Cassia sp., Oxalis sp. en Biophytum sp.

Volgens Fischer worden dus de slaapbewegingen niet alleen veroorzaakt door de afwisseling van licht en donker, maar ook door de eenzijdig inwerkende zwaartekracht. Deze geotropische inductie zou dan niet iederen dag noodig zijn voor het tot stand komen der nyctinastische bewegingen; want wordt ze geëlimineerd, door de planten op een horizontale as van den klinostaat te laten draaien, dan houden de bewegingen pas na eenige dagen op, al zijn ze vanaf den eersten dag reeds in grootte afgenomen.

Fischer schijnt dus geen erfelijk vastgelegde periodiciteit aan te nemen.

Na Pfeffer, hebben verschillende onderzoekers zich bezig gehouden met de kwestie der nyctinastie; daaronder zijn er, die zich uitsluitend bemoeiden met het open en dicht gaan der bloemen, wat zooals reeds opgemerkt is, door een ongelijken groei van de beide zijden der bloembladeren tot stand komt. Daar de resultaten hiervan slechts zijdelings iets met de bladbeweging hebben te maken, zal ik er weinig van vermelden. Zoo onderscheidt Oltmanns (26) in 1895 „Frühschliesser", dat zijn de bloemen die 's morgens tusschen 6 en 7 uur opengaan en op heldere dagen reeds tusschen 9 en 10 uur weer dichtgaan; bij matige belichting blijven ze het langste open, terwijl ze in zeer sterk

licht of bij heel gering licht zich eerder sluiten. Een voorbeeld hiervan is Tragopogon brevirostre.

Daartegenover staan de „Spätschliesser", die 's morgens tusschen 7 en 9 uur opengaan en zich tusschen 1 en 4 uur sluiten, b.v. Bellis perennis. In het algemeen vond hij hierbij, dat belichting het openen bevordert, verduistering daarentegen het dichtgaan in de hand werkt, zij het dan ook, dat dit 's middags gemakkelijker gaat dan 's morgens. Worden bloemen in den loop van den dag in het donker gezet, dan gaan ze den volgenden morgen eerder open, dan de gewoon behandelde: hieruit besluit Oltmanns, dat ook duisternis het opengaan kan bevorderen. Werden echter de planten 's nachts met twee Argand-lampen belicht, dan gingen ze later open; dus zegt O.: het licht bevordert het dichtgaan.

Voor alle bloemen geldt, dat ze in constant licht open gaan en open blijven; in constante duisternis zich sluiten en dicht blijven.

Wij hebben gezien, dat volgens Darwin (12) het nut der slaapbewegingen zou zijn, dat ze de bladeren in de warmere streken op aarde zouden beschutten tegen te sterke afkoeling, op hoogere breedten vooral tegen bevriezen in het voorjaar. Stahl (43) (1897) daarentegen, zoekt een andere verklaring. Volgens hem wordt door den verticalen stand des nachts voorkomen, dat het blad met dauw wordt bedekt, waardoor de verdamping en daarmee de aanvoer der anorganische stoffen zouden worden belemmerd. Inderdaad kon hij door een aantal proeven vaststellen, dat horizontale vlakken veel sterker en eerder bedauwd werden, dan verticale. Ook merkte hij op, dat de bladeren die aan den onderkant het meest verdampen, zich 's avonds naar beneden buigen; de bladeren, die het sterkst aan den bovenkant verdampen, bewegen zich naar boven, zoodat dus steeds de meest verdampende kant beschut is. Tot de eerste groep behooren Oxalis, Robinia enz.; tot de tweede Medicago sativa, Trifolium repens e. a. Zelfs binnen een geslacht kan dit verschillend zijn, zoo behoort Impatiens parviflora tot de eerste, I. glanduligera tot de tweede groep.

Vervolgens vinden wij in 1897 een uitvoerig artikel van Jost

(20) over de periodieke bewegingen der bladeren bij Mimosa pudica. Zijn proefopstelling was zoo, dat hij het bovenste gedeelte der planten in een groote licht-dichte kist hield (bevestigd met kurk en was) en dan proeven deed met verschillende temperaturen en belichtingen. Op deze manier kon hij flinke geetioleerde bladeren krijgen; de onderste bladeren, die niet in de kist waren gehouden, konden dus blijven assimileeren. Hoe het met de vochtigheid of de luchtverversching in die kist was gesteld, vermeldt hij niet. Als hij nu de vrije groene bladeren een geheelen morgen in het donker houdt, ziet hij, dat ze veel later opengaan dan anders, maar bij de bladeren in de kist ziet hij geen verschil in beweging; hieruit volgt volgens Jost, dat er geen prikkelgeleiding plaats heeft van het eene blad naar het andere.

Bij zijn temperatuur-proeven vond hij, dat snelle verwarming van 20° op 38° C. een sluiting der blaadjes ten gevolge had; was het middag dan bleven ze dicht, in de ochtend-uren gingen ze daarentegen, bij die hoogere temperatuur, toch weer open. Hij schrijft de oorzaak der periodieke bewegingen toe, aan de afwisseling van temperatuur iederen dag, want als hij de temperatuur des nachts kunstmatig hoog en overdag lager hield, namen de blaadjes 's nachts den dagstand, 's morgens den slaapstand aan.

In het algemeen werkt verwarming als een vermeerdering van de belichting: de blaadjes gaan open; en omgekeerd, sluiten de blaadjes zich bij afkoeling en bij verduistering. Alleen snelle en hooge verwarming heeft een ander gevolg, zooals juist is beschreven. De gecompliceerde en zeer gewrongen hypothese van Jost om de nyctinastie te verklaren, zal ik hier woordelijk aanhalen: „Nachdem sich die Blätter in den ersten Morgenstunden geöffnet haben, werden sie durch das Steigen der Temperatur in die Nachtstellung übergeführt. Erfolgt diese Temperatursteigerung nicht allzu früh, so ist auch der durch sie herbeigeführte Schluss ein dauernder. Erfolgt sie aber früh oder schnell so kann die im Blatt liegende Tendenz, die Blättchen in Tagstellung zu halten, für einige Zeit überwunden werden; es erfolgt aber nach diesem ersten Schluss bald wieder eine Oeffnungsbewegung, die freilich die Blättchen nie in ausgesprochene Tagstellung bringt.

Bei weiter steigender Temperatur bleiben dann die Blättchen geschlossen, bezw. sie schliessen sich von neuem; und auch die gegen Abend einsetzende Abkühlung ändert zunächst nichts. Erst bei längerer Dauer und grösserer Intensität derselben erfolgt dann am nächsten Morgen der Uebergang in die Tagstellung."

Men ziet, eenvoudig is het niet. Trouwens op de geheele wijze van experimenteeren is wel een en ander aan te merken: belichting en verwarming in een betrekkelijk kleine kist met zulke hoogst gevoelige planten als Mimosa pudica, moet resultaten geven, die eenigszins aan twijfel onderhevig zouden kunnen zijn.

Het volgend jaar vinden we weer een publicatie van Jost (21), (1898) nu over de nyctinastische bewegingen van bloembladeren. Door Pfeffer en Oltmanns was gevonden, dat de bloemen opengaan bij stijging van temperatuur, tot aan een zekere grens, vandaar af gaan ze weer dicht ook al stijgt de temperatuur verder. Jost controleert dit en vindt evenzoo, dat na iedere door temperatuurstijging veroorzaakt opengaan der bloemen, een teruggaande beweging der bloembladeren volgt, als tenminste deze hoogere temperatuur constant blijft. Deze teruggaande bebeweging kan uren lang aanhouden zonder nochtans tot een geheele sluiting te voeren. Als nu tijdens dezen teruggang weer een temperatuurstijging plaats heeft, beginnen de blaadjes zich weer te openen, enz. Zoo kan men geleidelijk een voortdurend opengaan bewerken. Bij hooger temperatuur moeten de verschillen ook grooter zijn.

Verder heeft Jost nog eenige proeven gedaan over de mechaniek in de gewrichten bij Mimosa. We hebben gezien, dat Pfeffer aannam, dat de boven- en onderkant der gewrichten gelijk zouden reageeren. Jost daarentegen vindt, dat als hij de eene helft van het gewricht, 't zij de boven- of de onderhelft wegsnijdt, de beweging van het blad onveranderd blijft; maar dat is alleen dan mogelijk, als de beide kanten van het gewricht *ongelijk* reageeren op licht en donker.

Een aantal andere onderzoekers hebben eveneens dit mechanisme van de bladbewegingen trachten te verklaren. Zoo komt

Schwendener (38) in 1898 tot de conclusie, dat de beide helften van het gewricht in tegengestelden zin reageeren.

Pantanelli (27) (1901) daarentegen is weer van meening, dat de beide gewrichts-helften op gelijke wijze reageeren, want als alleen de bovenhelft aanwezig is, volgt een beweging als bij de intacte plant; is alleen de onderhelft aanwezig, dan volgt de omgekeerde beweging. Pfeffer had gevonden, dat de turgorveranderingen in gelijken zin, maar met ongelijke snelheid zouden verloopen; daardoor zou het blad des morgens vanzelf weer in den dagstand terugkeeren (als de druk in de beide gewrichtshelften weer gelijk was geworden). Dezen teruggang kan Pantanelli niet vaststellen, zoodat hij dit deel van Pfeffer's theorie verwerpt.

In 1904 is door Wiedersheim (55) een uitgebreid onderzoek ingesteld naar deze kwestie. Hij vindt evenals Pfeffer, dat tengevolge van een verduistering, een verhooging van den turgor aan den bovenkant optreedt, gevolgd door een verhooging van de spanning aan den onderkant, waardoor dus het blad weer in zijn uitgangspunt terugkeert.

Het verschil tusschen Pfeffer aan den eenen kant, tegenover Jost en Schwendener aan den anderen kant, is volgens Wiedersheim een verschil in wegsnijden; als hij het gewricht wegsnijdt tot op de helft van den vaatbundel krijgt hij het resultaat van Pfeffer, bij minder diep wegsnijden ziet hij hetzelfde als Jost en Schwendener. Hij houdt bij Impatiens de bladeren door een gewichtje steeds horizontaal en gaat dan na wat voor invloed nu een afwisseling van licht en donker heeft, op den groei van de boven- en onderzijde van het blad. Eerst begint de bovenzijde sneller te groeien, daarna volgt de onderkant, terwijl daardoor ook de middelzone een groeiversnelling ondervindt. Hij kon zoo de normale slaapbewegingen vervolgen en vond, dat 2 uur na het begin van de duisternis de groeiversnelling van den bovenkant ophield, terwijl 3 tot 4 uur later de onderkant sneller begon te groeien, waardoor 's morgens om 5 uur de bladeren weer in hun uitgangspunt terug waren.

Dan doet hij met Tulpen dezelfde thermonastische proeven en vindt ook hier weer: eerst groeiversnelling van den bovenkant,

terwijl de onderkant dan langzaam groeit; en daarna precies het omgekeerde, vertraagden groei aan den boven-, versnelden groei aan den onderkant (de temperatuur stijgt van 5° tot 29° C.), en bij de middelzone een dubbele versnelling.

Met behulp van graphische voorstellingen weet hij deze resultaten duidelijk weer te geven.

In het jaar 1904 verschijnt een zeer merkwaardig boek van R. Semon (39), getiteld: „Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens". Hij gaat uit van de volgende gedachte: als een individu door een of andere prikkel getroffen wordt, zal er daardoor iets aan veranderd worden. Dit noemt hij de engraphische werking van den prikkel en de veronderstelde verandering aan het organisme heet een „Engramm". Als dan diezelfde prikkel daarna nog eens dat individu treft, is het „Engramm" er reeds, en dus kan deze tweede prikkel minder sterk zijn, om een gelijke reactie te veroorzaken. Ook kunnen deze „Engramme" op de nakomelingen overgaan; daarmee zou verklaard zijn wat men tot nu toe „erfelijke voorbeschikking" noemde. Zeer belangrijk is ook, dat de verschijnselen op de gewone manier plaats hebben, wanneer aan de voorwaarden daartoe niet geheel en al voldaan is. Hierin zou dan het groote verschil liggen tusschen echte mnemische en niet-mnemische verschijnselen.

Het vermogen om „Engramme" op te nemen zouden volgens Semon alle organismen hebben; deze eigenschap bestempelt hij met den naam van „Mneme".

Dan probeert hij alle mogelijke physiologische problemen met zijn theorie te verklaren.

In 1905 (40) gebruikt hij ook zijn Mneme-theorie bij de verklaring van de nyctinastie. Door kunstmatige belichting tracht hij bij Acacia-kiemplanten de dagelijksche periode om te keeren of te veranderen, want, zegt hij, als dit gelukt, is het een bewijs voor de engraphische werking van prikkels op planten. Het gelukte hem echter noch met kiemplantjes van Acacia lophanta, noch met kiemplanten van Mimosa pudica, om een periode van 24 uur te induceeren. Hij gaf dus afwisselend 24 uur licht: 24 uur donker. De lichtsterkte was 25 kaars. Hij weet dit negatieve resultaat echter evengoed te verklaren, door aan te nemen, dat

de „Engramme" van de dagelijksche beweging zeer veel weerstand bieden en bovendien een langen werkingsduur hebben.

Dan gaat hij planten van af het zaad onder een afwisselende belichting van 6 of 24 uur opkweeken, dus niet volgens de normale dagelijksche periode. Zoodra deze planten zich zoo ver hebben ontwikkeld, dat ze flink uitgesproken bewegingen uitvoeren, worden ze gebracht in constant licht of donker. In al deze gevallen zag Semon, dat de bladeren een duidelijke periode van 12 uur hadden, hoewel zij dus nooit onder dergelijke omstandigheden waren geweest.

Maar zelfs tijdens de intermitteerende belichting van 6 of 24 uur was de 12-uur periode al goed zichtbaar.

Hij constateert, dat als de bladeren door constante omstandigheden hun bewegings-vermogen verloren hebben, zij tegelijkertijd ongevoelig voor prikkels zijn geworden, in tegenstelling met wat Pfeffer meedeelt, die vond, dat als „Licht- of Dunkelstarre" opgetreden was, door een verduistering, resp. verlichting, een krachtige reactie uitgevoerd werd.

Semon neemt als erfelijk aan het periodieke bewegen, terwijl volgens Pfeffer erfelijk is het vermogen, om op een afwisselende belichting te reageeren met een periodieke beweging.

Om een indruk te geven van Semon's manier van experimenteeren diene het volgende: de proeven worden gedaan in een donkere kast, waar de temperatuur niet constant gehouden kan worden, waar aan de vochtigheid niet de minste aandacht wordt geschonken, terwijl bijna steeds werd belicht met een lamp van 10 kaars!! Hoeveel maal per dag, en hoe hij de stand van het blad, vooral in constante duisternis, bepaalt, wordt niet aangegeven.

Voor de overzichtelijkheid zal ik de stukken van Pfeffer en Semon hier na elkaar bespreken; de verhandelingen der andere onderzoekers zullen dan daarna behandeld worden.

In 1907 ziet een diepgaande, belangrijke arbeid van Pfeffer (29) over de nyctinastische bewegingen het licht. Hiermee doet een geheel nieuwe periode in de onderzoekingen haar intrede, want nu is door Pfeffer een methode gebezigd, waardoor alle bewegingen van het orgaan, door middel van een wijzer op het beroete papier van een kimographion worden geregistreerd. Een uitvoerige bespreking van deze methode is te vinden op

bladzijde 34 van dit werkje. Ik zal bij de behandeling van mijn eigen onderzoekingen nog herhaaldelijk in de gelegenheid zijn, op details uit dit werk van Pfeffer te wijzen. Hier zij dus volstaan met de voornaamste resultaten.

De slaapbewegingen zijn reacties, die door de dagelijksche afwisseling van licht en donker (of van de temperatuur, voor bloemen) tot stand komen.

Zij houden geleidelijk op bij constant licht of constante duisternis: de planten blijven echter volkomen tot reageeren in staat, zooals door proeven bleek; hetzelfde geldt wanneer de planten geheel in het constante licht opgekweekt worden, ook dan vertoonen zij geen spoor van periodieke bewegingen, maar wel zijn zij tot reageeren in staat.

De slaapbewegingen der bladeren, b.v. van Phaseolus, zijn photonastische reacties, d.w.z. door de lichtwisseling veroorzaakt. Daardoor is het mogelijk de bewegings-richting snel 12 uur te verschuiven, zoodat de bladeren 's avonds in den dagstand, 's morgens in den nachtstand komen.

(De gebruikte lichtsterkte vermeldt Pfeffer niet, alleen geeft hij aan, dat hij met 4 Tantalium-lampen werkte).

De blaadjes van Albizzia en Mimosa reageeren onmiddellijk, zoowel op een vermeerdering, als op een vermindering van de belichting. Het zakken dezer blaadjes 's avonds zou daarom een direct gevolg zijn van de intredende duisternis.

Volgens Pfeffer reageert Phaseolus uitsluitend op belichting, terwijl de reactie bovendien eerst eenige uren na het begin van den prikkel een aanvang neemt. Het licht worden 's morgens zou dus de oorzaak zijn, dat 's avonds de bladeren in den slaapstand komen.

We moeten ons niet voorstellen, dat door den overgang van licht in donker of omgekeerd, een of andere plotselinge stoornis in de plant zou optreden, maar dat langzamerhand een nieuw evenwicht wordt ingesteld, dat past bij de veranderde licht- of temperatuursomstandigheden.

Toch moet Pfeffer uit zijn proeven besluiten, dat bij de bladeren van Phaseolus en vele anderen een streven aanwezig is, om ongeveer een bewegingsrhythme van 12 : 12 aan te nemen. Zelfs wanneer de bladeren door kunstmatige belichting een pe-

riode van 18 uur hebben aangenomen (18 uur licht en 18 uur donker), en zij daarna onder constante omstandigheden komen, zullen de „Nachschwingungen" ook weer het normale rhythme aannemen.

Dat de autonome bewegingen van de slaapbewegingen geheel onafhankelijk zijn, blijkt volgens Pfeffer daaruit, dat in constant licht of donker de laatste ophouden, terwijl de eerste door blijven gaan, dikwijls zelfs met grooter amplitudo. De autonome bewegingen berusten op een erfelijk aanwezig bewegingsvermogen, maar zij worden vaak door de slaapbewegingen nagenoeg geheel overdekt, zoodat ze veelal eerst dan duidelijk voor den dag komen, wanneer de laatste door constante omstandigheden verdwenen zijn.

Hoewel Pfeffer in dit stuk heftig Semon's opvatting, dat de nyctinastie een erfelijk vastgelegde eigenschap zou zijn, bestrijdt, maakt het op ons toch den indruk alsof hij eenigszins is gaan twijfelen; dit blijkt b.v. uit zijn boven genoemde opmerkingen bij de normale „Nachschwingungen" van anders belichte planten.

Natuurlijk liet Semon dit stuk van Pfeffer niet onbeantwoord, temeer omdat Pfeffer vrij scherpe kritiek uitoefende op zijn minder juiste manier van experimenteeren.

Semon gaat nu niet, zooals men zou verwachten, zijn argumenten versterken door veel meer en betrouwbaarder proeven te nemen; maar hij verklaart in een uitvoerig artikel in 1908 (41) dat de proeven van Pfeffer heel aardig, zijn (d. i. Semon's) theorieën bevestigen. Wel geeft hij toe, dat Pfeffer sterker lichtbronnen en een betere methode gebruikt, maar het nadeel van dat „sterke" licht (25 kaars) is, dat door zoo'n krachtig ingrijpen het erfelijk aanwezige periodieke bewegingsvermogen direct onderdrukt wordt, terwijl het door zijn zwakke licht zich zal kunnen manifesteeren.

De zelf-registreerende methode is volgens Semon voor de door hem gebruikte kiemplantjes van Acacia en Mimosa ongeschikt, omdat die blaadjes zoo bijzonder teer zijn; liever gebruikt hij de hoek-aflezing, hoe vermoeiend die ook zij.

De warmtewerking van de lichtstralen heeft hij niet willen

uitschakelen, omdat „so die Bedingungen den natürlichen Verhältnissen ähnlicher wurden."

Het grootste verschil tusschen Pfeffer en hem, is volgens Semon, dat Pfeffer bij Acacia en Mimosa steeds heeft gewerkt met groote planten, die reeds geruimen tijd aan de afwisseling van licht en donker zijn blootgesteld geweest, terwijl hij gebruikte planten, die uit het zaad opgekweekt waren onder niet-normale omstandigheden; Pfeffer onderdrukte dan eerst door constant licht het bewegingsvermogen en induceerde daarna met veel „sterker" licht een andere periode, die niet in een normaal rhythme „ausklang". Dus, zegt Semon, had Pfeffer dezelfde proef-voorwaarden gebruikt als ik, dan zou hij hetzelfde resultaat hebben gehad. Dit blijkt dan ook daaruit, dat Pfeffer bij Phaseolus inderdaad een „aanduiding" meende gevonden te hebben van een neiging om in een normaal rhythme over te gaan. (Ik heb dat reeds besproken).

Dan volgen een aantal onbeteekenende opmerkingen over Pfeffer's werk, terwijl hij eindigt met de verzekering, dat Pfeffer „sich wesentlich der Theorie Semon's anschliesst, sodasz jetzt zwischen Pfeffer und mir eine erfreuliche Uebereinstimmung besteht. Die Differenzen sind nur quantitativer Natur".

Toch is er een kwestie waarin Semon toegeeft, dat hij werkelijk een geheel andere meening is toegedaan als Pfeffer. Dat betreft de nawerkingen; volgens Pfeffer moet men deze eenvoudig beschouwen als een uitslingeren, zooals de slinger van een klok, die een duwtje heeft gekregen; hij gebruikt hier de uitdrukking „reizlose Zustand". Semon daarentegen zegt, dat de slaapbewegingen gedurende eindelooze generaties in een dagelijks weerkeerend rhythme zijn uitgevoerd, zoodat ze een onmiskenbaar „Engramm" achtergelaten hebben, dat zich natuurlijk ook in de nawerkingen uit.

Wanneer nu licht of donker constant zijn, mag men volgens Semon niet van een prikkel-loozen toestand spreken, dat kan alleen dan, wanneer er werkelijk geen prikkels meer op het organisme inwerken. Als men de planten in constant licht houdt, zal er iedere 12 uur opnieuw een prikkel op uitgeoefend worden. De nawerkingen van deze, steeds gelijke prikkels, zullen de oorspronkelijke, periodieke nawerkingen van de dagelijksche be-

wegingen tegenwerken, zoodat ten slotte stilstand optreedt. Er is hier dus geen sprake van een uitklinken, maar van een onderdrukken der bewegingen.

Daar de meeste planten ook in meerdere of mindere mate op verduistering reageeren, kan men deze theorie ook toepassen bij constante duisternis.

Eigenaardig is, dat zoowel Pfeffer als Semon vermelden, dat constant licht voor de planten veel schadelijker schijnt te zijn, dan een afwisselende belichting. Ik vermeld dit feit hier even, omdat we bij de behandeling van mijn proeven zullen zien, dat ik tot dezelfde overtuiging ben gekomen.

Het ligt voor de hand, dat Pfeffer dit artikel niet onopgemerkt liet voorbij gaan. Reeds in hetzelfde jaar (1908) (30) vinden we zijn weerlegging in het Biol. Centr. Blatt.

Hij zet eerst zeer duidelijk uiteen, welk standpunt hij in deze kwestie inneemt: „Aus den Erfahrungen über die Abhängigkeit von der Aussenwelt (also Beleuchtungs- und Temperaturwechsel), musste und muss notwendigerweise gefolgert werden, dass die Schlafbewegungen, somit auch die Nachschwingungen, nicht auf einer erblich überkommenen Bewegungstätigkeit beruhen, wie es bei den autonomen Bewegungen der Fall ist, sondern dass sie durch die rhythmische Wiederholung von (photonastischen und thermonastischen) Reizanstöszen zustande kommen. Damit aber die Aussenwirkungen den besagten Erfolg haben, muss natürlich das Objekt mit den zureichenden Eigenschaften, also mit einem entsprechenden Reaktionsvermögen (inkl. Bewegungsfähigkeit), ausgestattet sein, das ihm also als erblich überkommene Mitgift innewohnt."

Daarnaast zijn volgens Pfeffer een groot aantal specifieke bijzonderheden bij de verschillende planten waar te nemen. Daartoe rekent hij dan ook de door Semon gevonden afwijkingen. Uit Semon's werk meent Pfeffer te mogen besluiten, dat hij toch eigenlijk ook de dagelijksche bewegingen als photonastische reacties aanziet, zoodat er tusschen hun opvattingen geen wezenlijk verschil zou zijn!

We hebben reeds opgemerkt, dat Semon het ophouden der bewegingen in constant licht of donker niet opvat als het uitslingeren van een slinger, maar dat het volgens hem een tegen

elkaar inwerken zou zijn van nieuwe prikkels en de z.g. „Nachschwingungen". Hier tegen voert Pfeffer zeer terecht aan, dat men dan bij een slinger evenmin van uitslingeren zou mogen spreken, immers ook bij een slinger wordt de beweging voortdurend tegengewerkt door tegenstand, n.l. de luchtweerstand. Was deze er niet, dan zou ook de slinger onbegrensd blijven doorgaan. Onder constante omstandigheden is er geen aanleiding tot beweging en dus blijft het orgaan stabiel in een bepaalden stand.

Ook nu weer spreekt Pfeffer zijn wantrouwen uit in Semon's resultaten, door het niet constant zijn der temperatuur, door de te geringe belichting en door de onvolkomen hoekaflezing.

Wanneer we deze beide onderzoekers met elkaar vergelijken, dan treft direct de groote nauwgezetheid en betrouwbaarheid van Pfeffer's experimenteeren; eerst neemt hij proeven en tracht daarna de resultaten te verklaren, hetzij door een nieuwe hypothese op te stellen, hetzij door ze in overeenstemming te brengen met een vorige werkhypothese. Semon daarentegen stelt eerst zijn Mneme-theorie op en gaat dan het resultaat van veel te weinig proeven hier in wringen.

Ik heb dan ook in de literatuur geen verdere artikelen van Semon hierover kunnen vinden.

In 1909 krijgen we vervolgens een zeer merkwaardig stuk van Lepeschkin (23). In de eerste plaats heeft ook hij nagegaan hoe de beide gewrichtshelften reageeren. Hij vindt, evenals Pfeffer, dat deze na een verduistering op dezelfde wijze, maar ongelijk snel reageeren, mits het gewricht tot op de helft van den vaatbundel is doorgesneden. Snijdt hij minder diep, dan krijgt hij hetzelfde resultaat als Schwendener: ongelijke reactie in de beide gewrichtshelften.

Hij kan constateeren, dat de mechanische eigenschappen, zooals de buigingsvastheid, in de gewrichten nooit veranderen; dus zal de beweging door een verandering in den turgordruk te verklaren zijn.

Door het licht zou de permeabiliteit van het protoplasma afnemen en daarmee de osmotische druk van de cellen.

Deze hypothese tracht hij op drie manieren te verklaren:

A) Hij zet 400 Phaseolus-bladeren in het donker en 400 in het licht; na eenige uren worden de gewrichten afgesneden en geëxtraheerd. Dan blijkt, dat de hoeveelheid stoffen, die geëxosmeerd is uit een gram der gewrichten, in het licht ongeveer anderhalf maal zoo groot is als in het donker.

B) Hierbij worden de gewrichten van Phaseolus en Mimosa door een microtoom in dunne schijfjes gesneden; de eene helft daarvan komt in het donker, de andere in het licht. Na eenigen tijd wordt bij een aantal schijfjes van iedere partij door plasmolyse de salpeter-waarde bepaald. Duidelijk blijkt hieruit, dat in het licht de permeabiliteit grooter moet zijn geweest.

C) Van gewrichtsschijfjes van Phaseolus en Mimosa bepaalt hij de isotonische coëfficienten in het licht en nadat zij een zekeren tijd in het duister vertoefd hebben. Weer krijgt hij dezelfde resultaten.

Vervolgens wordt nagegaan of deze merkwaardige eigenschap van het plasma ook in andere plantendeelen voorkomt. Inderdaad vindt hij, dat de permeabiliteit van het plasma der epidermis-cellen van Tradescantia discolor in het licht 1,5 maal zoo groot is, als in het donker; bij Spirogyra zelfs 1,8 maal. Uit zijn proeven bleek, dat de permeabiliteit der cellen van de bovenhelft van de gewrichten bij Phaseolus steeds grooter is, dan die van de onderhelft. Hieruit besluit hij: „dass die Bewegung des Blattes nach Verdunkelung infolge einer ungleichen Plasmapermeabilität für gelöste Stoffe in den Zellen der oberen und unteren Gelenkhälften stattfindet. In derjenigen Hälfte, in welcher diese Permeabilität grösser ist, wird durch Verdunkelung auch eine grössere Turgordrucksteigerung verursacht, welche das Blatt nach der Seite der Hälfte mit kleinerer Permeabilität bewegt." Dat het blad dan daarna weer in zijn oorspronkelijken stand terugkeert, is volgens Lepeschkin niet eveneens een gevolg van de plaats gehad hebbende lichtvermindering, zooals Pfeffer dat aanneemt, maar moet beschouwd worden als een soort nawerking, in den geest van de nawerkingen in constant licht of donker.

Hoe merkwaardig deze resultaten van L. ook zijn, we moeten niet uit het oog verliezen, dat de gebezigde methoden alle zeer onbetrouwbaar zijn, door wondprikkels, temperatuur- en

belichtingsschommelingen, terwijl soms zeer gecompliceerde formules gebezigd worden.

Het volgend jaar (1910) brengt ons een publicatie van Tröndle (53), over hetzelfde onderwerp. Hij vindt uit zijn proeven met Buxus en Tilia, dat in het licht de permeabiliteit afneemt en in het donker toeneemt. Dit hoort, zegt hij, bij het levende protoplasma, het is geen eenvoudig photo-chemisch proces, maar „ein Reizprozess". Door bepalingen ziet hij, dat in de natuur bij genoemde planten de permeabiliteit toeneemt van December tot Juli, om daarna weer af te nemen.

Van verschillende kanten is hierop kritiek uitgeoefend, voornamelijk wat betreft de door hen gebezigde methoden. Zoo zegt Fitting (16) in 1915: „sehr beachtenswert ist die Beobachtung, die übrigens ebenfalls noch durch weitere Versuche zu verfolgen bleibt, dass im Gegensatze zu Tröndles und Lepeschkins Angaben das Licht einen Einfluss auf die Permeabilität nicht gezeigt hat. Bei dieser Gelegenheit will ich nicht versäumen darauf hinzuweisen, dass ich nach eingehender Beschäftigung mit der plasmolitischen Methode und mit den damit zusammenhängenden Fragen diesen Untersuchungen äusserst skeptisch gegenüber stehe, namentlich dadurch, weil die Methode der Bestimmung von Permeabilitäts-koeffizienten so, wie sie dort angewendet ist, irreführend ist, da sie bekannte Tatsachen der physikalischen Chemie nicht hinreichend berücksichtigt."

Toch meende in 1922 Brauner (8) bij de coleoptilen van haver ook weer gevonden te hebben, dat het licht de permeabiliteit van het plasma beinvloedt. Hij bepaalde de permeabiliteit met de verbeterde methode van Fitting en vond, dat bij de coleoptilen uit het licht de permeabiliteit 75 % minder was, dan bij die uit het donker. Het is jammer, dat op Brauner's proeven nog al een en ander aan te merken valt, zoodat we ook deze resultaten met groote voorzichtigheid moeten aanvaarden.

Trouwens in 1918 was door Blackman (6) en Paine ook hetzelfde gevonden voor de gewrichten van Mimosa pudica. Zij

houden de afgesneden gewrichten in een klein glazen „celletje" met zeer weinig water. In bijna alle gevallen bleek zulk een gewricht dan nog in staat normaal te reageeren. In de vloeistof van dit celletje eindigden twee platina-electroden. De proeven werden gedaan bij constante temperatuur en vochtigheid. De verandering van den osmotischen druk meenen zij dan te kunnen bepalen, door het geleidingsvermogen te meten van het water in de cel; door exosmose uit het gewricht neemt deze natuurlijk toe. Door belichting neemt de permeabiliteit van het protoplasma in het gewricht toe.

In 1910 publiceert R. Stoppel (45) haar resultaten over den invloed van het licht op het open en dicht gaan van een aantal bloemen. Door aan de bloembladeren een glazen capillair te bevestigen kan zij geregeld de hoeken meten. In constante duisternis gaan de bloemen van Calendula open en voeren dan steeds bewegingen uit, die in een dagelijksch rhythme verloopen en dus autonoom moeten zijn. In constant licht daarentegen gaan de knoppen slechts zeer langzaam open en voeren dan *geen* bewegingen uit. Door een anderen tijd van licht en donker verandert ook het open en dicht gaan der bloemen; zoo kan men iedere willekeurige periode invoeren, steeds gaan de bloemen open bij belichting en dicht na donker maken. Dit geldt echter slechts zoolang de periode niet onder 6 uur licht: 6 uur donker daalt. Bij 2:2 b.v. zijn geen aitionastische reacties meer te zien; dan treden de autonome bewegingen weer in het normale dagelijksche rhythme te voorschijn. Wordt het tempo der licht- en donkerperiode langzamer dan normaal, dan past de bloem zich ook weer aan, echter met dien verstande, dat het opengaan in de donkerperiode, het sluiten in de lichtperiode valt.

Verder vindt zij, dat bij belichting de bloemen opengaan om dan echter eenige uren later zich weer te gaan sluiten; Stoppel schrijft daarom het licht een dubbele werking toe: een „Overgangsreactie" en een „Volgreactie".

Wanneer zij de planten vanaf het zaad geheel onder anormale omstandigheden opkweekt, voeren de bloemen in constante duisternis toch de autonome bewegingen uit in dagelijksch

tempo, zoodat dit een erfelijk vastgelegde eigenschap moet zijn. Ook vindt zij, dat de overgangsreactie sterk afhankelijk is van de lichtstemming der bloemen: wij hebben gezien, dat in constant licht geen bewegingen worden uitgevoerd, maar na een korte donkerperiode is de stemming zoo veranderd, dat bij weerbelichting snel een reactie volgt. Dus moet na een kortere lichtperiode de volgende donkerperiode langer duren om hetzelfde resultaat te krijgen. Daar de reactie bovendien nog afhankelijk is van de phase, waarin de beweging der bloembladeren zich bevindt, (d.w.z., of zij bezig zijn open te gaan, dan wel zich te sluiten), kan door eenzelfde verandering in de belichting op verschillende tijden en bij verschillende voorbehandeling der planten, een verschillende reactie uitgevoerd worden.

Met Bellis perennis krijgt zij eenigszins afwijkende resultaten: in constante duisternis gaan de knoppen niet open, in constant, intensief licht voeren ze gedurende eenige dagen periodieke bewegingen uit, ongeveer in een dagelijksch rhythme, echter met steeds kleiner amplitudo. Verder gelijkt Bellis in de reacties op Calendula; de autonome bewegingen komen minder duidelijk te voorschijn, zoodat ze ook van minder invloed zijn op de hier eveneens aanwezige overgangsreactie.

Stoppel (46) en Kniep hebben in 1911 nadere onderzoekingen verricht met Bellis perennis. Ook hier vinden zij een sluitreactie in constant licht en een remming van het open gaan, terwijl de stemming van de bloemen voor een verduistering zeer afhankelijk is van den duur der vooraf gegane lichtperiode. Volgt op een langen tijd van constant licht een korte donkerperiode, dan zal bij de daarop volgende belichting al een krachtige openings-beweging als reactie volgen. Het is hierbij natuurijlk van groot belang of de bloemen dan in de phase van open gaan of van sluiten zijn; valt dus b.v. de donkerperiode op het moment dat de bloemen juist zullen dichtgaan, dan werken de phase van het rhythme en de overgangs-reactie van donker op licht in tegengestelden zin; komt ze op het moment dat de bloemen juist zullen open gaan, dan werken ze in gelijken zin.

Komen gesloten knoppen in constant licht, dan gaan ze niet open; zijn ze echter iets open en gaat er een donkerperiode van minstens drie uur aan vooraf, dan is ook hier weer de

reeds genoemde overgangs-reactie van het licht op te merken uit het opengaan der bloemen; blijft het licht dan aan, dan gaan de bloemen zich weer sluiten. Wordt nu weer donker gemaakt, dan gaan ze eerst geheel dicht, om dan weer open te gaan, en voeren, als het constant donker blijft, rhythmische bewegingen uit.

Het dagelijks open en dicht gaan wordt aldus verklaard: door het donker worden 's avonds gaan ze dicht; als het constant donker bleef zouden ze den volgenden avond open moeten zijn, maar omdat het 's morgens licht wordt, heeft de overgangsreactie plaats op het licht, waardoor ze reeds om 12 uur in den middag maximaal open zijn. Door het langdurige licht krijgen we dan de „Volgreactie", die de bloemen doet dicht gaan, geholpen door de weer invallende duisternis.

Door Pfeffer (31) is in 1911 een onderzoek ingesteld naar den invloed van een mechanisch tegenhouden der slaapbewegingen. Langs de hoofdnerf van een blad van Phaseolus wordt een grashalm bevestigd; deze rust op een anderen halm, die met behulp van een staaldraad, aan den eenen kant scharnierend is vastgemaakt, terwijl het andere einde is bevestigd aan den trekdraad van den wijzer, die op een kimographion schrijft. De slaapbewegingen worden zoo dus voor een groot deel tegengehouden, de invloed hiervan wordt dan door den wijzer opgeteekend. Ook wordt onder aan zoo'n blad een klein overwichtje opgehangen, of wel, het gewichtje loopt over een katrolletje en oefent zoo een trek uit op het blad.

In al deze gevallen vindt hij dezelfde reacties, als bij een normaal blad; de dagelijksche bewegingen gaan gewoon door, zij het dan ook met een kleiner amplitudo. Omkeering der bewegingen door belichting 's nachts en duisternis overdag is mogelijk; in constant licht houden de slaapbewegingen op, en treden de autonome schommelingen op den voorgrond. Hieruit volgt, dat de processen, die de aanleiding zijn tot een beweging, zich ook dan kunnen voltrekken, wanneer het gewricht kunstmatig verhinderd wordt zich te krommen. Zij zijn dus niet afhankelijk van een reactie, die plaats heeft, nadat het gewricht zich eerst gekromd heeft. Bij een bladsteel van Mimosa pudica en M.

Speggazini ontstaat bij een naar boven of beneden gerichten trek door een overwichtje een tegenreactie, want als de steel door deze overbelasting naar boven of beneden is getrokken, volgt een tegengesteld gerichte beweging, die het blad weer in zijn oorspronkelijken stand terug brengt. Hetzelfde heeft plaats, wanneer daarna het blad door verwijdering van de gewichtjes weer uit zijn evenwichtsstand wordt gebracht, ook dan volgt de tegenreactie.

Wordt een blad van Phaseolus, dat in zijn diepsten nachtstand is gefixeerd, den volgenden morgen vrij gemaakt, dan komt het volkomen in den dagstand; en omgekeerd, een in den dagstand gefixeerd blad, dat 's avonds los gemaakt wordt, bereikt daarna zijn nachtstand. Hieruit volgt, dat als mechanisch het krommen van het gewricht wordt tegengegaan, zich daarin dezelfde spannings-intensiteit ontwikkelt, die normaliter geleidelijk bij een zich krommend gewricht gevormd wordt. Zoo kon Pfeffer vaststellen, dat in de krachtige gewrichten van Phaseolus vitellinus, het overeenkomstige statische moment 160 tot 545 gram bedroeg.

Heel merkwaardig is zijn ontdekking, dat de bladeren van Phaseolus in constant licht normale periodieke bewegingen blijven uitvoeren, als het gewricht door zwarte watten omgeven is; zonder deze watten worden korte, periodieke schommelingen uitgevoerd. In 1915 komt Pfeffer (32) hier uitvoeriger op terug, zoodat ik er daar ook verder op door zal gaan. Met een donker gemaakt gewricht kan toch de periode der slaapbeweging omgekeerd worden; de bladschijf oefent dus een grooten invloed uit op de bewegingen van het gewricht.

Nadat Stoppel in 1910 had gevonden, dat de bloemen van Calendula ook in constant licht bewegingen uitvoeren in een dagelijksch rhythme, vinden we in 1912 (47) een voorloopige mededeeling, waarin we zien, dat het haar gelukt is om Phaseolus-kiemplanten in constante duisternis op te kweeken, tot de primair-bladeren zich goed hebben ontwikkeld. Deze geëtioleerde bladeren voeren in constante duisternis bewegingen uit, die overeen komen met de gewone slaapbewegingen der groene planten. Dit zou er dus op wijzen, dat ook de slaapbewegingen een erfelijk vastgelegde oorzaak zouden hebben.

In 1915 publiceert Pfeffer (32) zijn laatste groote onderzoekingen over de nyctinastie. Door zijn eigen onderzoekingen in 1911 en door de publicaties van Stoppel was hij er aan gaan twijfelen, of de slaapbewegingen zuiver photonastische reacties zouden zijn. Hij betrekt in dit onderzoek de volgende planten: bloemen van de tulp, blaadjes van Albizzia lophanta, bladeren van Phaseolus vulgaris en Flemingia congesta, en de hoofdbladsteel van Mimosa Speggazini. Het resultaat is, dat hij nu scherp onderscheid maakt tusschen twee oorzaken, die voor het tot stand komen der slaapbewegingen in aanmerking komen:

a) Een vermogen om autonoom bewegingen uit te voeren in een normaal, d. i. dagelijksch rhythme. Dit vinden we bij de bladeren van Phaseolus, die immers in constant licht hun bewegingen voortzetten, mits het gewricht donker is gemaakt; en die ook onder bepaalde omstandigheden in constante duisternis geen verstijving („Dunkelstarre") vertoonen. Eveneens behooren hiertoe de Calendula-bloemen, die in het donker regelmatig open en dicht blijven gaan.

b) Een vermogen om uitsluitend photonastische reacties uit te voeren, zooals b.v. de bloemen van de tulp, die noch in constant licht, noch in constante duisternis eenige bewegingen uitvoeren.

Als de bladeren van Albizzia en Flemingia door constante omstandigheden geen bewegingen meer uitvoeren, kunnen ze door een periodieke belichting weer daartoe gebracht worden, maar dan is de grootte van de amplitudo zeer afhankelijk van de grootte van den prikkel; dit wijst op het photonastische karakter der bewegingen. Het omkeeren der slaapbewegingen door 's nachts te belichten en overdag donker te maken gaat bij de beide typen zeer gemakkelijk. Eigenaardig is ook, dat deze photonastische prikkeling hetzelfde resultaat heeft, wanneer het gewricht door zwarte watten omgeven is en de bladschijf wordt belicht, of wel, dat de schijf wordt donker gemaakt en het gewricht belicht. Dit is volgens Pfeffer een prikkelgeleiding; deze schijnt intusschen niet door de geheele plant plaats te hebben, want als de twee bladeren van een plant onder verschillende omstandigheden worden gehouden, voert ieder de beweging uit, die bij die omstandigheden past.

Alle bladeren, of ze nu tot type *a* of *b* behooren, hebben

bovendien die eigenaardige kleine schommelingen, die geheel autonoom zouden zijn, want onder volkomen constante omstandigheden blijven ze onverzwakt doorgaan, komen dan dikwijls zelfs duidelijker te voorschijn.

Uit dit stuk van Pfeffer blijkt wel, dat hij, die in 1908 Semon zoo heftig aanviel, omdat deze de slaapbewegingen autonoom noemde, nu voor een groot gedeelte er toe gedwongen werd, deze verklaring zelf aan te nemen.

Zooals we hebben gezien, was R. Stoppel aanvankelijk ook de meening toegedaan, dat de nyctinastie een autonoom verschijnsel zou zijn. In 1916 (48) komt ze daarop terug in een artikel, dat een geheel nieuwe en zeer origineele verklaring voor dit zoo merkwaardige verschijnsel geeft. Zij experimenteert in het donker met geëtioleerde planten, en ook met normaal groene in een experimenteerkas.

De opstelling en registratie was dezelfde als bij Pfeffer, jammer alleen is, dat de wijzerverhoudingen, waarmee op het kimographion werd geschreven, niet steeds dezelfde waren, zoodat de krommen, die zij publiceert, niet dadelijk met elkaar zijn te vergelijken. Een ander groot bezwaar, dat ik tegen dit stuk in het algemeen heb, is dat Stoppel haar planten zoo lang gebruikt, totdat ze dood gaan. Onder haar krommen lezen we herhaaldelijk, dat het blad zich oprolt en te gronde gaat. Een volkomen gezond blad gaat echter niet zoo plotseling dood, zoodat ze feitelijk voor een deel de beweging registreerde van niet geheel normale planten. Uitwendig mogen ze er dan nog normaal uitgezien hebben, inwendig zullen de afstervingsprocessen reeds begonnen zijn.

De invloed der temperatuur op de bewegingen schijnt gering te zijn, althans schommelingen van 2° tot 3° blijven zonder uitwerking; grootere verschillen, 7°, brengen onregelmatige bewegingen voort. Met behulp van klinostaat- en centrifugaalproeven komt Stoppel tot de conclusie, dat een eenzijdig inwerkende zwaartekracht onontbeerlijk is voor het tot stand komen der slaapbewegingen, maar dat zij niet de directe oorzaak is.

Nu was het haar bekend, dat het electrisch geleidingsvermogen der lucht eveneens periodieke dagelijksche schommelingen

vertoont, het maximum daarvan ligt gemiddeld 's morgens om 4 uur.

Nog een andere factor zou kunnen zijn het Potentiaal-verval. Zij zegt daarvan: „In normalen Zeiten ist die Atmosphäre + geladen gegenüber der Erde. Die Potentialdifferenz beträgt durchschnittlich 100 Volt pro M. Stellen wir uns also einen Baum von 20 M. Höhe vor, so besteht zwischen Wipfel und Wurzel desselben eine mittlere Potentialdifferenz von 2000 Volt. Die Potentialdifferenzen sind Nachts am geringsten, im Lauf des Tages am grössten." In gesloten ruimten bestaan echter geen spanningsverschillen, zoodat alleen het geleidings-vermogen in aanmerking komt als vermoedelijke oorzaak der nyctinastie. Door een groot aantal proeven poogt zij deze hypothese dan waar te maken.

Zij heeft herhaaldelijk waargenomen, dat het eenvoudige aanraken van een boonenplant, een tijdelijke stoornis in het beeld der beweging teweeg brengt. Dit zou dan komen, doordat de plant een zekere lading heeft, zoodat ze bij aanraking „ontladen" zou worden. Deze lading krijgt de plant door middel van de wortels uit de aarde. Als dus een plant van de aarde geïsoleerd opgesteld wordt, zou dat niet zonder invloed op de bewegingen mogen blijven. Zij plaatst daarom een (geëtioleerde) plant, op een dikke glazen plaat en die weer op stukken kurk. Inderdaad worden de uitslagen wel wat minder. Wanneer wij echter de krommen bekijken (b.v. 22 en 23, pag. 643) blijkt, dat die vermindering niet zoo erg sprekend is: het is niet ondenkbaar, dat wij hier met een toevallige afwijking te maken hebben. Dan wordt een plant geïsoleerd opgesteld onder een kooi van fijn gevlochten ijzerdraad, de luchtelectriciteit kan dus nu niet bij deze bladeren komen. De bewegingen worden minder en houden ten slotte op. Als dan na eenige dagen de planten weer op een tafel worden geplaatst, keeren de slaapbewegingen direct terug.

Als nu zoo'n plant onder een kooi geen bewegingen meer uitvoerde, werd de kooi door een element van 1 Volt opgeladen, dan keerden ook de bewegingen van de bladeren weer; werd de kooi met de stadsleiding van + 220 Volt verbonden, dan gingen de slaapbewegingen ongestoord verder, terwijl ze bij een lading van de kooi van −220 Volt na 2 dagen ophielden. Met groene planten vond zij ongeveer hetzelfde. De invloed van

isolatie is daar ook goed waar te nemen: „die Blätter bekamen ein krankes, schlaffes Aussehen, und die Blattrippen bogen sich, wie die Rippen eines aufgespannten Schirmes, auch wenn die Spreite vorher schön ausgebreitet gewesen war."

Bij groene planten was ook een negatieve lading van de kooi schadelijk, een positieve lading bevorderlijk voor de bladbewegingen.

Als werkelijk het geleidingsvermogen van de atmospheer van invloed is, zal dus een verandering daarvan, in de bewegingen merkbaar moeten zijn. Door de overblijfselen van een uitgebrand gloeikousje in de nabijheid der planten te brengen, probeert ze het geleidingsvermogen der lucht te wijzigen. Werkelijk treden storingen op in de bewegingen der bladeren, die pas weer verdwijnen, zoodra de asch van het gloeikousje weggenomen is.

Het staat nu voor R. Stoppel vast, dat het geleidingsvermogen van de atmospheer de oorzaak der nyctinastie is. In het theoretische gedeelte van dit artikel haalt zij alle mogelijke voorbeelden uit de literatuur aan om te bewijzen, dat de electriciteit van het grootste belang is voor het plantenleven.

Tegelijkertijd vermeldt ze alle verschijnselen uit de planten- en dierphysiologie, die een dagelijksch rhythme vertoonen, zooals hartslag en bloedsdruk bij den mensch, worteldruk, ademhaling, kerndeeling, enz. bij de plant; deze zouden dan alle te verklaren zijn door aan te nemen, dat ze beïnvloed worden door de periodiciteit in het geleidingsvermogen der lucht.

Het grootste bezwaar, dat ik tegen deze publicatie van Stoppel heb, is, dat ze eerst haar theorie opstelt en dan deze door proeven tracht te bewijzen. Dan zijn de weergegeven krommen dikwijls zoo, dat een negatief bewijs voor deze theorie er ook wel uit op te maken zou zijn. Trouwens er zijn door haar veel te weinig proeven gedaan, die werkelijk „schlagend" zijn; soms gelukt een proef slechts één keer, en toch geldt dat dan als bewijs!

Toen Stoppel dit publiceerde wist zij wel, dat het geleidingsvermogen der atmospheer buiten, periodieke schommelingen vertoonde; of deze echter ook in gesloten ruimten, zooals de donkere kamer waarin ze experimenteerde, tot uiting kwamen, was niet bekend, ze had reden het te vermoeden. In de daarop

volgende jaren heeft ze dat nauwkeurig nagegaan; in 1919 (49) publiceert ze haar resultaten daarover. Daar dit een zuiver physisch onderzoek is, kan ik volstaan met de voor ons belangrijkste gegevens te vermelden. Inderdaad wisselt het geleidingsvermogen der atmospheer ook in gesloten ruimten bij constante temperatuur iederen dag in een bepaald rhythme; tusschen 2 en 4 uur 's morgens is de verstrooiing het grootst. Het licht veroorzaakt een sterke stijging van deze verstrooiing; gedurende de lichtperiode is de periodiciteit minder duidelijk uitgesproken, maar de kleine schommelingen aanzienlijk sterker.

Nu Stoppel zich eenmaal begeven heeft op het terrein der Electrophysiologie, tracht ze ook andere periodieke verschijnselen daarmee in samenhang te brengen. Zoo vinden we in 1920 (50) een onderzoek van haar, over den invloed van Emanatie op de ademhaling. Daarbij bleek haar, dat als het gehalte aan ionen en het geleidingsvermogen der lucht verhoogd werden, door de lucht eerst langs een buisje met Carnotid te laten gaan, voor ze bij chlorotische takken van Aesculus hippocastanum kwam, de ademhalings-intensiteit hiervan aanzienlijk toenam. Met groene planten (takken) vond ze eenige uitzonderingen, terwijl jonge potplanten in 2/3 der gevallen een verhooging, in 1/3 een vermindering van de ademhaling vertoonden.

Dan volgt weer een zeer groot theoretisch gedeelte met allerlei electrophysiologische theorieën en hypothesen, waarop ik hier niet verder behoef in te gaan.

Het is te begrijpen, dat Stoppel's onderzoek over de nyctinastie zou nagewerkt worden. Toch gebeurt dit pas in 1922 door Schweidler (37) en Sperlich.

Het is jammer, dat hun manier van experimenteeren geen zeer betrouwbaren indruk maakt; zij konden b.v. hun experimenteerruimte niet verwarmen, zoodat de temperatuur van April tot Juli opliep van 14° op 21°. Nu is 14° zonder twijfel een te lage temperatuur voor deze proeven; daardoor is het misschien verklaarbaar, dat ze zulke vlakke, weinig geprononceerde krommen hebben gekregen. Ook hun kimographion was zeer primitief: iederen dag moest het papier er afgehaald worden en door nieuw

vervangen, wat toch steeds eenige stoornis zal teweeg brengen. Zij begonnen met den invloed na te gaan van een mesothoriumpreparaat op de bladbewegingen van Phaseolus; maar noch door de straling, noch door het verhoogde geleidingsvermogen der lucht, was eenige verandering waar te nemen. Wel kunnen zij bevestigen, wat ook Stoppel gevonden had, dat in afgesloten ruimten een periodiciteit van het geleidingsvermogen der atmospheer bestaat, gelijk aan die in het vrije veld. Het hoofdmaximum van dit geleidingsvermogen valt tusschen 3 en 4 uur in den voormiddag. De dagelijksche gang hiervan en van de bladbewegingen loopen echter geenszins parallel, zoodat van eenig verband geen sprake is. Zij hebben b.v. geen bepaalden tijd kunnen vinden, waarop de bladeren hun laagsten stand hebben ingenomen; bij 158 dagen werd deze laagste stand bereikt tusschen middernacht en 11 uur voormiddag. Stoppel daarentegen vond den laagsten stand tusschen 3 en 4 uur 's morgens. Schweidler en Sperlich trachten dan dit verschil met Stoppel te verklaren, door aan te nemen, dat hoe gelijkmatiger de temperatuur en de andere uitwendige omstandigheden in de „kritische periode" van de plant zijn (d. i. vanaf het zwellen der zaden, tot aan het begin van de strekking van het epicotyl), des te regelmatiger ook het beeld der bladbewegingen zal zijn. Valt het ontkiemen op een donkeren, kouden dag, dan zouden zwakkere individuen ontstaan. Volgens hen zou Stoppel, zij het dan ook onbewust, gedurende de kritische periode, ja zelfs tot aan het begin van de proef, haar planten onder vrijwel gelijke omstandigheden opgekweekt hebben. Zelfs zou ze haar zaden steeds op hetzelfde uur van den dag in het water gelegd hebben. Door al deze omstandigheden zouden dan ook de slaapbewegingen harer planten een zoo groote overeenkomst vertoonen. Ondanks hun gering aantal proeven, meenen de beide auteurs toch te mogen beweren: „dass die vollkommene autonome Natur der in Frage kommenden Bewegung, uns mit Rücksicht auf das durch alle Zeit unter dem Wechsel von Licht und Dunkelheit verbrachte Leben der Art nicht weiter wundern soll."

Een eigenaardig artikel is dat van K. Suessenguth (51), die in 1922 tracht, „einfache physiologische Vorgänge", zooals de

nyctinastie, eenvoudig met de verschillende gegevens der physische- en colloid-chemie te verklaren. Het is zeer lastig de voornaamste resultaten uit dit werk te noemen, daar het geheel op een korte, samenvattende manier is geschreven, ongeveer als een referaat. Bovendien is geen enkele kromme weergegeven, terwijl protocollen en de methode van onderzoek eveneens ontbreken. Daardoor vervalt iedere contrôle op hetgeen hij vermeldt.

Zoo zouden in de gewrichten uiterst gecompliceerde physisch-chemische processen zich afspelen, die van grooten invloed zijn op den turgor en daardoor weer op de bladbewegingen. Hij gaat dan na welken invloed allerlei stoffen op de nyctinastie hebben, want hij veronderstelt, dat zij bepaalde chemische reacties veroorzaken, die daardoor de beweging der bladeren wijzigen.

Van de onderzochte organische en anorganische stoffen zijn er, die zonder invloed op de bladbewegingen zijn, terwijl andere het blad een nieuwen stand doen innemen. De oorzaak daarvan is dan weer, dat deze stoffen nu eens de plasmacolloïden water zouden doen opnemen, dan weer er water aan zouden onttrekken. Tot slot zegt hij: zoo bestaat dus de mogelijkheid ook nastiën en andere tropismen tot physisch-chemische functies terug te brengen.

Ten slotte krijgen we nu het laatste groote werk dat over de nyctinastie is verschenen, n.l. van Hans Cremer (11) in 1923. Door Schweidler en Sperlich was reeds, zooals we gezien hebben, een deel van Stoppel's proeven nagewerkt, zij het dan met negatief resultaat; door Cremer wordt nu een grooter gedeelte gecontroleerd. Eerst geeft hij een overzicht van de tijden, waarop de Phaseolus-bladeren hun laagsten stand bereiken. Zoowel 's winters als 's zomers is dit tusschen 2 en 5 uur 's morgens. Hier vinden we dus een groote tegenstelling met Schweidler en Sperlich, die geen bepaalden tijd konden vaststellen.

Als hij zijn planten volkomen geïsoleerd opstelde op dikke glazen platen, had dat niet den minsten invloed op de bladbewegingen, in tegenstelling met wat Stoppel meende gevonden te hebben. Evenmin kon hij eenig verband vinden tusschen klimatologische afwijkingen en onregelmatige bladbewegingen. Door proeven met electrische velden onder een geladen kooi, of met verhoogde ionisatie, bleek hem, dat dit zonder eenigen invloed

op de nyctinastie was. De kromme van het geleidingsvermogen der lucht loopt niet parallel met die der bladbewegingen van groene en van geëtioleerde planten. Hij vestigt er de aandacht op, dat men dikwijls planten aantreft die, hoewel ze onder geheel normale omstandigheden zijn, toch een afwijkende, abnormale kromme schrijven; de oorzaak daarvan is niet vast te stellen. Daarmee zou het te verklaren zijn, dat Stoppel verschijnselen krijgt, die afwijken van hetgeen hij en ook Schweidler en Sperlich vonden; zij zou dus toevalligerwijze zulke abnormale planten hebben gebruikt.

Door een aantal proeven kon hij bevestigen, dat emanatie niet geheel zonder invloed op het bewegingsbeeld der bladeren is. Deze emanatie slaat bij voorkeur neer op geladen draden; nu is het natuurlijke emanatie-gehalte der atmospheer in Bazel, waar Stoppel experimenteerde, grooter dan in Würzburg, waar Cremer zijn proeven nam. Op de geladen kooien van Stoppel zal dus een grooter emanatie-neerslag geweest zijn, dan op Cremer's kooien; daarmee zou dan op bevredigende wijze het verschil tusschen Stoppel en Cremer verklaard zijn.

Wij hebben gezien, dat Schweidler en Sperlich het verschil tusschen hunne en Stoppel's proeven verklaarden, door aan te nemen, dat Stoppel haar planten steeds bijzonder gelijkmatig behandelde, voor ze bij een proef werden gebruikt. Daar zij dit echter niet door experimenten bevestigden, worden door Cremer Phaseolus-planten op de meest uiteenloopende manieren opgekweekt. Toch gaven al deze planten bewegingskrommen, die zeer veel op elkaar geleken, zoodat de veronderstelling der beide genoemde auteurs daarmee vervalt, iets wat wel niemand erg zal verbazen.

Zeer merkwaardig zijn de proeven, die Cremer doet in een ongebruikte schacht van een steenzout-mijn. De ruimte waar hij experimenteerde was geheel door dikke steenzout-lagen omgeven, zoodat temperatuur en vochtigheid slechts zeer weinig schommelden. Hierin kweekt hij nu planten geheel op vanaf het zaad, en komt dan tot de merkwaardige ontdekking, dat ze geen dagelijksche slaapbewegingen meer uitvoeren, hoewel ze volkomen gezond en in staat tot reageeren waren, want als hij de temperatuur 9° hooger maakte, volgde een langzaam zakken van de bladeren. Werd dan de temperatuur weer tot de oorspronkelijke

teruggebracht, dan bereikten de bladeren na eenigen tijd ook weer hun eersten evenwichtsstand. Wel werden door deze geëtioleerde bladeren kleine schommelingen uitgevoerd. Werden zulke planten dan naar de aardoppervlakte gebracht en onder overigens volkomen dezelfde omstandigheden in de donkere kamer opgesteld, dan begonnen de bladeren langzamerhand weer de normale dagelijksche bewegingen uit te voeren. Proeven met ionisatie, isolatie en met geladen kooien bleven ook bij Cremer zonder eenigen invloed op de slaapbewegingen. Hij vond verder, evenals Pfeffer, dat de bewegingen in constant licht blijven doorgaan met even grooten uitslag, mits de gewrichten met zwarte watten omgeven zijn. Als hij nu zulke planten meenam naar de mijnschacht en ze daar onder volkomen gelijke omstandigheden opstelde, werden de dagelijksche bewegingen allengs minder, om ten slotte geheel op te houden; daarbij bleven de bladeren echter nog steeds tot reageeren in staat.

Cremer ziet geen kans dit merkwaardige verschijnsel te verklaren en gelukkig waagt hij zich niet aan een of andere hypothese, want hij besluit: „die Elektrizität kommt für das Zustandekommen der Schlafbewegungen nicht in Frage. Es handelt sich um einen noch unbekannten Faktor."

Klaarblijkelijk beschouwt Cremer dus de nyctinastie niet als een autonome beweging, maar als een aitiogene, dus veroorzaakt door een, zij het dan ook vooralsnog onbekenden, prikkel.

Jammer is het, dat er in Cremer's werk eenige onnauwkeurigheden voorkomen. Als we zijn krommen, die weergegeven zijn, bekijken, zien we, dat de wijzer op het papier bewegingen moet hebben uitgevoerd, die theoretisch onmogelijk zijn; of wel de krommen zijn later foutief uitgewerkt. Wanneer n.l. de wijzer snel op en neer wordt bewogen, ontstaat een cirkelboog, die tijdlijn genoemd wordt. De kromme door het blad geschreven, snijdt deze tijdlijn aan den bovenkant (laagsten stand van het blad) en verwijdert zich dan meer of minder snel van de tijdlijn af (omhoog gaan van het blad). Bij Cremer nu, loopt de kromme van het blad van boven af, schuin naar beneden op de tijdlijn toe, wat een onmogelijkheid is. Deze afwijking is zoo sterk en komt zoo vaak voor, dat het geen toevallige vergissing of een teekenfout kan zijn. (Men zie b.v. zijn krommen 19, 20, 26, 28).

Een merkwaardig aantal boeken moet ik hier nog even vermelden, n.l. de publicaties van J. C. Bose (7) uit Calcutta. Deze worden in de literatuur betrekkelijk weinig vermeld, wat wel eenigszins verklaarbaar is door het feit, dat Bose alleen maar feiten vermeldt en zeer weinig protocollen of krommen; bovendien is hij niet altijd op de hoogte van de nieuwere publicaties, die in Europa verschijnen. Zeer vernuftig zijn intusschen de door hem uitgedachte instrumenten om, meest langs electrischen weg, allerlei verschijnselen der plantenphysiologie te registreeren. Ook de nyctinastie heeft zijn aandacht gehad en door zijn proeven komt hij tot de volgende conclusies.

De bladeren van Mimosa gaan 's avonds niet slapen, omdat het donker wordt, maar als gevolg van het aanhoudende licht overdag; gedurende den nacht herstellen ze zich, geholpen door een nu tegengesteld gerichte nawerking van het licht, „consequent on the storage of internal energy by the day's illumination."

Maar daarbij komen dan nog de periodieke impulsen van de geheele plant, die eenzelfde amplitudo hebben als de lichtperioden. Door het licht overdag zouden de periphere weefsels der plant zich samentrekken en dan het water naar binnen persen „into the central reservoir". In den nacht heeft dan een omgekeerde beweging plaats, zoodat „there is a periodic inflow and outflow, a diminution and increase of tension, and these variations of tension are indicated by the periodic depression and erection of all motile leaves synchronously."

Wanneer we nu de aangehaalde literatuur overzien, blijkt wel, dat de meeningen over de oorzaken der nyctinastie nog zeer verdeeld zijn, zoodat Jost in 1923 in het bekende leerboek der physiologie van Benecke (3) en Jost kon opmerken, dat het uiterst moeilijk is om uit te maken, of de slaapbewegingen een erfelijk vastgelegde oorzaak hebben, dus autonoom zouden zijn, (Jost spreekt van endonoom), zij het dan ook, dat het licht daarbij in sterke mate regelend kan optreden; of wel, dat ze volkomen veroorzaakt zouden worden door uitwendige prikkels; welke dat zijn, zal nog nader onderzocht moeten worden.

HOOFDSTUK II

EIGEN ONDERZOEKINGEN.

A. Methode.

Bij mijn eerste oriënteerende proeven gebruikte ik de methode, zooals die door Pfeffer (29) in 1907 beschreven is. In het kort komt die hierop neer (fig. 1). Aan de bladschijf wordt een draad bevestigd, die van boven is vast geplakt aan een recht glazen staafje. Dit is op zijn beurt weer bevestigd aan een draadje, dat tusschen twee kurken geklemd is. Als nu het blad zakt, zal dit staafje scharnieren in het ophangpunt, zoodat het eene uiteinde omhoog zal gaan. Als dit tegen het beroete papier van een kimographion-trommel aanrust, zal daarop een lijn geschreven worden. Na eenige dagen wordt het papier van den trommel afgenomen en in schellak gefixeerd. Als de wijzer snel heen en weer is bewogen geworden, vóór men het papier afnam, dan heeft men een cirkelboog gekregen, waaruit de straal te berekenen is; de middellijn wordt gevonden door den wijzer horizontaal te houden en dan den trommel snel rond te draaien. Indien nu de omloopstijd van den trommel bekend is, kan men met deze gegevens de tijdlijnen, b.v. 12 uur middag en 12 uur 's nachts aangeven. Door het ophangpunt van den wijzer te regelen, kan men de uitslagen zoo groot maken als men wil. De grootste amplitudo, die Pfeffer kreeg, was 70 m.M. Hij werkte met kiemplanten van Phaseolus, terwijl ik een buitengewoon fraai en zeer krachtig object vond in de kiembladeren van een Papilionacee, die in de tropen wel voor groene bemesting wordt gebruikt, n.l. Canavalia ensiformis D.C. In ongeveer 4 weken groeiden uit de zaden in de warme kas, flinke groote planten met krachtige stevige kiembladeren, die gemiddeld 15 c.M. lang waren en 15 c.M. breed. Bij deze bladeren is de slaapbeweging zeer intensief, zelfs midden in den winter als er uiterst weinig licht was, bleef zij nagenoeg onverminderd doorgaan. Natuurlijk

werden de jonge loten, die zich tusschen de bladeren en uit de oksels der cotylen ontwikkelden, geregeld weggesneden.

Daar ik mijn krommen grooter wilde hebben, moest de wijzer aanzienlijker bewegingen op den trommel uitvoeren, met gevolg, dat de krommen minder zuiver werden. In den slaapstand van het blad werd dan niet alleen de wijzer naar boven bewogen, maar ook werd de draad AD naar achteren en zijwaarts getrokken, tengevolge waarvan de wijzer vaak van den trommel afdraaide en er geen lijn ontstond. Maar ook doordat de schrijfoppervlakte van den trommel geen plat, maar een gebogen vlak is, ontstaan in den hoogsten en laagsten stand van het blad aanzienlijke afwijkingen; blijft de wijzer in die standen toch nog een lijn schrijven, dan gebeurt het wel, dat hij, als hij horizontaal is, niet meer met de punt, maar met een breeder deel schrijft, waardoor een heel breede lijn ontstaat.

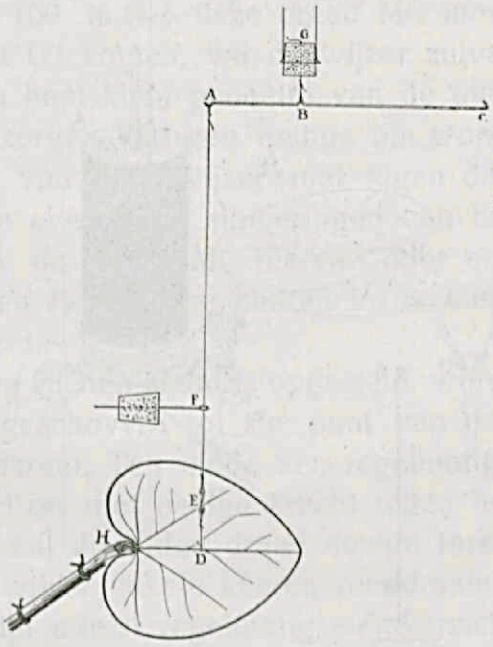


Fig. 1. Verbeterde methode van Pfeffer. Verklaring in den tekst.

Ik begon daarom met de volgende veranderingen aan te brengen. Om te zorgen, dat bij groote uitslagen de trekdraad AD (fig. 1) verticaal bleef, bracht ik zoo laag mogelijk een klein glazen oogje F aan, waardoor dan de draad ging; bij sterke afbuiging stootte deze tegen dit oogje, en maakte daar een bocht, waardoor FA echter onveranderd van stand bleef.

Pfeffer plakte de trek- en ophangdraden aan den wijzer vast; om een soepeler beweging te krijgen, maakte ik in den wijzer kleine bochtjes, waar de draden met lusjes in kwamen te hangen (fig. 1 bij A en B).

Om snel een plant te kunnen aanzetten of te veranderen, maakte ik eerst een klein draadje met lusje aan het blad vast en verbond dit dan met den eigenlijken trekdraad door mid-

del van een zeer dun S-vormig gebogen glazen haakje (E).

Ten slotte smolt ik aan den punt van den wijzer een klein stukje loodrecht om; bij de grootste afwijkingen blijft de wijzer dan altijd een behoorlijke lijn schrijven, die overal vrij gelijkmatig is. Voor de draden gebruikte ik dunne fijne zijde; soms ook heel dun garen, maar dan alleen voor de proeven in de donkere kamer, bij constante temperatuur en vochtigheid.

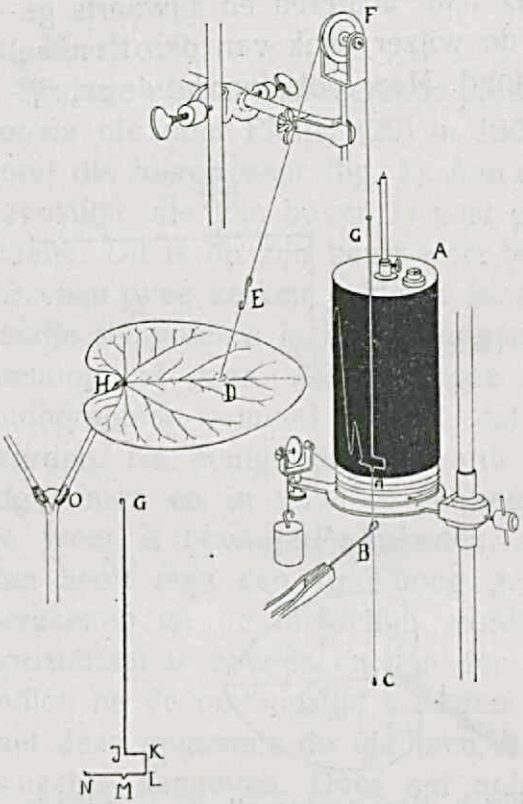


Fig. 2. Schematisch overzicht van de door mij gebruikte methode. Blad in dagstand. Verklaring in den tekst.

Mijn kimographions, die een week liepen, bestonden uit een koperen cylinder van 15 c.M. hoogte en 10 c.M. middellijn, die geschoven werd over het zeer zuiver loopende uurwerk van een zelfregistreerende hygrometer. Door een waterpasje op den trommel en stelschroeven kon het geheel waterpas geplaatst worden. Het gladde kimographion-papier werd nat om de trommels gedaan en dan zeer gelijkmatig beroet met de beroetingsinrichting van Zimmermann (Leipzig). Door een klein streepje op de kromme werd iederen dag een bepaald uur aangegeven (iederen dag weer een ander uur om periodiciteit te voorkomen). Na een week nam ik het papier af en fixeerde de verkregen lijn in zuivere schellak-oplossing; met behulp van carbon-papier trok ik de kromme dan over op gewoon teekenpapier en werkte haar uit, op de boven reeds aangegeven manier.

Ik zocht nu naar een methode, die het bezwaar van een cylindrische schrijfoppervlakte en gebogen tijdlijnen niet had. Na lang probeeren en herhaaldelijk verbeteren kwam ik tot de volgende opstelling, die ik verder steeds heb gebezigd. In figuur 2 zien wij hiervan een schematische teekening. Door den instru-

mentmaker werden kleine, uiterst licht loopende, roestvrije katrolletjes gemaakt (F). Over zoo'n katrolletje, dat in de klem van een statief wordt vastgezet, gaat de zijden draad, die op de reeds vermelde manier met een glazen haakje aan het blad wordt bevestigd (E), terwijl aan de andere zijde in een lusje de glazen wijzer wordt opgehangen.

Deze wijzer is in de figuur nog eens afzonderlijk weergegeven; ik maakte hem uit een massief glazen draadje van $^3/_4$ m.M. dikte. Het stuk GJ is $12^1/_2$ c.M., KL is 10 m.M. en LMN is 20 m.M. Bij M komt een inbuiging, waarin opgehangen wordt de draad MC, die ± 24 c.M. lang is en aan welks ondereinde een klein overwichtje hangt van 100 m.G.; deze draad MC moet precies in het verlengde van GJ komen, wil de wijzer zuiver verticaal hangen. Bij N is een heel klein gedeelte van de punt loodrecht omgebogen, om te zorgen, dat een rustige lijn wordt verkregen en het bovendeel van den wijzer niet tegen den trommel komt. Om ten slotte eventueele slingeringen van het overwichtje te dempen, gaat de draad MC hiervan door een glazen oogje (B), dat tusschen twee halve kurken in de klem van een statief wordt vastgezet.

Wanneer nu de plant in den juisten stand is opgesteld, wordt het kimographion zoover opgeschoven, tot de punt van den wijzer tegen den trommel aankomt. Ten einde een regelmatige lijn te verkrijgen, moet de wijzer met eenige kracht tegen het papier rusten; dit is te bereiken, door den draad eenige torsie te geven, waartoe we den wijzer enkele keeren ronddraaien. De zoo verkregen krommen zijn uiterst regelmatig en overzichtelijk, want hoe groot de bladbeweging ook moge zijn, de wijzer drukt steeds even gelijkmatig tegen den trommel. Daar de wijzer zich steeds beweegt in het raakvlak aan den trommel, krijgt men, als men hem snel op en neer beweegt, een lijn, die loodrecht staat op de lijn, die ontstaat, als bij stilstaanden wijzer de trommel snel wordt rondgedraaid. Voordat men deze dus van het uurwerk afneemt, om de verkregen kromme te fixeeren, moet de horizontaal-lijn even bepaald worden; met behulp van de tijdstreepjes, die men iederen dag heeft aangegeven, kunnen dan de tijdordinaten loodrecht hier op aangebracht worden.

De voornaamste factor om met deze methode succes te hebben

is een uiterst zuivere constructie van den wijzer, zoodat het verticale en horizontale deel ervan (behalve de uiterste punt), precies in één vlak komen te liggen, en alle bochten goed loodrecht worden; na eenige oefening bereikt men dit al spoedig.

Aanvankelijk werden in navolging van Pfeffer de stengel en de bladsteel der beide bladeren gefixeerd, maar toen laterdoor proeven bleek, dat de bladsteelbeweging uiterst gering is, liet ik de fixatie hiervan verder na; ik kom daar later nog op terug. De planten plaatste ik met de potten in geglazuurde bakjes met water, ervoor zorgende, dat deze nooit geheel opdroogden, en het aanvullen ervan op zeer onregelmatige tijdstippen plaats vond. De eerste proeven deed ik met zaad, dat uit verschillende botanische tuinen afkomstig was; behoudens verschil in grootte waren de zich daaruit ontwikkelende kiemplanten alle gelijk van uiterlijk en gaven ze bij registratie gelijke krommen, de individueele verschillen natuurlijk daar gelaten. In het najaar van 1924 was Prof. Dr. Stahel te Paramaribo zoo vriendelijk, mij een groote partij Canavalia-boonen te zenden, waarvoor ik hem hierbij nogmaals ten zeerste dank zeg. Aanvankelijk wilde het niet gelukken deze boonen tot kieming te krijgen; wel zwollen ze op, maar voordat de dikke zaadhuid er geheel af was, begonnen ze te rotten, ten gevolge van een aantasting door bacteriën. Een der tuinknechts echter, die steeds mijn planten opkweekte, vond een middel: vóór hij de boonen plantte, bestreek hij ze met een penseeltje, gedompeld in machine-olie; zoolang de jonge kiem nog niet boven de aarde was, maakte hij deze niet meer nat. En inderdaad, van toen af zijn alle zaden zonder één uitzondering prachtig uitgekomen.

De West-Indische planten waren veel forscher en krachtiger dan de Europeesche, wat toegeschreven moet worden aan de veel gunstiger omstandigheden, waaronder deze groeiden, in tegenstelling met de Europeesche, die in kassen moeten gekweekt worden. Maar hoe verschillend ook de herkomst moge zijn, de dagelijksche bewegingen der bladeren waren in hoofdzaken aan elkaar gelijk, zooals b.v. te zien is door vergelijking van fig. 4, met fig. 5. Ik gebruikte de bladeren pas, als ze niet meer groeiden, dat is na ongeveer 4 à 5 weken, en nooit zette ik een proef zoolang voort, tot de bladeren er slecht gingen uitzien.

Het is intusschen verbazingwekkend, hoeveel deze kiemplanten kunnen verdragen; na veertien dagen in constante duisternis te hebben gestaan, waren de bladeren nog even frisch als aan het begin. Ik heb dikwijls planten, die te oud waren geworden om mee te experimenteeren, in een donkeren hoek van de kamer of van de kas bewaard, totdat de bladeren geel begonnen te worden; toch bleef dan hun beweging nog vrij goed doorgaan.

De experimenteer-kas, waarin ik werkte, was zeer groot en had aan alle kanten veel licht; 's winters kon zij goed warm gehouden worden, al was de temperatuur natuurlijk niet constant.

Met het oog op de vochtigheid, werd de kas waarin ik werkte, twee maal per dag door en door nat gespoten.

De uren, waarop dit gebeurde, werden door mij, of door een tuinknecht altijd precies genoteerd; maar nooit heb ik eenige aanwijzing kunnen vinden, dat na en door het sproeien de stand der bladeren veranderde.

Mijn proeven met kunstlicht deed ik in de donkere kamer. De verlichting werd verkregen door twee zonlicht-lampen van Philips, ieder van 500 Watt. Deze lampen hingen in een groote glazen klok; elke klok rustte weer op een kurken ring in een iets wijdere klok; door de ruimte tusschen deze beide klokken stroomde voortdurend koud water, zoodat de planten, die tusschen de twee lampen instonden, steeds een constante temperatuur hadden. Van tijd tot tijd gooide ik in dit water een korreltje sublimaat, zoodat zich geen wieren konden ontwikkelen. De klokken stonden ieder in een gootsteen, waardoor het water direct wegvloeide. De lampen waren zóó hoog opgesteld, dat het licht flink van boven op de bladeren viel. De afstand tusschen de beide lampen was 85 c.M., daar tusschen moesten dan de planten met de statieven en de kimographions opgesteld worden, wat dikwijls zeer moeilijk ging. Meestal registreerde ik twee planten tegelijkertijd aan één trommel, zoodat dan vier planten tegelijk gecontrôleerd werden, wat de betrouwbaarheid der uitkomsten zeer verhoogde. Om de vochtigheid constant te houden, was de volgende inrichting gemaakt: even boven den bodem van een zeer groot waterbad was een koperen T-buis aangebracht; het horizontale deel hiervan was 30 c.M., terwijl aan den onderkant een zeer groot aantal kleine gaatjes waren ge-

boord. Het waterbad stond op een electrisch kacheltje, en dit weer op een hoog tafeltje. Onder het T-stuk was een juten lap aangebracht, bevestigd op een houten stellage, die onder een hoek van 45° afliep. Met behulp van een kraan, die aan het T-stuk was aangebracht, kon de snelheid, waarmee het water uit de gaatjes stroomde, zoodanig geregeld worden, dat het water in het waterbad een hooge temperatuur had bereikt, voordat het op de juten lap viel. Deze was daardoor voortdurend vochtig en door het warme water steeg er onophoudelijk damp van af. Het water liep dan langzaam langs de lap naar beneden op een hardsteenen plaat (die in het lokaal aangebracht was voor proeven die trilvrij moesten gebeuren), en vandaar door een gleuf tusschen deze plaat en de planken in den zandkelder, die zich onder het gebouw bevindt. Het water om de lampen verhoogde de vochtigheid zoo uiterst weinig, dat het al of niet branden der lampen niet te bemerken was; het bleef trouwens constant doorstroomen. Met deze inrichting wees de zelf-registreerende hygrometer een vochtigheid aan van 65 %.

Om de temperatuur constant te houden, was door de firma Kipp te Delft een thermoregulateur aangebracht, die de temperatuur tot op $^1/_2$° C. constant hield; bij de geringste daling van de temperatuur werd een tweede electrisch kacheltje ingeschakeld, maar zoodra de vereischte 25° C. weer bereikt was, werd het ook weer uitgeschakeld. Zelfs op de koudste winterdagen bleef zoo de temperatuur constant, alleen op een paar zeer heete dagen in Juli 1925 steeg zij tot 29° C.

In deze donkere kamer was geen gasleiding.

Beschrijving en bespreking der proeven.

Bij het bespreken der verschillende krommen komen steeds een aantal namen ter sprake, waarvan ik hier eerst een nadere aanduiding geven wil.

In fig. 2 onderscheiden we aan het blad:

Het bladsteel-gewricht (O.), dat is het gewricht op den overgang van den bladsteel in den stengel. Door de beweging hiervan, zakt des avonds de bladsteel en gaat hij 's morgens weer omhoog. De amplitudo dezer beweging is echter zeer gering.

Het bladschijf-gewricht (H.), verbindt den bladsteel met de

bladschijf, hierdoor gaat de bladschijf 's avonds omlaag en den volgenden morgen weer naar boven. In het eerste geval spreken wij van den nachtstand (fig. 3), in het tweede van den dagstand (fig. 2). Inplaats van nachtstand gebruik ik ook wel het woord slaapstand, zonder daar intusschen ook maar eenig verband mee te willen aangeven met den dierlijken slaap.

Bij het bestudeeren der weergegeven krommen, houde men het volgende in het oog:

a. als het blad zakt, gaat de wijzer omhoog, zoodat de bovenkant van de kromme overeen komt met den slaapstand van het blad.

En dus is het onderste gedeelte van een kromme, de beweging van het blad in den dagstand.

b. middernacht is steeds aangegeven door een dikke zwarte lijn.

12 uur 's middags is aangegeven door een dunne lijn met den datum er bij.

c. bij de proeven in de donkere kamer is een donker-periode steeds aangegeven door een grijze tint. De „natuurlijke nacht" is daarin dus steeds te vinden door de dikke lijn.

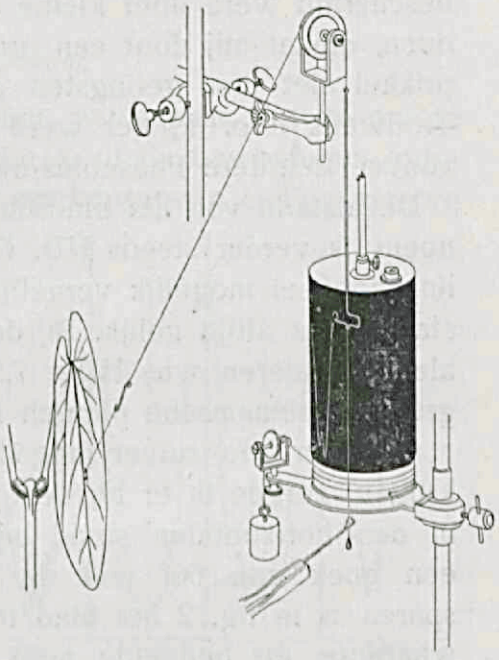


Fig. 3. Schematisch overzicht van de door mij gebruikte methode. Blad in nachtstand. Verklaring in den tekst.

Het gebeurt herhaaldelijk bij de krachtige beweging van de groote Canavalia-bladeren, dat in den slaapstand het blad door de verticale heen gaat, totdat de punt ten slotte tegen den stengel aangedrukt wordt, soms met groote kracht.

Overdag daarentegen bewegen de bladeren zich vaak zoo sterk omhoog, dat ze schuin naar boven wijzen. De amplitudo dezer bewegingen is dus meestal meer dan 90°. Daardoor gebeurde het een enkele maal, dat de wijzer van boven of van onderen van den trommel afliep; dat is in mijn krommen door een stippellijntje weergegeven.

Door de bladschijf loopen een vijftal krachtige nerven; daar ik deze nog al eens gebruiken zal, zal ik de middelste steeds de hoofdnerf noemen. (HD) (fig. 2).

De trekdraad (ED) bevestigde ik aan deze hoofdnerf; aanvankelijk deed ik dat met zuivere Arabische gom, maar toen bleek, dat deze in de groote vochtigheid van de donkere kamer losliet, maakte ik aan weerskanten van de hoofdnerf een klein gaatje en bond daar den trekdraad omheen, waarbij de nerf beschermd werd door kleine stukjes watten. Ik kon dit veilig doen, omdat mij door een proef was gebleken, dat zoo'n wondprikkel niet den geringsten invloed op de bewegingen had. Trouwens door Pfeffer werd deze manier ook gebezigd bij de zooveel teerdere Phaseolus-bladeren.

De afstand van het bladschijf-gewricht tot aan den trekdraad, noem ik verder steeds HD. Om de verkregen krommen onderling zooveel mogelijk vergelijkbaar te maken, nam ik dezen afstand bijna altijd gelijk. Bij de Europeesche planten met hun vrij kleine bladeren was HD = 7.5 c.M., terwijl bij de krachtige en groote Surinaamsche planten HD = 8 c.M. was.

Om een zoo zuiver mogelijk beeld van de bladbeweging te krijgen, zorgde ik er bij de opstelling voor, dat als het blad zich in den horizontalen stand bevond, de trekdraad dan ongeveer een hoek van 60° met de bladschijf maakte (om ruimte te sparen is in fig. 2 het blad te dicht bij de trommel geteekend, waardoor de bedoelde hoek daar te groot is). Toch blijft natuurlijk eenzelfde beweging van het blad in den hoogsten stand een iets grooteren uitslag geven, dan in den laagsten stand.

Gedurende de maanden, dat de zomertijd ingevoerd was, reduceerde ik alle tijden tot den normalen zonnetijd.

Ik had steeds een groote partij kiemplanten voor het gebruik gereed staan, hieruit koos ik bij het begin van een proef de mooiste en gezondste exemplaren. Het eene blad van zoo'n plant noem ik P met een rangnummer, het daartegenover staande blad heet dan P′ met hetzelfde rangnummer. Bijna alle proeven deed ik met twee, dikwijls ook met vier planten tegelijk om het resultaat zoo betrouwbaar mogelijk te doen zijn, en de eventueele individueele afwijkingen uit te schakelen. Dikwijls deed ik een zelfde proef meerdere malen om absolute zekerheid te hebben.

Ik geef hier natuurlijk steeds maar één kromme weer, waarvoor ik die uitkies, die het verkregen resultaat het mooiste vertoont; maar ik herhaal hier nog eens, dat ik dus niet uit een aantal krommen met min of meer tegenstrijdige gegevens, die uitkies, die het best met een theorie overeenkomt, doch dat verschillende planten hetzelfde verschijnsel vertoonden.

Alle figuren zijn op 1/3 der ware grootte weergegeven.

B. Proeven in de kas.

§ 1. *Bespreking der normaal-krommen.*

In het literatuur-overzicht hebben we gezien, dat de groote vraag bij de nyctinastie nog steeds is, of de bewegingen autonoom of aitiogeen zijn. Ik wilde nu beproeven eenige nieuwe

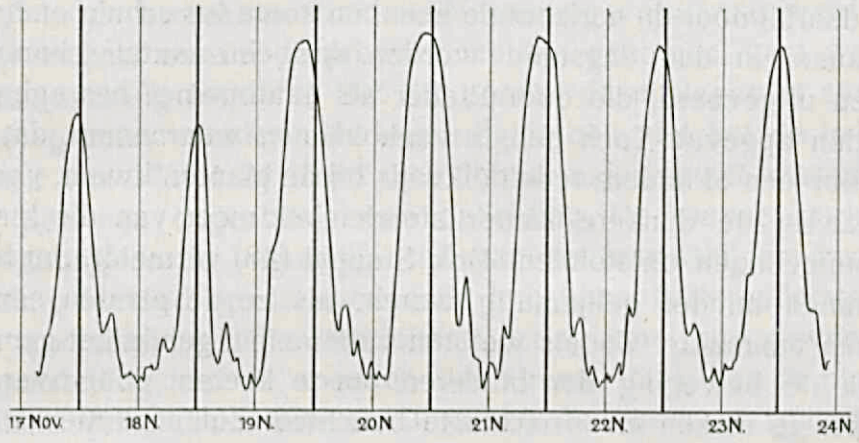


Fig. 4. P15. Normaal-kromme. Exper. kas.

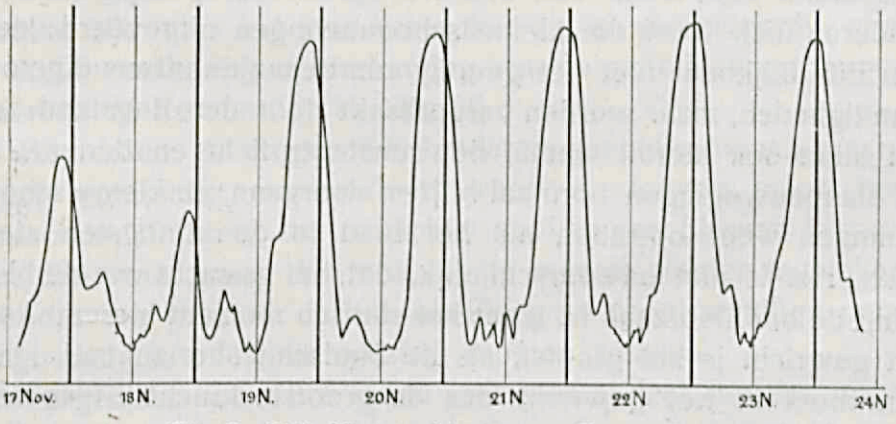


Fig. 5. P16. Normaal-kromme. Exper. kas.

gegevens te verzamelen, waardoor een beslissing ten gunste van de eene of andere opvatting zou kunnen vallen. Verder wilde ik nagaan, of de beweging van de gewrichten afhankelijk is van de bladschijf, of dat ze zelfstandig hun bewegingen uitvoeren.

Wij zullen daartoe eerst eens de krommen bekijken, die twee verschillende bladeren van planten uit zaad, dat van Innsbruck afkomstig was, gedurende een week geschreven hebben in de experimenteer-kas. Deze „normaal-krommen" van P15 en P16 zien we in fig. 4 en 5. Het blijkt, dat de laagste stand steeds bereikt wordt om ongeveer 12 uur 's nachts, daarna gaat het blad snel omhoog en heeft omstreeks 4 à 5 uur in den ochtend al een vrij hoogen stand bereikt; daarop volgt een meer of minder kleine teruggang, waarna het blad om ongeveer 12 uur 's middags den allerhoogsten stand heeft bereikt; dikwijls gaat het daarbij door de horizontale heen, en komt dus schuin omhoog te staan. In den dagstand worden dan een aantal schommelingen uitgevoerd, die door Pfeffer als „autonome" bewegingen worden opgevat. Toch heb ik vaak kunnen waarnemen, dat als ik door een of andere reden dikwijls bij de planten kwam, vooral als ze in de donkere kamer stonden, er meer van die kleine schommelingen ontstonden. Ook Stoppel (48) vermeldt, dat haar krommen minder gelijkmatig waren, als ze de planten eenige keeren aanraakte. Zooals we later zullen zien, gelukt het gemakkelijk de beweging der bladeren om te keeren, door overdag donker te maken en 's nachts te belichten. Zulke planten staan dan dus in den hoogsten stand, als de planten in de kas in hun slaapstand zijn. Maar ook dan worden door de eerstgenoemde bladeren toch weer die kleine schommelingen uitgevoerd; deze zijn dus blijkbaar niet het gevolg van bepaalde uitwendige omstandigheden, maar worden veroorzaakt door den dagstand zelf. Dit blijkt ook hieruit, dat in het constante licht en donker, als de slaapbewegingen normaal blijven doorgaan, de kleine schommelingen weer optreden als het blad in den hoogsten stand staat. Het is niet onwaarschijnlijk, dat het gewicht van de bladschijf de hoofdoorzaak is, want het statisch moment hiervan t.o.v. het gewricht is het grootst, als de bladschijf horizontaal staat, dan moet in het gewricht dus de grootste kracht uitgeoefend worden. Wanneer nu door kleine stoornissen, door ademhaling,

verdamping, of andere stofwisselingsfuncties, de turgor in het gewricht ook maar iets afneemt, zal zich dat in den horizontalen stand van het blad het meest doen gelden; waar dan nog bij komt, dat in dien stand de registratie, zoowel met Pfeffer's, als met mijn methode, het gevoeligst is. De eene plant zal dan nog gevoeliger zijn dan de andere, vandaar dat zulke kleine schommelingen dikwijls vrij groote individueele verschillen vertoonen.

Eigenaardig zijn bij de beide planten de kleiner nachttoppen op 17 en 18 November; de oorzaak daarvan is moeilijk vast te stellen. Ik vermoed, dat de temperatuur een belangrijke rol daarbij gespeeld heeft, want de dagen voorafgaande aan dien, waarop de proef begon, waren zeer koud geweest, wat vooral daarom van invloed zal zijn geweest, omdat de planten toen nog in de kweekkas stonden, die weinig verwarmd werd, terwijl de kas, waarin de proeven werden genomen, veel warmer was (overdag tot 25° à 30° C.), zoodat de uitslagen al spoedig veel grooter werden. Merkwaardig is ook, dat het de geheele week van 17 tot 24 Nov. zeer donker najaarsweer was met nu en dan een oogenblikje van oplichting. De zooveel geringere belichting en de ongunstige tijd van het jaar schijnen dus zeer weinig invloed op de nyctinastie te hebben. Ik veronderstel, dat de assimilatie al dien tijd uiterst gering moet zijn geweest. In tegenstelling met de opgaven van Cremer (11), kon ik niet het minste verschil constateeren tusschen de winter- en zomerkrommen; ja zelfs de planten, die in de donkere kamer stonden, hadden bijna gelijkvormige krommen, als de hier weergegevene, welke tijd van het jaar het ook was, en merkwaardig genoeg ook bij omkeering of verlenging van de periode; men vergelijke hiertoe de figuren 19, 29, 30, 36.

Het dalen en stijgen der bladeren gaat dus tamelijk snel en zeer regelmatig; meerendeels wordt de laagste stand bereikt tusschen 10 en 2 uur 's nachts, afwijkingen hiervan komen nu en dan voor, maar dan ook bij de meeste planten tegelijkertijd, zoodat we een of andere afwijking in de uitwendige omstandigheden, daarvan als oorzaak moeten aanzien.

Vergelijken we deze tijden met wat andere auteurs opgeven voor Phaseolus, dan zijn er wel eenige verschillen te constateeren. Bij Pfeffer's (29, 31, 32) krommen valt de laagste stand

altijd vóór 12 uur 's nachts; bij Stoppel (48) daarentegen tusschen 3 en 5 uur 's morgens; bij Cremer (11) tusschen 3 en 6 uur in den morgen, terwijl Schweidler (37) en Sperlich geen bepaalden tijd konden vinden, maar opgeven tusschen middernacht en 11 uur 's morgens. Bose (7) vindt voor Mimosa den laagsten stand om 6 uur namiddag en den hoogsten om 7 uur 's morgens.

Pfeffer's opgave komt dus het meest overeen met wat ik voor Canavalia vond.

§ 2. *Proeven met een kunstblad en met een bedekte bladschijf.*

De vraag rees nu, of we bij de nyctinastische bewegingen ook konden spreken van een percipieerende bladschijf en een reageerend gewricht.

Ik verwijderde daartoe van een mooi krachtig blad de bladschijf, op een heel klein gedeelte na, bij het bladschijf-gewricht. Hieraan bevestigde ik een kunstmatige bladschijf van aluminium, die precies even zwaar was als het verwijderde gedeelte, terwijl de trekdraad ook op 7.5 c.M. afstand van het gewricht werd vast gemaakt. Hoewel dit blad de vorige dagen een normale kromme had geschreven, was nu den volgenden dag de beweging reeds afgeloopen, de wijzer gaf een horizontale lijn aan. De contrôle-plant vertoonde niets bijzonders. Het gewricht, waar het kunstblad aan bevestigd was, zag er intusschen volkomen gezond en turgescent uit, terwijl na eenige dagen bleek, dat de bladsteel hiervan geheel normale dagelijksche bewegingen maakte, die precies even groot waren als bij de contrôle-plant. Toen ik echter later deze proef nog eens deed, was de beweging van het kunstblad niet zoo spoedig afgeloopen, maar werden de eerste paar dagen nog kleine bewegingen uitgevoerd, in het gewone dagelijksche rhythme. Om later te vermelden redenen komt het mij voor, dat de geweldige wondprikkel daarvan de schuld is, terwijl door de geheele verwijdering van de nerven, er zich zooveel water in het gewricht zal ophoopen, dat de beweging onmogelijk gemaakt wordt.

Om het bezwaar van de wondprikkels te ontgaan, ging ik er toe over de bladschijf met papier te omwikkelen. Van een tweetal krachtige planten liet ik alle vier de bladeren, P13, P13′, P14 en P14′ gedurende eenige dagen de normaal-krommen schrijven;

daarna werd op 3 Nov. bij P13′ de geheele bladschijf omgeven door glimmend wit kimographion-papier, en bij P14′ door precies even zwaar dof-zwart papier, zooals in de photographie wordt gebruikt; de bladschijf-gewrichten bleven onbedekt. In fig. 6 en 7 zien we de resultaten. De bladeren zakten 's nachts even

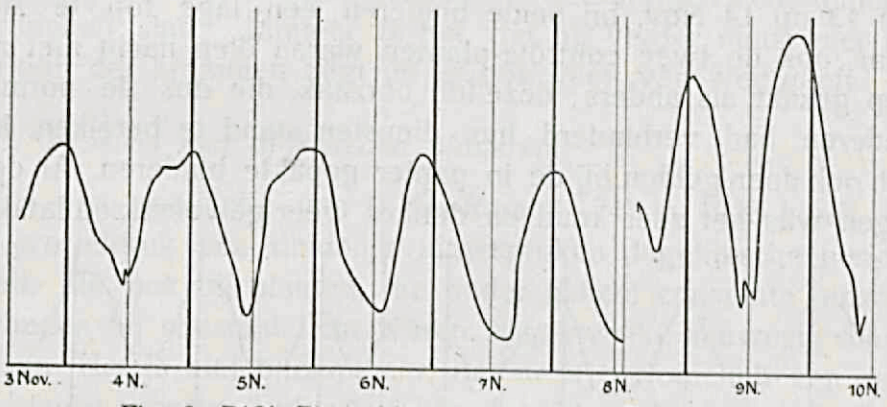


Fig. 6. P13′. Bladschijf in wit papier. Exper. kas.

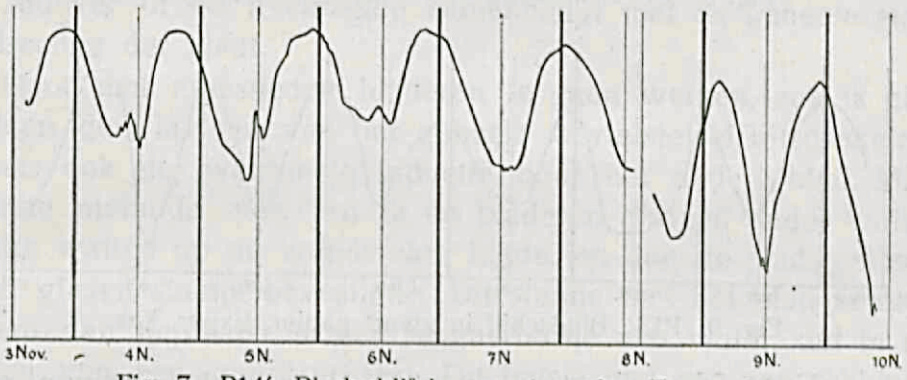


Fig. 7. P14′. Bladschijf in zwart papier. Exper. kas.

diep, maar kwamen overdag niet zoo hoog als gewoonlijk.

De kleine schommelingen in den dagstand zijn nagenoeg verdwenen, omdat de bladeren slechts schuin omhoog staan, door het gewicht van het papier. Het blijkt, dat er van een verschillenden invloed van wit of zwart papier niet kan gesproken worden. De tegenovergestelde bladeren P13 en P14 dienden voor contrôle en vertoonden niets afwijkends. Den achtsten November verwijderde ik het papier en al spoedig was de beweging weer normaal.

Twee dagen later keerde ik de proef om; nu kwam het zwarte

papier om P13′ en het witte om P14′, weer met hetzelfde gevolg: de beweging was wel iets geringer dan normaal, maar niet ervan afwijkend. In fig. 8 en 9 is te zien, dat er geen verschillende invloed van wit of zwart papier te vinden was.

Eigenaardig is het volgende: in fig. 8 en 9 is in den nacht van 13 op 14 Nov, bij beide bladeren een lage top te zien, maar ook de twee contrôle-planten waren dien nacht niet zoo diep gezakt als anders; dezelfde oorzaak, die dus de normale bladeren had verhinderd hun diepsten stand te bereiken, kon zich ook doen gelden bij de in papier gepakte bladeren. Al deze dagen was het zeer koud en donker weer geweest, zoodat daar

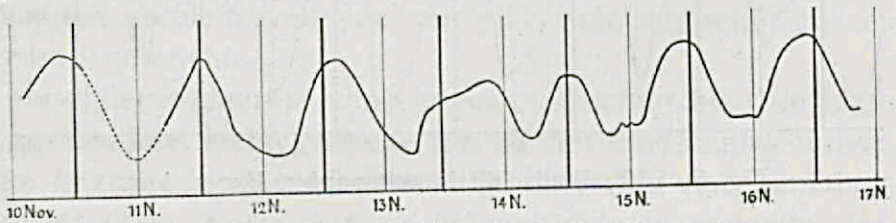


Fig. 8. P14′. Bladschijf in wit papier. Exper. kas.

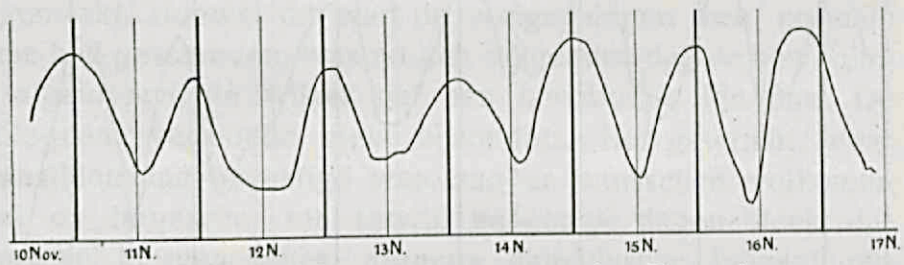


Fig. 9. P13′. Bladschijf in zwart papier. Exper. kas.

wel de reden in te zoeken zal zijn. Maar toch zien we ook hier weer, bij deze in papier gepakte bladeren, dat de laagste stand bijna steeds om 12 uur 's nachts wordt bereikt, de hoogste om 12 uur in den middag.

Er zijn nu 3 mogelijkheden, de onbedekte gewrichten hebben de wisseling van dag en nacht gepercipieerd, zijn dus reageerend en percipieerend tegelijk, óf het tegenoverstaande normale blad heeft de beweging geïnduceerd bij het bedekte blad, óf er is een nog onbekende factor werkzaam, die gemakkelijk door wit of zwart papier heengaat. Dat het nawerkingen zouden zijn lijkt mij uitgesloten, omdat de bewegingen een geheele week lang aanhielden en zeker niet aan intensiteit afnamen. Trouwens

de reeds genoemde lagere top bij alle vier de bladeren spreekt daar ook tegen.

Iets dergelijks is ook door Pfeffer (32) gevonden, tenminste in 1915 vermeldt hij: „Jedoch reagirt die Pflanze in solcher Weise auch dann auf Beleuchtungswechsel, wenn nur das Gelenk dem Licht zugänglich, die Lamina aber und alle übrigen Teile dauernd verdunkelt sind." Jammer is het, dat hij verder niets over het verloop der krommen zegt en er ook geen van weergeeft.

§ 3. *Proeven met afgesneden bladeren.*

Uit een publicatie van L. G. Romell (34) in 1918 bleek, dat de worteldruk een duidelijk uitgesproken dagelijksche periode heeft, die ook bij planten, die onder geheel constante omstandigheden bij constant licht waren opgekweekt, aanwezig schijnt te zijn. Het is niet ondenkbaar, dat deze periodiciteit een meer of minder grooten invloed op de slaapbewegingen zou hebben. In het algemeen kwam het mij gewenscht voor, eens na te gaan, in hoever of de nyctinastie samenhangt met de geheele stofwisseling der plant.

Door met afgesneden bladeren te gaan werken, zou ik niet alleen den invloed van het geheele wortelstelsel uitschakelen, maar ook de eventueele inductie door het andere blad. Mijn eerste methode was, dat ik de bladeren afsneed onder water, natte watten op de wondvlakte legde, en dan de bladsteel aan een glazen staafje bevestigde. Dit staafje met het blad er aan, werd dan geplaatst in een reageerbuisje met water, dat in de klem van een statief vastzat. Dit buisje had een zoo schuinen stand, dat de bladsteel denzelfden hoek met de verticale maakte, als toen hij zich nog aan de plant bevond; aan den stand van het blad veranderde dus feitelijk ook niets. Door deze bevestiging aan het staafje was het te allen tijde mogelijk, het blad uit het buisje te nemen om de wondvlakte af te snijden; werd het dan weer in de reageerbuis geplaatst, dan had ik de zekerheid, dat het denzelfden stand had als voor het uitnemen. Later benutte ik een manier, die sneller naar het doel voerde; ik nam eenige fleschjes van ongeveer 250 c.c., die aan den bodem eveneens een opening hadden. Door deze onderste opening kwam een rubber-stop, waardoorheen een glazen buisje ging, iets

dikker dan de bladsteel, dat weer net zoover omgebogen werd, dat de bladsteel erin denzelfden stand had, als aan de plant. Dit buisje reikte bijna tot den hals van het fleschje, zoodat, als dit vol water was, de bladsteel dagenlang voldoende vocht had. Hierdoor verviel het dagelijksche bijvullen en bovendien nam het veel minder tafelruimte in beslag, dan een reageerbuis in statief.

Ten einde, voor zoover dat mogelijk was, eventueele stofwisselings-stoornissen te voorkomen, plaatste ik de bladeren in een Knopsche voedingsoplossing.

Bij alle proeven, die ik nam, was steeds een (of soms twee) contrôle-blad aanwezig, dat de normaal-kromme schreef, terwijl ieder blad, dat voor een of andere proef moest dienen, altijd gedurende minstens vier dagen de normale kromme had geschreven, daardoor werden toevallige afwijkingen uitgesloten en was ik er zeker van bij een proef geen blad te gebruiken, dat eenigszins anormale bewegingen vertoonde. Ik geef die normaal-kromme natuurlijk niet telkens weer. Ter oriënteering sneed ik een mooi blad van een plant af en registreerde de beweging hiervan. Tot mijn teleurstelling was na 24 uur de beweging al aanzienlijk minder, terwijl het blad slap begon te worden. Toen na twee dagen de beweging zoo goed als afgeloopen was, dacht ik, dat er zich wellicht wondweefsel zou hebben gevormd, dat de watertoevoer belemmerde en daarmee de slaapbewegingen. Nu had ik bij het afsnijden van het blad van de plant, een groot gedeelte van het bladsteel-gewricht aan den bladsteel laten zitten, omdat ik er nog geen vermoeden van had, welke groote rol dit zou spelen. Om het veronderstelde wondweefsel te verwijderen, sneed ik een flink stuk van den bladsteel af, waarmee ook dit stuk van het bladsteel-gewricht verdween. Den volgenden morgen was ik getroffen door de verandering, die het blad had ondergaan; het was bijna weer normaal turgescent, de gele vlekken waren nagenoeg verdwenen, en de beweging was aanzienlijk toegenomen. Nu was het mij den vorigen dag wel opgevallen, dat er bij het afsnijden van het stukje stengel feitelijk geen wondweefsel te bespeuren was, slechts enkele zwarte stipjes kon ik op de sneevlakte vinden. Het kwam mij daarom zeer onwaarschijnlijk voor, dat de verwijdering daarvan zoo'n ge-

weldigen invloed op het blad zou hebben gehad. Ik deed de proef daarom nog eens zorgvuldiger over. De planten P16 en P17 hadden, ondanks het donkere, koude weer, zeer fraaie normaalkrommen gegeven. Op 8 December sneed ik van P17 de beide bladeren af, en wel zoo, dat P17′ geen, P17 wel het bladsteelgewricht nog had. Ik had opzettelijk de beide bladeren van één plant genomen, om zooveel mogelijk de individueele verschillen te vermijden; terwijl ik bovendien van deze twee, het krachtigste blad *met* gewricht had genomen, het iets minder forsche, *zonder* dat gewricht. P16 was de contrôle-plant tijdens deze proef. In de figuren 10 en 11 zien we het enorme verschil; P17′ zonder het bladsteelgewricht blijft vrijwel onverminderd door-

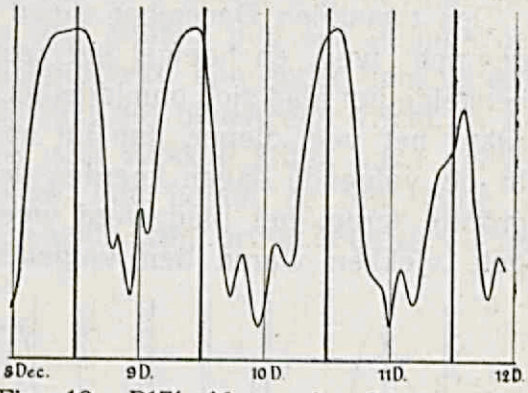


Fig. 10. P17′ Afgesneden blad, zonder bladsteelgewricht. Exper. kas.

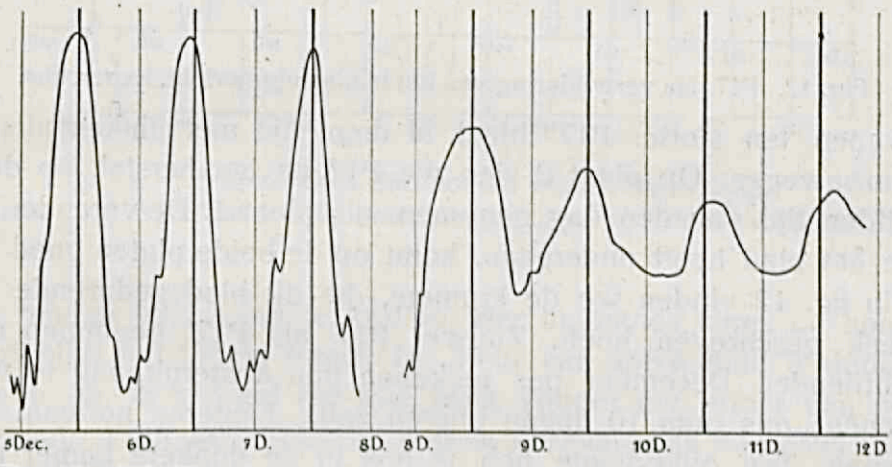


Fig. 11. P17. Van 5—8 Dec. Normaal-kromme.
„ 8—12 Dec. Afgesneden blad, met bladsteelgewricht. Exper. kas.

bewegen; men zou aan deze kromme niet zeggen, dat het geen geheele plant, maar een afgesneden blad is. P17 daarentegen met het gewricht, wordt direct aanzienlijk minder, wat hier goed uitkomt, omdat een deel der normaal-kromme ook weergegeven

is. Ook het uiterlijk van dit blad is sterk veranderd; P17′ is frisch groen en turgescent, P17 echter is slap en krijgt gele vlekken, die na vier dagen zich aanzienlijk langs de hoofdnerf hebben uitgebreid. Op plaat 1 is het verschil tusschen de beide bladeren duidelijk te zien, (genomen 12 Dec. 's middags om 2.30).

Den twaalfden December sneed ik ook bij P17 het bladsteelgewricht weg, en hoewel het zeer donker en koud weer was, herstelde het blad zich onmiddellijk, want reeds dienzelfden nacht zakte het veel dieper, dan tot nu toe het geval was geweest. In de volgende dagen keerden de bewegingen tot aanzienlijke grootte terug, het blad werd weer volkomen turgescent en de gele vlekken waren den volgenden dag al veel minder, ver-

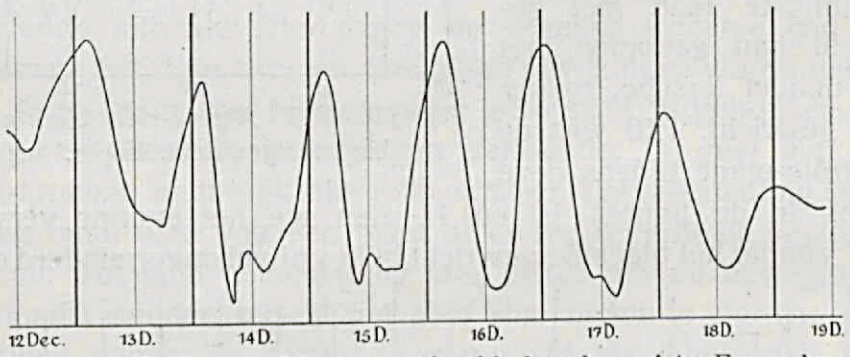


Fig. 12. P17. Na verwijdering van het bladsteelgewricht. Exper. kas.

dwenen ten slotte. P17′ bleef al dien tijd met flinken uitslag doorbewegen. Op plaat 2 zien we P17 na het herstel, op denzelfden tijd van den dag genomen, als plaat 1. De verandering, die het blad heeft ondergaan, komt op de beide platen goed uit.

In fig. 12 vinden we de kromme, die dit blad gedurende die week geschreven heeft. Zoowel P17 als P17′ begonnen den achttienden December pas teekenen van achteruitgang te vertoonen; dus ruim 10 dagen blijven zulke bladeren normaal bewegen. Ten overvloede heb ik ook in de donkere kamer nog een dergelijke proef genomen. Hoewel dat door omstandigheden pas in Februari van het volgende jaar kon gebeuren, zal ik het resultaat toch hier vermelden. Ik nam de vier bladeren van twee planten, die in de kas opgegroeid waren; van iedere plant werd een blad met, en een blad zonder bladsteel-gewricht gebruikt, De uitkomsten waren gelijk aan die van de kas; in fig. 13 zien we de kromme van P28 zonder, en P28′ met het gewricht. Tij-

dens deze proef waren temperatuur, vochtigheid en ook de belichting (2 lampen van 1000 kaars ieder) constant. Reeds na 12 uur is bij P28′ de beweging afgeloopen, zonder ook maar de geringste golving, in tegenstelling met het andere blad, dat een weliswaar niet zoo fraaie, maar toch duidelijke, periodieke beweging vertoont, hoewel het zich in constant licht bevindt. Het blad met gewricht, in de kas, had althans nog een geringe beweging, die hier zelfs geheel ontbreekt. Een ander verschil met de exper. kas is, dat het blad met het bladsteelgewricht, in de donkere kamer, absoluut geen gele vlekken krijgt, maar geheel opdroogt; eerst wordt het slap, dan begint de top droog te worden, totdat ten slotte de geheele schijf droog is en zich langs

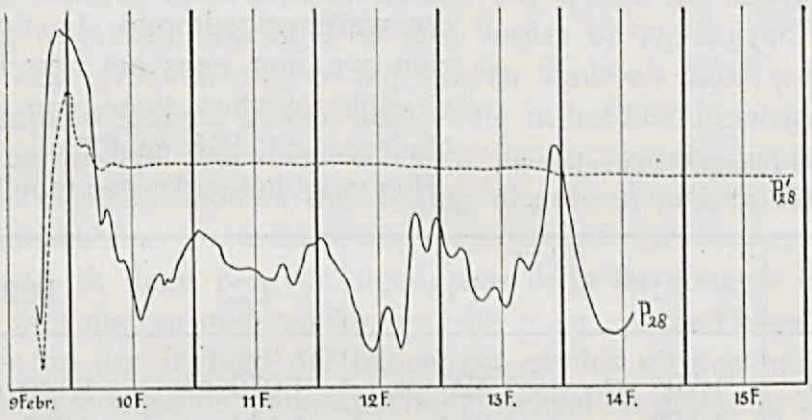


Fig. 13. P28 (getrokken lijn) zonder bladsteelgewricht.
P28′ (stippel-lijn) met bladsteelgewricht. Donkere kamer.

de randen begint om te krullen. Het bladmoes langs de hoofdnerf blijft het langst intact. De kleur van zoo'n blad is donkergroen en, ik herhaal het nog eens, zonder een spoor van gele vlekken. Voor de zekerheid heb ik herhaaldelijk nog eens zoo'n tweetal bladeren neergezet, zonder de bewegingen te registreeren, maar steeds verliep het proces op dezelfde manier: in de kas gele vlekken, in de donkere kamer een snel opdrogen, en een donkergroene kleur. Ongetwijfeld hebben we hier te maken met een tegenhouden van het water, tengevolge van de aanwezigheid van het bladsteelgewricht. Zoodra wordt dit niet weggesneden, of het blad herstelt zich, zoowel in de kas, als in de

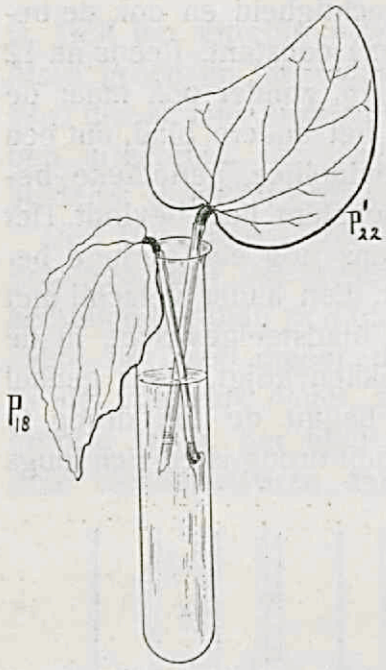


Fig. 14. P18 met bladsteel-gewr.
P22′ zonder „ „

donkere kamer, alleen hier niet zoo volkomen; ze bleven steeds eenigszins slap, vooral als ik het proces lang had laten doorgaan. Om ten slotte nog de snelheid van uitdrogen te vervolgen, nam ik twee bladeren met, en twee zonder bladsteel-gewricht, resp. P18—P22 en P18′—P22′, en woog dit viertal, dat zich in de donkere kamer bevond onder constante omstandigheden, iederen dag, nadat de bladstelen zorgvuldig waren afgedroogd. In fig. 14 zien we nog eens het verschil in uiterlijk tusschen twee van zulke bladeren, n.l. P18 en P22′.

Hier volgt het verkregen tabelletje:

	P18	P18′	P22′	P22
2 Febr.	1,705 gr.	1,420 gr.	1,070 gr.	1,140 gr.
3 Febr.	1,189 „	1,390 „	1,104 „	0,995 „
4 Febr.	0,894 „	1,445 „	1,116 „	0,994 „
5 Febr.	0,865 „	1,405 „	1,114 „	0,831 „
7 Febr.	0,798 „	1,494 „	1,130 „	0,699 „
9 Febr.	0,796 „	1,508 „	1,150 „	0,770 „

Wij merken hieraan op, dat de normale bladeren nog in gewicht blijven toenemen, de andere echter snel achteruit gaan.

Om nu de oorzaak van dit eigenaardige gedrag der bladsteelgewrichten te vinden, heb ik nog onderzocht, of ik op de microscopische doorsneden een of ander anatomisch verschil kon waarnemen; dit is mij voorloopig nog niet gelukt, de tijd ontbrak mij echter om er dieper op door te gaan. Toch geloof ik wel, dat dan wat naders aan het licht zou komen, vooral in verband met een eigenaardig feit, dat ik bij toeval waarnam.

Een aantal planten, die voor een proef hadden gediend, had ik in een hoek van de donkere kamer neergezet en er verder geen acht op geslagen. Na eenige dagen vond ik op een morgen de beide bladeren afgevallen naast den stengel liggen. Bij nadere beschouwing bleek mij, dat het gewricht nog grootendeels onder aan den bladsteel vast zat. Op de plaats, waar het gewricht van den stengel was los gegaan, had zich op de beide breukvlakten een laagje kurk gevormd. Ik veronderstel nu, dat als een blad met bladsteel-gewricht afgesneden — en in water geplaatst wordt, — zich dit laagje kurk al heel spoedig begint te vormen, daarbij den watertoevoer naar het blad tegenhoudende. Nadere onderzoekingen zullen moeten uitmaken, of deze veronderstelling juist is. De kwestie heeft intusschen met het wezen der nyctinastie weinig te maken, zoodat ik er niet verder op zal ingaan.

Uit deze proeven met de afgesneden bladeren blijkt wel, dat de slaapbewegingen geheel zelfstandig in het blad gelocaliseerd zijn; de andere processen, die zich in de wortels en in den stengel afspelen, moeten dus weinig of geen invloed op de nyctinastie hebben.

Terwijl ik deze proeven deed, was ik in de donkere kamer bezig met andere onderzoekingen, die meer speciaal betrekking hadden op den invloed der belichting, en dus uit den aard der zaak een eenigszins aaneengesloten geheel vormen; ik zal ze daarom liever behandelen, als ik eerst al de kas-proeven besproken heb.

Dit onderzoek in de kas was een zoeken in verschillende richtingen, in de hoop, dat zich een verschijnsel zou voordoen, dat een nader licht zou werpen op het nog zoo verwarde en gecompliceerde beeld dezer slaapbewegingen. Hoewel vele dezer experimenten niets opleverden, waren er toch een aantal, die ik de moeite waard vind, om hier te vermelden.

Ik wilde nagaan in hoeverre de beweging der gewrichten door vochtigheid beïnvloed werd. Daartoe legde ik een tweetal bladeren omgekeerd in een schaaltje met water, zoodat de bladschijf ten deele onder, ten deele boven water was. Het gedeelte, dat boven water uitstak, was grooter dan het ondergedompelde, om zoo min mogelijk de assimilatie te storen. De bladstelen staken dus boven water uit; hieraan werden de trekdraden be-

vestigd, nu natuurlijk op een afstand van 7,5 c.M. vanaf het bladschijf-gewricht. Het eene blad (P47′) werd zóó in het glazen schaaltje gelegd, dat het bladschijf-gewricht onder water was, bij het andere blad (P47) was het gewricht, met behulp van een er onder geplaatst stukje steen, boven water gehouden. Door zulke stukjes steen werd er voor gezorgd, dat de bladschijf niet verschuiven kon tijdens de proef. In fig. 15 zien we de opstelling van P47′ met ondergedompeld gewricht; in fig. 16 vinden we de krommen, die de beide bladstelen P47 en P47′ geschreven hebben van 12 tot 19 Maart. Het blijkt hieruit, dat de eerste dagen de beweging onduidelijk is, om daarna weer de gewone dagelijksche periode te vertoonen, zij het dan ook met kleiner amplitudo. Het eigenaardige hierbij is,

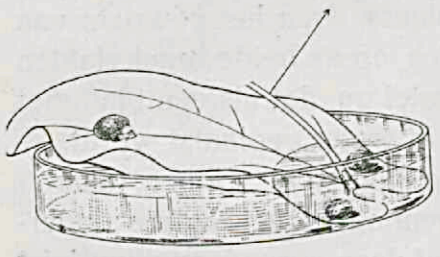


Fig. 15. P47′.
Verklaring in den tekst.

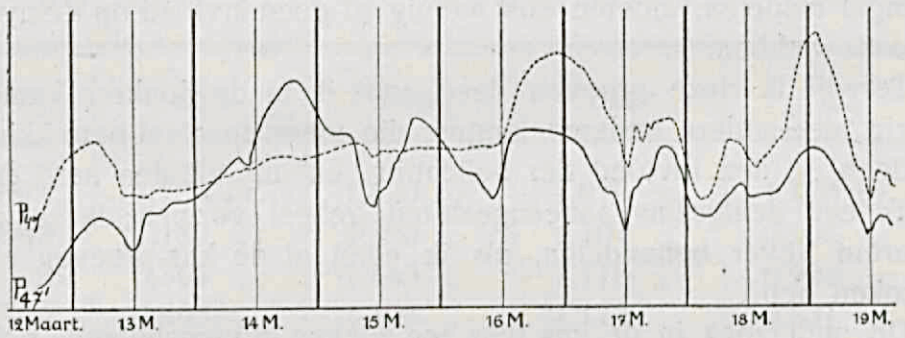


Fig. 16. P47′ (getrokken lijn). Bladschijf half onder water.
Bladschijf-gewricht *onder* water.
P47 (stippellijn). Bladschijf half onder water.
Bladschijf-gewricht *boven* water.
Exper. kas.

dat juist bij P47′, waar het gewricht onder water is, de beweging zelfs 2 dagen eerder terugkomt. Het vermoeden lag voor de hand, dat juist dit gewricht zich zoo met water zou volzuigen, dat de bewegingen zouden ophouden. Zooals in de figuur ook uitkomt, is er vanaf 16 Maart in groote trekken veel overeenkomst tusschen de bewegingen der beide stelen. Bij een herhaling dezer proef kwam ik tot hetzelfde resultaat. De verklaring

hiervan is moeilijk te geven: óf de uitwendige prikkel gaat door het water heen, óf wel, hij wordt gepercipieerd door het boven water uitstekende deel van de bladschijf, en vandaar geleid naar het gewricht. Het kwam intusschen gewenscht voor te onderzoeken, of wellicht de assimilatie eenigen invloed op de nyctinastie zou hebben. Daartoe werden twee afgesneden bladeren, ieder aan een kimographion, onder twee groote glazen klokken gezet; deze klokken stonden ieder in een koperen bak met van onderen twee gaten, waarin rubber-stoppen met glazen buisjes bevestigd waren. Door een breede rubber-band werd de klok lucht-dicht in den bak bevestigd. Met behulp van een aquarium-pompje werd lucht, die eerst koolzuur-vrij was gemaakt, door de glazen klokken geleid, zoodat er steeds een kleine overdruk was. Maar noch in de kas, noch in de donkere kamer onder volkomen constante omstandigheden, kon ik een bepaalden invloed waarnemen. Wel werd de beweging der bladeren minder, maar dat gebeurde ook, als normale lucht doorgeleid werd. Intusschen had ik geen gelegenheid deze proeven uitvoeriger voort te zetten, terwijl ik bovendien door andere redenen overtuigd werd, dat de invloed der assimilatie op de slaapbewegingen niet heel groot is.

§ 4. *Proeven met bladeren onder water.*

In zijn „Untersuchungen über Variationsbewegungen von Blättern" vermeldt Suessenguth (51) onder meer, dat hij bladeren in zout-oplossingen hield, om den invloed daarvan na te gaan. (De bladeren werden er omgekeerd in gehouden, om te voorkomen dat de vloeistof op de aarde kwam). Ter contrôle werden bladeren omgekeerd in gewoon water gehouden, de bewegingen hiervan zouden normaal blijven door gaan. Ik besloot deze proef ook zelf te nemen. Afgesneden bladeren werden op de beschreven manier in fleschjes bevestigd en dan met dit fleschje onder water, in een grooten, glazen bak geplaatst. De bladeren waren geheel onder; de trekdraad naar den wijzer ging voor een klein gedeelte door het water. Al spoedig hadden de bladeren hun evenwichtsstand ingenomen; door den opwaartschen druk van het water komen ze schuin omhoog te staan, en voeren dan geen bewegingen meer uit. Dit resultaat is wel eenigszins

onverwacht, in vergelijking met wat wij vonden, als wij, zooals in de vorige proef, het gewricht met een deel van de schijf onder water houden. Ik veronderstel, dat het gewricht niet in staat was de groote bladschijf tegen den opwaartschen druk van het water in te bewegen.

Een groot bezwaar was, dat zich al gauw bacteriën begonnen te ontwikkelen, hoe zorgvuldig ik de bladeren ook afspoelde. Toen ik na 6 dagen, waarin ik het water twee keer ververschte, de bladeren aanraakte, zag ik tot mijn verbazing, dat de bladschijven los op de stelen zaten, de gewrichten waren door de bacteriën geheel verslijmd. In de donkere kamer bij constante temperatuur, vochtigheid en ook constant licht, deed ik deze proef nog eens over, nadat ik de fleschjes en de aquaria onder stroomend heet water zoo goed mogelijk bacterie-vrij had gemaakt. In 24 uur zijn de beide bladeren, P56 en P57, bewegingloos geworden, nadat ze eerst weer den evenwichtsstand hebben ingenomen. Na 2 dagen, den achtsten April, was de temperatuur in ieder aquarium, om 4 uur 's middags, 24° C. Bij P56 bracht ik nu zonder te stooten, of het water in golving te brengen, een groote massa ijs, waardoor de temperatuur geleidelijk daalde, zoodat deze om 4 u. 35 was geworden 16° C., dus 8° minder. Het ijs werd er nu uitgehaald, waardoor de temperatuur heel langzaam ging stijgen tot kamertemperatuur = 24° C. (na 20 min. was zij pas 1° gestegen). Maar zoowel de snelle afkoeling, als de stijging van de temperatuur, bleven zonder den minsten invloed op het blad, de kromme bleef een horizontale lijn. Eenige dagen later deed ik de lampen uit en hield de bladeren in constante duisternis, doch ook nu weer zonder een spoor van reactie. De verkregen krommen behoef ik niet weer te geven, want het zijn zuiver horizontale lijnen, zoodat ieder zich het verloop ervan zeer gemakkelijk kan voorstellen.

§ 5. *Verwijdering van de boven- of onderhelft van het gewricht.*

In het literatuur-overzicht hebben wij er reeds op gewezen, dat er meer dan één opvatting is, wat betreft de manier, waarop de bladeren reageeren, als van het gewricht de boven- of de onderzijde wordt verwijderd. Peffer (28, 29) meent, dat de beide gewrichtshelften in gelijken zin, maar met ongelijke snelheid

reageeren op een prikkel, want, als hij de bovenhelft van het gewricht verwijdert, gaan de bladeren 's avonds naar boven; is de onderhelft weg, dan gaan ze zakken. Daaruit volgt, dat in beide helften 's avonds de spanning toeneemt.

Jost (21) en Schwendener (38) echter vinden, dat in alle gevallen de bladeren hun normale bewegingen houden, wat alleen mogelijk is, als 's avonds in de onderhelft van het gewricht de spanning afneemt, want dan zal, als deze helft alleen aanwezig is, het blad tegen den avond toch gaan zakken; is daarentegen de bovenhelft alleen aanwezig en 't blad zakt 's avonds, dan moet de spanning in die gewrichtshelft zijn toegenomen. Zij concludeeren dus tot een ongelijke reactie van de beide zijden van het gewricht. Dan komt Wiedersheim (55) met de oplossing: als de helft van het gewricht zoover wordt weggesneden, dat de vaatbundels juist getroffen zijn, volgt een reactie, zooals Pfeffer aangeeft; als daarentegen de helft niet zoo diep wordt weggesneden, vindt hij hetzelfde resultaat, als Jost en Schwendener. Door Lepeschkin (23) werd in 1909 deze conclusie van Wiedersheim bevestigd. Canavalia gedraagt zich in deze nog weer anders. Van een groote forsche plant werden de beide bladeren gebruikt; bij P50 werd de onderhelft- en bij P50′ de bovenhelft van het bladschijfgewricht zoodanig verwijderd, dat de witte vaatbundelstreng juist bloot kwam te liggen. De wondvlakten werden met zuivere vaseline ingesmeerd, om uitdrogen te voorkomen. Bij dit wegsnijden viel het herhaaldelijk op, dat de onderkant zeer veel parenchymatisch weefsel bevat, waaruit onmiddellijk het water te voorschijn kwam. De bovenkant is veel stugger en schijnt minder water te bevatten. Overigens zijn de gewrichten net zoo gebouwd als bij Phaseolus, waarvan Pfeffer (28) in 1875 een teekening geeft. Ook in 1915 vinden we in zijn publicatie (32) op blz. 6 een overlangsche en dwarse doorsnede door zoo'n gewricht.

Zoodra bij P50 de onderzijde weggesneden was, kromde de bovenhelft zóó sterk, dat de bladschijf door de verticale heenging en tegen den stengel van de plant aangedrukt werd. Zooals uit fig. 17 te zien is, blijft zij dan een week lang onbewegelijk in dezen stand, alle reactievermogen is verdwenen. P50′ daarentegen, met alleen de onderhelft van het gewricht, blijft

volkomen horizontaal staan, alleen met dat verschil, dat het 's nachts weinig meer zakt, overdag echter meestal min of meer schuin omhoog staat. In dezelfde figuur (17) zien we het gedrag

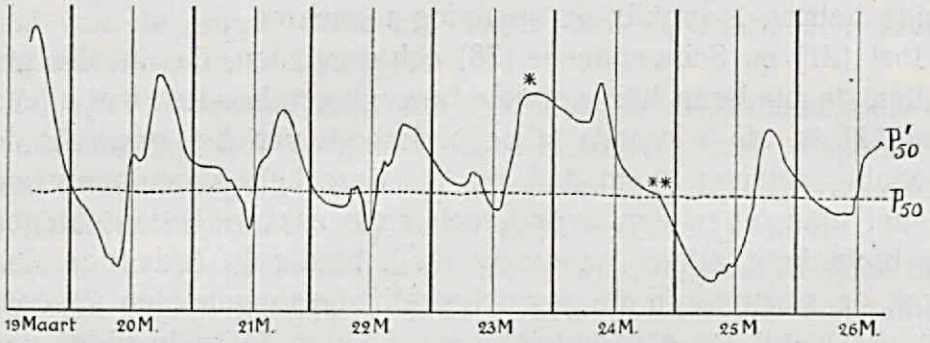


Fig. 17. P50 (stippellijn). Onderhelft van het bladschijfgewricht is verwijderd.
P50′ (getrokken lijn). Bovenhelft van het bladschijfgewricht is verwijderd. Exper. kas.

van dit blad. Het verschil met de contrôle-plant P51 is, zooals blijkt door vergelijking van de figuren 17 en 18, dat de laagste stand van P50′, hoe gering die ook zij, nu ongeveer 6 uur in den morgen valt, terwijl P51 precies om twaalf uur op het keer-

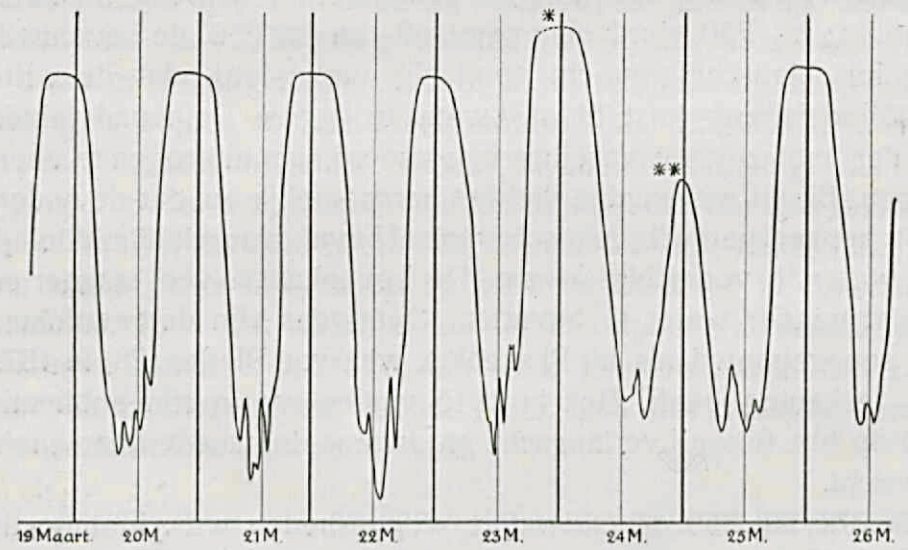


Fig. 18. P51. Contrôle-plant. Exper. kas.

punt is. Ik herhaal echter, dat voor het bloote oog de beweging van P50′ haast niet waarneembaar was, zoodat, wanneer men 's avonds laat in de kas kwam en alle Canavalia-planten in

diepen slaapstand stonden, deze met alleen de gewricht-onderzijde, vrijwel horizontaal scheen te staan. Eigenaardig is weer, dat wij in de genoemde figuren zien, dat P51 ondanks het zeer donkere weer, een uiterst fraaie beweging had; in den nacht van 23 op 24 Maart zakte hij zoo diep, dat de wijzer van den trommel afliep, maar ook P50′ zakte dien nacht iets dieper dan gewoonlijk (in de figuren aangegeven door een *). Den daarop volgenden nacht is P51 opvallend weinig gezakt, terwijl P50' dan slechts een flauwe aanduiding, maar verder niets van een nachttop vertoont (in de figuren aangegeven door * *). Zonder te registreeren heb ik deze proef nog herhaaldelijk gedaan, steeds met hetzelfde resultaat. Ik meen hieruit te mogen besluiten, dat de onderhelft van het gewricht een veel grooter activiteit heeft, dan de bovenhelft. Mijn resultaten in deze komen dus noch met die van Pfeffer, noch met die van Jost en Schwendener overeen. Wanneer we aannemen, dat de bovenhelft een vrij grooten, maar *constanten* turgor heeft, en de onderhelft een periodiek wisselende spanning, kunnen we de krommen van fig. 17 en 18 verklaren. Immers 's avonds zal door een uitwendige oorzaak, laten we voorloopig zeggen het licht, de turgor in de onderzijde van het gewricht zooveel afnemen, dat de druk van de bovenhelft de overhand krijgt, en het blad dus omlaag gedrukt zal worden; 's morgens zal dan bij zoo'n normaal blad de turgor in de onderkant zooveel toenemen, dat hij krachtiger wordt dan de spanning van de bovenkant. Is de bovenhelft van het gewricht niet aanwezig, dan zal tegen den avond door de vermindering van de spanning in de onderhelft van het gewricht, het blad wel iets zakken, maar veel minder, omdat nu de druk van boven ontbreekt. Is er geen onderkant meer, dan drukt de bovenhelft het blad omlaag, en daar deze druk constant is, zal het blad niet meer bewegen. Deze theoretische verklaring wordt door de resultaten van het experiment geheel bevestigd. Maar ook de kleine schommelingen bij een normaal blad, dat in den dagstand staat, zijn hiermee wel te begrijpen. De spanning van de onderzijde van het gewricht is dan n.l. grooter, dan die van de bovenzijde, maar allicht niet veel, zoodat, wanneer door allerlei physiologische oorzaken, als worteldruk, ademhaling, verdamping, assimilatie, de turgor van de onderzijde iets afneemt, de boven-

kant het blad direct iets naar beneden zal drukken. Neemt dan de spanning aan den onderkant weer toe, dan stijgt de bladschijf weer, enz. In den nacht daarentegen is de druk van den bovenkant zooveel meer dan die van de antagonistische zijde, dat kleine veranderingen van de spanning hierin, zich niet zullen kunnen uiten, waardoor de nachttoppen zoo mooi regelmatig worden.

Misschien zullen nadere bepalingen van den turgor in de beide gewrichtshelften deze hypothese kunnen bevestigen.

Nog weken lang heb ik de planten, die voor deze proeven dienden, in de kas bewaard, zonder dat er eenige verandering in den stand der bladeren optrad; zij bleven er volkomen gezond uitzien, maar P50 heeft niet meer bewogen, terwijl P50′ om de horizontale bleef op en neer gaan.

Zooals ik reeds bij de inleiding heb vermeld, werden de bladstelen, op de volgens Pfeffer aangegeven manier, gefixeerd. Toch vond ik zoo'n stevig vastgebonden bladsteel in hooge mate onnatuurlijk. Het kwam mij daarom gewenscht voor, dat fixeeren verder achterwege te laten; maar dan moest natuurlijk eerst door een proef geconstateerd worden, dat de bewegingen van de bladschijf daar niet door veranderden. Nu is de beweging van den bladsteel tegengesteld aan die van de bladschijf; 's avonds gaat het blad naar beneden, de bladsteel echter beweegt zich omhoog. Die beweging is echter uiterst gering in vergelijking met de amplitudo van de schijf. Van een krachtige plant registreerde ik ten eerste de beweging van het eene blad P29, waarvan de bladsteel op de gewone manier was gefixeerd; van het tegenoverstaande blad P29′, werd de beweging van de bladschijf geregistreerd, terwijl de bladsteel vrij was en eveneens door een wijzer een kromme op het kimographion schreef. De trekdraad hiervan was op 7,5 c.M. vanaf het bladsteel-gewricht bevestigd; de steelbeweging was daardoor direct vergelijkbaar met die van de beide bladschijven, waarbij HD = 7,5 was.

De figuren 19 en 20 laten ons de verkregen resultaten zien; zooals uit de eerste blijkt, was de dagelijksche beweging zeer regelmatig, steeds viel het keerpunt om 12 uur in den nacht en 12 uur in den middag, juist zooals bij de figuren 4 en 5 uit de eerste helft van November, terwijl deze proeven einde Januari

zijn gedaan. Uit fig. 20 blijkt, dat de uitslag van de bladschijf met vrijen steel, weliswaar iets kleiner is, maar niet afwijkend van het andere blad. De bladsteel beweegt slechts zeer weinig, tusschen 12 en 2 uur in den middag heeft een plotselinge daling plaats, spoedig gevolgd door een zeer langzame stijging, die tegen 6 uur in den morgen weer overgaat in een geleidelijke daling tot 12 uur. De steel is dus blijkbaar steeds eenige uren ten achter bij de bladschijf, en werkt de beweging daarvan tegen, zoodat de amplitudo van de schijf kleiner wordt. Als gevolg van deze proef, die ik verschillende malen heb gecontrôleerd, ben ik er toe overgegaan, bij mijn verdere experimenten de bladsteel vrij te laten, zoodat alleen de algemeene stengel van de plant aan een stokje werd vastgebonden, om eventueele krommingen of draaiingen tegen te gaan.

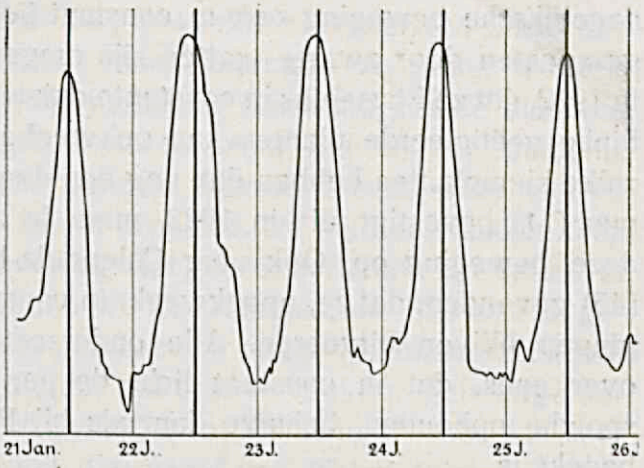


Fig 19. P29. Bladsteel gefixeerd. Exper. kas.

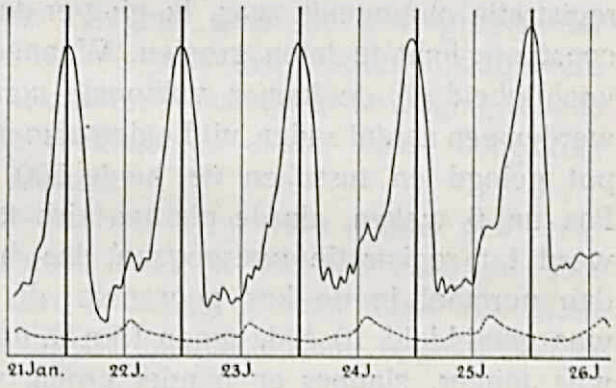


Fig. 20. P29′ getrokken lijn = bladschijf.
stippellijn = bladsteel.
Exper. kas.

C. Proeven in de donkere kamer.

§ 1. *De bewegingen van planten, die in constant licht zijn opgekweekt.*

De inrichting van de donkere kamer heb ik al bij de inleiding besproken.

Pfeffer (32) had in 1915 gevonden, dat Phaseolus-bladeren hun dagelijksche beweging ook in constant licht voortzetten, mits de gewrichten door zwarte watten zijn omgeven. Stoppel (47) vond in 1912, dat ze Phaseolus in constante duisternis vanaf het zaad tot flinke geëtioleerde planten kan opkweeken, bij goede voeding; zulke kiemplanten hebben dan nog een dagelijksche periode. Cremer (11) bevestigt dit in 1922, maar in zijn mijnschacht houdt deze beweging op. Ook voor Calendula-bloemen heeft Stoppel (45) gevonden, dat ze, opgekweekt in constante duisternis, bewegingen blijven uitvoeren. Alle onderzoekers zijn het er echter over eens, dat in constant licht de periodieke bewegingen al spoedig ophouden, behalve dan, als bij Phaseolus het gewricht bedekt is.

Natuurlijk wilde ik ook het gedrag van Canavalia in deze onderzoeken. Het is mij echter niet mogen gelukken, de planten in het donker uit zaad op te kweeken; de jonge, gele blaadjes bleven uiterst klein en stijf tegen den stengel aangedrukt, zoodat registratie onmogelijk was. Ik ging er daarom toe over, ze in het constante licht te laten groeien. Wanneer licht, temperatuur en vochtigheid in de kamer volkomen constant waren geworden, werden een aantal zaden, uit Leiden afkomstig, ieder in een bloempot gelegd en tusschen de beide 500 Watt lampen geplaatst. Pas na 6 weken, als de planten zich flink hadden ontwikkeld, werd tot registratie overgegaan. De bladeren waren kleiner, dan normaal in de kas gegroeide; de lengte der bladschijven was gemiddeld 10 c.M., tegen 15 c.M. normaal. De geheele plant was langer, slapper en minder groen, vertoonde dus alle kenmerken van te weinig licht tijdens den groei. Hoewel ik experimenteerde met 2 lampen van 1000 kaars ieder, op 50 c.M. afstand, was de lichthoeveelheid voor een normale ontwikkeling van het organisme blijkbaar niet voldoende. Voor de nyctinastie was deze belichting echter ruim toereikend, want de uitslagen van planten uit de kas, houden een even groote beweging, als ze periodiek worden belicht in de donkere kamer.

Zooals reeds gezegd, is er ook geen verschil tusschen zomer- en winter-krommen, de absolute lichthoeveelheid is dus naar het schijnt, van geen belang voor de grootte van de bewegingsamplitudo. Trouwens Pfeffer (32) gebruikte in 1915 nog heel wat

minder licht; op blz. 51, onderaan fig. 14B vermeldt hij 4 Tantallampen ieder van 25 kaars!

Aanvankelijk zien de aldus gekweekte bladeren van Canavalia er eigenaardig gekruld uit, maar naarmate ze ouder worden, worden ze vlakker. Tot mijn verbazing bleek mij, dat de bladeren volstrekt niet bewegingloos waren, maar dat ze een duidelijk uitgesproken dagelijksche periode hadden. Steeds weer viel de nachttop om ongeveer 12 uur 's nachts. De bladeren zakken diep 's avonds, maar komen overdag niet geheel horizontaal te staan. In fig. 21 (zie pag. 67), vinden we de krommen, die P19 en P20 gedurende 14 dagen hebben geschreven, onder volkomen constante omstandigheden. Het valt op, dat er zeer veel onregelmatige bewegingen zijn uitgevoerd; van 22 tot 26 Januari is er b.v. zeer weinig teekening in, terwijl dan vanaf den 26sten de periodiciteit duidelijk te voorschijn treedt. Wanneer wij de krommen dezer beide planten vergelijken, vinden we meer onderlinge verschillen, dan twee van zulke planten onder normale omstandigheden in de kas zouden hebben vertoond, maar toch is in groote trekken de overeenkomst frappant. Nergens gaan de bewegingen der bladeren tegen elkaar in; als de eene een grooten uitslag heeft, vinden we bij de andere hetzelfde; soms zijn de bewegingen zelfs zoo gelijkvormig, dat de teekeningen elkaar haast bedekken, zooals op 20, 27 en 28 Januari.

Nog verschillende planten heb ik op deze manier gekweekt en geregistreerd, maar steeds kreeg ik hetzelfde resultaat. Van 2 tot 9 Februari had ik aan de kimographions staan een plant uit Leidsch zaad en een uit Surinaamsch zaad, opgekweekt in constant licht.

In de figuren 22 en 23 zien we de verkregen krommen: in groote trekken weer veel overeenkomsten, maar de West-Indische plant P28 heeft veel meer kleine schommelingen, dan de Leidsche P21. Niettegenstaande dus deze plant afkomstig is uit zaad, dat onder zoo geheel andere klimatologische omstandigheden gegroeid is als dat uit Leiden, vertoonen de bladeren ongeveer dezelfde periodiciteit, als die van de Hollandsche plant. Door Stoppel (48) is dat ook gevonden voor Phaseolus; in 1916 heeft ze boonen uit Java en uit Amerika vergeleken met in Duitschland gekweekte; zij kon geen verschil waarnemen. Haar

figuren 17 en 18 op blz. 633 die dat moeten aantoonen, zijn intusschen weinig zeggend, en bovendien te kort (slechts 3 dagen). De planten uit Suriname ontwikkelden zich echter veel beter, wel waren ze langer dan normaal, maar de bladeren waren mooi donkergroen en niet gekruld. De opperhuid was veel glimmender, dan bij de in de kas gekweekte exemplaren. In het algemeen maken de West-Indische planten een flinker, gezonder

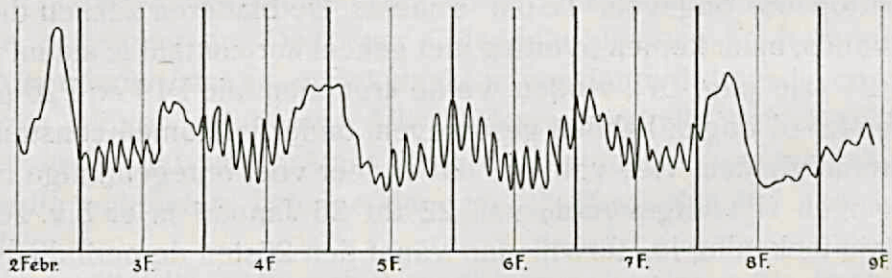


Fig. 22. P28. In constant licht opgekweekt uit Surinaamsch zaad. Donkere kamer.

indruk; het zaad b.v. is haast twee maal zoo groot, als dat van de Europeesche. Toch ligt dit voor de hand, omdat de eerste

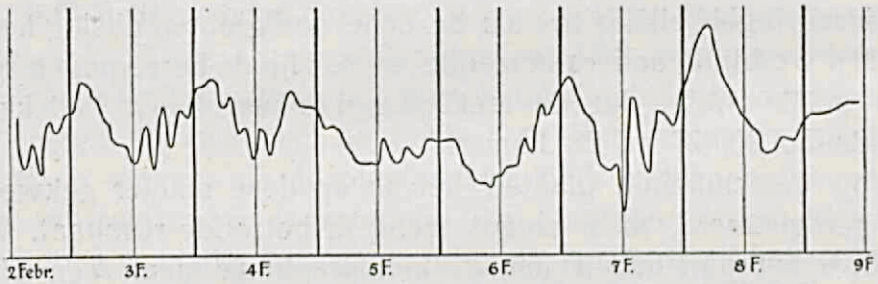


Fig. 23. P21. In constant licht gekweekt uit Leidsch zaad. Donkere kamer.

onder de gunstigste, natuurlijke omstandigheden zijn gegroeid, de laatste echter in een toch altijd min of meer abnormale kasatmospheer; het komt mij voor, dat de West-Indische planten door hun zooveel krachtiger aard, ook veel eerder zullen reageeren op allerlei uit- en inwendige invloeden, en daardoor zooveel meer schommelingen overdag zullen vertoonen.

„Autonoom of niet", dat is het groote probleem, waarvoor ik doorslaande bewijzen zocht. Het merkwaardige feit, dat de planten, al hebben ze nog nooit in hun leven met eenige (bekende) periodiciteit te maken gehad, toch ongeveer normale

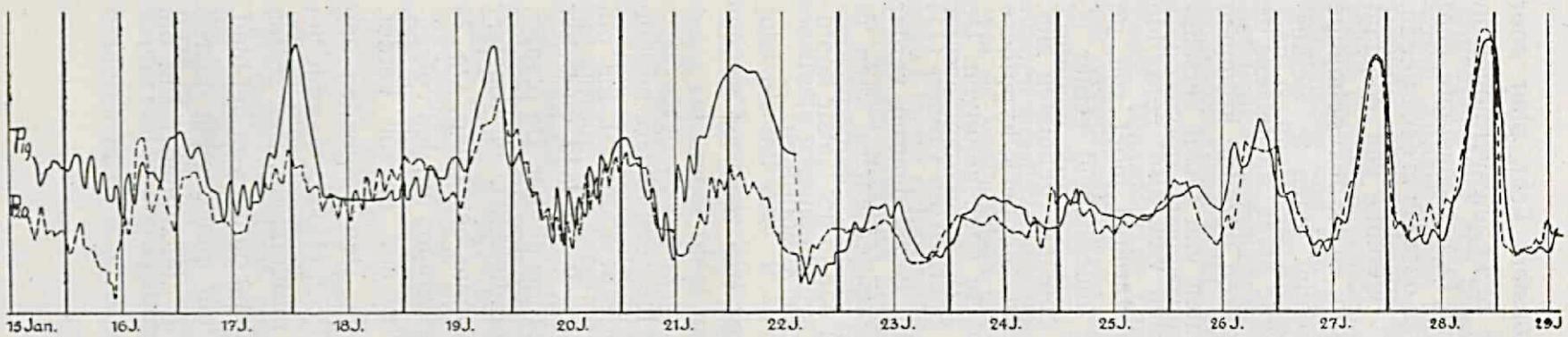


Fig. 21. P19 (getrokken lijn). P20 (stippellijn). Opgekweekt in constant licht. Donkere kamer.

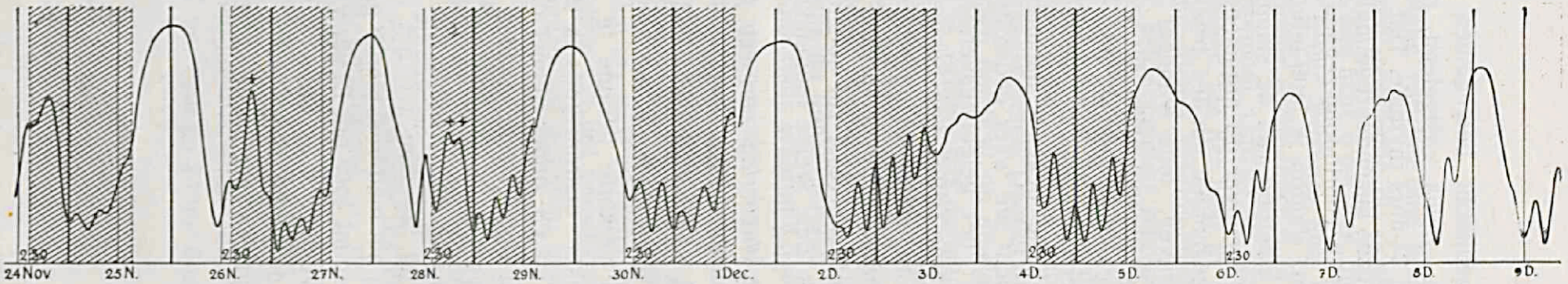


Fig. 24. P6. Eerst, periode van 24 u. licht: 24 u. donker; dan, constant licht. Donkere kamer.

dagelijksche bewegingen hebben in constant licht, pleit voor een erfelijk vastgelegd, dus autonoom bewegingsvermogen in een 24-uurs rhythme. Dat de bewegingen in het constante licht niet zoo bijzonder regelmatig zijn, heeft zijn oorzaak in een tweede, laat ik voorloopig zeggen „schadelijke" werking van constant licht, waarop ik later uitvoeriger terugkom, en die de regelmatige voortzetting van de slaapbewegingen schijnt tegen te werken.

Tegenover dit argument voor autonomie staat, dat telkens de twee planten aan den trommel in hoofdzaken dezelfde krommen schrijven, zelfs wanneer die twee planten van totaal verschillende herkomst zijn. Het heeft er allen schijn van, alsof eenzelfde uitwendige prikkel, die zelf ook zeer variabel moet zijn, de directe oorzaak der bewegingen is. De moeilijkheid echter is, dat alle bekende factoren volkomen constant gehouden zijn, zoodat we weer gedwongen worden aan Stoppel's hypothese over het geleidingsvermogen der lucht te gaan gelooven. De scherpe critiek van Schweidler (37) en Sperlich en Cremer (11) maant echter tot uiterste voorzichtigheid. Ik zal daarom verder voorloopig liever spreken van een onbekenden factor, dien ik gemakshalve X zal noemen. We zullen dan in het laatste hoofdstuk zien, welke mogelijkheden zich voor X voordoen.

§ 2. *Invoering van een periode van 24 uur licht en 24 uur duisternis.*

Ik besloot nu na te gaan, welken invloed een andere periode op deze bladeren zou hebben. De gelegenheid ontbrak mij om een verkorte periode te induceeren, b.v. 6 uur licht en 6 uur donker; daarom koos ik 24 uur licht : 24 uur donker. De planten P6 en P8, onder geheel constante omstandigheden in constant licht opgekweekt, hadden een haast normale beweging. Op 24 November, 's middags om 2.30, deed ik de lampen uit, den volgenden dag op hetzelfde uur gingen ze weer aan, en zoo verder. In fig. 24 zien we het resultaat er van. Den volgenden dag zakt het blad veel dieper gedurende de lichtperiode, waarbij het keerpunt toch om 12 uur valt, dat is dus middernacht. Den 26sten November is er 's avonds nog een vrij diepe daling van het blad, in de figuur aangegeven door een *. Maar onmiddellijk daarop volgt een zeer snelle stijging, zoodat nog dienzelfden nacht om

ongeveer 2 uur een bijzonder hooge stand van het blad bereikt wordt. Zooals uit de figuur blijkt, is dat gedurende de donkerperiode. Twee dagen later, nadat in het licht weer een diepe stand bereikt is, vinden we ongeveer 6 uur 's avonds nog een aanduiding van een nachttop, in de figuur aangegeven door **. Dan is verder de beweging geheel normaal. Om de 48 uur in het licht een „nachttop" en in het donker, als het blad in zijn hoogsten stand staat, een groot aantal kleine schommelingen. Het verloop dezer krommen was bij beide planten nagenoeg gelijk. Waardoor de onregelmatige beweging op 3 en 4 December veroorzaakt werd, heb ik niet kunnen vaststellen. Uit deze krommen zien we, dat de nieuwe periode onmiddellijk aangenomen wordt, zonder belangrijke overgangsvormen. Daaruit blijkt wel de ontzaggelijk groote invloed, dien het licht op de slaapbewegingen heeft. Het eigenaardige is echter, dat de laagste stand in de lichtperiode valt en dus steeds om 12 uur middernacht zijn keerpunt heeft; dus valt ook de hoogste stand in de donkerperiode. Zooals reeds in het begin opgemerkt is, komen de kleine schommelingen nu voor tijdens de donkerperiode, dus juist als het blad in zijn hoogsten stand staat, waaruit wij weer mogen besluiten, dat ze daarvan een gevolg zijn. Vanaf den 6den December bleef het licht constant aan, en reeds dienzelfden nacht bereikte het blad weer den laagsten stand, in plaats van in den dagstand te blijven; uit de figuur zien we, dat verder het verloop der kromme geheel normaal is; er is nergens meer iets van de 24 uurs-periode te bemerken. Uit het gemakkelijke induceeren van een nieuwe periode zouden wij besluiten, zooals reeds gezegd, dat de afwisseling van licht en donker de onmiddellijke oorzaak der bewegingen is, maar als we dan zien, dat in het constante licht direct weer de normaal-krommen optreden, zijn we weer geneigd aan autonomie of aan „electriciteit" te gaan gelooven. Ik zou het verschijnsel als volgt willen interpreteeren: de factor X, die de oorzaak is, dat in het constante licht periodieke bewegingen optreden, is ook aanwezig tijdens de kunstmatige belichting. Daardoor krijgen we bij (kunstmatige) afwisseling van licht en donker, in de donkere kamer een bewegingsbeeld, dat volkomen identiek is met dat van bladeren in de kas. Gaan we dan 24 uur licht en 24 uur donker

geven, dan wil dat dus misschien zeggen: 24 uur X wel en 24 uur niet. Blijft dan het licht constant aan, dan is er alleen de, wat ik zou willen noemen „natuurlijke" factor X, die onmiddellijk de normaal-kromme te voorschijn roept, want de X uit het licht werkt weliswaar nog steeds in, maar nu constant. Het is ook denkbaar, dat de factor X, *naast* het licht zijn invloed blijft uitoefenen; m.a.w. licht en de factor X, hebben gelijken invloed op het blad. Op blz. 82 en 95 zal ik hier nog op terug komen. Door de reeds genoemde, daarbij komende schadelijke werking van constant licht, misschien wel van X zelf, is de beweging in het constante licht minder regelmatig. Waarom echter steeds precies in de lichtperiode de laagste stand van het blad en het keerpunt om 12 uur valt, kan ik vooralsnog niet verklaren. Gedurende al dien tijd waren de planten volkomen gezond. Pfeffer (29) heeft in 1907 bij de blaadjes van Albizzia lophanta ook een periode van 24 uur licht: 24 uur donker geïnduceerd, met goed gevolg; met Phaseolus heeft hij het echter niet gedaan, daarbij heeft hij een periode van 18 uur licht en donker ingevoerd, en vindt dan ook een volkomen aanpassing van het blad aan deze lichtwisseling. Uit zijn figuur 25A en B valt op te maken, dat de laagste stand van het blad in de lichtperiode viel, de hoogste echter in de 18 uur donker; terwijl dan door het blad talrijke schommelingen uitgevoerd werden, juist zooals ik het voor Canavalia gevonden heb. Met geen enkel woord maakt hij er melding van, dat de hoogste stand in de donker-periode valt, blijkbaar heeft hij er geen verklaring voor kunnen vinden. Als hij daarna de bladeren in constant licht houdt, gaan de bladbewegingen al spoedig over in een normaal rhythme van 12 uur, om ten slotte geheel op te houden, zooals altijd in constant licht. Ook hier dus weer eenzelfde resultaat, als bij Canavalia, alleen met dat verschil, dat de laatste niet ophoudt in het licht.

§ 3. *Proeven met Sprieten.*

Alvorens ik nu verder ga met de behandeling van de proeven in de donkere kamer moet ik eerst eenige merkwaardige resultaten vermelden, die ik in dien tusschentijd in de experimenteer-kas had gekregen. Nu gebleken was, dat afgesneden bla-

deren nog geruimen tijd blijven doorgaan met de slaapbewegingen, kwam de vraag bij mij op, of wellicht de bladschijf ook gemist kon worden, zoodat dan dus het gewricht geheel zelfstandig de bewegingen zou uitvoeren, hetzij autonoom, hetzij als gevolg van een of anderen prikkel. Van afgesneden bladeren verwijderde ik daartoe al het bladmoes en 4 nerven, zoodat uitsluitend het gewricht met de hoofdnerf achter bleef; op den gewonen afstand van 7,5 c.M., werd aan de nerf de trekdraad vastgemaakt. Dit geheel (bladsteel, hoofdnerf en gewricht) noem ik verder kortheidshalve „de Spriet".

Zulke sprieten plaatste ik nu op de manier van afgesneden bladeren in fleschjes en contrôleerde de bewegingen ervan. In-

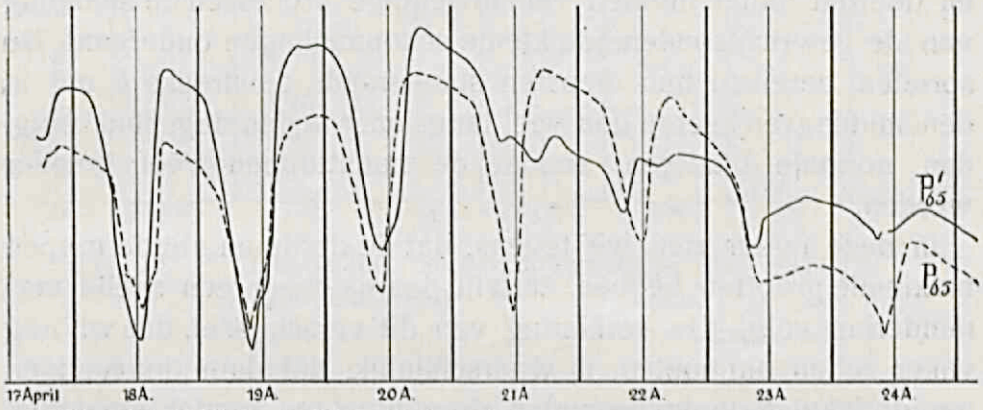


Fig. 25. P65′ (getrokken lijn) spriet.
P65 (stippellijn) spriet met paraffine omgeven. Exper. kas.

derdaad bleef de beweging doorgaan, zij het dan ook veel zwakker, dan bij normale planten, wat ons niet verbaast, na een dergelijke mishandeling. Het was denkbaar, dat de verdamping door de hoofdnerf nog een zekere rol zou spelen, al leek dit niet waarschijnlijk, omdat al spoedig zich een laagje wondkurk zal gevormd hebben. Van twee sprieten bestreek ik de eene met een laagje paraffine van laag smeltpunt (45° C.), zoodat alleen het gewricht vrij bleef, de andere diende als contrôle, terwijl bovendien het blad van een geheele plant als vergelijking aanwezig was. In fig. 25 vinden we de krommen van P65′ zonder paraffine en P65 met paraffine. Een bepaald verschil is niet waar te nemen, wel heeft de eene wat grooter uitslagen dan de andere, maar de groote overeenkomsten komen toch duidelijk uit. Vanaf

den 23sten April neemt bij beide de uitslag ineens sterk af, zonder dat echter uitwendig eenige verandering is te bespeuren: de gewrichten zien er volkomen groen en gezond uit, terwijl ook de turgescentie niet minder is geworden. Het feit, dat zulke sprieten nog vijf dagen lang een flinke beweging houden, is zeer merkwaardig, ondanks de geweldige wondprikkels heeft het gewricht zijn reactie-vermogen niet verloren. De amplitudo der bewegingen is gedurende de eerste 5 dagen grooter, dan van een afgesneden blad. Ik kom daarop en op de oorzaak ervan nog terug. Nu de bladschijf er niet meer is, zijn ook de kleine schommelingen in den dagstand verdwenen, wat weer een bewijs ervoor is, dat deze worden veroorzaakt door het gewicht ervan en doordat onder invloed van inwendige processen de spanning van de gewrichtsonderzijde kleine schommelingen ondergaat. De sprieten bereiken hun diepsten stand reeds omstreeks 6 uur in den middag en keeren dan veel langzamer in den dagstand terug, dan normale bladeren, zoodat de nachttoppen veel breeder worden.

In deze figuur zien we tevens, dat de derde en vierde toppen maximale grootten hebben, terwijl daarna weer een snelle vermindering volgt. De verklaring van dit verschijnsel, dat wij nog vaker zullen ontmoeten, is waarschijnlijk, dat door den hevigen wondprikkel na het wegsnijden, de gewrichten minder actief zijn, geleidelijk keert dan echter het volledige reactie-vermogen terug, maar nu zal het afstervingsproces zich meer en meer gaan doen gevoelen, waardoor de uitslagen spoedig in grootte gaan afnemen. Het is daarom niet gewenscht met zulke sprieten langer dan 5 à 6 dagen te experimenteeren.

Ik ben nog verder gegaan; van sprieten sneed ik nu de bladsteel zoover weg, tot er nog ongeveer 1 c.M. over was om hem in het glazen buisje van het fleschje te bevestigen; van de hoofdnerf werd eveneens alles weggesneden, totdat er nog een stukje van hoogstens $^1/_2$ c.M. over was. Aan dit stukje nerf bevestigde ik met paraffine een dun capillairtje van 1 m.M. dikte en 9 c.M. lengte. Op den gewonen afstand van 7,5 c.M. werd de trekdraad aan dit glazen staafje vast gemaakt. Toch was de beweging nog niet afgeloopen, zooals we zien uit fig. 26 voor P75 en P81. Gedurende de eerste dagen is de beweging nog vrij aanzienlijk,

neemt dan echter snel in grootte af, wat na een dergelijke verwonding wel te verwachten was.

Door deze proeven is gebleken, dat niet alleen het afgesneden blad, maar ook de spriet en zelfs nagenoeg het gewricht alleen, in staat is gedurende eenige dagen periodieke bewegingen uit te voeren. Het is dus het gewricht, dat de prikkel, b.v. de periodiek wisselende X, percipieert, en als gevolg daarvan een verandering in den turgor aan den onderkant ondervindt, waardoor

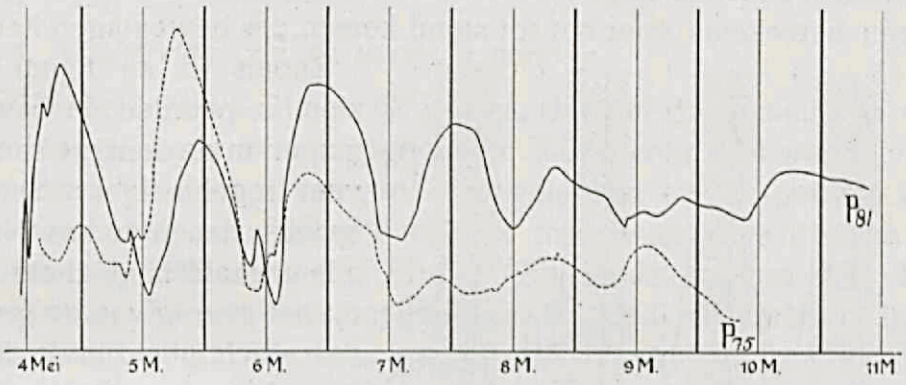


Fig. 26. P75 (stippellijn), bladschijfgewricht + glazen staafje.
P81 (getrokken lijn) idem.
Exper. kas.

de bladschijf naar boven of naar beneden wordt bewogen. De andere levensfuncties van de plant, als ademhaling, worteldruk, verdamping en assimilatie, krijgen daardoor een veel minder groote beteekenis voor de nyctinastie, al is het wel zeer waarschijnlijk, dat ze eenigen invloed er op kunnen uitoefenen. De gewrichten hebben steeds een donkergroene kleur, zoodat het niet onmogelijk zou zijn, dat de assimilatie, die daarin natuurlijk zal blijven doorgaan, de beweging der sprieten zou beïnvloeden. Om dit te onderzoeken nam ik twee sprieten, P62 en P63 (uit Surinaamsch zaad) en deed om het gewricht van den laatsten zwarte watten, zoodat alle lichttoevoer uitgesloten was en de beweging kon doorgaan. Dat de uitslagen daardoor intusschen toch in grootte zouden afnemen was te verwachten, daar er altijd eenige tegenstand door de watten blijft bestaan. Het was bijzonder donker weer, dus minder geschikt om een vergelijking over de assimilatie te maken. Ik deed deze proef daarom in de

donkere kamer, waar temperatuur en vochtigheid constant waren en de planten licht kregen van 8 uur 's morgens tot 8 uur 's avonds, en zij de overige 12 uur dus in het donker stonden. In fig. 27 vinden we de verkregen krommen, waaruit blijkt, dat weliswaar P63′ een minder grooten uitslag had, maar dat hadden we verwacht; overigens had deze spriet, ondanks de zwarte watten een heel duidelijke slaapbeweging gedurende bijna 5 dagen. Nog eenige keeren deed ik deze proef, steeds met gelijk resultaat, zoodat we hieruit mogen besluiten, dat de assimilatie weinig of geen beteekenis voor het tot stand komen der bewegingen heeft.

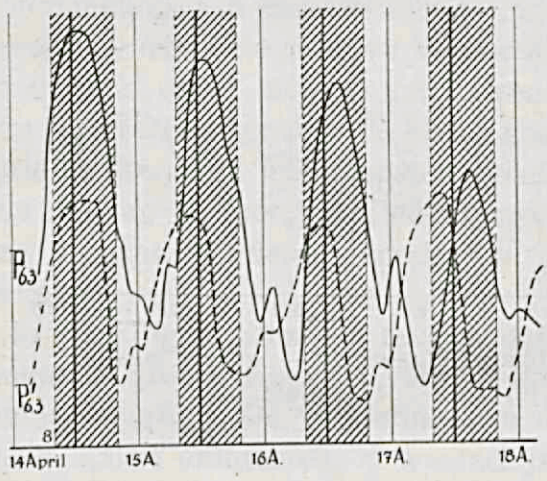


Fig. 27. P63′ (stippellijn) spriet; gewricht door zwarte watten omgeven. P63 (getrokken lijn) spriet; gewricht onbedekt. Donkere kamer.

Zooals in de figuur te zien is, worden de bewegingen in de donkere kamer veel regelmatiger en ook grooter dan in de kas. Naar alle waarschijnlijkheid is dit het gevolg van de grootere vochtigheid in de donkere kamer, wat ook wel blijkt uit de volgende waarneming. Van een partij jonge, ongeveer 3 weken oude planten, waren er een aantal met uiterst slappe bladeren en stelen.

De bladeren waren prachtig van grootte en kleur, maar overdag, als het warm in de kas werd, gingen de bladschijven hangen, niet omdat het gewricht dat veroorzaakte, maar door vermindering van den turgor in het bladmoes. De aarde, waarin de planten stonden, was goed nat, zoodat ik de slapte toeschreef aan de droogte van de atmospheer, waardoor meer water uit de bladschijf verdampte, dan door de wortels aangevoerd werd. Toch werd de kas twee keer per dag door en door nat gespoten. Ik nam een aantal van die planten mee naar de donkere kamer, waar voor de in gang zijnde proeven juist een normale periodieke belichting was. Reeds den volgenden dag waren de planten nagenoeg hersteld, en den daarop volgenden dag waren ze zoo fraai, dat ik ze voor

proeven kon gebruiken. Nog dikwijls heb ik dit toegepast, als ik zulke slappe planten had. Toevallig echter ontdekte ik, dat de wortels van dergelijke planten er bruin en ziek uitzagen; ik stuurde eenige van die planten naar Prof. Dr. Joh. Westerdijk in Baarn, die zoo vriendelijk was mij mede te deelen, dat we hier te maken hadden met een „voetziekte", veroorzaakt door een Fusarium. Daarmee was verklaard, dat de verdamping en de watertoevoer overdag niet in evenwicht waren. Natuurlijk gebruikte ik nu die planten niet meer.

§ 4. *Omkeering van de normale periode.*

We hebben op bladz. 68 gezien, dat het gemakkelijk is om de bladeren een 24-uurs periode te induceeren. Het was te verwachten, dat het even goed zou gelukken om de periode om te keeren, door overdag donker te maken en 's nachts licht te geven; in 1907 vermeldt Pfeffer (29) reeds, dat het met Phaseolus zonder bezwaar mogelijk is. Ik deed mijn proeven met een groot aantal planten, waarbij ook afgesneden bladeren. Ik zal deze laatste het eerst behandelen, omdat ik bij de bespreking van de resultaten met de geheele planten, tegelijkertijd een ander probleem wil ter sprake brengen.

Ik nam vier verschillende planten, waarvan twee uit Surinaamsch zaad in de kas waren opgekweekt, en twee in de donkere kamer bij constante temperatuur, vochtigheid en constant licht waren gegroeid (ook uit zaad van West-Indië). Van ieder dezer 4 planten nam ik een blad en bracht dit op de gewone manier in fleschjes aan de kimographions in de donkere kamer. Op 2 Maart, om 4 uur 's middags, maakte ik het donker, waarna om 8 uur 's avonds de lampen weer aangestoken werden; den volgenden morgen om 8 uur ging het licht weer uit en zoo verder. In fig. 28 zien we de krommen van P42 (gekweekt in constant licht) en P41 (uit de kas). Hoewel P42 voor het eerst in het donker kwam, reageerde het blad niet anders, dan dat uit de kas.

Ik vestig er nog eens de aandacht op, dat de zware tijdlijn, die nu in de lichtperiode valt, de werkelijke nacht is, terwijl de dunne lijn, waar de datum bij aangegeven is, de werkelijke dag is, maar hier juist in de donkerperiode valt. Het blijkt, dat de

eerste 24 uur eenige stoornis in het bewegingsbeeld te voorschijn roept; maar den 3den Maart reeds, om 8 uur in den morgen. begint de teruggang van de bladeren, zoodat nog 24 uur later de beweging weer regelmatig is, in een omgekeerd tempo. Wel vertoont P41 op 4, 6 en 7 Maart om ongeveer 6 uur 's morgens een flauwe neiging om een stijgende beweging uit te voeren, die echter niet doorzetten kan. Maar bij alle bladeren was het keerpunt altijd omstreeks 12 uur in den middag en 12 uur in den nacht, zooals we dat herhaaldelijk hebben kunnen waarnemen. Hoe het ook zij, wij zien uit deze proeven, dat de afgesneden bladeren onmiddellijk hun periode omkeeren, als ze door een andere belichting daartoe gedwongen worden.

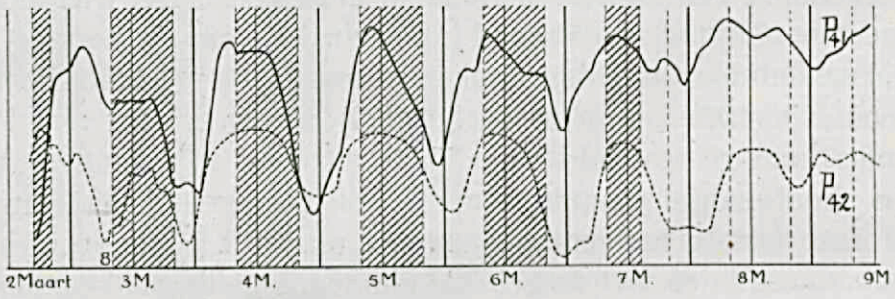


Fig. 28. P41 (getrokken lijn) gekweekt in de kas.
P42 Afgesneden bladeren (stippellijn) gekweekt in constant licht. Donkere kamer. Omgekeerde periode.

Wij zullen ons nu wenden tot dezelfde experimenten met geheele planten. Dat het zonder eenig bezwaar mogelijk was de periode daarvan om te keeren, wist ik al door voorloopige proeven, maar ik wilde nu tegelijkertijd de volgende vragen zien te beantwoorden:

A/ Wanneer wordt de omgekeerde periode sneller aangenomen, als na eenige dagen van normale afwisseling van licht en donker, de omkeering begint met a/ het niet aangaan van het licht op een ochtend, of b/ de omkeering begint met het niet uitgaan der lampen 's avonds?

B/ Als na eenige dagen de omgekeerde periode regelmatig is geworden, welke periode zal de beweging dan aannemen, als de planten daarna gehouden worden a/ in constante duisternis, of b/ in constant licht?

Het was daarbij mogelijk, telkens een vraag van A te combi-

neeren met een vraag van B, zoodat er twee proefseries, ieder van eenige weken, noodig waren. Voor iedere serie nam ik vier krachtige, uit Surinaamsch zaad opgekweekte, planten. Nadat ik in Delft de antwoorden op deze vragen had onderzocht, was Prof. Went zoo bereidwillig ook de donkere kamer van het Botanisch Laboratorium in Utrecht op precies dezelfde manier te laten inrichten als die in Delft. In den Utrechtschen Hortus werden ook een aantal Canavaliaplanten gekweekt uit West-Indisch zaad, zoodat ik in Augustus de gelegenheid had de verkregen resultaten in Utrecht nog eens te bevestigen met planten, die onder andere omstandigheden waren gegroeid.

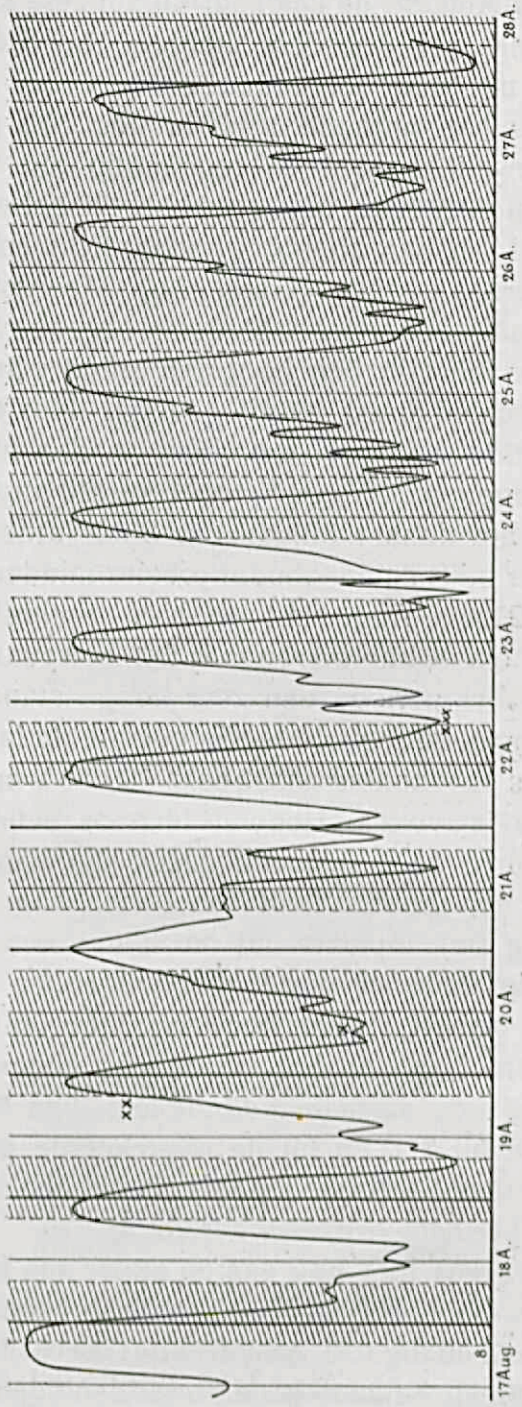


Fig. 29. P121 (gekweekt in Utrecht). Normale periode — omgekeerde periode — constante duisternis. Geheele plant. Donkere kamer (Utrecht).

Het merkwaardige is nu, dat de krommen van al die planten onderling zóó gelijkvormig zijn, dat ik kan volstaan, met van iedere serie er één weer te geven. Maar ik voeg er nadrukkelijk aan toe, dat dit niet is die kromme, die toevallig een gewenscht resultaat heeft opgeleverd, maar het is er één uit vele, die alle eenzelfde beeld te zien gaven. Zoo

vinden we in fig. 29 de kromme van P121, (Utrecht), die den 17den Aug. uit de kas naar de donkere kamer werd overgebracht, dus met nog 3 andere planten. Om 8 uur dien avond ging het licht uit, den volgenden morgen om 8 uur weer aan, en zoo verder, de normale periode dus. Als dan blijkt, dat de uitslagen flink groot en regelmatig zijn, worden de lampen den 20sten Aug. niet ingeschakeld, dit gebeurt pas om 8 uur dien avond, en dan steeds 's nachts licht en overdag donker, de omgekeerde periode (vraag Aa). Meerendeels vinden we in de normaal-krommen der bladeren om ongeveer 6 uur in den ochtend, als ze bijna in den hoogsten stand zijn, een kleine daling, die dan echter direct wordt gevolgd door een hernieuwde stijging. Ditzelfde zien wij ook hier, in den nacht van 19 op 20 Aug. aangegeven door een *; tegelijkertijd ongeveer treft dan de prikkel door het donker blijven om 8 uur 's morgens, waardoor het blad verder blijft dalen, zoodat precies middernacht het keerpunt valt. Den 21sten Aug. zakt het blad 's middags een aanzienlijk stuk, maar om 8 uur 's avonds is het keerpunt, zoodat nu middernacht, in de lichtperiode een zeer hooge stand wordt bereikt. Dan is de omgekeerde periode vastgelegd, de laagste stand wordt verder steeds ingenomen omstreeks 12 uur 's middags, de hoogste tegen 8 uur 's avonds. Hoewel toch de belichting heel wat zwakker is dan in de kassen om dezen tijd van het jaar, is de uitslag bijzonder groot. Vanaf den 24sten Aug. blijft het constant donker (vraag Ba), inplaats dat om 8 uur n.m. het licht aangaat. Als gevolg daarvan wordt den volgenden dag de laagste stand iets later bereikt. Weer een dag later en we zien, dat het blad pas om 8 uur in den avond juist omhoog begint te gaan, terwijl het bij een normale periode om dien tijd nog aan het zakken is (zie bij **), en bij de omgekeerde periode dan juist de hoogsten stand heeft (zie bij ***). Vanaf den 27sten is de oorspronkelijke periode vrijwel weer terug.

Alvorens hier nog een en ander aan toe te voegen, zal ik eerst het tweede deel der vragen bespreken. Hiervan vinden we een kromme in fig. 30, van P111 (Utrecht). De eerste twee dagen de normale belichting, dan blijft den 6den Aug. om 8 uur 's avonds het licht aan, dit gaat pas uit om 8 uur den volgenden morgen, en verder weer de omgekeerde periode (vraag Ab). Reeds dien

zelfden nacht, dat het licht aanblijft, zien wij een reactie; de stijging gaat veel minder snel, zoodat den volgenden dag de hoogste stand pas wordt bereikt om ongeveer 3 uur in den middag (bij *). (Bij normale belichting om 8 uur in den ochtend, zooals b.v. op 5 en 6 Aug.). Het schommelt dan lang om de horizontale en begint eerst om 12 uur 's nachts te zakken (normaal: 3 uur n.m.), zoodat het keerpunt nu om 6 uur in den morgen valt (zie bij **). Dan is verder de beweging regelmatig omgekeerd; om 8 uur 's avonds de hoogste, om 12 uur 's middags de laagste stand, precies zooals in het vorige geval.

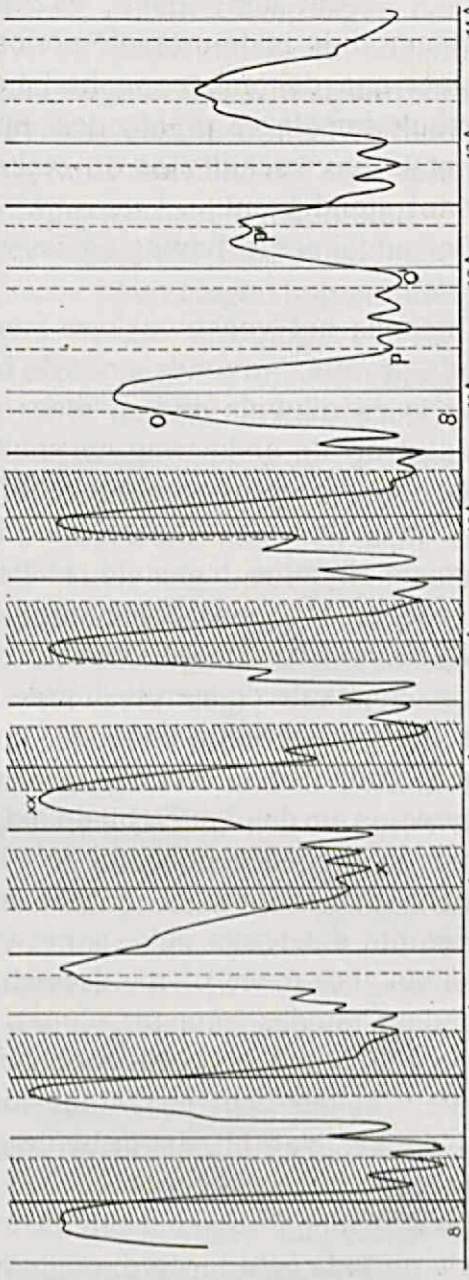


Fig. 30. P111 (gekweekt in Utrecht). Normale periode — omgekeerde periode — constant licht. Donkere kamer (Utrecht).

Wij kunnen hier wel met groote zekerheid uit besluiten, dat de omkeering van de periode even snel gaat, of wij deze verkrijgen door het licht den eersten nacht te laten branden, dan wel door het de eerste 24 uur donker te laten.

Den elfden Aug. bleef het licht 's morgens om 8 uur doorbranden, zoodat de planten in constant licht kwamen (vraag Bb). Het blad reageert onmiddellijk door minder diep te zakken. (Alle 8 onderzochte planten deden zoo). Den volgenden morgen om 8 uur was het blad nog in den dagstand; om het frappante van deze

reactie goed te overzien, vergelijke men de volgende punten:

11 Aug. 8 uur v.m. (O) met 12 Aug. 8 uur v.m. (O′) en
11 „ 8 uur n.m. (P) „ 12 „ 8 uur n.m. (P′).

In 24 uur tijds is de normale periode dus teruggekeerd, terwijl niets meer aan de omkeering herinnert.

De resultaten dezer proefseries zijn dus:

1. Het is onverschillig of de omkeering door 24 uur licht of donker tot stand komt.
2. De omgekeerde beweging is volkomen gelijkvormig met de normale.
3. Ondanks het veel zwakkere kunstlicht zijn de uitslagen van maximale grootte, 's avonds stoot de bladschijf tegen den stengel, overdag is zij dikwijls min of meer schuin omhoog.
4. Volgt op de omkeering constante duisternis, dan is na 3 à 4 dagen de normale periode teruggekeerd, met even groote amplitudo.
5. Volgt op de omkeering constant licht, dan is reeds na 24 uur het normale rhymthe ingesteld, maar met kleiner amplitudo.

Ik vestig er nog eens den nadruk op, dat alle planten, zoowel in Delft als in Utrecht, dit verschijnsel even mooi vertoonden, alleen in constante duisternis duurde het bij sommige iets langer, eer de normaal-periode duidelijk terug was; toch kunnen de krommen nooit den indruk weergeven, dien de waarnemer krijgt, als hij, gewoon om de planten bij de omgekeerde periode 's morgens om 8 uur in diepen slaapstand te vinden, ze na één keer 12 uur extra licht, den volgenden morgen mooi horizontaal ziet staan. Als constante duisternis volgt is het verschil geleidelijker, de bladeren staan dan meer of minder schuin 's morgens, en dus is de tegenstelling minder frappant.

Semon (39) vond in 1905 voor Acacia iets dergelijks. Als hij de planten 24 uur licht en 24 uur donker gaf en daarna constant licht of donker, zag hij, dat in beide gevallen de oorspronkelijke, normale periode terugkeerde.

Pfeffer (29) daarentegen heeft in 1907 bij Phaseolus een omgekeerde periode geïnduceerd, maar vindt, dat daarna in constant licht of donker de bewegingen in het nieuwe, dus niet in het normale, tempo verder gaan, tot ze eindelijk ophouden. Hij zegt op blz. 436: „Wird während der Tageszeit verdunkelt und während der Nacht beleuchtet, so sind auch die Phasen der Nachschwin-

gungen um 12 Stunden verschoben. Da diese nunmehr gerade entgegengesetzt verlaufen wie die Nachschwingungen der normalen Schlafbewegungen, so wird damit noch im näheren erwiesen, dass die Nachschwingungen ganz allein durch die induzierte Bewegungsperiodizität bedingt sind, dass also nicht etwa andersartige Aussenverhältnisse eine Rolle spielen, die sich in unkontrollierbarer Weise mit dem Tageswechsel wiederholen."

In 1911 had Pfeffer (31) gevonden, dat Phaseolus-bladeren in constant licht met de dagelijksche bewegingen blijven doorgaan, als de gewrichten door zwarte watten zijn omgeven. Hij geeft de bladeren eerst een omgekeerde periode, die ze gemakkelijk aannemen, en brengt ze daarna in constant licht, om aan te toonen, dat inderdaad geen „Lichtstarre" optreedt. Wanneer wij echter de krommen, die hij weergeeft (fig. 16A en B, blz. 54) bekijken, blijkt het, dat na 3 dagen de bladeren weer op de normale manier bewegen; zij zetten hun bewegingen dus niet voort in het omgekeerde tempo, zooals Pfeffer in 1907 vermeldde, en waarvan ik boven iets geciteerd heb. Het zonderlinge is echter, dat Pfeffer daar niets over zegt; het lijkt mij zeer onwaarschijnlijk, dat het hem niet opgevallen is, dat b.v. op 2 Nov. het blad om 12 uur 's middags den laagsten stand heeft, terwijl het 5 Nov. op dienzelfden tijd in den hoogsten stand staat.

Wij kunnen ons de terugkeer der normale bewegingen in constant licht of donker verklaren, door aan te nemen, dat de plant toch een autonoom bewegingsvermogen heeft, dat echter door de afwisseling van licht en donker sterk beïnvloed wordt, met andere woorden, de aitionastische reactie is sterker dan de autonome. Is echter de eerste niet aanwezig, dan treedt de tweede weer op den voorgrond, zooals in constant licht of donker. Even goed echter kunnen we zeggen, dat de factor X, die zooals we voorloopig aangenomen hebben sterk in kunstlicht vertegenwoordigd is, de omkeering der bewegingen veroorzaakt. Komen de planten dan in constant licht of donker, dan krijgt de „natuurlijke X", die zich buiten door de afwisseling van dag en nacht steeds doet gelden, weer de overhand, zoodat de bewegingen weer normaal worden.

Met een derde mogelijkheid, dat het licht denzelfden invloed

op de bewegingen heeft, als de factor X, zijn de genoemde verschijnselen ook te verklaren. Immers door de veranderde belichting hebben wij de periode omgekeerd. Volgt dan daarna constant licht of constante duisternis, dan is er geen periodiek wisselende invloed van het licht meer en dus kan X zich weer op normale wijze doen gelden, zoodat de oorspronkelijke periode terugkeert.

Onverklaarbaar is dan echter, waarom deze in constant licht reeds na 24 uur weer terug is, maar in constante duisternis zeer geleidelijk weer te voorschijn komt (zie ook blz. 78). Dat in het constante licht de uitslagen kleiner worden, is weer een bewijs voor de veronderstelling, waarop ik reeds eerder de aandacht gevestigd heb, dat het licht op een of andere manier de bewegingen tegenwerkt. In de komende proeven zullen we dit verschijnsel in nog sterker mate zien optreden, zoodat ik er dan nader op in zal gaan en zal verwijzen naar de desbetreffende analogieën uit de literatuur.

§ 5. *Proeven in constante duisternis.*

In verband met de bij bovenstaande proeven verkregen resultaten, leek het mij gewenscht het gedrag der planten gedurende eenigen tijd na te gaan bij constante duisternis en bij constant licht. Maar niet alleen de geheele plant, ook afgesneden bladeren en sprieten betrok ik in dit onderzoek. In fig. 31 zien we de kromme, die een van de vier geheele planten, P117, gedurende 10 dagen heeft geschreven. De eerste dagen is de kromme eenigszins onrustig, maar blijft dan verder zeer regelmatig tot den 12den Augustus. Dan beginnen gele vlekken op te treden, waarna ook de beweging vrijwel afgeloopen is. Den 11den Augustus had ik 1 uur licht gegeven, wat nagenoeg geen gevolg had; dat kan ook haast niet, omdat de uitslagen maximaal waren. Den 13den Augustus was het afstervingsproces al zoover, dat geen reactie meer volgde. Wanneer we nu echter zien, dat alle auteurs, als Pfeffer, Stoppel, Semon en anderen nadrukkelijk vermelden, dat groene planten reeds na een paar dagen „Dunkelstarre" vertoonen, dan is het frappant, dat Canavalia-planten 8 dagen in donker goed blijven en een onverminderde beweging hebben. Steeds weer vallen de nachttoppen om 12 uur en de hoogste

stand omstreeks 8 uur 's morgens. Er is hier dus geen sprake van wat Pfeffer noemt „ausklingen" der bewegingen. Hetzelfde, maar nog fraaier, zien we in fig. 32 voor P116, één der afge-

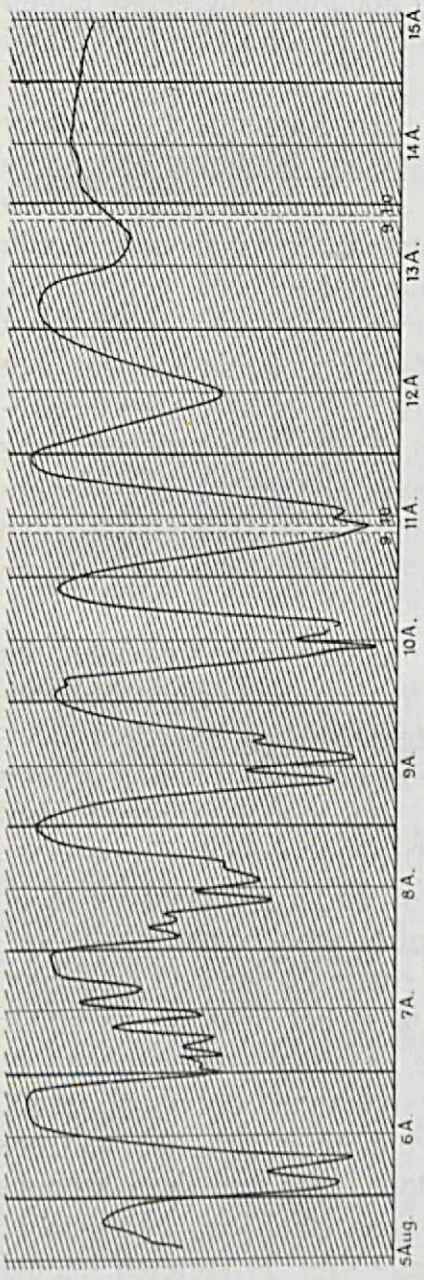


Fig. 31. P117 (geheele plant). Constant donker. Donkere kamer.

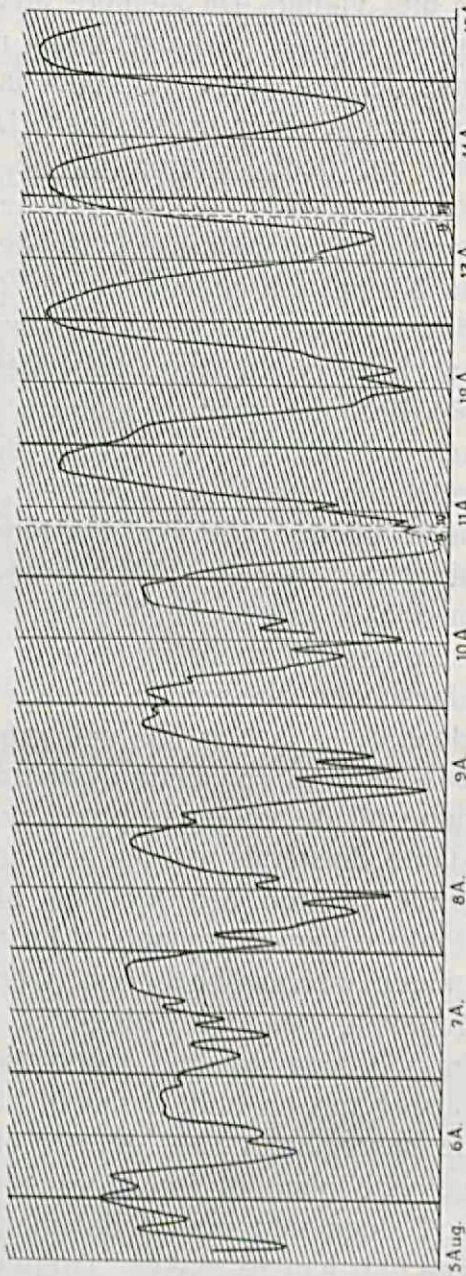


Fig. 32. P116 (afgesneden blad). Constant donker. Donkere kamer.

sneden bladeren, die ik gebruikte, van 5 tot 15 Augustus. Gedurende de eerste paar dagen is de beweging eenigszins onregelmatig, maar vanaf 8 Aug. is de kromme veel gelijkmatiger.

Eigenaardig zijn de onrustige nachttoppen op 5 en 9 Aug. Dit verschijnsel heb ik vaker waargenomen bij planten en bladeren, die zich in constante duisternis bevinden; een verklaring ervoor kan ik niet vinden. De kleinere uitslagen gedurende de eerste dagen zullen wel in verband staan met den wondprikkel en vooral met de geweldige storingen in de stofwisseling, daar nu geen assimilatie meer plaats heeft. Den 11den Augustus gaf ik weer één uur licht, waarop bij de afgesneden bladeren een flinke reactie volgde: de uitslagen nemen aanzienlijk in grootte toe en worden minder onrustig. Nu de bladeren weer diep zakken, zijn de kleine schommelingen in den nachtstand ook verdwenen. Hoewel deze bladeren maximale bewegingen hadden, had het uur licht op 13 Aug. dus feitelijk geen zin, maar het was dan ook bestemd voor de geheele planten, zooals we reeds besproken hebben. Na dit verblijf in donker waren de bladeren nog volkomen groen en turgescent, in tegenstelling dus met de geheele planten, die een zoo lang verblijf in donker niet konden uithouden. Ik heb zulke afgesneden bladeren wel tot 14 dagen in donker groen zien blijven.

Zooals wij reeds opgemerkt hebben, zijn de bewegingen der afgesneden bladeren in afwisselend licht en donker niet zoo aanzienlijk; er is hier dus een groote tegenstelling tusschen lichtwisseling en constante duisternis. Deze vinden wij in nog grooter mate bij de volgende proef, waarbij een aantal sprieten in constante duisternis werden gehouden. Daartoe werd van 4 verschillende planten een krachtig blad tot spriet gemaakt en in de donkere kamer geplaatst. Om te contrôleeren, of het reactie-vermogen wel aanwezig was, werd de eerste 24 uur licht en donker gegeven, pas den volgenden dag bleef het licht steeds uit. In fig. 33 zien we het merkwaardige resultaat: direct neemt de uitslag toe en blijft 6 dagen haast onverzwakt doorgaan, terwijl de bewegingen veel grooter en regelmatiger zijn, dan van een geheele plant of een afgesneden blad. Niets aan deze kromme zou doen vermoeden, dat men met een steel, een gewricht en een nerf had te maken. Trouwens, alle vier de sprieten hadden zoo'n fraai bewegingsbeeld. Canavalia vertoont in constante duisternis geen spoor van „Dunkelstarre", zooals in de literatuur voor alle mogelijke planten wordt opgegeven. Volgens Pfeffer

zijn groene Phaseolusplanten in 2 à 3 dagen bewegingloos en al heel spoedig daarop dood.

Weer staan we hier voor het groote probleem, of de autonomie der bewegingen de oorzaak van de onverzwakte voortzetting is, dan wel of het de al zoo vaak genoemde factor X is, die door zijn periodieke veranderingen de slaapbewegingen tot stand brengt, wanneer schijnbaar „alle" uitwendige omstandigheden constant gehouden worden. Maar zooals gezegd, in het laatste hoofdstuk kom ik hier uitvoeriger op terug.

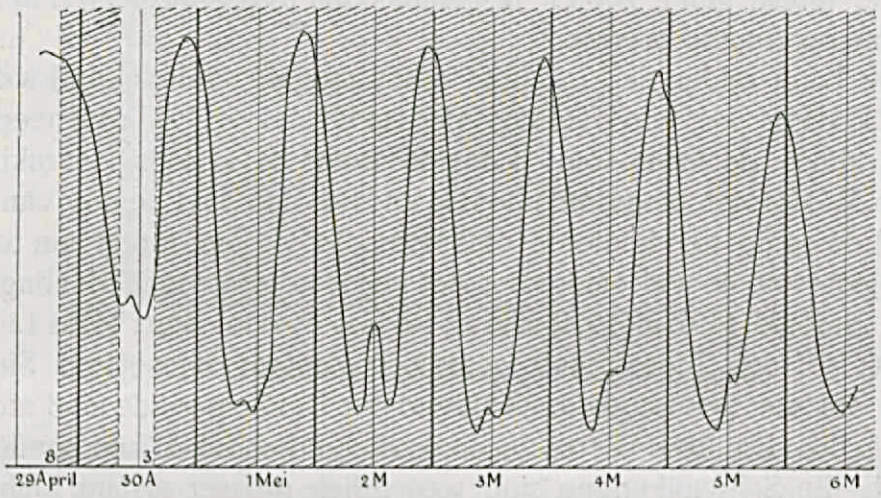


Fig. 33. P80 (spriet). Constant donker. Donkere kamer.

Gedreven door het verlangen, om iets naders omtrent die geheimzinnige X te weten te komen, had ik de volgende opstelling gemaakt. Ik heb reeds opgemerkt, dat ik aanneem, dat door licht de werking van X wordt versterkt, of wel, dat X zich in het licht bevindt, zoodat met een belichting 's nachts en duisternis overdag, de periode gemakkelijk is om te keeren.

In het lokaal, grenzende aan de donkere kamer, liet ik onder een glazen klok een 500-Watt lamp branden. De glazen klok bevond zich in een koperen bak, door een rubber-band luchtdicht afgesloten. Onder in den bak waren twee openingen. Door een aquarium-pompje werd de lucht geperst langs de brandende lamp, (door stroomend water werd de glazen klok gekoeld) en dan door een gaatje in den muur naar de donkere kamer (door rubberslangen). Op dezelfde manier waren hier onder twee glazen

klokken, twee afgesneden bladeren opgesteld, ieder aan een kimographion, dat zich natuurlijk ook onder de klok bevond. De klokken stonden luchtdicht in koperen bakken, die weer van onderen twee gaten hadden. In de donkere kamer was constant licht. De lucht die „belicht" was geworden, stroomde door een lange glazen buis in de eerste klok, vloeide van boven naar beneden langs de plant, verliet deze klok en kwam vervolgens in de tweede, weer van boven naar beneden langs de plant en ging dan naar buiten, waarna ze door een waschfleschje met water moest gaan, zoodat ik gemakkelijk kon contrôleeren of de pomp regelmatig werkte.

De lamp onder de klok (dus in het aangrenzende lokaal) werd nu 's nachts *wel* en overdag *niet* aangestoken; ik redeneerde dan aldus: de lucht komt 's nachts onder de klok in aanraking met X, stroomt langs de planten en kan dan met behulp van X de beweging der bladeren omkeeren. Ik wil hier direct aan toevoegen, dat ik wel eenigszins het oog had op de mededeelingen van Stoppel (49) in 1919 als zij op blz. 15 o.m. zegt: „Das Licht wirkt auf den Ionengehalt gerade im entgegengesetzten Sinn, wie auf die Leitfähigkeit. Während der Dunkelperiode sind nicht allein die absoluten Werte der Ionisation erheblich höher, sondern auch die Schwankungen sind wesentlich grösser als im Licht."

Een week lang heb ik deze proef laten duren, echter zonder dat ik ook maar een aanduiding van een omkeering der periode kon vaststellen. Door omstandigheden kon ik hier niet verder op doorgaan, zoodat ik deze proef nog slechts als zeer voorloopig beschouw.

§ 6. *Proeven in constant licht.*

Het ligt voor de hand, dat ik nu ook nog het gedrag van planten, afgesneden bladeren en sprieten in constant licht heb vervolgd. Ik zal beginnen met de laatste. Weer werden van 4 verschillende planten de bladeren tot sprieten gemaakt, en in de donkere kamer eerst gedurende 36 uur gecontrôleerd, of ze normaal reageerden, en toen dat het geval bleek te zijn, in constant licht gehouden. In fig. 34 vinden we de kromme van P73. Na het ophouden van de periodieke belichting, nam in constante duisternis de uitslag toe, hier echter zien we, dat in het licht de

beweging al spoedig aanzienlijk afneemt. Den 28sten April begonnen de toppen der sprieten zich om te krullen, zoodat de registratie niet zuiver meer was en de proef dus beëindigd werd. Toch is alweer het bewegingsbeeld niet onaardig voor zoo sterk mishandelde plantendeelen.

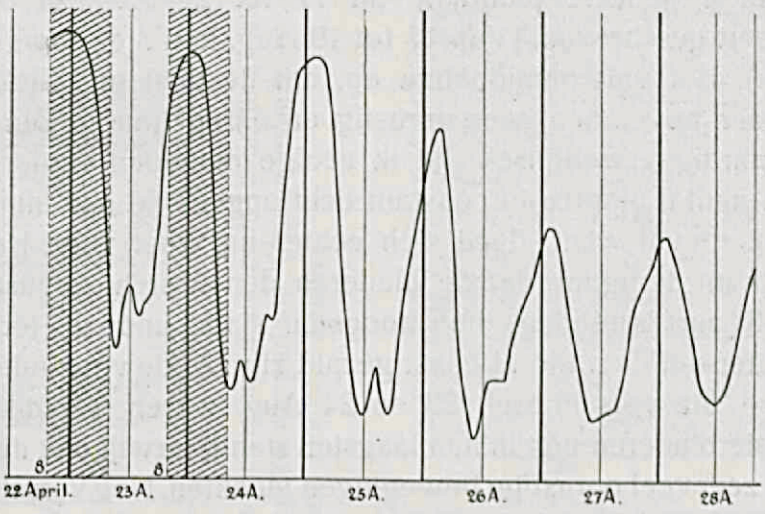


Fig. 34. P73 (Spriet). Constant licht. Donkere kamer.

Een groote tegenstelling hiermee is de kromme, die de afgesneden bladeren ieder gaven (fig. 35). Door een ongeval konden de bewegingen gedurende de eerste 2 dagen niet geregistreerd worden, pas vanaf den 19den Aug. waren de kimographions weer bruikbaar. Het blijkt, dat de bladeren slechts weinig beweging hebben, zoodat het schijnt, alsof „Lichtstarre" zou optreden, met de bij Phaseolus dan geregeld optredende kleine schommelingen. Vanaf den 20sten echter, dus nadat de bladeren 3 dagen in het licht hadden gestaan, begonnen de dagelijksche bewegingen weer duidelijk te voorschijn te treden, zij het dan ook met een kleine amplitudo. Over de donker-periode na den 24sten zal ik het pas hebben, als we ook het gedrag der geheele planten hebben leeren kennen. Dat de bladeren de eerste paar dagen nagenoeg geen, en daarna slechts een zeer zwakke beweging hebben, verwondert ons niet, want er zijn hier twee factoren in 't spel, die remmend werken. In de eerste plaats de al zoo vaak genoemde „schadelijke" werking van het licht, en ten tweede zal de stofwisseling in de bladeren in het constante licht veel meer in de war raken,

dan in constante duisternis, omdat in het licht de assimilatie zal blijven doorgaan, en we dus wel mogen veronderstellen, dat de daarbij gevormde stoffen op een of andere manier den turgor der gewrichten zullen beinvloeden en daarbij eveneens de bewegingen storen. Ten slotte vinden we in figuur 36 de kromme, die P125, één van 4 geheele planten, van 17 tot 24 Aug. in constant licht heeft geschreven. (Van 17 tot 19 Aug. kon niet geregistreerd worden). Het valt onmiddellijk op, dat de uitslagen flink groot zijn, maar bovendien zeer onrustig en onregelmatig. Een hoogst merkwaardig verschijnsel, dat ik eenige maanden eerder ook al bij een aantal planten in constant licht opgemerkt had, maar toen aan een toeval weet, deed zich echter nu weer voor. Het blijkt namelijk uit de figuur, dat de bladeren den 20sten Augustus pas tegen 6 uur 's middags hun hoogsten stand hadden, terwijl zij normaliter om dien tijd al haast gezakt zijn. Al de volgende dagen zien we dit verschijnsel. 23 en 24 Aug. waren 's middags om 12 uur de bladeren nog in hun laagsten stand, terwijl ook de nachttoppen zeer veel onrustige bewegingen maakten. Nog verschillende malen heb ik planten in constant licht gehouden, waarbij de beweging zoo totaal in de war liep, dat na eenige dagen de bladeren een volkomen omgekeerde periode hadden, die echter op haar beurt, na eenigen tijd weer vertroebelde en in de normale beweging overging. Maar zelfs zonder speciaal op de krommen te letten, valt het iemand, die gewend is dag aan dag den stand van bladeren te contrôleeren, direct op, dat deze in het licht veel ongelijkmatiger is, ook dan, wanneer men een aantal tegelijk gebruikte bladeren onderling vergelijkt. Dezelfde factoren, die we bij de afgesneden bladeren vonden, schadelijke werking en gestoorde stofwisseling, zullen ook hier wel de oorzaak zijn.

Uit één der voorgaande proeven was voorloopig gebleken, dat het belichten van de lucht, vóór zij over de planten gaat, niet de mogelijkheid geeft, om de periode om te keeren. Het leek mij dus niet onmogelijk, dat het de stralen van het licht, of van de factor X zouden zijn, die voor het tot stand komen der bewegingen noodig waren. Om dit te onderzoeken deed ik het volgende. Eén der lampen in de donkere kamer werd zoodanig met een dikken zwarten fotographie-doek omgeven, dat er, als de lamp brandde, volstrekt geen licht meer doorging, de lichtafsluiting

was volkomen. De andere lamp bleef uit, zoodat het volslagen

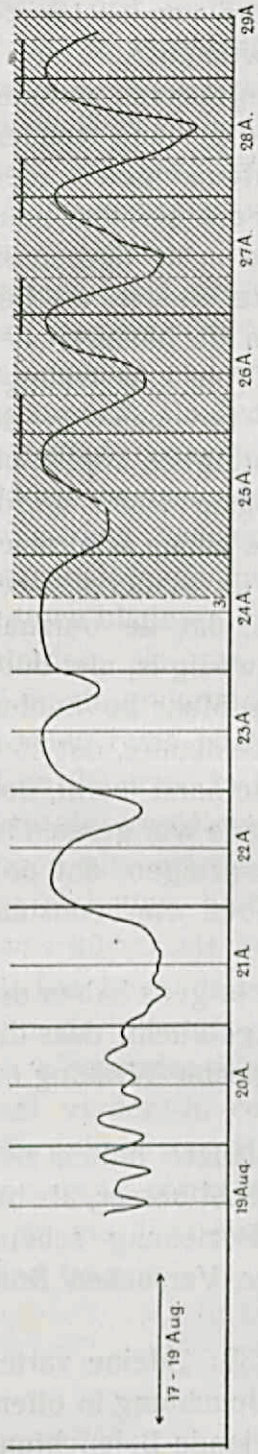


Fig. 35. P124. Afgesneden blad; constant licht; daarna constant donker en „belichting" met een in een zwarten doek gewikkelde lamp, in een omgekeerde periode. (Aangegeven door een streep boven aan de figuur). Donkere kamer.

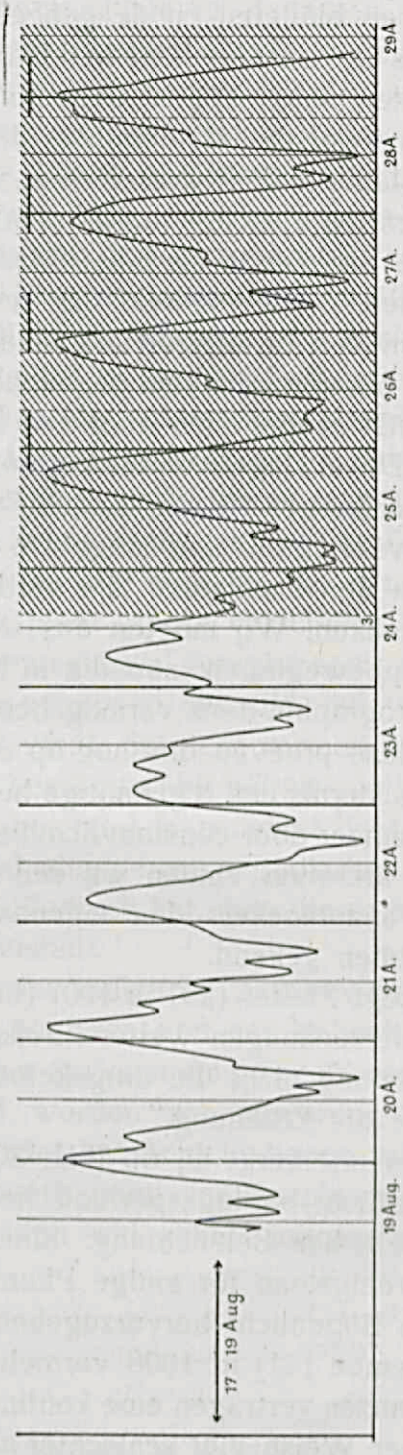


Fig. 36. P125. Geheele plant; constant licht; daarna constant donker en „belichting" met een in een zwarten doek gewikkelde lamp, in een omgekeerde periode. (Aangegeven door een streep boven aan de figuur). Donkere kamer.

donker in het lokaal was. De lamp in den doek werd 's nachts

aangestoken en was overdag uit, dus de omgekeerde periode. De afgesneden bladeren en de geheele planten, die van 17 tot 24 Augustus in constant licht hadden gestaan, kwamen dus nu in het donker, maar met een „bestraling" in een omgekeerde periode. Ik had verwacht, dat tenminste de planten, die gekeerd stonden naar de lamp in den zwarten doek, wel eenige afwijkingen zouden vertoonen ten opzichte van de planten, die gekeerd stonden naar de lamp, die steeds uit bleef. Maar zooals we in de figuren 35 en 36 zien, is dit volstrekt niet het geval; integendeel, de bewegingen van de afgesneden bladeren en van de bladeren der geheele planten zijn veel regelmatiger (de 12 uur „bestraling" zijn steeds aangegeven door een zwarte lijn, bovenaan in de figuur). De uitslagen worden grooter, de nachttoppen komen nu weer precies om 12 uur 's nachts en de hoogste stand wordt bereikt vóór 12 uur 's middags. De eigenaardige kleine schommelingen in den nachtstand zijn verdwenen, nu de bladeren weer dieper zakken. Wij moeten dus wel besluiten, dat de oorzaak der slaapbewegingen, zoo die in het licht aanwezig is, niet door een photographie-doek vermag heen te dringen. Maar bovendien leeren deze proeven ons nog op zeer duidelijke manier, dat constante duisternis een regelmatige beweging in de hand werkt, ook dan, wanneer door constant licht het rhythme in de war geraakt is.

In de literatuur vinden wij een aantal aanwijzingen, dat ook andere onderzoekers den eigenaardigen invloed van constant licht hebben gekend.

Zoo zegt Pfeffer (29) in 1907 (blz. 469): „Uebrigens haben unsere Untersuchungen weitere Beispiele dafür gebracht, dass die Verdunkelung nicht die umgekehrte physiologische Wirkung erzielt wie die Erhellung."

Bovendien merkt hij op (blz. 301): „die Pflanzen halten sich im Tantallicht bei tagesperiodischem Lichtwechsel besser, als bei kontinuierlicher Beleuchtung. Eine ähnliche Beziehung scheint auch, wenigstens für einige Pflanzen, aus den Versuchen Bonniers im Bogenlicht hervorzugehen."

En Semon (41) in 1908 vermeldt op blz. 239: „Meine zarten Keimpflanzen vertrugen eine kontinuierliche Beleuchtung in offensichtlicher Weise viel schlechter als abwechselende Beleuchtung und Verdunkelung."

Pfeffer (32) vond in 1915 voor Phaseolus, dat de bladbewegingen ook in constant licht normaal bleven doorgaan, als ten minste de gewrichten door zwarte watten waren omgeven. Hij voegt er nadrukkelijk aan toe, dat de bewegingen in het constante licht vrijwel gelijk waren aan de uitslagen van de bladeren bij periodieke belichting, kleine afwijkingen daargelaten.

Maar wanneer we zijn krommen bekijken, zien we iets anders. Onder normale omstandigheden valt de nachtstand bij Phaseolus omstreeks 12 uur 's nachts, de hoogste tusschen 6 en 12 uur in den morgen. Op blz. 50 geeft hij de kromme, die zoo'n blad, met omhuld gewricht, in constant licht gedurende 6 dagen heeft geschreven. Na 3 dagen is de periode blijkbaar omgekeerd, want nu valt de hoogste stand om 12 uur 's nachts, de laagste op het midden van den dag. Maar met geen enkel woord maakt Pfeffer er melding van en toch kan ik me weer niet voorstellen, dat het hem niet opgevallen zou zijn. Wel zegt hij, dat er tusschen de twee bladeren van eenzelfde plant groote verschillen kunnen optreden, als van beide de bewegingen geregistreerd worden. Hij heeft gedurende 14 dagen nagegaan den tijd, die verloopt tusschen twee nachttoppen, en vindt, dat deze varieert tusschen 18 en 26 uren. In ieder geval beschouwt hij het als een bijzaak, want de hoofdkwestie is, dat het blad in constant licht bewegingen uitvoert, die: „annähernd einen tagesperiodischen Rhythmus einhalten, wobei man den Eindruck hat, dass dieser häufiger etwas kürzer als 24 Stunden ausfällt."

Ik beschouw deze zaak eenigszins anders; in constante duisternis gaan de bewegingen van de bladeren van een geheele plant, van afgesneden bladeren en van sprieten met zeer groote regelmaat verder, in constant licht worden ze verwarder, keeren zelfs geheel om. Hieruit volgt, dat het licht in hooge mate belemmerend werkt op den normalen gang der slaapbewegingen, of ze nu door een factor X, dan wel geheel autononoom tot stand komen.

HOOFDSTUK III

THEORETISCH GEDEELTE.

Wij zullen nu trachten met de gegevens, die ik door mijn proeven heb gekregen, een werk-hypothese op te stellen, die bovendien niet in strijd komt met de feiten uit de literatuur.

Wanneer we ons nu nog eens de vraag stellen, of de slaapbewegingen autonoom zijn, waarbij dan het licht meer of minder regelend kan optreden, of wel, dat ze worden veroorzaakt door een uitwendigen prikkel, dan kunnen we niet ontkennen, dat er voor de beide mogelijkheden gegevens te vinden zijn.

Het is gebleken (§ 3), dat de bladschijf van geen direct belang is voor het tot stand komen der bewegingen, want als alleen de hoofdnerf overgebleven is, worden nog gedurende 6 dagen flinke bewegingen uitgevoerd. Ook wanneer de bladschijf in papier wordt gewikkeld, treedt geen stilstand in (blz. 48).

Dan is dus, indien wij de tweede mogelijkheid aannemen, het gewricht zoowel het percipieerende als reageerende orgaan. Het is zeer onwaarschijnlijk, dat de bladsteel of een uitgedroogde hoofdnerf de prikkel zouden percipieeren. Trouwens, als we deze beide nagenoeg wegsnijden (blz. 72), blijven de bewegingen nog doorgaan.

Het gewricht moeten we daarom beschouwen als het mechanisme, dat, onafhankelijk van de overige deelen der plant, voor het tot stand komen der slaapbewegingen zorgt, hetzij autonoom of aitiogeen. Men begrijpe goed, dat ik met de uitdrukking „onafhankelijk" niet wil te kennen geven, dat er niet eenig verband is tusschen de nyctinastie en de overige levensprocessen in de plant, maar dat die invloed indirect is. De bouw van het gewricht is van dien aard, dat het in staat is onder bepaalde omstandigheden, in de cellen water op te nemen of af te staan, waardoor een strekking of kromming optreedt, die het blad in dag- of nachtstand brengt. Als dus het gewricht een zoo spe-

cifiek gebouwd orgaan is, dan is het niet verwonderlijk, dat we er toe geneigd zijn, ook het bewegings-vermogen in een dagelijksch rhythme, als erfelijk gegeven te veronderstellen. Al naar de plantensoort, of het orgaan van de plant, waar het gewricht zich bevindt, zal het nu eens de bladeren 's avonds naar boven, dan weer de bladeren naar beneden bewegen; of wel de bladsteel of de blaadjes gaan omhoog en vouwen zich tegen elkaar.

Er zijn verschillende verschijnselen, die een periodiciteit vertoonen, waarvan we de oorzaak niet weten.

Zoo kon Karsten (22) in 1915 aantoonen, dat de kerndeelingen in bovengrondsche plantendeelen een dagelijksche periodiciteit hadden. Om 4 uur 's morgens viel het maximum aantal. Stålfelt (42) bevestigde dit in 1919.

In 1918 (34) constateert Lars-Gunnar Romell, in overeenstemming met Baranetzki (1), dat de worteldruk bij vele planten een dagelijksche periode heeft, zelfs wanneer de planten onder geheel constante omstandigheden zijn opgekweekt.

Van Suessenguth (52) vinden we in 1925 een mededeeling, over de streng periodieke bloeiperioden van een aantal Bamboesoorten. Zoo bloeit Phyllostachys puberula in Japan eens in de 60 jaren; alle exemplaren bloeien dan opeens tegelijkertijd. Het eigenaardige is, dat verschillende van die bloeiperioden overeen komen met de perioden der Zonnevlekmaxima.

Iets dergelijks hadden in 1915 Went (54) en Rutgers gevonden voor de bloeitijden van een Orchidee: Dendrobium crumenatum. De auteurs meenden dit te moeten toeschrijven aan de temperatuur en vochtigheid van de atmospheer. Ik kan hier voorloopig meedeelen, dat volgens uit Indië ontvangen brieven, de afkoeling, teweeggebracht door hevige regens, als directe oorzaak moet worden aangenomen.

Het is ook gelukt door kunstmatige afkoeling de planten tot bloeien te brengen.

Onverklaarbaar is dan echter, dat een bloeiperiode in Utrecht samenviel met die in Bonn en Hamburg.

Ik geef hier enkele duidelijke voorbeelden van een periodiciteit; er zouden er nog meer aan toe te voegen zijn.

Voor een autonoom bewegingsvermogen in de gewrichten pleit ook, dat de bewegingen in constant licht en constante duisternis

blijven doorgaan, met hetzelfde rhythme. Zelfs, wanneer de planten geheel in het licht worden gekweekt, hebben ze een duidelijk uitgesproken bewegingstempo.

De lichthoeveelheid is blijkbaar van geen groot belang, want Semon (40) gebruikte lampen van 10 kaars, Pfeffer (29) van 40 tot 200 kaars (1907, blz. 74), terwijl ik twee lampen van 1000 kaars had. Trouwens het feit, dat mijn zomer- en winterkrommen geen verschillen opleverden, wijst ook in die richting.

Bovendien hebben we gezien, dat als na een periode van 24 uur licht en 24 uur donker, de planten in constant licht komen, al spoedig de normale slaapbewegingen worden uitgevoerd (blz. 69). Ditzelfde geldt, wanneer wij de planten, nadat de periode is omgekeerd, in constant licht of donker brengen, ook dan keert het gewone rhythme direct terug (blz. 80 en 78).

Maar evengoed kunnen we uit deze proeven besluiten, dat de oorzaak van de nyctinastie te zoeken is in een uitwendigen prikkel. Immers het gelukte heel gemakkelijk een rhythme van 24 uur te induceeren, en bij een belichting 's nachts en duisternis overdag, is in 24 uur de periode der bladbewegingen omgekeerd. De gewrichten zijn dus wel heel gevoelig voor een verandering, door een gewijzigde belichting veroorzaakt. Als het met zulke geringe lichtsterkten, als Semon en Pfeffer gebruikten, mogelijk is het geheele bewegingsrhythme van allerlei planten om te keeren, dan zijn we geneigd voor de normale dagelijksche bewegingen der bladeren ook naar een betrekkelijk zwakken prikkel te zoeken.

Een direct gevolg van de afwisseling van dag en nacht is de nyctinastie niet, want in constant licht en constante duisternis worden door de Canavalia-bladeren nog onverzwakte bewegingen uitgevoerd, terwijl Stoppel, Pfeffer en Cremer voor Phaseolus hetzelfde vonden; alleen moeten daar de gewrichten in constant licht met zwarte watten worden omgeven, en moeten de Phaseolusplanten vanaf het zaad in donker worden gekweekt, dus geëtioleerd zijn, anders treedt „Licht- of Dunkelstarre" op. Zoo komen we dus tot het besluit, dat de gewrichten der planten met periodieke bewegingen, zijn opgebouwd uit een weefsel, dat uiterst gevoelig is voor de dagelijksche, periodieke veranderingen van een nog onbekenden factor, dien we voorloopig X noemen; door de in-

werking van dezen X ontstaan er in het gewricht turgorveranderingen, die een bepaalde, en voor plant of orgaan specifieke, beweging ten gevolge hebben.

Houden we dan rekening met den zeer grooten invloed, dien het licht op het bewegingsrhythme heeft, dan moeten we aannemen, dat er drie mogelijkheden zijn:

A. de factor X is sterk in het gebruikte kunstlicht vertegenwoordigd, zoodat hij de normaal veranderende X, die de dagelijksche slaapbewegingen veroorzaakt, tijdelijk kan onderdrukken.

B. de invloed van het licht op de bladbewegingen, is dezelfde als die van den factor X, zoodat beide *naast* elkaar zullen inwerken.

C. het licht heeft een zoodanigen invloed op het gewricht, dat belichting de gevoeligheid hiervan voor X doet toenemen of afnemen.

Als wij de eerste mogelijkheid aannemen, dan is wel te begrijpen, dat het zoo gemakkelijk is om door een verandering in de belichting het rhythme der bladbewegingen te wijzigen. Wanneer in den nacht het licht aan is, zal de factor X dus met grooter intensiteit zijn invloed op het gewricht doen gelden, dan overdag met de „normale X" het geval is, waardoor de bladeren de omgekeerde bewegingen zullen uitvoeren.

In constant licht en constante duisternis zal de „normale X" den voortgang der slaapbewegingen veroorzaken, want dan is X uit 't licht constant of niet aanwezig; niet te verklaren is daarbij, waarom in het eerste geval de bewegingen zooveel onregelmatiger worden, en waarom bij Phaseolus zwarte watten om de gewrichten heen moeten. Zulke zwarte watten en papier moeten dus geen beletsel voor X zijn, want de bewegingen worden er niet door gestoord (blz. 73 en 47). In tegenspraak daarmee is, dat het niet mogelijk is de periode om te keeren door 's nachts te „belichten" met een lamp, die geheel door zwarte doeken is omgeven, (blz. 88), daar gaat X dus blijkbaar niet doorheen. Wat nu het tweede geval (B) betreft, als wij aannemen, dat X en het licht denzelfden invloed op het gewricht *naast* elkaar zouden uitoefenen, dan moeten wij ook wel vooropstellen, dat zij dan ieder voor zich in staat moeten zijn, om een maximalen uitslag van de bladeren te voorschijn te roepen.

Want in constant licht of constante duisternis blijven de bewegingen onverzwakt doorgaan; hiervan moet X de oorzaak zijn.

Maar als we 's nachts belichten en overdag donker houden, keeren de bladbewegingen geheel om, terwijl de amplitudo daarvan even groot blijft. Deze omkeering wordt door het licht teweeg gebracht. Als dus X en het licht een ongeveer even sterken invloed uitoefenden, zou de amplitudo bij omkeering der bewegingen kleiner moeten worden, omdat de beide factoren elkaar dan tegenwerken.

De mogelijkheid die dan overblijft is, dat het kunstlicht (zelfs al is het zeer zwak, zooals bij Semon) veel krachtiger invloed heeft dan X. Dit lijkt vrij onwaarschijnlijk.

Wanneer wij nu de derde mogelijkheid (C) beschouwen, dan zijn de verschijnselen van dien aard, dat we moeten aannemen, dat het licht de gevoeligheid der gewrichten voor den invloed van X aanzienlijk verhoogt.

Wat X is moeten we, zooals reeds gezegd, hier nog in het midden laten.

Wanneer nu de belichting wordt omgekeerd, is de grootste gevoeligheid der gewrichten 's nachts, de geringste overdag, waarmee weer de gemakkelijke omkeering van het rhythme is verklaard. Komen daarna de bladeren in constante duisternis (blz. 78), dan zal de gevoeligheid der gewrichten wel niet zoo heel groot zijn, maar aangezien de „normale X" zich ook in constante duisternis natuurlijk doet gelden, zullen de slaapbewegingen regelmatig, zonder veel kleine schommelingen, worden uitgevoerd. Komen daarentegen, na de omkeering der periode, de bladeren in constant licht, dan zal de gevoeligheid der gewrichten in hooge mate toenemen, zoodat de „normale X" zich reeds dadelijk met geheele intensiteit kan uiten, waardoor binnen 24 uur de normale bewegingen zijn teruggekeerd (blz. 80). Een gelijk resultaat hebben wij gezien, nadat een 24-uur periode was ingevoerd; ook toen keerde in constant licht de normaal-periode terug (blz. 69). Pfeffer (29) heeft in 1907 bij Phaseolus gevonden, dat na een periode van 18 : 18 of 6 : 6 de „Nachschwingungen" in een rhythme van 12 : 12 overgingen.

Het onregelmatige van de bewegingen in constant licht zouden we kunnen toeschrijven aan een overgevoelige, haast patholo-

gische, toestand van de gewrichten door het aanhoudende licht, waardoor een normaal reactie-vermogen gestoord wordt; de bewegingen worden daardoor onrustig en raken soms in de war, terwijl het bij Phaseolus, Mimosa, Acacia, e.a. „Lichtstarre" ten gevolge heeft. Want niet zoodra wordt deze overprikkelde toestand der gewrichten opgeheven, of het normale reactie-vermogen keert terug. In mijn proeven b.v. op blz. 90, fig. 35 en 36, als de bladeren gedurende de laatste dagen in donker komen, komt dit al bijzonder duidelijk uit. Pfeffer vestigt er in 1907 en 1915 herhaaldelijk de aandacht op, dat al houden de slaapbewegingen in constant licht op, de bladeren toch volkomen „aktionsfähig" blijven.

Worden bij de genoemde bladeren de gewrichten met zwarte watten omgeven, dan worden de dagelijksche bewegingen veel normaler. (Pfeffer 1911 en 1915). Wij hebben intusschen reeds besproken, dat de dan uitgevoerde bewegingen nog niet overeenkomen met „normaal-krommen", al zegt Pfeffer daar weinig over; het komt mij voor, dat wij de oorzaak daarvan moeten zoeken in het feit, dat de zwarte watten om de gewrichten, deze vrij afdoende beschermen tegen den invloed van het constante licht, maar niet geheel, zoodat de krommen nog steeds een onregelmatig verloop zullen hebben. Canavalia is een veel krachtiger plant, zoodat ook de gewrichten minder gevoelig zijn voor den veronderstelden schadelijken invloed van langdurige belichting, dan bij Phaseolus het geval is. Wij kunnen ongeveer zeggen, dat de onbedekte gewrichten van Canavalia in constant licht in een zelfden toestand verkeeren als de Phaseolus-gewrichten met zwarte watten omgeven. Het verschil tusschen de verschillende planten is dus slechts gradueel, een gevolg van meer of minder gevoelige gewrichten.

Daaruit volgt, dat verstijving door continu licht („Lichtstarre") of continue duisternis („Dunkelstarre") bij Phaseolus e. a. onderling niet gelijkwaardig zijn. Immers „Lichtstarre" is een gevolg van overgevoeligheid, een abnormale toestand van het gewrichtweefsel, veroorzaakt door de al te groote aanhoudende lichtprikkels; daarentegen is „Dunkelstarre" een afstervingsproces, teweeg gebracht door de geweldige stofwisselingsstoornissen van het blad en de geheele plant, als in constante duisternis de

assimilatie ophoudt. De meeste planten kunnen daar niet tegen, waardoor de afsterving al gauw begint. Dit heeft dus niets te maken met een specialen toestand van het gewricht.

De zoo krachtige Canavalia kan duisternis zeer goed verdragen (zie ook blz. 84), maar de meeste planten, die dan ook in andere opzichten zwakker blijken te zijn, gaan er door te gronde. Dat blijkt ook daar uit, dat Stoppel (47) in 1912, en later Cremer (11) in 1923, Phaseolusplanten geheel in donker konden opkweeken, mits ze de planten krachtig bemestten. Zulke geëtioleerde planten kwijnen niet in constante duisternis en blijven daardoor normale slaapbewegingen uitvoeren.

In dit verband is ook eigenaardig, dat Canavalia tot 14 dagen toe in donker groen blijft; zoodra echter het blad eenige gele vlekken begint te krijgen, neemt de amplitudo der bewegingen ineens aanzienlijk af; hetzelfde vinden we voor Phaseolus, Mimosa, Acacia e. a. opgegeven; soms treden de vlekken reeds na 24 uur duisternis op, terwijl dan ook het bewegingsvermogen nagenoeg is verdwenen.

Niet alleen is het vooralsnog onbekend wat X is, maar we weten evenmin, waarom deze iederen dag periodiek verandert. Nu lijkt het mij niet ondenkbaar, dat het de afwisseling van dag en nacht is, die deze periodiciteit veroorzaakt. Door de belichting overdag zou dan de intensiteit van X toe- of afnemen. Dan zouden ten slotte de nyctinastische bewegingen toch door de afwisseling van nacht en dag tot stand komen, maar nu langs indirecten weg.

Wanneer X een of andere factor in de atmospheer is, is het te begrijpen, dat de dagelijksche veranderingen ervan zich ook binnenshuis, in casu in de donkere kamer zullen doen gevoelen, zoodat in continu licht of continue duisternis, als wij meenen dat alle omstandigheden constant zijn, het de periodieke veranderingen van deze onbekende zijn, die de slaapbewegingen der bladeren doen voortgaan.

Zeer merkwaardig is, dat Cremer (11) in 1923 vond, dat in een mijnschacht alle bewegingen der bladeren ophouden. Bracht hij ze daarna in de donkere kamer onder overeenkomstige omstandigheden, dan keerden de bewegingen terug en omgekeerd.

Het heeft er allen schijn van, dat in die mijnschacht een factor ontbrak, die boven de aarde altijd en overal aanwezig is.

Resumeerende kunnen we dus nu zeggen, niet als verklaring, maar als werkhypothese, dat er in de atmospheer een onbekende factor X is, die in een dagelijksche periode veranderingen ondergaat, misschien als gevolg van de belichting overdag en de duisternis 's nachts. Verschillende planten hebben speciaal ingerichte organen, de gewrichten, die uiterst gevoelig zijn voor de genoemde veranderingen van X, waardoor in het gewricht turgorverschillen optreden, die een blad of een bladsteel of blaadjes in een gewenschten stand brengen.

Door het licht neemt de gevoeligheid der gewrichten aanzienlijk toe, waardoor ten slotte een abnormale toestand optreedt, die de bewegingen onregelmatig doet worden of ze zelfs tot stilstand brengt.

De kleine schommelingen in den dagstand zijn geen direct gevolg van uitwendige prikkels, want ze treden alleen op, als het blad horizontaal staat, ook al is het dan donker, zooals b.v. tijdens de periode van 24 uur.

Als het blad horizontaal staat, is het statisch moment van de bladschijf t. o. v. het gewricht, het grootst.

Dan zullen dus kleine veranderingen in den turgor van de gewrichts-onderkant (veroorzaakt door stofwisseling, verdamping e. d.), zich het krachtigst doen gevoelen in den vorm van een meer of minder groote op- en neergaande beweging van de bladschijf.

Wat is X? Hierover kan ik kort zijn, omdat nog geen enkel positief gegeven te vinden is. Stoppel (48, 50) kwam tot de conclusie, dat het geleidingsvermogen of het ionen-gehalte der atmospheer de oorzaak van de slaapbewegingen zou zijn, en trachtte dit te bewijzen. Deze bewijzen zijn echter zeer problematisch en door de onderzoekingen van Schweidler (37) en Sperlich en Hans Cremer (11) is de invloed daarvan, zooals Stoppel die zich voorstelde, uitgeschakeld. Ik heb ook nooit eenigen invloed kunnen waarnemen, als ik mijn planten geïsoleerd opstelde, of wanneer ik met behulp van een accumulator een stroom vanaf de bladeren naar de wortels of omgekeerd

liet gaan. Trouwens de afgesneden bladeren en de sprieten, die in fleschjes met water stonden, hadden een normale beweging, hoewel ze toch volkomen geïsoleerd waren.

Het geheele gebied der electro-physiologie is nog zoo in een begin-stadium en is zoo nauw verbonden met de verschijnselen der physische chemie, dat het niet moeilijk zou zijn om een of andere wilde hypothese op te stellen. Zoolang we echter door het experiment in deze, geen enkel gegeven hebben, lijkt het mij beter geen willekeurige theorie te lanceeren. Dat intusschen electriciteit en radio-activiteit een rol kunnen spelen in het plantenleven, is ontwijfelbaar. Men zie hiervoor bijv. de vele verschijnselen, die Rosa Stoppel in 1916 en 1920 vermeldt. Sedert dien is in 1924 door Kurt Stern (44) al een samenvattend werk over de electro-physiologie geschreven, waarin nieuwe banen voor het onderzoek aangegeven worden. En onlangs (1925) hebben Blaauw (5) en van Heyningen een radium-groeireactie vastgesteld, die door de gamma-stralen veroorzaakt wordt. Deze reactie is tegengesteld aan de licht-groeireactie, terwijl uit hun proeven blijkt, dat ook de perceptie anders is.

De verdere onderzoekingen, die zich met het wezen van den factor X bezig houden, zullen zich dus in deze richting moeten bewegen. Maar ook zal men bij het verder experimenteeren op het gebied der nyctinastie, niet met groote lampen de geheele plant moeten belichten, maar nu kleine lichtbundels juist op de gewrichten laten vallen, om zoodoende den invloed van verschillende lichtsterkten en van verschillende rhythmen te leeren kennen. In ieder geval zal men planten, die eenigen tijd in constante duisternis hebben gestaan, een omgekeerde periode moeten bijbrengen, door met steeds afnemende lichtsterkten te werken; dan zal het mogelijk zijn, die lichtsterkte te bepalen, waarbij een omkeering der periode nog juist mogelijk is.

Van zeer groot belang is ook, dat men gaat onderzoeken of ook met licht van verschillende golflengten de periode zal zijn om te keeren: en welke lichtsoort den veronderstelden „schadelijken" invloed heeft.

Ook moet nog scherper nagegaan worden, welken invloed de temperatuur, de vochtigheid, de verdamping, de toestand van de huidmondjes en de assimilatie hebben. Wellicht zal er dan

ook verband te leggen zijn, tusschen het optreden der kleine schommelingen in den dagstand der bladeren en bepaalde veranderingen van de genoemde physiologische processen.

En bovendien zullen de onderzoekingen van Cremer in mijnschachten voortgezet moeten worden.

HOOFDSTUK IV

KLINOSTAATPROEVEN.

Ten slotte wil ik nog even kort het gedrag der Canavalia-planten bij invers-stelling en bij draaiing op den klinostaat vermelden. Als een plant omgekeerd wordt neergezet, draaien de bladschijven in de gewrichten zóó geheel om, dat de bovenkant weer zooveel mogelijk naar het licht gekeerd wordt; daardoor wordt de onderkant stijf aangedrukt tegen de bladstelen, die onder hoeken van 45° naar beneden wijzen. Van beweging is dus geen sprake meer, dagenlang blijven ze onveranderd zoo staan. Maar worden ze daarna weer normaal neergezet, dan is na 24 uur de stand der bladeren en hun beweging weer als voorheen.

Canavalia behoort dus niet tot de door Fischer (15) onderscheiden geonyctinastische planten, die, als ze invers geplaatst worden, de bewegingen hunner bladeren ten opzichte van de aarde onveranderd blijven voortzetten.

Maar evenmin tot de autonyctinastische planten, die de bewegingen der bladeren bij inversplaatsing, ten opzichte van de plant ongewijzigd laten.

Worden de planten gedraaid om de horizontale as van een klinostaat, zóó, dat de stengel in het verlengde van de as ligt, dan zijn na 2 dagen de bladstelen zóó gedraaid, dat ze precies loodrecht op den stengel der plant komen te staan, terwijl de bladschijven schuin naar den stengel wijzen, waardoor de toppen tegen den stengel aankomen. Ook in constant licht heb ik beide proeven eenige malen gedaan, steeds met hetzelfde resultaat: en steeds waren na 24 uur, als ze daarna normaal geplaatst werden, de stand en de bewegingen weer normaal.

Het eigenaardige in al deze gevallen was, dat de bewegingen der bladeren direct ophielden. Stoppel (48) werkte in 1916 met afgesneden bladeren en vond dat bladeren, waarvan de steel

loodrecht op de klinostaat-as stond (dus zooals mijn opstelling), nu eens bleven doorbewegen, zij het dan in een omgekeerde periode, terwijl dan weer de bewegingen geheel onregelmatig werden. Als Phaseolus omgekeerd neergezet wordt, blijven de bewegingen doorgaan; daarbij zijn de bladtoppen 's morgens het meest naar de aarde gekeerd. Het verschil tusschen Canavalia en Phaseolus is hier klaarblijkelijk zeer groot. Er zullen ook op dit terrein nog meer proeven gedaan moeten worden, voor dat het mogelijk is eenige verklaring dezer feiten te geven.

OVERZICHT DER VOORNAAMSTE RESULTATEN.

1. Alle proeven zijn gedaan met één plantensoort: *Canavalia ensiformis. D. C.*
2. Er is gebruik gemaakt van een nieuwe methode, waardoor de registratie veel duidelijker is geworden.
3. Als van een aantal planten de bewegingen tegelijkertijd worden geregistreerd, vertoonen de krommen onderling zeer veel overeenkomst, zelfs al zijn de planten uit zaad van Leiden of Suriname afkomstig. Dit wijst er op, dat een uitwendige factor (of een complex van factoren) als oorzaak moet aangenomen worden.
4. Er is geen verschil tusschen de zomer- en de winterkrommen. Ook de krommen, die door planten in de kas worden geschreven en die van planten in de donkere kamer, vertoonen veel punten van overeenkomst.
5. Als de bladschijven in wit of zwart papier worden gepakt, blijft het beeld der bewegingen onveranderd, al zijn de uitslagen iets kleiner.
6. Afgesneden bladeren blijven dagen lang hun bewegingen voortzetten, mits het bladsteel-gewricht verwijderd wordt. Is dit aanwezig, dan zijn de bladeren na enkele dagen verwelkt.
7. Bladeren, die geheel onder water gehouden worden, zijn bewegingloos. Zij reageeren niet meer op temperatuur-verschillen of op een verandering in de belichting.
8. Indien de bovenhelft van het bladschijf-gewricht wordt verwijderd, blijven de bladeren hun dagelijksche bewegingen uitvoeren, alleen met dit verschil, dat het blad 's avonds weinig zakt en overdag schuin omhoog staat.
   Na verwijdering van den onderkant van het gewricht zakt het blad, totdat de punt tegen den stengel aan komt; het beweegt dan verder niet meer.
9. Dit is alleen te verklaren, door aan te nemen, dat de turgor in de bovenhelft vrij groot, maar constant is; terwijl de

spanning van de onderkant periodiek verandert, tengevolge van een nog onbekenden prikkel, die X genoemd wordt.

10. De krommen van Europeesche en West-Indische planten zijn in hoofdzaken aan elkaar gelijk. De laatste zijn het krachtigst en daardoor beter tot reageeren in staat.
11. Wordt Canavalia in constant licht en bij constante temperatuur en vochtigheid gekweekt, dan blijken de slaapbewegingen toch aanwezig te zijn; maar ze zijn niet zoo regelmatig en veel onrustiger. Dit moet worden toegeschreven aan een schadelijken invloed van het licht.
12. Een periode van 24 uur licht en 24 uur donker is gemakkelijk te induceeren. De hoogste stand der bladeren valt dan in de donkerperiode, de laagste in de lichtperiode, in tegenstelling met de normaal-kromme, waarbij de hoogste stand in het licht, de laagste in het donker valt.
13. Komen de bladeren daarna in constant licht, dan keert al spoedig de normale periode terug, maar met minder groote uitslagen.
14. Het is gebleken, dat ook de sprieten (d. i. de bladsteel met bladschijf-gewricht en alleen de hoofdnerf), de periodieke bewegingen gedurende eenige dagen voortzetten, ook al is het gewricht door zwarte watten omgeven. De assimilatie is dus niet noodzakelijk voor de nyctinastische bewegingen.
15. De bladeren, die nog aan een plant bevestigd zijn, en afgesneden bladeren, kunnen er gemakkelijk toe gebracht worden het rhythme hunner bewegingen om te keeren, zoodat ze 's nachts in den dagstand staan en omgekeerd.
16. Het is voor het verloop der omkeering onverschillig of deze tot stand komt door de eerste keer 's avonds het licht aan te laten, dan wel door de eerste keer 's morgens donker te laten blijven.
17. Komen de bladeren, nadat de periode hunner bewegingen omgekeerd is, daarna in constante duisternis, dan is na eenige dagen de normale periode weer teruggekeerd. Komen ze echter na de omkeering in constant licht, dan is reeds na 24 uur de oorspronkelijke periode teruggekeerd, om daarna weer onregelmatiger te worden.
18. Door al deze proeven zijn wij tot het besluit gekomen, dat

de meeste aanwijzingen pleiten voor een aitiogeen reactievermogen, en niet voor een autonoom, erfelijk vastgelegd bewegingsverschijnsel.

De daaruit resulteerende werkhypothese is:

er is in de atmospheer een factor X, die iederen dag periodieke veranderingen ondergaat (misschien door de afwisseling van nacht en dag).

De gewrichten zijn uiterst gevoelige organen, waarin onder invloed van deze veranderingen in X, een verandering in den turgor aan de gewrichtsonderzijde optreedt, die de bladschijf in nacht- of dagstand brengt.

De kleine schommelingen, die altijd optreden, als het blad horizontaal staat, ontstaan door kleine veranderingen in de spanning van de gewrichtsonderzijde, tengevolge van de stofwisseling. Het gewicht van de bladschijf oefent in dien stand den grootsten invloed uit op het gewricht, waardoor bij de geringste turgor-verandering een meer of minder groote beweging optreedt.

19. Het periodiek leiden van „belichte" lucht langs de bladeren, heeft geen invloed op de bewegingen.
20. Als de lamp door een zwarten doek lichtdicht omgeven is, oefent het licht geen invloed meer uit op de planten, want het gelukt niet de bewegingen om te keeren.
21. Bladeren aan planten, afgesneden bladeren en sprieten, blijven in constante duisternis zeer regelmatig doorbewegen.
22. In constant licht worden hun bewegingen onregelmatiger, terwijl de uitslagen kleiner worden.
23. Hieruit volgt, in aansluiting bij wat in 18 is gezegd, dat het licht weliswaar de gevoeligheid voor X verhoogt, (zie 17), maar dat het bovendien de werking der gewrichten min of meer benadeelt, waardoor de gang der bewegingen onregelmatig wordt.
24. Het verschil tusschen Phaseolus en Canavalia is betrekkelijk gering; de gewrichten van de eerste zijn veel gevoeliger voor het licht, zoodat „Lichtstarre" optreedt.

Door deze gewrichten met zwarte watten te omgeven, is de invloed van het licht geringer, waardoor de bewegingen min of meer onregelmatig voortgaan. (Pfeffer).

Verstijving door duisternis („Dunkelstarre") is een begin van

afsterving door te groote stofwisselingsstoornissen; (treedt daarom niet op bij goed gevoede geëtioleerde planten; Stoppel in 1912). Bij Canavalia zijn die stoornissen blijkbaar veel geringer, want de planten blijven in donker dagenlang groen.

25. Door voorloopige proeven op den klinostaat bleek, dat als de Canavalia-planten in het verlengde van de horizontale as gedraaid worden, de bladeren met de toppen stijf tegen den stengel aan komen te staan en bewegingloos worden. De bladstelen staan dan loodrecht op den stengel.
26. Worden de planten omgekeerd geplaatst, dan houden eveneens de bewegingen onmiddellijk op. In beide gevallen keert, na herplaatsing in den normalen stand, in 24 uur het bewegingsvermogen terug.

LITERATUUR-LIJST.

1. *Baranetzky, J.,* Unters. über die Periodicität des Blutens der krautartigen Pflanzen. Abh. Naturf. Ges. Halle 1873. 13, 3.
2. *Batalin,* Ueber die Untersuchungen der periodischen Bewegungen der Blumen und Laubblätter. Flora 1873. 31, 433.
3. *Benecke* und *Jost,* Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. 1924.
4. *Bert, P.,* Recherches sur l. mouv. d. l. Sensitive. Mém. d. l. Soc. d. sc. et nat. d. Bord. 1870. 8, 1.
5. *Blaauw, A. H.* en *van Heyningen, W.,* De Radium-groeireactie van één cel. Versl. Kon. Acad. v. Wetensch. Amsterdam. Deel 34, No. 2, 1925.
6. *Blackman, V. H.* and *Paine, S. G.,* Studies in the Permeability of the Pulvinus of Mimosa pudica. Annals of Botany, vol. 32, 1918, pag. 69.
7. *Bose, J. C.,* Plant Response. Calcutta, 1906.
8. *Brauner, Leo,* Lichtkrümmung und Lichtwachtstumsreaktion. Zeitschr. f. Bot. 1922, No. 14.
9. *Brücke,* Ueber die Bewegungen der Mimosa pudica. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1848.
10. *de Candolle,* Expér. relativ. à l'infl. d. l. lumière s. quelq. végét. Mém. présent. par. div. Sav. 1806. Band I, pag. 337.
11. *Cremer, H.,* Unters. über die periodischen Bewegungen der Laubblätter. Zeitschr. f. Bot. 1923, Band 15.
12. *Darwin, Ch.,* The Movements of Plants. London, 1880.
13. *Dassen,* Onderz. aang. d. Bladbeweg. enz. Tijdschr. v. Natuurl. Gesch. en Physiol. 1837, bnd. 4. pag. 127.
14. *Dutrochet, H.,* Rech. anat. et physiol. sur la struct. intime d. anim. et d. végét. Paris 1824.
15. *Fischer, A.,* Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Schlafbewegungen der Blätter. Bot. Zeitg. 1890, 48.
16. *Fitting, H.,* Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot. Pfeffer Festschr. 1915.
17. *Hansgirg,* Neue Unters. enz. Sitzgs. Ber. d. Böhm. Gesell. d. Wissensch. 1896, 34.
18. *Hill, J.,* Der Schlaf der Pflanzen. (Deutsche Uebers.) 1776. (Ref. bij Pfeffer; zie 28).
19. *Hofmeister, W.,* Ueber die Mechanik der Reizbewegungen von Pflanzenteilen. Flora 1862, 20.
20. *Jost, L.,* Ueber die periodischen Bewegungen der Blätter von Mimosa pudica im dunkeln Raum. Bot. Zeitg. 1897, 55, pag. 17.
21. —— Beiträge zur Kenntnis der nyctitropen Bewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1898. 31, pag. 343.

22. *Karsten, G.*, Ueber embryonales Wachstum und seine Tagesperiode. Zeitschr. f. Bot. 1915. 7, pag. 1.
23. *Lepeschkin, W.*, Zur Kenntnis des Mechanismus, enz. Beih. Bot. Centr. Bl. 1909. Bnd. 24.
24. *Linnaeus, C.*, Philosophia botanica. Stockholm 1751, pag. 274.
25. *Meyen*, Pflanzenphysiologie, Berlin 1839. 3, pag. 493.
26. *Oltmanns, F.*, Ueber das Oeffnen und Schliessen der Blüten. Bot. Zeitg. 1895. 53, pag. 31.
27. *Pantanelli*, Studi d'anat. e. fis. Modena 1901. (Ref. Bot. Zeitg. 1901. Abt. 2, pag. 122).
28. *Pfeffer, W.*, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig. 1875.
29. —— Unters. über die Entstehung der Schlafbew. der Blattorgane. Abh. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. Band 30. 1907.
30. —— Die Entstehung der Schlafbewegungen bei Pflanzen. Biol. Centr. Blatt 1908, pag. 389.
31. —— Der Einfluss von mechanischer Hemmung und von Belastung auf die Schlafbewegungen. Abh. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. Band 32, 1911.
32. —— Beiträge zur Kenntnis der Entstehung der Schlafbewegungen. Ibid. Band 34, 1915.
33. *Plinius*, Hist. Natural. lib. 18, Cap. 35.
34. *Romell, L. G.*, Eine neue, anscheinend tagesautonomische Periodizität. Svensk. Bot. Tidskr. 1918, Bnd. 12.
35. *Sachs, J.*, Ueber das Bewegungsorgan und die period. Bewegungen der Blätter von Phaseolus und Oxalis. Botan. Zeitg. 1857, no. 46 en 47.
36. —— Die vorübergehenden Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane. Flora 1863, 21, pag. 449.
37. *Schweidler, E.* und *Sperlich, A.*, Die Bewegung der Primärblätter bei etiolierten Keimpflanzen von Phaseolus multiflorus. Zeitschr. f. Bot. 1922. 14, pag. 577.
38. *Schwendener*, Die Gelenkpolster von Mimosa pudica. Sitzb. d. Berl. Akad. 1897. — Die Gelenkpolster von Phaseolus u. Oxalis. Ibid. 1898.
39. *Semon, R.*, Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. Leipzig 1904.
40. —— Ueber die Erblichkeit der Tagesperiode. Biol. Centr.Blatt, 1905, 25.
41. —— Hat der Rhythmus der Tageszeiten bei Pflanzen erbliche Eindrücke hinterlassen? Biol. Centr.Blatt. 1908. 28, pag. 225.
42. *Stålfelt*. Ueber die Schwankungen in der Zellteilungsfrequenz, enz Svensk. Bot. Tidskr. 1919. 13, pag. 61.
43. *Stahl*, Ueber den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. Bot. Zeitg. 1897. 55, pag. 71.
44. *Stern, K.* Elektrophysiologie der Pflanzen. Frankfort a.M. 1924.
45. *Stoppel, R.*, Ueber den Einfluss des Lichtes auf das Oeffnen und Schliessen einiger Blüten. Zeitschr. f. Bot. 1910, pag. 369.
46. —— und *Kniep*, Weitere Untersuchungen über das Oeffnen und Schliessen der Blüten. Zeitschr. f. Bot. 1911, pag. 369.

47. *Stoppel, R.,* Ueber die Bewegungen der Blätter von Phaseolus bei Konstanz der Aussenbedingungen. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. 1912, pag. 29.
48. —— Die Abhängigkeit der Schlafbewegungen von Phaseolus multiflorus, enz. Zeitschr. f. Bot. 1916. 8, pag. 609.
49. —— Leitfähigkeit und Ionengehalt der Atmosphäre im geschlossenen Raum, Nachr. v. d. K. Gesellsch. d. Wissensch. z. Göttingen 1919.
50. —— Die Pflanze in ihrer Beziehung zur atmosphärischen Elektrizität. Zeitschr. f. Bot. 1920. 12, pag. 529.
51. *Suessenguth, K.,* Untersuchungen über Variationsbewegungen von Blättern. Jena. 1922.
52. —— Ueber die Blüteperioden der Bambuseen. Flora 1925, Bnd. 118/119. (Ref. in Naturwissensch. Heft 43, 1925).
53. *Tröndle, A.,* Der Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. Wissensch. Bot. 1910. 48, pag. 171.
54. *Went, F. A. F. C.* en *Rutgers, A. A. L.,* On the influence of external conditions on the flowering of Dendrobium crumenatum Lindl. Versl. Kon. Acad. v. Wetensch. Amsterd. 1915. 18.
55. *Wiedersheim, W.,* Studien über photonastische und thermonastische Bewegungen. Jahrb. f. Wissensch. Bot. 1904. 40, pag. 230.
56. *Zinn,* Hamburg. Magaz. 1759, bnd. 22, deel 1, pag. 40–50. (Ref. bij Pfeffer; zie 28).

h. 5713

STELLINGEN

I

De electrolytische methode is niet geschikt om de permeabiliteit van het protoplasma te bepalen.

II

Het licht verhoogt de permeabiliteit van het protoplasma.
(W. Lepeschkin, Beih. Bot. Centr. Bl. 1909, band 24).

III

Bij een phototropische kromming is het niet geoorloofd de groeireactie van de achterzijde geheel te verwaarloozen.
(Van Dillewijn; Verslag Kon. Acad. Amsterdam, 1925).

IV

De verwekker van tabak- en tomatenmozaiek kan op een kunstmatigen voedingsbodem gekweekt worden.

V

Het is gewenscht, dat ter bestrijding van roest en anthracnose van boonen en andere gewassen, proeven genomen worden met bespuiting met Bordeausche pap en andere fungiciden.

VI

Wanneer op een plantensoort een bepaalde schimmel voorkomt, dan is het mogelijk, dat deze schimmel weer in een aantal rassen uiteen valt, die zich op verschillende deelen van de plant hebben gespecialiseerd.

VII

De stamboom der Composieten volgens Small, is de meest bevredigende.

VIII

De regeling der lichaamstemperatuur bij Insecten is onafhankelijk van het Zenuwstelsel.

IX

Het is gewenscht, dat bij het eindexamen van de Hoogere Burgerscholen met 5-jarigen cursus, inplaats van de kennis van 6 plantenfamilies, van de canditaten geëischt wordt, dat zij goed kunnen determineeren.

X

Het is noodzakelijk, dat de Hoogere Burgerscholen met gewijzigd leerplan, (z.g. Lit. Econom. Afd.), eenige onderwerpen uit de Algemeene Biologie worden behandeld.