



# Temperatuur en protoplasmastrooming

<https://hdl.handle.net/1874/285796>



*A. g. m. 192, 1926*

TEMPERATUUR EN  
PROTOPLASMASTROOMING

M. HILLE RIS LAMBERS

u.  
2  
6











# TEMPERATUUR EN PROTOPLASMASTROOMING

TEMPERATUUR EN PROTOPLASMASTROOMING



*Diss. Utrecht 1926*

# TEMPERATUUR EN PROTOPLASMASTROOMING

PROEFSCHRIFT TER VERKRIJGING VAN DEN  
GRAAD VAN DOCTOR IN DE WIS- EN NATUUR-  
KUNDE AAN DE RIJKSUNIVERSITEIT TE  
UTRECHT, OP GEZAG VAN DEN RECTOR-MAG-  
NIFICUS Mr J. PH. SUYLING, HOOGLEERAAR  
IN DE FACULTEIT DER RECHTSGELEERDHEID,  
VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAAT DER UNI-  
VERSITEIT TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE  
FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE TE  
VERDEDIGEN OP WOENSDAG 7 JULI 1926 DES  
NAMIDDAGS 5 UUR

DOOR

MARIUS HILLE RIS LAMBERS

GEBOREN TE VENHUIZEN

H. J. PARIS  
AMSTERDAM — MCMXXVI

BIBLIOTHEEK DER  
RIJKSUNIVERSITEIT  
UTRECHT.







AAN  
MIJN OUDERS



Aan het einde van mijn studietijd gekomen, is het mij een aangename plicht dank te brengen aan allen, die in de afgelopen jaren tot mijn vorming hebben bijgedragen.

De oorspronkelijke wijze waarop Gij, Hooggeleerde NIERSTRASZ, in Uwe colleges de problemen van verschillende zijden weet te belichten, maakt deze ook voor niet-zoölogen zeer aantrekkelijk.

Gij, Hooggeleerde JORDAN, hebt mij gewezen op de groote beteekenis van het milieu voor de biologie van het dier. Ik waardeer het ten zeerste dat Gij mij in de gelegenheid gesteld hebt, om ook buiten Uw laboratorium een deel van mijn practisch werk te verichten.

Ofschoon ik slechts kort onder Uwe leiding gewerkt heb, Hooggeleerde WESTERDIJK, zal mij steeds de herinnering bijblijven aan de ongedwongen prettige geest, die er op Uw laboratorium heerscht, naast de streng wetenschappelijke wijze, waarop door U het onderzoek geleid wordt.

Met veel genoegen, Hooggeleerde PULLE, zal ik steeds terug denken aan den tijd, dat ik Uw assistent heb mogen zijn. Mijn toekomstige werkkring zal mij nog menigmaal in de gelegenheid stellen, in toepassing te brengen, hetgeen ik bij U geleerd heb. Voor de welwillendheid, waarmee Gij het mogelijk gemaakt hebt, dat ik ook tijdens mijn assistentschap aan mijn proefschrift heb kunnen werken, zal ik U steeds erkentelijk blijven.

Hooggeleerde WENT, Hooggeachte Promotor. Gij zijt mij door Uwe voortdurende belangstelling en aanmoediging tot grooten steun geweest. Wat ik aan U te danken heb, laat zich niet in woorden uitdrukken. Steeds waart Gij bereid mij met raad en daad bij te staan, niet alleen waar het mijn werk betrof, maar ook waar dit persoonlijke aangelegenheden gold. Voor de groote gastvrijheid en hartelijkheid, die ik in Uw familiekring genoten heb, ben ik ook U, Mevrouw WENT, ten zeerste dankbaar.

Ten slotte wil ik nog allen danken, die mij bij het werken voor dit proefschrift geholpen hebben. In de eerste plaats geldt mijn

dank U, F. W. WENT, die mij bij het bewerken van het cijfermateriaal zoo dikwijls bijgestaan hebt. Ook voor de hulp, die Gij mij tijdens het schrijven verleend hebt, blijf ik U zeer dankbaar.

Een belangrijk deel van de verkregen resultaten heb ik aan U te danken P. A. DE BOUTER, door de zorg en toewijding, die Gij aan het tot stand komen van het toestel besteed hebt.

U, A. DE BOUTER, dank ik zeer voor de zorgvuldige wijze, waarop Gij de teekeningen voor dit proefschrift vervaardigd hebt.



## INLEIDING

De resultaten, waartoe de weinige onderzoekers, die meer uitvoerig de invloed van de temperatuur op de protoplasmastrooming der Characeëen hebben gemeten, gekomen zijn, verschillen onderling te veel, dan dat het mogelijk is op grond van hun gegevens uit te maken, welk verband er tusschen genoemd levensverschijnsel en de temperatuur bestaat.

Voor een groot deel zijn deze verschillen misschien toe te schrijven aan eigenaardigheden van de gebruikte objecten en verschillende methodes bij de metingen gevolgd. De wijze van verwarming is wel een zeer belangrijke factor. Doordat de temperatuur niet constant blijft gedurende den tijd, waarin de metingen worden verricht, zullen de verkregen cijfers zulke onregelmatigheden kunnen gaan vertoonen, dat een eventueele gang in die cijfers hierdoor kan verdwijnen, althans onduidelijk worden.

Het scheen daarom niet overbodig nogmaals een onderzoek te doen — voornamelijk om de loop van de temperatuurkromme nauwkeurig te bepalen en daarbij gebruik te maken van korte verwarmingstijden, om te trachten den invloed van den tijdfactor (BLACKMAN 1905) zoo goed mogelijk experimenteel te elimineeren. Dan was het zeer gewenscht de invloed van constante hoogere temperaturen na te gaan, waarover zoo goed als geen gegevens beschikbaar waren.

In den loop van het onderzoek werden ook waarnemingen gedaan over het herstel der strooming nadat deze door mechanisch ingrijpen plotseling tot stilstand gekomen was, en de invloed der temperatuur hierop. De resultaten van deze proeven zullen elders gepubliceerd worden.

Het toestel voor dit onderzoek geconstrueerd maakte het mogelijk de temperaturen naar wensch snel en gemakkelijk te variëeren, terwijl deze ook onbepaalden tijd binnen kleine grenzen constant te houden waren.

Alvorens over te gaan tot de beschrijving van het gebruikte toestel, methodiek en resultaten, laat ik eerst een overzicht volgen van de voornaamste literatuur, die min of meer direct op het onderzoek betrekking heeft.

---

## HOOFDSTUK I

### LITERATUUR

Aan CORTI (1774), die de protoplasmastrooming ontdekte bij een Characee, hebben we tevens reeds belangrijke gegevens te danken over den invloed van verschillende uitwendige omstandigheden op de strooming. Zoo zag hij bij temperatuursverlaging vanaf 16° C(?) de beweging van het „celvocht” steeds langzamer worden en eindelijk stilstaan bij 5° en 2°. Bij langzame verwarming keerde de strooming terug, zelfs nog na een afkoeling van —5°.

FONTANA (1776) herhaalde de proeven van CORTI en vulde ze aan wat ook CORTI zelf deed in een 2e publicatie (1776) waarin hij ± 30 water- en landplanten opnoemt, waarbij hij strooming had waargenomen.

De ontdekking van CORTI schijnt in zijn tijd weinig opgang gemaakt te hebben, pas een tijd nadat TREVIRANUS (1807) de strooming herontdekte bij *Nitella fragilis*, kwamen de waarnemingen van CORTI langzamerhand tot hun recht.

AMICI (1818) en (1824) ziet een causaal verband tusschen de richting van de stroom en van de rijen chlorophylkorrels bij de Characeeën. Hij beschouwt de strooming als een electricisch verschijnsel en vat de chlorophylkorrels op als kleine Volta-elementen.

SLACK (1834) beschreef o. a. de strooming bij *Nitella flexilis*. Evenals die van AMICI, munten zijn figuren en beschrijvingen uit door nauwkeurigheid en duidelijkheid.

Met DUTROCHET (1838) komt het experiment meer op den voorgrond. De proeven van CORTI en AMICI worden door hem herhaald. Verder gaat hij uitvoeriger de invloed van verschillende factoren op de strooming na, zooals temperatuur, licht en duisternis, zuurstofgehalte, mechanische en chemische invloeden en met BECQUEREL (1838) samen ook van electriciteit, in verband met de hypothese van AMICI. DUTROCHET is de eerste onderzoeker,



die de stroomsnelheid meet, al blijft het bij een paar losse waarnemingen. Bij  $10^{\circ}$ — $12^{\circ}$  C vindt hij bij een *Nitella*-soort een snelheid van  $\pm 28 \mu$  per sec., bij verhooging van temperatuur kon deze snelheid iets meer dan  $2 \times$  zoo groot worden. Bij  $-1^{\circ}$  C. nam hij gedurende 12 uur nog strooming waar. Als de gunstigste temperaturen voor het leven en de strooming van *Nitella* noemt hij het gebied van  $12^{\circ}$  tot  $25^{\circ}$  C. Binnen deze grenzen werkt een hogere temperatuur rechtstreeks versnellend, een lagere rechtstreeks vertragend. Onder en boven deze grenzen blijft de beginsnelheid niet constant. Boven  $25^{\circ}$  C. treedt eerst een snelheidsvertraging op, die daarna wordt gevolgd door een versnelling, een gevolg van de „levenskracht”; pas boven  $40^{\circ}$  C. bleef deze versnelling achterwege, bij  $45^{\circ}$  C. gebracht (in 20 min.) vertraagde de strooming en trad er weldra stilstand in. Temperaturen beneden  $12^{\circ}$  C. gaven eerst een vertraging, die tenslotte ook in een versnelling overging. Zoowel plotselinge verhoogingen alsook verlagingen over een groot temperatuurgebied bv.  $25^{\circ}$  C. brachten de strooming voor eenigen tijd tot volkomen stilstand, evenals het op eenige wijze verwonden of zelfs maar aanraken van de cellen.

Tot nog toe werd bijna steeds gesproken van een beweging van het „celvocht”. MOHL voerde in 1846 voor de „taaië stikstofhoudende vloeistof” die de celwand bedekte de naam „*protoplasma*” in, wat een einde maakte aan een groot aantal verwarringen.

NÄGELI (1860) was de eerste die een reeks van cijfers gaf, betrekking hebbende op de invloed van de temperatuur op de stroomsnelheid van het protoplasma. Het onderzoek waarvoor hij *Nitella syncarpa* gebruikte, dateert reeds van 1849. Bij  $0^{\circ}$  C. verkeerde het protoplasma volkomen in rust. Terwijl de temperatuur langzaam steeg tot  $37^{\circ}$  C. nam de stroomingssnelheid steeds toe, boven  $37^{\circ}$  C. trad plotseling stilstand op. Nadat de temperatuur verlaagd was, keerde de strooming langzamerhand terug en bereikte weldra de snelheid, die bij die temperatuur behoorde. NÄGELI geeft alleen tijden en besluit uit het afnemen der tijdsverschillen dat de toename der snelheid voor iedere volgende graad kleiner wordt. De cijfers van NÄGELI in  $\mu$  pro sec. omgerekend, zijn te vinden in de 1e kolom van tabel VI, ze vormen een  $\pm$  geometrische reeks, wat ook blijkt uit de kromme in fig. 5 no. 1.

NÄGELI staat blijkbaar eenigszins sceptisch tegenover zijn cijfers



„Die mitgetheilten Zahlen sind Durchschnittswerthe aus mehreren Messungen. Sie sollen bloss im Allgemeinen ein Bild der Zunahme der Geschwindigkeit bei Steigerung der Temperatur geben, und machen durchaus nicht Anspruch darauf, eine mathematisch richtige Progression darzustellen. Wenn auch die Schwierigkeit der genauen Messung besonders bei schneller Rotation nicht in Anschlag gebracht wird, so ist es doch beinahe unmöglich, jedesmal Inhaltskörper zu beobachten, welche genau die gleiche Entfernung von der Oberfläche zeigen. Wird aber die Bewegung eines Kornes gemessen, das nur wenig tiefer liegt, als ein früher beobachtetes, so kann die höhere Temperatur leicht eine langzamere Bewegung, als die frühere niedrigere Temperatur ergeben. Ich unterlasse es daher, andere Messungen mitzutheilen.” (l. c. p. 77).

SCHULTZE (1863) meet in verschillende plantencellen de stroomsnelheid bij kamertemperatuur en vindt zoo voor een *Chara*-soort een snelheid van 25  $\mu$  per sec., die door temperatuursverhooging tot 40  $\mu$  per sec. toenam. Evenals SACHS (1864) en HOFMEISTER (1867) heeft hij meer in het algemeen bijgedragen tot de kennis van het protoplasma in zijn reacties op verschillende uitwendige factoren. SACHS (1864) voerde het begrip „vorübergehende Wärmestarre” en „vorübergehende Kältestarre” in. Hij doet zeer belangrijke waarnemingen over de resistentie van het protoplasma van verschillende plantencellen tegenover hooge temperaturen. Deze resistentie bleek veel grooter te zijn wanneer het verwarmde object zich in lucht, dan wanneer het zich in water bevond. Zoo trad binnen 1 minuut „Wärmestarre” op bij haren van *Cucurbita Pepo* in water van 47°—48° C., terwijl *Cucurbita*-haren in heete lucht van 50° C. na 10 minuten nog snelle strooming vertoonden. Het afsterven bij hoogere, en ook bij lagere temperaturen, is volgens SACHS het gevolg van een moleculair-mechanisch proces, een opvatting die volkomen modern is.

Bij dit onderzoek van SACHS sluit zich aan een werk van KÜHNE (1864) die o. a. opmerkt dat *Tradescantia*-haren zonder toevoeging van water langer dan 5 minuten aan een temperatuur van — 14° C. blootgesteld konden worden, zonder dat de dood intrad, terwijl dit wel gebeurde wanneer afkoeling onder 0° C. (ijs en NaCl) plaats vond, terwijl de haren zich in een waterdruppel bevonden. Nog steeds zijn van groot algemeen belang zijn waarnemingen



over reversibele en irreversibele veranderingen in het protoplasma. Volgens DE VRIES (1870) treedt bij plotselinge temperatuursverandering, hetzij verwarming of afkoeling, steeds als onmiddellijk gevolg een vertraging der protoplasmastrooming op, des te grooter naarmate de verwarming of afkoeling sneller is, of naarmate de temperatuursverandering in denzelfden tijd meer graden bedraagt. Hierin gaat hij met DUTROCHET mee.

COHN (1871) deed eenige belangrijke waarnemingen over den invloed van lage temperaturen op de strooming bij *Nitella syn-carpa*. Bij 0° C. zag hij levendige strooming, bij -2° C. uiterst langzame, maar nog duidelijke beweging; toen de temperatuur nog verder daalde, werd het preparaat blijkbaar door het optreden van ijsnaalden vernield, hoewel het in een geval gelukte een cel in leven te houden, die tot op -3° C. was afgekoeld geweest. In genoemde gevallen bevond het preparaat zich in min of meer vochtige omgeving. COHN herhaalde de proef met een zorgvuldig afgedroogde *Nitella*-cel. Ook nu was tot -2° C. strooming te zien, tusschen -3° en -4° C. bevroor blijkbaar een deel van de celinhoud, die zich contraheerde. Bij 0° C. smolt de bevroren inhoud, de protoplast legde zich weer tegen de celwand, maar de strooming keerde niet terug. (COHN stelt zich voor, dat een deel van het water uit de protoplast bij de lage temperatuur wordt afgegeven tusschen celwand en protoplasmalaag en daarna daar befrist. Dit zou dan zijn een „uitvriezen” van het protoplasma, zooals dit ook bij kippeneiwit, melk etc. is waargenomen.) Vgl. ook SACHS en DE VRIES.

Een onderzoek van VELTEN (1876) sluit zich aan bij dat van NÄGELI (1860). VELTEN meet de temperatuursinvloed op de protoplasmastrooming van *Chara foetida*, *Vallisneria spiralis* en *Elodea canadensis*. Voor *Chara* was bij 0° C. de strooming uiterst langzaam, bij 34.4° C. (V. geeft de temperatuur op in ° R., die ik gemakshalve heb omgerekend tot ° C.) een maximum van snelheid, hierboven nam de snelheid met stijgende temperatuur steeds sterker af, bij 42.8° C. trad „Wärmestarre” op. VELTEN begaat dezelfde fout die NÄGELI gemaakt had (zie pag. 4). SCHAEFER (1898) vestigde hier de aandacht op en rekende ten deele beider cijfers tot snelheden om. In tabel VI no. 2 zijn VELTEN's tijden voor *Chara* in  $\mu$  pro sec. omgerekend, opgenomen. Voor eenige



cijfers betreffende *Vallisneria*, zie tabel VIII. De cijfers zijn overigens ten deele in een grafische voorstelling weergegeven (zie fig. 5).

Een gedeelte van het onderzoek van VELTEN handelt over de invloed van plotselinge temperatuursveranderingen. In tegenstelling met hetgeen DUTROCHET (1838), HOFMEISTER (1867) en DE VRIES (1870) opgeven, vindt VELTEN dat plotselinge temperatuursveranderingen binnen de „grenswaarden” (die hij niet opgeeft maar blijkbaar bedoelt hij  $1^{\circ}$  R.— $30^{\circ}$  R.), noch een stilstand, noch een vertraging veroorzaken, maar dat bij overgang naar een andere temperatuur steeds dadelijk de bij die temperatuur behorende snelheid werd aangenomen. Dit blijft steeds een strijdpunt, ook bij latere onderzoekers.

WIGAND (1885) geeft zeer nauwkeurige en gedetailleerde beschrijvingen van  $\pm 7$  verschillende typen, waaronder protoplasma-strooming in het plantenrijk voorkomt. Vooral wat hij zegt over de „Digressionsbewegung”, een verschijnsel dat steeds de eigenlijke strooming vooraf gaat, hetzij deze voor het eerst optreedt of weer begint na een plotselinge stilstand, is zeer belangrijk.

De beschouwingen van BERTHOLD (1885) verdienen de aandacht. Hij is van meening dat uitwendige factoren, zooals temperatuur, zuurstofgehalte, chemicaliën enz. de intensiteit van de strooming beïnvloeden, omdat ze of op de chemische omzettingen in het protoplasma, of op de toestand van het protoplasma zelf, inwerken en „also entweder die Betriebskraft oder die Widerstände verschiedentlich variiren” (l. c. p. 124).

In verband met hetgeen door verschillende auteurs bij Characeën is waargenomen, zijn de gegevens van HAUPTFLEISCH (1892) van belang, die bij plotselinge temperatuursverhoogingen en ook verlagingen van  $10^{\circ}$ — $20^{\circ}$  C. strooming zag optreden, waar hij die te voren in het preparaat niet had waargenomen. Bij langzame verwarming over hetzelfde temperatuurtraject bleef strooming achterwege. Bij dezelfde objecten, *Elodea*, *Vallisneria* etc. kon hij door middel van wateronttrekking (door verdamping of osmotische middelen) strooming te weeg brengen, hoewel soms pas nadat de objecten weer in het water waren gelegd. Al is er niet steeds voldoende overeenstemming tusschen zijn resultaten, toch blijkt uit zijn onderzoek van hoe groot belang veranderingen in het watergehalte van het protoplasma zijn voor de strooming.



KLEMM (1895) geeft een overzicht van verschillende „desorganisatieverschijnselen” die in het protoplasma zichtbaar worden onder invloed van extreem hoge of lage temperaturen, sterk licht, mechanische invloeden etc. Zeer hoge temperaturen geven het protoplasma een korrelig voorkomen, soms wordt een soort fibrillaire structuur zichtbaar, ook vacuolen treden soms op. Deze vacuolenvorming kan zóover gaan, dat het protoplasma er als een schuim uitziet. Vooral bij inwerking van basische stoffen en dikwijls ook door een elektrische stroom treden ze op. Bij hoge temperatuur kan stolling van het protoplasma optreden, gepaard gaande met granulatie en vorming van een aantal kleine vacuolen. Ook bij mechanische storingen komen deze voor. KLEMM wijst op de groote invloed van de tijdfactor op deze veranderingen. Het organisme reageert veel sterker op plotselinge, als op geleidelijk wisselende omstandigheden.

Een zeer belangrijk onderzoek van HÖRMANN (1898) behandelt o. a. de reacties van het stroomend protoplasma van *Nitella syncarpa* op verschillende prikkels, in den geest van DUTROCHET (1838), maar veel exacter. Zijn voornaamste conclusies betreffende de invloed van plotselinge temperatuursveranderingen waren dat snelle afkoeling bv. van 30° C. op 5° C., 37° op 20° C., 20° op 4° C., de strooming tot stilstand brachten, onverschillig of de gebruikte cel plaatselijk of in zijn geheel afgekoeld werd. Deze stilstand trad nooit op bij plotselinge verwarming zelfs niet van 3° C. op 36° C., het verwarmde protoplasma (of het verwarmde gedeelte) nam onmiddellijk de snelheid aan die bij de hoogere temperatuur behoorde. Zijn meening staat dus juist tusschen die van DUTROCHET, HOFMEISTER, DE VRIES, eenerzijds en die van VELTEN anderzijds, in. Hij merkt op, dat in een *Nitella*-cel waarin de strooming onder invloed van groote plaatselijke temperatuursverschillen tot plotselinge stilstand gekomen was, de strooming in het gedeelte dat aan de hoogste temperatuur was blootgesteld, veel sneller de eindwaarde bereikte, als in het gedeelte dat op lagere temperatuur gehouden werd. Deze temperatuursinvloed ziet hij ook bij het herstel van strooming, die door mechanisch ingrijpen opgehouden was. HÖRMANN beschrijft verder een verschijnsel, dat door andere auteurs o. a. VELTEN, ook reeds was waargenomen, maar nog vaker tegengesproken, nl. een eigen beweging van chloro-



phylkorrels, die in bepaalde gevallen om hun eigen as draaiden, niet alleen terwijl ze meegevoerd werden in den stroom, maar ook in een cel waarin het protoplasma plaatselijk geheel tot rust gekomen was. Hij ziet dat dezelfde invloeden, die het stroomend protoplasma tot stilstand brengen, ook de roteerende beweging der (losse) chlorophylkorrels doen ophouden, waarom hij aanneemt dat de streaming van het protoplasma en de rotaties van genoemde chloroplasten, een gemeenschappelijke oorzaak hebben.

RHUMBLER (1902) onderzoekt de invloed van verschillende belasting op de cel in verband met de streamingssnelheid bij *Chara foetida* en vindt geen uitgesproken verschil tusschen de stroom-snelheid in onbelaste en belaste cellen, zelfs wanneer hij gaat tot 300 gr. (= 7 atm.). Absoluut overtuigend zijn deze proeven niet, zijn snelheden schommelen te veel, ook wanneer hij deze meet bij verschillende temperaturen. Op grond van deze proeven beschouwt RHUMBLER het protoplasma als een vloeistof.

Op het zeer belangrijke werk van EWART (1903), die door zijn samenvattingen van oudere onderzoekingen en een groot aantal eigen proeven veel belangrijks tot de kennis der protoplasmastrooming heeft bijgedragen, zal ik verschillende malen terugkomen in den loop van dit onderzoek. Hier geef ik enkele van zijn belangrijkste conclusies. Het toenemen van de snelheid met stijgende temperatuur is volgens hem voor een groot deel het gevolg van een viscositeitsafname van het protoplasma, waarbij het watergehalte hiervan een belangrijke factor is. Met protoplasmastrooming zouden geen speciale chemische veranderingen samengaan. De benodigde energie-hoeveelheden zijn zeer gering en worden waarschijnlijk verkregen door aerobe of anaerobe omzettingen.

Minimum, optimum en maximum temperatuur van streaming hangen o. a. af van het uitwendig milieu, lucht of water (zie ook SACHS), de duur van de verwarming en de snelheid waarmee de temperatuur wordt verhoogd of verlaagd. Bij verwarming boven 30° C. is de snelheid in 't begin steeds grooter dan eenigen tijd daarna, tenzij er door de plotselinge verwarming een „shock-effect” optreedt (zie DUTROCHET etc.). EWART is de eenige onderzoeker, die vóór BLACKMAN (1905) rekening hield met de invloed van den tijdfactor, bij verwarming op hogere temperaturen.



Tusschen 10° en 30° C. wordt onmiddellijk of bijna onmiddellijk een constante snelheid aangenomen, terwijl beneden 10° C. temperatuursverhoogen pas langzamerhand de volle snelheid geven. In navolging van HÖRMANN onderzoekt ook EWART de invloed van locale thermische of mechanische prikkels. HÖRMANN is van meening dat deze prikkels geleid worden door interplasmatische verbindingen tusschen de cellen, maar EWART houdt de geleiding voor een zuiver physisch verschijnsel, misschien een verstoring van het hydrostatisch evenwicht. In verband hiermee zijn de resultaten van HAUPTFLEISCH (l. c.) te noemen.

GANONG (1908) geeft in zijn „Physiology” een tweetal krommen betreffende de temperatuursinvloed op de stroomingssnelheid van een *Nitella*-soort. Deze kromme vertoont het meest overeenkomst met die van VELTEN. Ik heb eenige waarden, waardoor het verloop der kromme bepaald werd, in tabel VI opgenomen. Met de cijfers van NÄGELI en VELTEN, vormen deze de eenige uitvoerige gegevens.

F. en G. WEBER (1916) trachten door middel van de zgn. „valmethode” direct de viscositeit van het protoplasma in verschillende plantencellen te meten. De temperatuur blijkt ook hier van grooten invloed te zijn, zie ook WEBER (1924). Hier kan ook ARTHUR MEYER (1921) genoemd worden, die uitgaande van de cijfers van NÄGELI de betrekking tusschen temperatuur en snelheid van strooming tracht te verklaren als een gevolg van de inwerking der temperatuur op de snelheid van de gerichte warmtebeweging der moleculen. Hij hecht meer waarde aan NÄGELI's cijfers dan NÄGELI zelf (zie NÄGELI (1860) p. 77).

Met de onderzoekingen van HÖRMANN en EWART zijn die van LUISE LAUTERBACH (1921) over de verschillende prikkels, die plotselinge stilstand veroorzaken in het stroomend protoplasma der Characeëen, van groot belang.

Mechanische prikkels bleken alleen stilstand teweeg te brengen, wanneer zij een plotselinge deformatie van bepaalde grootte van de cellen veroorzaakten. Deformatie door druk alleen had geen effect, wat ook reeds door RHUMBLER was geconstateerd. Bij jonge cellen, en bij hogere temperatuur, was een geringere mechanische prikkel noodig om stilstand teweeg te brengen, dan bij oudere cellen en bij lagere temperatuur. Ook EWART was tot dit resultaat gekomen.

Met onderzoekingen betreffende den invloed van licht, zuurstofgehalte der omgeving, en andere uitwendige factoren, die voor de normale strooming van belang zijn, heb ik zooveel mogelijk rekening gehouden bij het onderzoek zelf. De literatuur hierover wordt door EWART uitvoerig besproken in verband met zijn eigen onderzoekingen op deze gebieden.

---



## HOOFDSTUK II

### METHODE VAN ONDERZOEK

#### § 1 — *Het toestel*

Zooals reeds vermeld is, was het de bedoeling bij dit onderzoek zoowel de invloed van korte, als van lang aanhoudende verwarmingen na te gaan, hetgeen inhield, dat aan het toestel ongeveer de volgende eischen gesteld moesten worden:

1. Iedere gewenschte temperatuur moet binnen kleine grenzen, gemakkelijk en gedurende onbepaalden tijd, constant gehouden kunnen worden.

2. Een hoogere of lagere temperatuur moet in ieder gewenscht tempo bereikt kunnen worden, hoogstens een paar minuten moeten hiervoor voldoende zijn.

COHEN STUART (1922) heeft eenige jaren geleden in dit laboratorium een dergelijk onderzoek willen uitvoeren aan de wortelharen van *Trianea bogotensis*. Hij heeft daarvoor nagenoeg de volledige literatuur kritisch doorzocht om een toestel te vinden, dat in genoemden zin bruikbaar was. Daar dit literatuuronderzoek niet tot bevredigende resultaten leidde, ging hij ertoe over zelf een toestel te construeeren. Hierin trachtte hij twee in aanmerking komende verwarmingsprincipes te combineeren, nl. dat van een thermostaat, waarbij microscoop + object samen verwarmd worden, en het doorstroomingsprincipe, waarbij water, dat verwarmd wordt, langs of door de objectkamer geleid wordt. Zijn toestel bleek tenslotte wel voor het lang constant houden, maar niet voor snelle verandering van temperaturen gebruikt te kunnen worden, daar de beide principes in zijn toestel antagonistisch werkten. Het kwam mij voor, dat het doorstroomingsbeginsel op zichzelf een voldoende aantal mogelijkheden in zich sloot, terwijl het verder nog het voordeel had, dat de objecten in natuurlijker



condities gehouden konden worden, wat de waterverschoning betrof.

Een oplossing werd gezocht volgens deze gedachte:

Door van twee gelijkmatige waterstroomen van verschillende temperatuur, maar ieder op zichzelf constant, de onderlinge verhouding te veranderen, kunnen verschillende stroomen van constante temperaturen verkregen worden, gelegen tusschen de temperaturen, waarvan is uitgegaan. Het gewenschte resultaat bleek evenwel eenvoudiger verkregen te kunnen worden door de eene waterstroom te vervangen door een constante warmtebron, die inwerkte op de overgebleven gelijkmatige stroom van constante temperatuur.

Constate temperaturen werden verkregen door een waterstroom van constante temperatuur met gelijkmatige snelheid over een bepaalde afstand aan een constante verhitting bloot te stellen. De temperatuur werd veranderd door de snelheid van de waterstroom te variëeren. Door gebruik te maken van een overlopend reservoir, gevoed door een kraan van de waterleiding, werd een gelijkmatige waterstroom verkregen. De temperatuur van het leidingwater blijft, na eenigen tijd gestroomd te hebben, soms gedurende dagen practisch dezelfde. Gedurende den tijd, waarin gewerkt werd, was de temperatuur 's zomers  $\pm 13^{\circ}$  C., 's winters  $9^{\circ}$  à  $10^{\circ}$  C.

De constante verhitting werd verkregen, door dit water te leiden door een buis, die door een vat met kokend water liep. De waterstroom werd tenslotte geregeld door een speciaal geconstrueerde kraan.

Het toestel met verdere benoedigdheden voor het onderzoek werd vervaardigd door den Heer P. A. DE BOUTER, amanuensis aan het Botanisch Laboratorium, die ik hier hartelijk dank zeg voor de zorg, waarmee hij dit gedaan heeft en vooral voor zijn groote hulpvaardigheid. Zijn groote vindingrijkheid had ik niet kunnen missen bij het oplossen van vele technische moeilijkheden.

Het reservoir C wordt gevoed door een buis B, verbonden met de kraan van de waterleiding, A. Het water stroomt weer uit door een buis E, op dezelfde hoogte aangebracht als B. Het overtollige water vloeit af door een wijde buis D, waarvan de opening ligt boven die van B en E, waardoor het waterniveau, en zodoende de druk in E, dezelfde blijft. C werd gehouden op een hoogte van

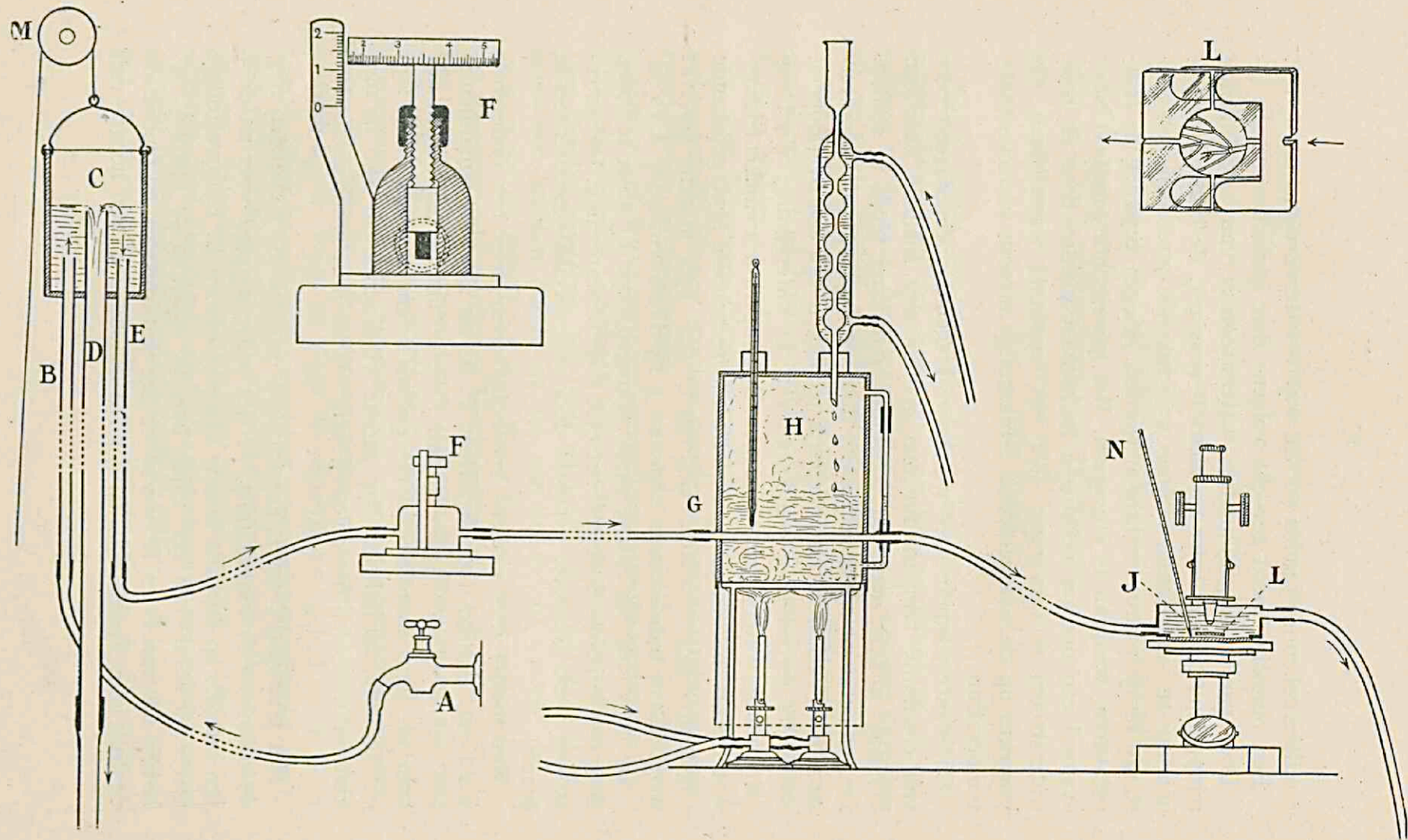


Fig. 1 — Het toestel (Verklaring in den tekst)



$\pm 3$  M. boven de werktafel. Door een katrol M is de hoogte van C, en zodoende de druk in E, te veranderen. De hoeveelheid water, toestroomend uit E, kan geregeld worden door een kraan F. Met behulp van een fijne schroef (spoed 1 mm.) en een op het schroefhoofd aangebrachte schaalverdeling in 100, is de opening van deze kraan zeer nauwkeurig te verstellen over een verticale afstand van 10, desnoods 5  $\mu$ . Van F stroomt het water via een gummislang door een van binnen vertinde koperen buis G, die op een hoogte van 3 cM. boven den bodem, door het vat H loopt (hoogte 20, middellijn 14 cM.), voor  $\frac{1}{3}$  gevuld met water. Dit wordt door 2 Bunsensche branders hard aan den kook gehouden. Behalve de bodem is H geheel geïsoleerd door een dikke laag asbest. Opzij is een peilglas aangebracht, in het bovenzvlak zijn openingen voor een thermometer, (kwikreservoir zoo dicht mogelijk bij G) en een groote bolkoeler, zoodat geen stoom kan ontsnappen. Om de verhitting door de branders te beperken tot de bodem, is de driepoot, waarop H staat, omgeven door een metalen scherm.

Door G stroomt het nu verwarmde water in een schuitvormig open bakje J, geplaatst op de voorwerptafel van het microscoop. In de dikke metalen bodem van J is een rechthoekige opening gezaagd, van onderen afgesloten door een glazen plaat. De voorwerpkamer L ligt boven de opening in de metalen bodem, zoodat het water er onder door kan stroomen. De instroomingsopening in J is laag, de uitstreamingsopening hoog aangebracht en is zoo wijd, dat ook bij geheel openstaan van kraan F, de groote hoeveelheid binnenstroomend water tijdig naar den gootsteen kan worden afgevoerd.

De langwerpige schuitvorm van J verhindert het optreden van plaatselijke temperatuursverschillen, zooals die in het begin voorkwamen, toen een rond bakje gebruikt werd. Het temperatuursverval tusschen de instroomings- en de uitstreamingsopening bleek ook bij hogere temperaturen gering te zijn, in het algemeen niet meer dan  $0.1^{\circ}$  C. De opgegeven temperaturen werden afgelezen op een zeer gevoelige kleine thermometer N, met een schaalverdeling in  $0.1^{\circ}$  C. Het kleine kwikreservoir bevond zich steeds zoo dicht mogelijk bij het object, in het midden van J.

Bij het in gebruik nemen van het toestel werd eerst F geheel gesloten, daarna werd de kraan van de waterleiding open gezet



en werden de branders aangestoken. Zoodra het water in H ging koken, werd F geopend, zoodat luchtballen uit de leiding konden verdwijnen. Ondertusschen had het leidingwater dan zijn minimumtemperatuur bereikt, hetgeen de constant blijvende temperatuur in J uitwees, zoodat met de proeven kon worden begonnen. In tabel I zijn voor een aantal kraanstanden de bijbehorende temperaturen aangegeven.

TABEL I — Temperatuur leidingwater 13.5° C.

|             |     |       |       |     |       |       |       |       |       |       |       |       |        |
|-------------|-----|-------|-------|-----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|
| kraanstand  | 15  | 20    | 30    | 40  | 50    | 60    | 70    | 80    | 90    | 100   | 150   | 200   | 250    |
| Temp. in J. | 51° | 45.2° | 34.6° | 32° | 29.4° | 26.6° | 25.3° | 24.3° | 23.3° | 22.7° | 20.6° | 19.5° | 19° C. |

De betrekking tusschen kraanstand en temperatuur grafisch afgezet, geeft een kromme, die tot een hyperbool nadert. Uit deze kromme kan practisch voor iedere temperatuur tusschen 50° C. en een temperatuur  $\pm 2^\circ$  C. boven die van het leidingwater, de bijbehorende kraanstand afgelezen worden. Om dit nauwkeurig te kunnen doen, moet de kromme afgezet zijn voor dezelfde temperatuur van het leidingwater als die, waarbij momenteel gewerkt wordt.

Het temperatuurevenwicht wordt natuurlijk langzamer bereikt, naarmate de gewenschte temperatuur hooger is. Evenwel was ook voor temperaturen van  $\pm 45^\circ$  C. een constante waarde binnen 2 minuten verkregen, een tijd die nog bekort kon worden door J eerst leeg te laten loopen. Schommelingen in de kamertemperatuur bleken geen merkbare invloed te hebben op de temperatuur in het objectbakje. Direct zonlicht werd evenwel steeds vermeden. 's Avonds waren de condities uiteraard gelijkmatiger als overdag, een omstandigheid, waarvan gebruik gemaakt werd, vooral bij het werken met constante hooge temperaturen. Door het zich vormen van luchtballen in leiding of kraan, konden soms plotselinge kleine temperatuursverhoogingen optreden, wanneer lang met een constante temperatuur werd gewerkt. Een plotselinge druk op de gummislang voor en achter de kraan was voldoende om deze te verwijderen. Twee branders waren absoluut noodzakelijk: één brander kan, wanneer de kraan F ver openstaat, het water niet



goed aan de kook houden. De temperatuur nadert dan, hoewel zeer langzaam, dichter tot die van het leidingwater, daar zich een koudere watersfeer vormt rondom de buis door H. Er stelt zich ten slotte een evenwicht in, van welk feit ook practisch gebruik gemaakt werd.

Temperaturen lager dan die van het onverwarmde leidingwater werden verkregen door dit aan ongeveer gelijkmatige afkoeling bloot te stellen. Het werd dan geleid door een buis, ondergedompeld in een mengsel van ijs en keukenzout. Kraan F regelde weer de doorstroomende hoeveelheid en zodoende de temperatuur in J. Het o-punt kon evenwel op deze wijze niet dicht genoeg benaderd worden. Deze moeilijkheid werd ten naaste bij opgelost door water te hevelen uit een bak met smeltend ijs, die op peil gehouden werd door een aanvoerslang, die op de bodem uitkwam, terwijl de opening van de slang die het ijswater via kraan F naar het objectbakje voerde, zich hoger op bevond, tusschen de stukken ijs.

## § 2 — Materiaal

Voor dit onderzoek werden verschillende Characeeën gebruikt, en wel *Chara foetida* A. BR., *Nitella mucronata* A. BR. en *Tolypella prolifera* LEONH<sup>1)</sup>. De beide laatste soorten heb ik te danken aan de vriendelijkheid van Prof. Dr. J. C. SCHOUTE te Groningen, die mij een groote hoeveelheid materiaal verschaftte.

Voorloopige proeven werden gedaan met gekiemde oösporen van *Chara foetida*. Voordat ik tot de bespreking van dit materiaal overga, wil ik even in het kort aangeven, hoe deze oösporen in korten tijd en in groote hoeveelheden vrijwel zuiver verzameld kunnen worden. Ook voor andere geslachten is deze methode goed te gebruiken. De oösporen van Characeeën kan men vanaf de laatste zomermaanden tot  $\pm$  begin April, in ongekiemden toestand aantreffen in de bovenste modderlagen van slooten, waarin de planten voorkomen. Gebruik makende van het feit, dat het S.G. van de oösporen slechts iets kleiner is dan dat van zand, en sommige kleine dierlijke en plantaardige resten, maar grooter dan dat van andere modderbestanddeelen, kan men na een flinke hoeveelheid van de bovenste modderlagen afgescheept te hebben,

<sup>1)</sup> Lees hier, en verderop voor *Tolypella (prolifera)* steeds: *Nitella translucens* AGARDH.



door herhaald uitwasschen en afslibben met water, ten slotte een mengsel overhouden, dat hoofdzakelijk bestaat uit zand, oösporen en genoemde resten, die voor een groot deel door zeeven te verwijderen zijn. De rest wordt in een schaal met water gestort, waarna men aan den inhoud door schudden een ronddraaiende beweging geeft, zoodat de oösporen door hun iets kleiner S.G. boven op het zand, in het midden der schaal komen te liggen, waarna ze gemakkelijk met een lepel uit te scheppen zijn. Zoo noodig herhaalt men deze bewerking eenige malen tot men oösporen overhoudt waarbij zich nog slechts weinig zand bevindt. Het water wordt zooveel mogelijk afgegoten, daarna laat men de oösporen langzaam drogen. Wil men ook de laatste resten zand nog verwijderen, dan worden de oösporen uitgestort op een vel stevig papier, hetwelk men daarna een weinig schuin houdt boven een schaal. De eivormige oösporen rollen het eerst naar beneden. In goed gekurkte buisjes kan men ze, droog, jaren lang bewaren.

Voor zoover in de proeven uitgegaan werd van droog oösporen-materiaal, werden deze in vrij groot aantal  $\pm 100$ , in een glazen doos met leidingwater te kiemen gelegd. Kleine hoeveelheden kiemden langzaam en onregelmatig, soms in het geheel niet. Verder is ook de temperatuur van invloed. Bij  $10^{\circ}$ — $15^{\circ}$  C. verliep de ontkieming het best. Meestal was binnen 2 à 3 weken bruikbaar materiaal aanwezig. Er was dan een duidelijke rotatiestrooming zichtbaar in de eerste internodiumcel van de voorkiem.

Van *Chara foetida*, *Nitella mucronata* en *Tolypella prolifera* werden culturen aangelegd, waarbij in hoofdzaak gebruik gemaakt werd van een kweekmethode, die ik te danken heb aan Prof. ERNST te Zürich. Stekken van deze Characeeën bleken zich zeer goed te ontwikkelen in 25—30 cM. hooge, met leidingwater gevulde glazen bakken, waarvan de bodem bedekt was met een  $\pm 5$  cM. dikke laag, bestaande uit een mengsel van gelijke deelen klei, turf en zand. Steriel werken met uitgekookte klei en turf, en gegloeid zand, bleek van weinig invloed op de ontwikkeling van groenen en blauwwieren, die in verschillende culturen de overhand kregen. Door de minst verontreinigde eenige malen over te stekken kan men tenslotte vrijwel zuivere culturen van Characeeën verkrijgen. De groei van andere lagen kan beperkt worden door de bakken niet te dicht bij het raam te plaatsen. Zeer goede diensten bewezen



evenwel kikkerlarven die in korten tijd zelfs geheele overtreksels van epiphytische algen verorberen en de culturen verder schoon houden, zonder deze in eenig opzicht te beschadigen.

Voor onderzoek werden spruitstukken gebruikt, die minstens 2 intacte internodiën bevatten. Na met een pincet afgeknepen te zijn, werden ze elk in een objectkamer gebracht. In fig. 1 bij L is er een afgebeeld, zooals ze een tijd lang gebruikt zijn. Ze werden in het algemeen zoo vervaardigd, dat stukjes of reepjes uit voorwerp glas gesneden, met canadabalsem op vierkante of langwerpige dekglasjes werden vastgekit, zoodat in het midden een ruimte overbleef voor het object. Tusschen de stukjes voorwerp glas werd zooveel speling gelaten, dat de middenruimte eventueel met water doorstroomd kon worden, wanneer het geheel, met een dekglasje, door een klemmetje op zijn plaats gehouden, afgesloten was.

Doorstrooming kon aangetoond worden door een objectkamer als L met O. I. inkt gevuld, in het stroomend water in J te leggen. De inkt verdween dan snel. Later werden eenigszins andere kamers gebruikt met veel grootere ruimte voor het object (smalle reepjes voorwerp glas) en aanmerkelijk verbreedde doorstroomingsopeningen, die trechtvormig toeliepen. In de kamers zooals L traden nl. soms luchtbelletjes op, die niet bevorderlijk waren voor de doorstrooming en ook de waarneming belemmerden.

Bij het onderzoek naar de „shock” voldeden zeer goed platte vlakwandige buisjes  $\pm 3$  cM. lang, 1 cM. breed en 0.5 cM. dik. Deze waren slechts aan een kant open. De objecten werden er zoo ingeschoven, dat een cel of een gedeelte van een cel er buiten stak. Ook in andere gevallen hebben deze buisjes wel dienst gedaan.

Nadat een nieuw preparaat was gemaakt, werd steeds 15 à 20 min. gewacht terwijl het object zich in een objectkamer in J bevond, vóór met de definitieve metingen werd begonnen. Bij iedere verwonding blijft het stroomende protoplasma der Characeën nl. plotseling stilstaan en krijgt pas na eenigen tijd zijn normale strooming weer terug. Langer dan 30 min. behoeft men nooit te wachten.

Van het beschikbare materiaal werd *Chara* het minst gebruikt, omdat hier de ontwikkeling van schorscellen en de dikwijls optredende incrustatie met calciumcarbonaat de waarneming zeer kunnen



bemoeilijken. Toch konden in enkele gevallen goede resultaten worden verkregen.

*Tolypella* bleek het beste object te zijn voor de bestudeering van de „shock”, in het algemeen is de strooming hier zeer regelmatig,

Bij *Nitella* is het stroomingsbeeld buitengewoon duidelijk, zoodat vooral hierbij veranderingen in het protoplasma zelf, het best konden worden nagegaan. De geringe grootte der jonge cellen is een voordeel, vooral bij snel afgebroken verwarmingen.

De waarnemingen werden verricht met behulp van een LEITZ-objectief no. III, dat na goed gevernist te zijn tegen het indringen van water, als waterimmersie dienst deed, in combinatie met een compensatieoculair 18 van ZEISS. Hierin lag een net-oculair-micrometer. Bij de gebruikte lenzencombinatie (tubus ingeschoven) gaf de lengte van 10 vakjes van de micrometer een afstand aan van 555  $\mu$ . Opgegeven tijden hebben steeds betrekking op deze afstand. De gebruikte vergrooting maakte het bezigen van kunstlicht in de meeste gevallen noodzakelijk. Als lichtbron fungeerde steeds een 100 kaars lamp, die op een afstand van  $\pm 30$  cM. van de microscoopspiegel was opgesteld. Verwarming door straling was door het stroomen van het water uitgesloten. Op zichzelf werkte dit licht niet beschadigend op het protoplasma zooals door vergelijking van resultaten in duisternis, zwakker licht en daglicht aangetoond kon worden. Zoo liet, om een geval te noemen, een *Nitella*-preparaat in een objectkamer als L met water gevuld, op de objecttafel van het microscoop gelegd, volkomen normale strooming zien, na 24 uur achtereen op genoemden afstand aan de inwerking van het licht van een 100 kaars lamp te zijn blootgesteld. De strooming was alleen iets sneller geworden, hetgeen een warmte-effect bleek te zijn.

### § 3 — Meetmethode

In iedere Characeeëncel kan men een stroom waarnemen, waarvan de breedte  $\pm$  de helft van den celomtrek bedraagt. Deze stroom, die zich meestal in een spiraal beweegt, buigt aan het eind van de cel om en beschrijft dan een baan, die symmetrisch is met de eerste.

De richting van deze in zichzelf terugkerende stroom, is



dezelfde als die van de dicht aaneengesloten rijen chlorophylkorrels, die zich onmiddellijk onder de celwand bevinden, gebed in een laag niet stroomend protoplasma. Deze chlorophylkorrels ontbreken op de grenzen van beide stroomen, zoodat deze aan de buitenwand der cellen duidelijk aangegeven zijn, door fijne, lichtere lijnen op het groene celoppervlak.

Op deze „neutrale” lijnen is geen strooming te zien. Ze zijn te beschouwen als de snijlijnen van een vlak, dat het celoppervlak snijdt. Dit vlak is dus, zooals de in spiralen loopende snijlijnen aangeven, getordeerd. De beteekenis van dit „neutrale” vlak zal verderop duidelijk worden.

Beschouwen we nu de cel onder het microscoop in zoodanigen stand, dat over een korte afstand tenminste van geen van beide neutrale lijnen iets te zien is, en dus een gedeelte van het neutrale vlak evenwijdig aan het gezichtsveld ligt. Na scherp ingesteld te hebben op de chlorophylkorrels zien we vlak daaronder het stroomend protoplasma, of liever de deeltjes die daarin meegevoerd worden. We draaien nu de micrometer in het oculair zóó, dat de helft van de elkaar kruisende lijnen parallel loopt met de rijen der chlorophylkorrels. Met behulp van een stopwatch kan nu gemeten worden, hoeveel tijd verschillende voorbijstroomende deeltjes noodig hebben om een bepaalde afstand af te leggen.

Wanneer men deze metingen bij constante temperatuur verricht, kan men een reeks van getallen verkrijgen, die onderling slechts weinig verschillen. Dit geldt alleen zoolang men deeltjes meet vlak onder de chlorophyllaag. Wanneer voorzichtig steeds dieper ingesteld wordt, blijkt de snelheid der deeltjes af te nemen, totdat geen strooming meer te zien is. Ongeveer op hetzelfde oogenblik wordt zeer langzame beweging in tegenovergestelde richting zichtbaar. Hiermee is het neutrale vlak, dat dus niet hypothetisch is, gepasseerd, de beweging der deeltjes wordt steeds sneller, totdat vlak boven de tegenovergestelde wand weer een maximale snelheid is waar te nemen.

Hieruit blijkt dat de geheele celinhoud, met uitzondering van het neutrale vlak, in beweging is. Evenwel bestaat het grootste gedeelte van de celinhoud uit „vacuole” d. w. z. celvocht, waarin zich grootere en kleinere deeltjes, afkomstig uit de wandlaag, in dezelfde richting als deze, maar veel langzamer, voortbewegen.



Dit blijkt ten duidelijkste wanneer men de cel zóó verschuift, dat het neutrale vlak nu loodrecht op het gezichtsveld komt te staan, waardoor men de grens van de wandlaag in optische doorsnede te zien krijgt. Deze laag is bij jonge cellen zeer dik, maar wordt dunner naarmate de cel ouder wordt. Dat ze aanvankelijk uit een aaneengesloten geheel bestaat, wordt door alle auteurs toegegeven; groot verschil van opvatting bestaat er echter over het verdere lot van deze wandlaag. Eenerzijds neemt vooral NÄGELI (1860) aan, dat naarmate de cellen ouder worden, het protoplasma uiteenvalt in grootere en kleinere bollen, of anders gevormde lichamen, en zoo in het celvocht terecht komt. Dit uiteenvallen kan volgens hem zoover gaan, dat tenslotte niets of bijna niets van het oorspronkelijke wandplasma is overgebleven<sup>1)</sup>. Slechts zelden ziet hij naast de los drijvende deelen nog kleine stroompjes wandplasma, die zich veel sneller voortbewegen.

NÄGELI gaat hier in tegen de opvattingen van GÖPPERT en COHN (1849) die steeds een samenhangende stroom van wandplasma zagen overblijven, al was deze tenslotte ook zeer dun. De waarnemingen van GÖPPERT en COHN werden door HOFMEISTER (1867) bevestigd, die ook in de oudste cellen nog een samenhangende wandlaag vond. HÖRMANN (1898) gaat zeer uitvoerig op deze kwestie in, en geeft NÄGELI zoowel op grond van principiële overwegingen als van eigen waarnemingen, ongelijk. Evenwel maakt hij aan het eind van zijn betoog de opmerking, dat hij meermalen aan afstervende cellen waargenomen heeft, dat stroompjes van verschillende snelheid zich onmiddellijk naast elkaar voortbewogen. NÄGELI merkte ook dergelijke stroompjes op, maar zegt niet zooals HÖRMANN, dat ze elkaar zonder eenigen overgang raken.

Wat mijn eigen waarnemingen betreft, deze hebben mij overtuigd, dat GÖPPERT en COHN gelijk hebben, voorzover men met normale cellen, onder normale condities te maken heeft. Na langere inwerking van hoogere temperaturen vertoonden zich dikwijls de kleine stroompjes, die voor het oog afgescheiden van elkaar, zich voortbewogen over de binnenwand van de cel. Ver-

<sup>1)</sup> Wanneer ik het woord „wandplasma” gebruik bedoel ik daarmee hetzelfde wat onder „wandstandig” protoplasma verstaan wordt een term die hier eenigszins paradoxaal zou zijn.



moedelijk zullen dus de zoo uiteenloopende opvattingen wel veroorzaakt zijn door verschillende stadia en condities waaronder de cellen verkeerden, maar in ieder geval is hetgeen NÄGELI zag uitzondering, en geen regel, zooals hij meende. Waarschijnlijk heeft zijn opvatting zijn methode van meten, en zodoende zijn resultaten beïnvloed.

Wanneer we dus in het algemeen de continuïteit van de wandlaag aannemen, stuiten we onmiddellijk op een nieuwe moeilijkheid. Is de snelheid in deze laag overal gelijk? Volgens GÖPPERT en COHN en volgens HÖRMANN wel. Ook NÄGELI bevestigt deze vraag wat jonge cellen betreft. Op grond van metingen kwam ik tot het resultaat, dat de snelheid van het protoplasma vlak onder de laag chlorophylkorrels<sup>1)</sup> het grootst is, om vandaar, naar de vacuole toe, af te nemen. Voor een deel zijn misschien de belangrijke verschillen in de snelheidsopgaven der verschillende auteurs hieraan toe te schrijven. Het is uiterst moeilijk, bijna onmogelijk, op absoluut dezelfde diepte te meten, ook al in verband met de verschillende grootte van de deeltjes. De *gemiddelde* snelheid van de deeltjes in de wandlaag te bepalen levert ook groote onzekerheden op. Alleen door gemiddelden te nemen uit een zeer groot aantal metingen, op verschillende diepte, zou dit mogelijk zijn.

Het leek mij zuiverder alleen de *grootste snelheid* te meten. Daardoor kwamen dus alleen voor meting in aanmerking deeltjes, die zich in het stroomende protoplasma bevonden, onmiddellijk onder de laag chlorophylkorrels. Een gelukkige omstandigheid was hierbij, dat dikwijls losgeraakte chlorophylkorrels in het stroomend protoplasma voorkomen. Dit is geen pathologisch verschijnsel. Deze chlorophylkorrels bevonden zich steeds in de buitenste stroomlaag onmiddellijk onder de laag waaruit ze afkomstig zijn. Ik heb geen deeltjes waargenomen, die zich sneller voortbewogen, zoodat ik zooveel mogelijk hieraan mijn metingen deed.

Na deze noodzakelijke uitweiding over de aard van de strooming kan ik nu, wat het meten betreft, zeer kort zijn. Bij de verschillende temperaturen werden 5 tot 10 deeltjes gemeten, steeds op dezelfde plaats in den stroom, en nooit vlak bij een neutrale

<sup>1)</sup> Ik reken het rustende plasma bij de chlorophyllaag.

lijn, omdat daar in sommige gevallen een geringere snelheid geconstateerd werd, zonder dat dit evenwel regel is. Uit de gemiddelde tijd werd de gemiddelde snelheid in  $\mu$  pro sec. berekend. Als voorbeeld geef ik hieronder een gedeelte van een reeks waarnemingen aan een kranscel van *Nitella mucronata*.

TABEL II — Kranscel van *Nitella mucronata*, 12 Februari 1925

| Temp.<br>in ° C. | Tijd in 0.1 sec. over 10 vakjes net-oc.<br>micr. = 555 $\mu$ . |    |    |    |    |    |    |    |    |    | gem. | $\mu$ pro sec. |       |
|------------------|--|----|----|----|----|----|----|----|----|----|------|----------------|-------|
| 19.1° (4)        | 97   | 97 | 99 | 97 | 95 |    |    |    |    |    |      | 97.0           | 57.2  |
| 21.3° (3)        | 88   | 87 | 86 | 85 | 85 | 86 | 85 | 85 | 83 | 85 |      | 85.5           | 64.9  |
| 22.1° (8)        | 83   | 85 | 80 | 81 | 82 | 82 |    |    |    |    |      | 82.2           | 67.5  |
| 23.6° (2)        | 79   | 79 | 77 | 78 | 77 |    |    |    |    |    |      | 78.0           | 71.1  |
| 29.5° (5)        | 61   | 62 | 60 | 59 | 61 |    |    |    |    |    |      | 60.6           | 91.6  |
| 29.7° (1)        | 62   | 58 | 62 | 63 | 62 | 59 | 58 | 60 | 61 | 58 |      | 60.3           | 92.0  |
| 32.3° (6)        | 54   | 52 | 53 | 53 | 54 |    |    |    |    |    |      | 53.2           | 104.3 |
| 34.1° (7)        | 49   | 51 | 49 | 51 | 50 |    |    |    |    |    |      | 50.0           | 111.0 |

De nummers achter de temperaturen geven de volgorde van de waarnemingen aan.



## HOOFDSTUK III

### HET VERLOOP VAN DE TEMPERATUURLIJN

Het is de groote verdienste van BLACKMAN, (1905) dat hij voor het eerst met nadruk heeft gewezen op de beteekenis van de tijdfactor in verband met de invloed van de temperatuur op physiologische processen. De invloed van deze factor wordt grooter naarmate de temperatuur stijgt. Wil men dus het verband nagaan tusschen een physiologisch proces en de temperatuur, dan is het gewenscht in de eerste plaats te onderzoeken van welken aard dit verband is bij temperaturen, waarbij dit proces, niet of althans practisch niet beïnvloed wordt door de tijd (= de verwarmingsduur). Heeft men binnen dit gebied van onschadelijke temperaturen een bepaalde relatie gevonden, dan kan men daarna buiten dit gebied gaan onderzoeken, in hoeverre zich dat verband bij hogere en lagere temperaturen laat vervolgen. Naarmate we verder boven dat gebied komen, neemt de invloed van de tijdfactor toe. De verwarmingstijden moeten dus steeds korter worden. Alleen de waarden na korte verwarming gevonden zullen met de cijfers in het gebied van onschadelijke temperaturen vergeleken kunnen worden.

Dit stelt eenige eischen aan de objecten. In dit geval, waar protoplasmastrooming gemeten werd, konden alleen korte verwarmings-tijden gebruikt worden, wanneer de stroomingssnelheid bij iedere temperatuur zeer snel de hoogst mogelijke waarde bereikte; iets wat te controleeren is door vergelijkende snelle metingen bij niet schadelijke temperaturen. Bij een temperatuursverandering stelt een nieuwe snelheid zich meestal onmiddellijk in, bijna even snel als de zeer gevoelige thermometer.

Een andere eisch is, dat de stroomingssnelheid constant blijft bij constante, niet beschadigende temperaturen. Dit was practisch het geval, hoewel de objecten in dit opzicht wel variatie vertoon-



den. Soms bleef de snelheid dagenlang volkomen dezelfde, maar soms ook veranderde zij na eenige uren. Daarom werden metingen steeds weer opnieuw gecontroleerd. Tenslotte was het van belang te weten, of het met het oog op de te verkrijgen snelheid bij een bepaalde temperatuur, verschil maakte of die temperatuur vanaf een hoogere of vanaf een lagere, geleidelijk of plotseling bereikt werd. We komen hier op het gebied van de temperatuursveranderingen, waarvan de invloed op de strooming in de literatuur zoo verschillend beoordeeld wordt. Sommige onderzoekers gingen zoo ver, dat ze den invloed van temperatuursveranderingen van meer belang achtten als de werking van de temperatuur op zichzelf. Volgens DUTROCHET (1838), HOFMEISTER (1867) en DE VRIES (1870) geven alle plotselinge veranderingen, hetzij verhooging of verlaging van temperatuur, een tijdelijke vertraging of zelfs stilstand bij het stroomend protoplasma.

VELTEN (1876) gaat hier tegenin, en beweert dat temperatuurschommelingen op zichzelf geen invloed hebben en geen stilstand of zelfs maar vertraging teweeg brengen, maar dat bij iedere temperatuursverandering onmiddellijk die snelheid wordt aangenomen, die bij de betreffende temperatuur behoort. HÖRMANN (1898) heeft ook dit geschilpunt opgelost door aan te toonen dat bij plotselinge temperatuursverlagingen tijdelijke stilstand kon optreden terwijl dit bij plotselinge temperatuursverhoogingen nooit gebeurde, ook al hadden deze plaats over een gebied van meer dan  $30^{\circ}$  C. De bij de hoogere temperatuur behorende snelheid stelde zich direct in. Deze conclusie van HÖRMANN kan ik in alle opzichten bevestigen. In enkele gevallen trad bij een plotselinge daling van meer dan  $15^{\circ}$  C. stilstand op. In zoo een geval moest  $\pm 20$  minuten gewacht worden voor de betreffende snelheid was bereikt.

Ik zal nu even aan een voorbeeld laten zien op welke wijze de metingen werden verricht bij de verschillende temperaturen. Hiervoor kan tabel II dienst doen. Nadat aan deze *Nitella*-cel bij  $29.7^{\circ}$  C. een aantal waarnemingen gedaan waren, werd de temperatuur in 3 étappes verlaagd tot op  $19.1^{\circ}$  C., vervolgens in eens naar  $29.5^{\circ}$  C. Hierop van  $29.5^{\circ}$  C. via  $32.3^{\circ}$  C. naar  $34.1^{\circ}$  C. en tenslotte ineens verlaagd tot  $22.1^{\circ}$  C. Hierbij trad geen stilstand en ook geen vertraging op, zooals uit de cijfers te zien is. Het blijkt verder



dus geen verschil te maken hoe de verschillende temperaturen bereikt worden. Voor dit gedeelte van het onderzoek had het alleen praktisch nut de temperatuursprongen niet zoo groot te laten worden, dat storingen konden optreden.

De methode van meten zooals die in het vorige hoofdstuk is beschreven werd hier steeds toegepast, behalve in enkele gevallen waar een andere methode gevolgd werd, die ter plaatse nader zal worden aangegeven.

Ik zal nu aan de hand van een aantal figuren en tabellen de resultaten van dit onderzoek vermelden. In fig. 2 zijn temperatuurlijnen van 6 verschillende objecten van *Nitella mucronata* afgebeeld; onder de fig. wordt verwezen naar de tabellen, die de oorspronkelijke cijfers bevatten.

Vergelijkt men in deze figuren het verloop der lijnen beneden

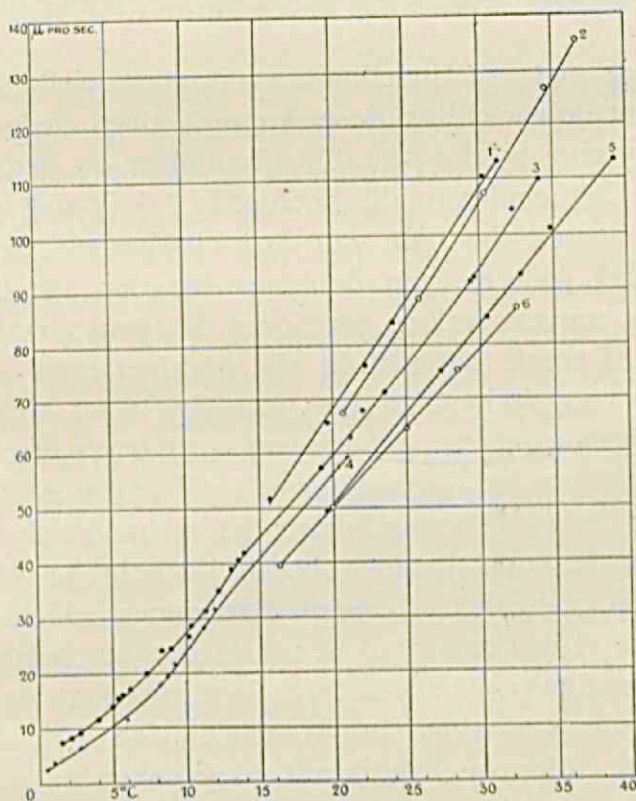


FIG. 2. Temperatuurlijnen van verschillende *Nitella*-objecten

- |  |  |
|--|--|
| 1. Zie tabel XII, no. 28.                | 2. Zie tabel XII, no. 16.                |
| 3. Zie tabel XII, no. 27, tabel V no. 4. | 4. Niet in tabel.                        |
| 5. Zie tabel XII, no. 34.                | 6. Zie tabel XII, no. 29, rotatiemeting. |

$\pm 15^{\circ}$  C. met het verloop daar boven, dan zal het opvallen dat deze gedeelten niet volkomen gelijkmatig, maar onder een eenigszins kleinere hoek in elkaar overgaan. Bij  $13^{\circ}$  à  $14^{\circ}$  C. ligt het draaipunt. Op het verloop van de geheele lijn heeft dit punt weinig invloed. In de volgende figuren is het meestal nauwelijks te ontdekken, zoodat daar de geheele temperatuurlijn vloeiend verloopt.

De punten boven  $15^{\circ}$  C. liggen in het algemeen volgens een rechte lijn, die evenwel in enkele gevallen een flauwe buiging vertoont, die convex is ten opzichte van de temperatuuras. In 3 heb ik die buiging iets geaccentueerd door de waarden bij  $\pm 22^{\circ}$  C. en  $\pm 32.5^{\circ}$  C. los te laten liggen. Wanneer men de uiterste waarden van 2 verbindt door een rechte lijn, ziet men dat de daar tusschen gelegen waarden vrij blijven. In de andere gevallen is alleen een rechte lijn de juiste verbinding der gevonden waarden.

Ik heb nog niet practisch kunnen uitmaken welk verband het juiste is, daar de verschillen dezer kromme lijnen en de gemiddelde rechte zoo gering is, dat het dikwijls binnen de foutengrens zal vallen. Aan het eind van dit hoofdstuk zal ik nog gelegenheid hebben de theoretische zijde van deze onzekerheid te bespreken.

Nu wat het gedeelte van de lijnen beneden  $15^{\circ}$  C. aangaat. Hier is een convex verloop tegenover de temperatuuras niet te miskennen, al treedt het niet in alle gevallen even duidelijk op zooals door vergelijking met fig. 3 en fig. 4 zal blijken. *In het algemeen kunnen we zeggen, dat er vanaf  $\pm 10^{\circ}$  C. een practisch lineair verband bestaat tusschen temperatuur en snelheid van strooming.*

We komen nu tot de vraag hoever dat verband zich naar boven voortzet. Om dit vast te stellen, ben ik als volgt te werk gegaan.

De invloed van de tijd op de stroomingssnelheid doet zich practisch niet gelden onder  $30^{\circ}$  C. zooals EWART reeds uitmaakte. Naarmate men hogere temperaturen laat inwerken, wordt de tijd waarbinnen de verkregen beginsnelheid zich kan handhaven steeds kleiner. Hiermee heb ik rekening gehouden door in het algemeen bij de metingen uit te gaan van een temperatuur van omstreeks  $30^{\circ}$  C. Daarna werd het object bij bv.  $34^{\circ}$  C. gebracht en de snelheid bij die temperatuur gemeten. Vervolgens ging ik na of geen beschadiging had plaats gehad door de metingen bij



30° C. te herhalen. Was dit niet het geval, dan werd daarop b.v. 36° C. bereikt, terwijl bij eventueele beschadiging, die zich uit in een vertraging der strooming, eerst gewacht werd tot de snelheid weer normaal geworden was. Op deze wijze kon ik het *lineair verband tot even onder 40° C.* meetbaar aantonen. Hiervoor moest soms een kleine wijziging in de methode gebracht worden.

Het is een gevolg van de constructie van het toestel, dat het meer tijd neemt een hoogere temperatuur te bereiken, dan een lagere. Hoe minder water er door de kraan stroomt, des te warmer komt het bij het object, maar ook omgekeerd. Voor een groot deel kan men de tijd waarin een constante temperatuur bereikt wordt, bekorten door het objectbakje scheef te houden, zoodat het leegloopt, maar de zekerste methode is het object in een bakje met water van  $\pm 30^{\circ}\text{C}$ . of een andere temperatuur te leggen, en het niet aan de inwerking van de hoogere temperatuur bloot te stellen voor deze volkomen constant geworden is. Daarna wordt vrijwel onmiddellijk met de metingen begonnen, *daar het aanhouden van de beginsnelheid soms een kwestie van eenige seconden is.* Een andere zeer bruikbare methode is ook de volgende, waarbij men in een kort tijdsverloop over een groot temperatuursgebied metingen kan verrichten. Het object wordt in het bakje gelegd, terwijl koud leidingwater doorstroomt. Men stelt de kraan zoo dat b.v. een temperatuur van 50° C. bereikt kan worden. Vervolgens worden de branders aangestoken, waarna onmiddellijk met de snelheidsmetingen wordt begonnen. Totdat het water begint te koken, laten we zeggen na 20 minuten, neemt de stroomingssnelheid langzaam met de temperatuur toe. Hierbij is een tweede waarnemer noodig, die om de 30 sec. b.v. de temperatuur noteert en tevens de stroomingstijden, die de andere waarnemer zoo vlug mogelijk opgeeft. Zoodra het water in het reservoir gaat koken, neemt de snelheid waarmee de temperatuur oploopt, sterk toe, zoodat juist de temperaturen boven 30° C. snel doorloopen worden. Dit is volstrekt noodig. Willen we namelijk de grootst mogelijke snelheid vinden bij 39° C., dan dient het gebied van de hooge temperaturen daar beneden zoo snel mogelijk doorloopen te worden, omdat deze de te bereiken waarde bij 39° C. zouden kunnen verlagen. In de volgende tabel geef ik een voorbeeld van een dergelijke proef met een cel van *Tolypella*. Om de halve minuut



werden de temperaturen genoteerd. De gemiddelde snelheid binnen iedere halve minuut gevonden, werd gerekend te behooren tot het gemiddelde van de temperaturen aan het begin, en aan het einde van iedere halve minuut waargenomen. Het aantal metingen in die tijd bedroeg bij de temperaturen beneden  $20^{\circ}$  C.  $\pm 2$ , daarboven  $\pm 3$ . Temperaturen, waarvoor geen minuscijfer staat, zijn gemeten binnen de volgende minuut. Is, zooals achter de eerste 8 minuten, slechts één temperatuur vermeld, dan is dit de gemiddelde binnen die minuut.

Achter de temperaturen (de kleine kolommen geven de eerste decimaal), is de snelheid in  $\mu$  pro sec. opgegeven, daarnaast de waarden bij dezelfde temperaturen afgelezen uit een middelende rechte lijn, die door de verkregen waarden, grafisch afgezet, getrokken kon worden.

Ter vergelijking is een meetserie bijgevoegd, een dag te voren aan hetzelfde object verkregen; ook achter deze snelheden vindt men de waarden uit een middelende rechte lijn afgelezen. (Zie tabel III hiernaast).

Vergelijken we eerst de gevonden snelheidswaarden in 1a met de waarden boven dezelfde temperaturen uit de middelende rechte lijn afgelezen in 1b, dan blijken deze waarden weinig van elkaar te verschillen vanaf  $14.8^{\circ}$  C. tot  $36.4^{\circ}$  C. Tusschen  $36.4^{\circ}$  C. eindigt hier het meetbare lineaire verband en de temperatuurlijn vertoont een optimum. Dit ligt in dit geval waarschijnlijk bij ruim  $38^{\circ}$  C., zooals onderstaande cijfers laten vermoeden.

TABEL IV — (Verklaring in den tekst)

| 33° C.         |       | 35° C. |     | 37.8° C. |      | 39.3° C. |       | 39.8° C. |     |       |       |       |
|----------------|-------|--------|-----|----------|------|----------|-------|----------|-----|-------|-------|-------|
| sec.           | 4     | 10     | 20  | 4        | 17   | 25       | 4     | 16       | 27  | 8     | 17    | 25    |
| $\mu$ pro sec. | 104.7 | 108.8  | 111 | 118.11   | 15.6 | 118.1    | 120.6 | 120.6    | 111 | 106.7 | 108.8 | 106.7 |
|                | 30    | sec.   | 30  | sec.     | 30   | sec.     | 30    | sec.     | 30  | sec.  | 30    | sec.  |

Dat het object bij deze proef werkelijk zoo goed als onmiddellijk de verschillende temperaturen heeft aangenomen, wordt ten eerste waarschijnlijk gemaakt door het rechtlijnig verloop zelf. De waarden bij de hoogere temperaturen, die snel doorloopen werden zouden lager moeten liggen ten opzichte van de waarden bij de lagere temperaturen, die langer konden inwerken. Dit blijkt niet het geval te zijn.



Dan geef ik in tabel III onder 2a, snelheden van dezelfde *Tolypella*-cel, een dag eerder gemeten. Deze waarden liggen niet zoo regelmatig als van 1a, zooals blijkt uit de cijfers in 2b, die de waarden voorstellen afgelezen uit de middelende rechte lijn bij dezelfde temperaturen.

TABEL III

| Minuten                                  | Temp. in ° C. | 1e decimaal | 1a                                       | 1b                     | 1e decimaal | 2a                                       | 2b                     |
|--|---------------|-------------|--|------------------------|-------------|--|------------------------|
|  |               |             | Snelheid in $\mu$ pro sec. 19 Juni 1925. | middelende rechte lijn |             | Snelheid in $\mu$ pro sec. 18 Juni 1925. | middelende rechte lijn |
| 1  | 14            | 8           | 46.0                                     | 45.2                   |             |  |                        |
| 2  | 16            | 4           | 50.5                                     | 50.6                   |             |  |                        |
| 3  | 17            | 6           | 54.4                                     | 54.8                   |             |  |                        |
| 4  | 18            | 3           | 56.1                                     | 57.1                   | 0           | 53.9                                     | 54.0                   |
| 5  | 19            | 3           | 60.3                                     | 60.5                   |             |  |                        |
| 6  | 20            | 4           | 64.4                                     | 64.3                   | 1           | 66.0                                     | 62.5                   |
| 7  | 22            | 6           | 72.2                                     | 71.8                   |             |  |                        |
| 8  | 23            | 5           | 75.5                                     | 74.9                   |             |  |                        |
|  | 24            | 2           | 78.9                                     | 77.2                   |             |  |                        |
| 9  | 25            | 5           | 82.8                                     | 81.6                   | 1           | 85.1                                     | 80.5                   |
| 10                                       | 26            | 5           | 86.1                                     | 85.1                   |             |  |                        |
|  | 27            | 7           | 90.5                                     | 89.2                   |             |  |                        |
|  | 29            | 4           | 92.8                                     | 94.9                   |             |  |                        |
| 11                                       | 30            | 0           |  | 97.0                   | 0           | 97.3                                     | 97.0                   |
|  | 31            | 6           | 100.6                                    | 102.3                  |             |  |                        |
|  | 33            | 6           | 108.9                                    | 109.4                  |             |  |                        |
| 12                                       | 35            | 2           |  | 115.0                  | 2           | 115.6                                    | 115.0                  |
|  | 36            | 4           | 118.3                                    | 119.2                  |             |  |                        |
|  | 38            | 6           | 120.6                                    | 127.2                  |             |  |                        |
| 13                                       | 39            | 6           | 107.8                                    | 130.5                  |             |  |                        |
| 14                                       | 40            | 2           | 102.8                                    | 132.6                  |             |  |                        |
|  | 20            | 0           |  | 63                     | 0           |  | 63                     |
|  | 30            | 0           |  | 97                     | 0           |  | 97                     |
| Versnelling in $\mu$ pro sec. voor 1° C. |               |             |  | 3.40                   |             |  | 3.40                   |

Deze lijn is overigens voor 1a en 1b dezelfde. Onder de kolommen 1b en 2b zijn de waarden gegeven bij 20° C en 30° C. uit deze lijn afgelezen. Door deze beide cijfers wordt het verband tusschen temperatuur en snelheid voor dit object uitgedrukt. De uiterste temperatuur waarbij we dit verband nog kunnen aantonen hangt blijkens het voorgaande voor een groot deel af van techniek en methode, en verder van een groot complex van nog niet te analyseren factoren, die tot uiting komen in de „individueele verschillen”. Deze hebben ook in dit onderzoek een groote rol gespeeld zooals nog dikwijls zal blijken.

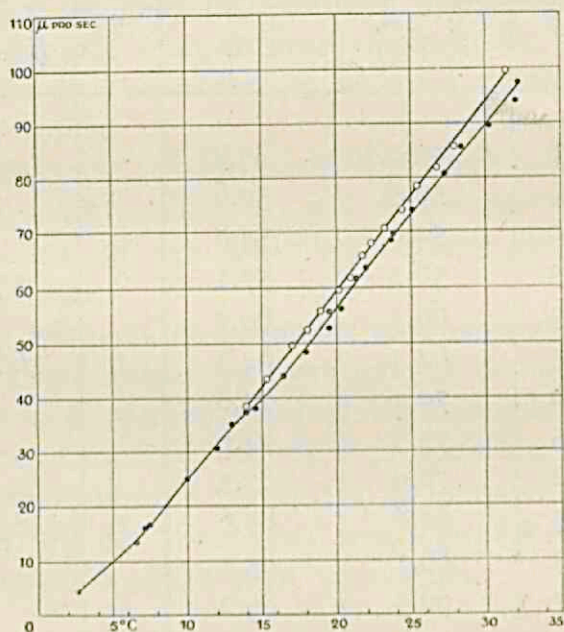


FIG. 3. Temperatuurlijnen van *Chara foetida* (eenzelfde cel)

Bovenste lijn, zie tabel X, no. 3.

Onderste lijn, zie tabel V, no. 1 en tabel X no. 2.

In fig. 3 zijn 2 temperatuurlijnen van eenzelfde object van *Chara foetida* weergegeven. Er verliep een dag tusschen beide meetseries. We zien hier een bijna zuiver rechtlijnig verband vanaf  $\pm 6^\circ$  C. naar boven. Ook hier wijs ik op de kleine uitbocht tusschen  $13^\circ$  C. en  $14^\circ$  C. in de onderste lijn. Tusschen  $\pm 21^\circ$  C. en  $\pm 10^\circ$  C. is nog een gering convex verloop tegenover de temperatuuras waar te nemen. Ik wijs er reeds nu even op, dat de gemiddelde temperatuurlijn bij dit object vrijwel typisch



is voor alle door mij onderzochte Characeeën. De snelheid in deze cel werd 3 dagen achtereen gemeten, althans bij een gedeelte van de temperaturen boven  $\pm 15^{\circ} \text{C}$ . Hier zijn er slechts 2 series van weergegeven, om de figuren niet onduidelijk te maken door een opeenhooping van punten. Zie voor de cijfers de tabellen, waarnaar onder de figuur verwezen wordt.

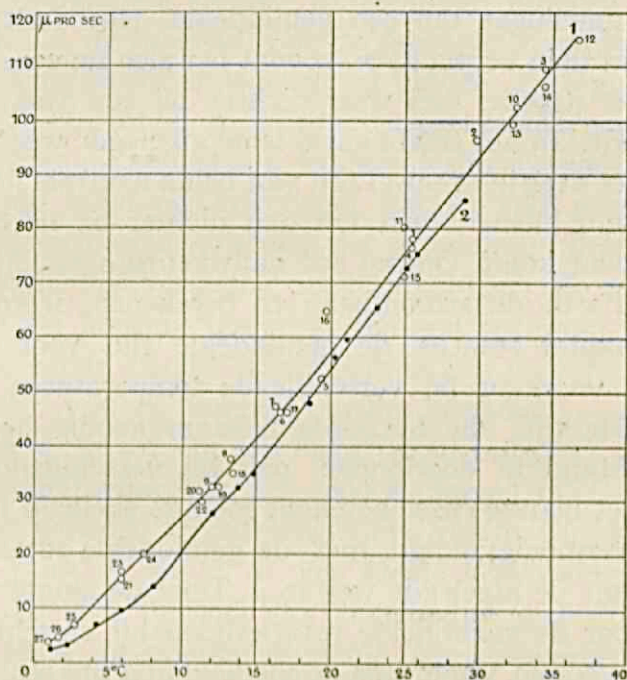


FIG. 4. Temperatuurlijnen voor 2 *Nitella*-cellen (rotatiemetingen)

1. Zie tabel V no. 2      2. Zie tabel V no. 3.

In fig. 4 zijn eenige resultaten gegeven van een bijzondere wijze van meten, die met succes werd gevolgd in verschillende gevallen, waar de gebruikelijke methode niet tot goede uitkomsten kon leiden. Wil men nl. snelheden meten in een zeer jonge Characeeëncel, die bv. nauwelijks 5 verdeelingen van de oculairmicrometer (=  $275 \mu$ ) lang is, dan blijft er voor de baan, waarlangs gemeten kan worden een afstand van 3, of (hoogstens) 4 verdeelingen over.

Wordt over een zoo korte afstand toch de gewone methode toegepast, dan worden de cijfers door de groote meetfouten zoo onnauwkeurig dat ze weinig waarde kunnen hebben. Nu komen vooral in dergelijke jonge plasmarijke cellen dikwijls insluitsels in het protoplasma voor, die wanneer ze zich, al is het slechts voor



een gedeelte, in de buitenste laag bevinden, met dezelfde snelheid worden meegevoerd als de daar aanwezige kleine deeltjes. In vele gevallen hebben sommige van die lichamen een duidelijk herkenbare vorm, zoodat ze gedurende hun rotaties gemakkelijk te volgen zijn. De baan, die door een afzonderlijk deeltje in een rotatie wordt afgelegd, is niet steeds even lang, maar vertoont kleine schommelingen om een gemiddelde. Het deeltje kan zich nl. in vele gevallen verplaatsen, zoodat het zich nu eens in het midden van den stroom, dan weer dicht bij een van de neutrale lijnen bevindt. In het eerste geval is de afgelegde weg het grootst. Naarmate het deeltje evenwel een van beide neutrale lijnen nadert, wordt de baan kleiner, daar het dan dicht bij de binnenbocht van de stroom komt. Om nu zoo nauwkeurig mogelijk de gemiddelde lengte van de stroombaan te berekenen, wordt eerst uit een groot aantal rotaties de gemiddelde tijd voor één rotatie bepaald, bij voorkeur bij verschillende temperaturen, en daarna de gemiddelde tijd, die hetzelfde lichaam noodig heeft om een bepaalde afstand te doorloopen, ook bij verschillende temperaturen. Uit het laatste cijfer berekent men de snelheid in  $\mu$  pro sec. Dit getal, vermenigvuldigd met de gemiddelde rotatietijd, geeft de lengte van de afgelegde weg in  $\mu$ . Door de lengte van de weg te deelen door de gemiddelde rotatietijden bij verschillende temperaturen gevonden, vindt men de snelheid in  $\mu$  pro sec. De waarden in fig. 4 (zie tabel V 2, 3) zijn volgens deze methode verkregen. Alleen bij de lagere temperaturen, waar de rotatietijden zeer lang zijn, werd de snelheid van het roteerend lichaam soms direct gemeten. De meetfouten worden dan zeer gering, daar de tijd noodig om deze bepaalde afstand af te leggen, zooveel grooter wordt. Deze methode geeft, zooals uit het voorgaande te verwachten is, in het algemeen niet zulke regelmatige cijfers als de gewone. Dat dit overigens niet steeds het geval is, toont bv. no. 6 van fig. 2 waarvan de waarden ook op deze manier gevonden zijn, maar volkomen regelmatig liggen. In kleine cellen evenwel is het de eenige weg om vergelijkbare gegevens te verkrijgen. De cijfers 1—27 naast de punten van 1 geven de volgorde van de waarnemingen aan. De ligging van punten zooals 11, 15 en 16 is waarschijnlijk het gevolg van een plotselinge verplaatsing van het lichaam in de stroombaan, die soms zeer lang achtereen dezelfde kan blijven.



Wat het verloop der lijnen betreft, kan het gedeelte boven  $\pm 15^{\circ}$  C. in beide als ongeveer rechthoekig beschouwd worden; daaronder vinden we een afwijking, in 2 is het gedeelte  $13^{\circ}$  tot  $\pm 1^{\circ}$  C. duidelijk convex, in 1 is het meer rechthoekig, zelfs eerder iets concaaf tegenover de temperatuuras. Ik verwijs ter vergelijking naar fig. 2, no. 3 en 4.

Uit de voorafgaande figuren en sommige tabellen hebben we kunnen zien, dat de snelheid van de protoplasmastrooming bij de onderzochte Characeeën in ieder geval binnen een temperatuursgebied van  $\pm 15^{\circ}$  C. tot  $\pm 30^{\circ}$  C. practisch evenredig is met de temperatuur. Binnen dit gebied zijn de veranderingen onder invloed van de temperatuur volkomen reversibel, mits er voor gezorgd wordt, dat geen voorbijgaande stilstand der strooming optreedt door te groote en plotselinge verlaging der temperatuur. De temperatuurlijn vertoont bij hogere temperaturen een optimum waarvan de ligging in de eerste plaats afhankelijk is van de verwarmingstijd.

Het gedeelte van de temperatuurlijn beneden  $\pm 15^{\circ}$  C. deed zich soms tot  $\pm 10^{\circ}$  C., in een enkel geval tot  $5^{\circ}$  C. voor als een rechthoekige voortzetting van het gedeelte boven  $15^{\circ}$  C., terwijl de snelheid naar beneden steeds langzamer afnam. In andere gevallen was bij  $\pm 13^{\circ}$  C. of  $14^{\circ}$  C. een kleine verhooging in de temperatuurlijn te zien, terwijl dan tevens het gedeelte onder de verhooging meer of minder duidelijk convex verliep tegenover de temperatuuras. Het verloop van het onderste gedeelte van de lijn doet verwachten, dat de strooming waarschijnlijk tot eenige graden onder  $0^{\circ}$  C. zal blijven voortduren, zooals o. a. bleek uit het onderzoek van COHN (1871) die bij *Nitella syncarpa* bij  $-2^{\circ}$  C. nog strooming zag. In hoeverre ook bij de lagere temperaturen een invloed van de tijdfactor mogelijk is, zal aan het einde van dit hoofdstuk nog nader besproken worden.

Tabel V bevat de snelheidscijfers van eenige der besproken temperatuurlijnen. Evenwel zullen niet alle punten van deze lijnen teruggevonden kunnen worden, daar van twee of meer waarden binnen  $1^{\circ}$  C. een gemiddelde genomen is, evenals van de bijbehorende temperaturen. Ter vergelijking geef ik in tabel VI cijfermateriaal, door vroegere auteurs aan Characeeën verkregen. De temperatuurlijnen afgezet volgens de cijfers in kolom 1, 2 en 3, zullen besproken worden bij fig. 5, waar men de waarden ten deele terugvindt in resp. 1, 2 en 5.



TABEL V — Eigen metingen

| ° C | re decimaal |  | re decimaal |  | re decimaal |   | re decimaal |  |
|-----|-------------|--|-------------|--|-------------|---|-------------|--|
|     | 1           | Chara foetida<br>26.7.'24 $\mu$ pro sec. | 2           | Nitella mucronata<br>31.1.'25 $\mu$ pro sec. | 3           | Nitella mucronata<br>6.2.'25 $\mu$ pro sec. | 4           | Nitella mucronata<br>12.2.'25 $\mu$ pro sec. |
| 0   |             |  |             |  |             |   |             |  |
| 1   |             |  | 3           | 4  | 2           | 2.7   | 7           | 7.7  |
| 2   | 5           | 7.9                                      | 8           | 6.9  | 4           | 3.5   | 2           | 8.5  |
| 3   |             |  |             |  |             |   | 0           | 10.3   |
| 4   |             |  |             |  | 3           | 7   | 0           | 11.9   |
| 5   |             |  |             |  | 8           | 8.7 <sup>1)</sup>                           | 0           | 14.1   |
| 6   | 6           | 13.2                                     | 0           | 15.8   | 0           | 9.5   | 2           | 17.2   |
| 7   | 3           | 16.3                                     | 5           | 19.7   | 4           | 13.2 <sup>1)</sup>                          | 3           | 20.2   |
| 8   | 7           | 20                                       |             |  | 2           | 14  | 7           | 24   |
| 9   | 4           | 21.8                                     |             |  | 1           | 16.5 <sup>1)</sup>                          |             |  |
| 10  | 0           | 24.5                                     |             |  |             |   | 2           | 27   |
| 11  |             |  | 3           | 30.4   |             |   | 3           | 31.5   |
| 12  | 1           | 31.3                                     | 3           | 32.2   | 1           | 27.5  | 2           | 35.1   |
| 13  |             |  | 4           | 36.1   | 8           | 32  | 4           | 40.2   |
| 14  | 2           | 38.7                                     |             |  | 9           | 34.8  | 0           | 42   |
| 15  |             |  |             |  |             |   |             |  |
| 16  | 7           | 45.9                                     | 7           | 46.5   | 4           | 38.5 <sup>1)</sup>                          |             |  |
| 17  |             |  |             |  |             |   |             |  |
| 18  |             |  |             |  | 7           | 48.5  |             |  |
| 19  | 7           | 55.5                                     | 6           | 58.3   |             |   | 1           | 57.2   |
| 20  | 5           | 58.4                                     |             |  | 3           | 56.1  |             |  |
| 21  | 5           | 61.6                                     |             |  |             |   | 3           | 64.9   |
| 22  | 6           | 65.7                                     |             |  | 1           | 59.4  | 1           | 66.3   |
| 23  | 8           | 71.1                                     |             |  |             |   | 6           | 71.2   |
| 24  |             |  |             |  |             |   |             |  |
| 25  | 2           | 75                                       | 3           | 76.1   | 6           | 73.6  |             |  |
| 26  |             |  |             |  |             |   |             |  |
| 27  | 2           | 81.6                                     |             |  |             |   |             |  |
| 28  |             |  |             |  |             |   |             |  |
| 29  |             |  | 9           | 96.1   | 1           | 85  | 6           | 91.7   |
| 30  | 4           | 91                                       |             |  |             |   |             |  |
| 31  |             |  |             |  | 7           | 90 <sup>1)</sup>                            |             |  |
| 32  | 2           | 97.3                                     | 5           | 100.8  |             |   | 3           | 104.3  |
| 33  |             |  |             |  |             |   |             |  |
| 34  |             |  | 5           | 107.8  |             |   | 1           | 109.9  |
| 35  |             |  |             |  | 2           | 101.7 <sup>1)</sup>                         |             |  |
| 36  |             |  | 7           | 114.8  |             |   |             |  |
| 37  |             |  |             |  |             |   |             |  |
| 38  |             |  |             |  |             |   |             |  |

TABEL VI — Literatuercijfers

| ° C. | re decimaal |   | re decimaal |  | re decimaal |  |
|------|-------------|---|-------------|--|-------------|--|
|      | 1           | Nitella syncarpa<br>NÄGELI $\mu$ pro sec. | 2           | Chara foetida<br>VELTEN $\mu$ pro sec. | 3           | Nitella spec.<br>GANONG $\mu$ pro sec. |
| 0    |             |   |             |  | 0           | 3.3                                    |
| 1    | 0           | 1.7                                       | 2           | 5                                      | 0           | 5                                      |
| 2    | 0           | 2.1                                       | 5           | 14.1                                   | 0           | 6.7                                    |
| 3    | 5           | 3   | 7           | 18.8                                   |             |  |
| 4    |             |   |             |  | 0           | 9                                      |
| 5    | 0           | 4.2                                       | 0           | 20.4                                   | 0           | 10.5                                   |
| 6    | 0           | 5.3                                       |             |  |             |  |
| 7    | 0           | 6.7                                       | 5           | 23.3                                   | 0           | 13.3                                   |
| 8    | 0           | 8.7                                       |             |  | 0           | 14.5                                   |
| 9    | 0           | 10.5                                      |             |  |             |  |
| 10   | 0           | 12.5                                      | 0           | 25.6                                   | 0           | 15.3                                   |
| 11   | 0           | 14.3                                      |             |  |             |  |
| 12   | 0           | 15.6                                      | 5           | 29.4                                   |             |  |
| 13   |             |   | 7           | 34.5                                   |             |  |
| 14   | 0           | 18.4                                      |             |  |             |  |
| 15   | 0           | 20  | 0           | 37.6                                   | 0           | 20                                     |
| 16   | 0           | 21.7                                      | 2           | 38.6                                   |             |  |
| 17   | 0           | 23.2                                      | 5           | 39.5                                   |             |  |
| 18   | 0           | 25  | 7           | 41.5                                   | 0           | 22.2                                   |
| 19   | 0           | 26.3                                      |             |  |             |  |
| 20   | 0           | 27.8                                      | 0           | 41.8                                   | 0           | 26.7                                   |
| 21   |             |   | 2           | 43.5                                   |             |  |
| 22   | 0           | 31.2                                      | 5           | 45.9                                   |             |  |
| 23   |             |   | 7           | 50                                     |             |  |
| 24   | 0           | 35.7                                      |             |  | 0           | 32                                     |
| 25   |             |   | 0           | 51.5                                   | 0           | 34.3                                   |
| 26   | 0           | 41.7                                      | 2           | 60.6                                   |             |  |
| 27   |             |   |             |  |             |  |
| 28   | 0           | 50  | 7           | 75.2                                   |             |  |
| 29   |             |   |             |  |             |  |
| 30   |             |   |             |  | 0           | 43.3                                   |
| 31   | 0           | 66.7                                      | 2           | 77.5                                   | 0           | 45                                     |
| 32   |             |   |             |  |             |  |
| 33   |             |   | 7           | 81.3                                   |             |  |
| 34   | 0           | 100                                       | 4           | 94.3                                   | 0           | 48.3                                   |
| 35   |             |   |             |  | 0           | 47.3                                   |
| 36   |             |   |             |  |             |  |
| 37   | 0           | 166.7                                     | 5           | 84.7                                   |             |  |
| 38   | 0           | 0   | 7           | 81.3                                   |             |  |

<sup>1)</sup> Deze waarden komen niet voor in de bijbehorende fig. 4 no. 2. Het zijn contrôle-metingen gedaan, nadat de serie waarnemingen, die in genoemde lijn zijn afgezet, verricht was.



Voor ieder snelheidscijfer ( $\mu$  pro sec.) staat de 1e decimaal van de bijbehorende temperatuur. De cijfers, die de heele graden weergeven, gelden voor iedere afzonderlijke kolom.

Om nu tot tabel V terug te keeren. Een gevolg van de methode is, dat de waarden van de verschillende objecten niet zonder meer onderling vergeleken kunnen worden.

Om dit toch zoo zuiver mogelijk te kunnen doen, heb ik, na de waarden van iedere kolom grafisch afgezet te hebben een middelende rechte lijn gelegd door de punten tusschen  $20^{\circ}$  C. en  $30^{\circ}$  C., zooals dat bv. in eenige gevallen in fig. 2 te zien is. Vergelijk hiervoor ook tabel III.

In tabel VII vindt men de gevonden gemiddelde waarden bij  $20^{\circ}$  C. en  $30^{\circ}$  C. voor ieder object in dezelfde volgorde 1, 2, 3, 4 als in tabel V. Kolom 5 bevat gemiddelden verkregen bij metingen aan een *Tolypella*-cel (zie tabel III). Ten overvloede zijn ook de waarden bij  $10^{\circ}$ ,  $15^{\circ}$ ,  $25^{\circ}$  en  $35^{\circ}$  C. toegevoegd. De laatste kolom bevat het gemiddelde van de 5 lijnen.

TABEL VII — Middelende lijnen

| $^{\circ}$ C  | 1    | 2    | 3      | 4      | 5    | gem. 1, 2, 3, 4, 5 |
|---|------|------|--------|--------|------|--------------------|
| 10  | 24.5 | 26.5 | 19.5   | 25.5   | 29   | 25                 |
| 15  | 41   | 43   | 35.75  | 42.75  | 46   | 41.7               |
| 20  | 57.5 | 59.5 | 52     | 60     | 63   | 58.4               |
| 25  | 74   | 76   | 68.25  | 77.25  | 80   | 75.1               |
| 30  | 90.5 | 92.5 | 84.5   | 94.5   | 97   | 91.8               |
| 35  | 107  | 109  | 100.75 | 111.75 | 114  | 108.5              |
| Versnelling in<br>$\mu$ pro sec.<br>voor $1^{\circ}$ C. | 3.30 | 3.30 | 3.25   | 3.45   | 3.40 | gem. 3.34          |

1 — *Chara foetida*, tabel V no. 1, Fig. 3.

2 — *Nitella mucronata*, tabel V no. 2, Fig. 4 no. 1.

3 — *Nitella mucronata*, tabel V no. 3, Fig. 4 no. 2.

4 — *Nitella mucronata*, tabel V no. 4, Fig. 2 no. 3.

5 — *Tolypella prolifera*, tabel III.

In fig. 5 heb ik de voornaamste resultaten van vroegere auteurs grafisch weergegeven en ter vergelijking hieraan toegevoegd een temperatuurlijn (no. 6) van *Chara foetida*. De punten boven  $\pm 15^{\circ}$  C. zijn gemiddelden uit 3 meetseries op 3 achtereenvolgende dagen verkregen (zie tabel V no. 1 en tabel X no. 1, 2 en 3).

Deze temperatuurlijn geeft vrijwel de gemiddelde snelheid van alle in dit onderzoek gebruikte objecten van de verschillende Characeën weer.

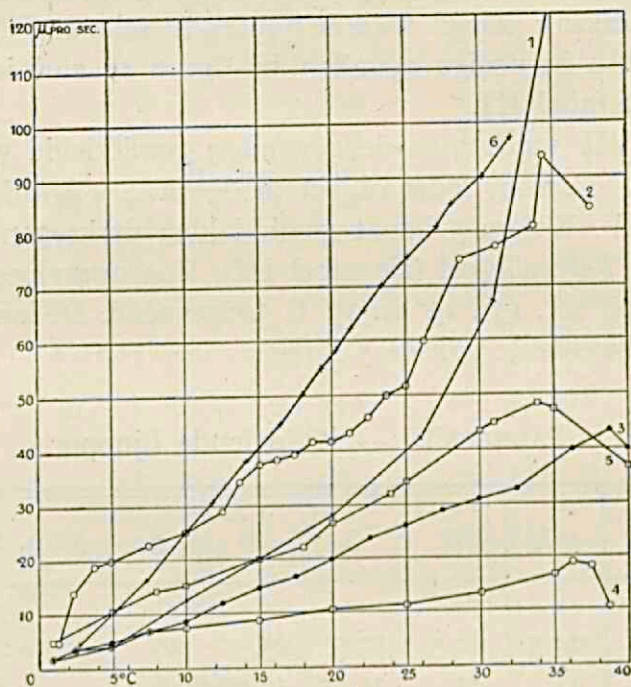


FIG. 5. Temperatuurlijnen volgens verschillende auteurs

- 1 — *Nitella syncarpa* (NÄGELI), zie tabel VI no. 1.
- 2 — *Chara foetida* (VELTEN), zie tabel VI no. 2.
- 3 — *Vallisneria spiralis* (VELTEN), zie tabel VIII.
- 4 — *Elodea canadensis* (VELTEN).
- 5 — *Nitella spec.* (GANONG), zie tabel VI no. 3.
- 6 — *Chara foetida* (eigen metingen), zie tabel X no. 1, 2 en 3, en tabel V, no 1.

Deze temperatuurlijnen laten zich ten deele vergelijken met mijn resultaten, bij andere zijn de verschillen te groot. De cijfers van NÄGELI (1860) voor *Nitella syncarpa* (zie tabel VI no. 1, waarvan een gedeelte in fig. 5 no. 1 grafisch is afgezet), wijken zoo sterk van de mijne af, dat het mij een volkomen raadsel is



gebleven hoe een dergelijk verschil in resultaten voor eenzelfde verschijnsel bij vrijwel hetzelfde object verkregen kon worden. Van  $\pm 5^\circ \text{C.}$  tot  $\pm 23^\circ \text{C.}$  blijken zijn waarden ongeveer de helft te bedragen van de mijne; terwijl bij  $37^\circ \text{C.}$  een waarde bereikt is, die  $\pm 1.5 \times$  zoo hoog ligt als de waarde die deze *Chara*-cel bij die temperatuur bereikt zou kunnen hebben. Ik moet van eenige poging deze verschillen te verklaren, geheel afzien. Alleen verwijs ik naar het citaat op pag. 5 waar NÄGELI zelf zich vrij sceptisch uitlaat over zijn cijfers.

De punten van fig. 5 no. 2 hebben betrekking op de snelheid van strooming in een cel van *Chara foetida* volgens VELTEN (1876), (zie tabel VI no. 2). Evenals NÄGELI, geeft VELTEN alleen tijden op, zonder ze tot snelheden om te rekenen. Beide trekken dan hieruit verkeerde conclusies wat de aangroeiing der snelheden betreft (zie pag. 4). SCHAEFER (1898) heeft door omrekening van de meeste waarden, de resultaten van beide onderzoekers in het juiste licht gesteld. De waarden van VELTEN laten zich desnoods vanaf  $\pm 10^\circ \text{C.}$  tot  $\pm 35^\circ \text{C.}$  middelen door een rechte lijn (tusschen  $\pm 10^\circ \text{C.} = 25 \mu$  en  $35^\circ \text{C.} = 90 \mu$ ). Dit zou geven voor

$$\left. \begin{array}{l} 20^\circ \text{C. } 51 \mu \text{ pro sec.} \\ 30^\circ \text{C. } 77 \mu \text{ pro sec.} \end{array} \right\} \text{versnelling } 2.6 \mu \text{ pro sec. voor } 1^\circ \text{C.}$$

Dergelijke waarden heb ik bij verschillende *Nitella*-objecten gemeten (zie o. a. tabel XII no. 19, 21, 30, 31). Waardoor het onregelmatige verloop van de lijn veroorzaakt is, laat zich niet nagaan, daar er te veel mogelijkheden zijn.

MATISSE (1919) geeft een afbeelding van deze kromme en interpreteert deze door een gelijkmatige lijn te trekken door de waarden bij  $\pm 5^\circ \text{C.}$ ,  $10^\circ \text{C.}$ ,  $25^\circ \text{C.}$  en  $35^\circ \text{C.}$ , waardoor een kromme verkregen wordt die een dergelijk verloop vertoont als die van NÄGELI. De figuur op zichzelf beschouwd maakt die interpretatie mogelijk.

Hoewel ik mij in dit onderzoek uitsluitend met protoplasma-strooming bij Characeeën heb beziggehouden, wilde ik hier niet de onderzoekingen van VELTEN, betreffende *Vallisneria spiralis* en *Elodea canadensis* voorbij gaan. Zijn gegevens, die wat hun uitvoerigheid betreft nog vrijwel alleen staan, hebben daardoor weinig in belangrijkheid verloren.

Voor dit onderzoek zijn de cijfers van *Vallisneria* van speciale

interesse, omdat hierin dezelfde gang te bespeuren is als in mijn cijfers voor de Characeeën. Dit is vooreerst uit no. 3 te zien en verder in de volgende tabel, waar ik de cijfers geef zooals ik die omgerekend heb bij 5° C., 10° C. tot 35° C. met daarnaast de waarden zooals die afgelezen werden uit de middelende rechte lijn.

TABEL VIII — Parenchymcel van *Vallisneria spiralis* volgens  
VELTEN

| ° C. | $\mu$ pro sec. | middelende lijn |
|------|----------------|-----------------|
| 5    | 4.7            | 2.5             |
| 10   | 8.7            | 8.5             |
| 15   | 15.1           | 14.5            |
| 20   | 20             | 20.5            |
| 25   | 26.3           | 26.5            |
| 30   | 31.2           | 32.5            |
| 35   | 38.5           | 38.5            |
| 40   | —              | 44.5            |

Versnelling 1.2  $\mu$  pro sec. voor 1° C.

We zien, dat ook hier binnen  $\pm 10^\circ$  C. en  $\pm 35^\circ$  C. de snelheid van strooming nagenoeg evenredig toeneemt met de temperatuur. Evenwel is de versnelling per 1° C. = 1.2  $\mu$  pro sec. bijna  $3 \times$  zoo klein als in het algemeen bij de Characeeën het geval was.

De waarden door VELTEN gevonden voor een stengelparenchymcel van *Elodea canadensis* geeft 4. Deze lijn vertoont een zeer kleine helling. Voeren we een rechte lijn door de verschillende waarden dan lezen we daaruit (bij 20° C. en 30° C.) 10.5  $\mu$  en 14.5  $\mu$  af, zoodat de gemiddelde versnelling 0.4  $\mu$  pro sec. voor 1° C. bedraagt, dus  $\pm 8 \times$  zoo klein als bij de Characeeën. VELTEN verklaart het onregelmatig verloop der waarden door de herhaaldelijk optredende „spontane” storingen in de strooming.

De waarden in 5, die ik afgelezen heb uit een kromme die GANONG (1908) geeft voor een *Nitella spec.*, zijn vanaf  $\pm 15^\circ$  C. naar boven toe vrijwel de helft van de overeenkomstige waarden in 6. Ook hier kan ik alleen wijzen op de afwijkingen van mijn resultaten; uitmaken waardoor ze veroorzaakt zijn is zonder meer niet mogelijk.



EWART (1903) geeft weinige, maar bruikbare cijfers, daar ik ze direct met de mijne kan vergelijken. Hij vermeldt nl. bij zijn gegevens de duur van de verwarming bij de verschillende temperaturen. In onderstaande tabel vindt men zijn omgerekende waarden gemeten in cellen van *Chara foetida* en *Nitella translucens*.

TABEL IX — Cijfers volgens EWART

| ° C. | <i>Chara foetida</i><br>μ pro sec. | middelende lijn | <i>Nitella translucens</i><br>μ pro sec. |
|------|------------------------------------|-----------------|--|
| 20   | 50                                 | 47              | —  |
| 25   | —                                  | 61              | 57.1                                     |
| 30   | 71.4                               | 75              | 80                                       |
| 35   | —                                  | 89              | —  |
| 40   | 100                                | 103             | 105.2                                    |

Versnelling 2.8 μ pro sec. voor 1° C.

Voor de temperaturen 30° C. en 40° C. geef ik hier slechts de snelheden na de kortste verwarmingstijd ( $\pm 5$  min.), de andere behoren in het volgende hoofdstuk. De waarden voor de beide objecten liggen op ongeveer gelijke afstanden van een rechte lijn, evenwel bevindt het punt bij 20° C. voor *Chara* zich even ver boven die lijn als het punt bij 25° C. voor *Nitella* er onder.

In vele gevallen heb ik ook van objecten die voor speciale proeven gebruikt moesten worden, eerst het verloop van de temperatuurlijn bepaald, in het algemeen tusschen  $\pm 15^\circ$  C. en  $\pm 35^\circ$  C.

Waar het tegendeel niet vermeld is werden steeds jonge internodiumcellen gebruikt. Hierin treden minder dikwijls „spontane” storingen in de strooming op, zooals bij bladcellen nog wel eens het geval is. Wat de snelheid van strooming betreft, heb ik geen uitgesproken verschillen tusschen beide kunnen vinden. Men is evenwel nooit zeker, daar het materiaal onderling niet volkomen vergelijkbaar is. Ouderdom, grootte van de cel en nog vele andere factoren veroorzaken waarschijnlijk groote verschillen.

TABEL X — Snelheidscijfers van *Chara foetida*

| Temp. in ° C.                                  | 1<br>re decimaal | $\mu$<br>pro sec.<br>24 Juli 1924 | 2<br>re decimaal | $\mu$<br>pro sec.<br>26 Juli 1924 | 3<br>re decimaal | $\mu$<br>pro sec.<br>27 Juli 1924 | 4<br>re decimaal | $\mu$<br>pro sec.<br>oöpsore.<br>4 Juli 1924 | rotatietijden<br>in sec. |
|--|------------------|-----------------------------------|------------------|-----------------------------------|------------------|-----------------------------------|------------------|--|--------------------------|
| 14   | 6                | 38                                | 2                | 38.7                              | 0                | 38.5                              | 0                | 34   | 55.3                     |
| 15   |                  |                                   |                  |                                   | 4                | 43                                |                  |  |                          |
| 16   | 5                | 44                                | 7                | 45.9                              |                  |                                   | 1                | 44.5   | 42.3                     |
| 17   |                  |                                   |                  |                                   | 1                | 49.5                              | 0                | 45.7   | 41.2                     |
| 18   | 0                | 48.3                              |                  |                                   | 1                | 52.4                              | 0                | 49.3   | 38.1                     |
| 19   | 6                | 54.2                              | 7                | 55.5                              | 0                | 55                                | 0                | 53.8   | 35                       |
| 20   | 4                | 56.7                              | 5                | 58.4                              | 2                | 59.7                              | 0                | 58.6   | 32.1                     |
| 21   | 4                | 61.7                              | 5                | 61.6                              | 4                | 63.5                              | 0                | 61.3   | 30.7                     |
| 22   | 1                | 63.1                              | 6                | 65.7                              | 4                | 68.1                              | 0                | 63.8   | 29.5                     |
| 23   | 9                | 69.3                              | 8                | 71.1                              | 3                | 70.3                              | 0                | 65.1   | 28.9                     |
| 24   |                  |                                   |                  |                                   | 5                | 74                                | 0                | 71   | 26.5                     |
| 25   | 2                | 73.5                              | 2                | 75                                | 5                | 77.8                              | 0                | 77.1   | 24.4                     |
| 26   |                  |                                   |                  |                                   | 8                | 81.7                              | 0                | 80.7   | 23.3                     |
| 27   | 4                | 80.4                              | 2                | 81.6                              |                  |                                   | 0                | 82.1   | 22.9                     |
| 28   | 5                | 85.4                              |                  |                                   | 0                | 85.4                              | 0                | 87.1   | 21.6                     |
| 29   |                  |                                   |                  |                                   |                  |                                   | 0                | 83.6   | 22.5                     |
| 30   | 4                | 89.5                              | 4                | 91                                |                  |                                   | 0                | 94.1   | 20                       |
| 31   |                  |                                   |                  |                                   | 5                | 99.1                              |                  |  |                          |
| 32   | 4                | 97.3                              | 2                | 97.3                              |                  |                                   |                  |  |                          |
| 33   |                  |                                   |                  |                                   |                  |                                   |                  |  |                          |
| 34   |                  |                                   |                  |                                   |                  |                                   |                  |  |                          |
| 35   |                  |                                   |                  |                                   |                  |                                   |                  |  |                          |
| 36   |                  |                                   |                  |                                   |                  |                                   |                  |  |                          |
| 37   |                  |                                   |                  |                                   |                  |                                   |                  |  |                          |
| 38   |                  |                                   |                  |                                   |                  |                                   |                  |  |                          |
| 20   | 0                | 56                                | 0                | 57.5                              | 0                | 59                                | 0                | (57.5)                                       |                          |
| 30   | 0                | 89                                | 0                | 90                                | 0                | 93                                | 0                | (93.5)                                       |                          |
| Versnelling<br>voor 1° C. in $\mu$<br>pro sec. |                  | 3.30                              |                  | 3.25                              |                  | 3.40                              |                  | (3.60)                                       |                          |



De snelheidswaarden voor ieder object verkregen, werden met de bijbehorende temperaturen grafisch afgezet op millimeterpapier.

De verschillende punten werden gemiddeld door een rechte lijn. Hieruit werd dan weer bij 20° C. en 30° C. de gemiddelde snelheid afgelezen. Door deze beide cijfers was het verloop van de temperatuurlijnen volkomen bepaald voor ieder object. De meetseries voor de Characeën afzonderlijk zijn in tijdsorde gerangschikt.

De drie eerste kolommen bevatten de snelheidscijfers van eenzelfde object van *Chara foetida*, (zie fig. 3 en fig. 5 no. 6) dat zich gedurende een maand in een objectkamer bevond, zonder dat er waterverversching kon plaats hebben. Toch bleek de vitaliteit niet geschaad te zijn, daar zelfs nog vele van de uiterste bladcellen normale strooming vertoonden. Ik heb reeds gezegd dat het gemiddelde van deze 3 series meteen de gemiddelde snelheid van alle Characeën-objecten, die ik gemeten heb, weergeeft.

De vierde kolom geeft het resultaat van een serie metingen aan de eerste internodiumcel van een gekiemde oöspore van *Chara foetida*. Bij de bespreking van het materiaal heb ik ook deze oösporen genoemd. Ze werden gebruikt in een voorloopig onderzoek en hoewel ze hierbij dikwijls zeer goede resultaten gaven, bleek het toch gewenscht voor verder onderzoek ander materiaal te nemen.

Zoodra zich in de jonge internodiumcel, uit verschillende kleinere vacuolen, een centrale vacuole gevormd heeft, vertoont het protoplasma een zeer duidelijke rotatiestrooming. De protoplasmalaag is nog zeer dik, soms  $\frac{1}{4}$  tot  $\frac{1}{5}$  van de totale dikte van de cel, en is zeer duidelijk te zien, daar de ontwikkeling der chlorophylkorrels bij de jonge stadia zeer gering is. Deze laag beweegt zich rondom de vacuole en geeft in optische doorsnede de indruk van een rondkruipende slak of amoebe. Op iedere plaats in de cel is de configuratie van de protoplasmalaag tegenover de vacuole verschillend, maar telkens na één rotatie treedt op dezelfde plaats dezelfde figuur op. Bij constante temperaturen bleek dit na gelijke tijdsruimten het geval te zijn. Bij temperatuursverhooging werden de tijden, die tusschen iedere rotatie verliepen, steeds kleiner, in het algemeen evenredig met de temperatuur. De vierde kolom van tabel X geeft een dergelijke serie rotatietijden in seconden.



De hier gebruikte internodiumcel was zeer kort, zoodat het niet mogelijk was eenigszins nauwkeurig de door het protoplasma afgelegde baan uit te rekenen. Om de cijfers met andere te kunnen vergelijken heb ik de snelheid bij  $24^{\circ}$  C. gelijkgesteld aan de gemiddelde snelheid van het protoplasma in de drie eerste kolommen bij dezelfde temperatuur =  $71 \mu$  pro sec. Daar de rotatietijd bij die temperatuur 26.5 sec. bedroeg, wordt de lengte van de afgelegde baan  $26.5 \times 71 \mu = 1881.5 \mu$ . Dit getal werd gedeeld door de gemiddelde rotatietijden bij de verschillende temperaturen. Uit de cijfers blijkt ten duidelijkste, dat het verband temperatuur-stroomsnelheid van denzelfden aard is als voor de oudere cellen werd gevonden. De absolute snelheid is waarschijnlijk iets te hoog aangegeven.

De reden, waarom dit onderzoek aan oösporen niet voortgezet werd, was, dat dikwijls bij temperaturen boven  $30^{\circ}$  C. de rotatiesnelheid volgens de metingen niet meer toenam of zelfs kleiner werd, zoodat hier een optimum bereikt scheen. Dit was evenwel in de meeste gevallen geen zuiver optimum, daar het duidelijk werd, dat de methode van meten er de oorzaak van was. Het bleek nl., dat de eigenaardige verdikking in het protoplasma, die steeds door de geheele cel te vervolgen was, en voornamelijk de telkens opvallende configuratie veroorzaakte, een gevolg was van de aanwezigheid van de celkern. De samenhang van de kern met het protoplasma werd blijkbaar bij hogere temperaturen soms plotseling geringer. De grens lag ongeveer bij  $30^{\circ}$  C. In vele gevallen namen hier de rotatietijden, gemeten naar het optreden van de bepaalde vorm van protoplasma tegenover de vacuole, af, terwijl de snelheid van strooming toegenomen was, zooals bleek uit metingen van kleinere deeltjes.

Tabel XI (zie p. 46 en 47) geeft een aantal meetseries aan *Tolyphella prolifera*. Ook hier laten de gemiddelde waarden bij  $20^{\circ}$  en  $30^{\circ}$  C, en de daaronder aangegeven versnellingen zien, hoe sterk zoowel de snelheidswaarden als de versnellingen, die de temperatuur geeft, bij de afzonderlijke cellen verschillen. Bij het berekenen van de gemiddelde snelheden bij  $20^{\circ}$  C en  $30^{\circ}$  C uit die van alle objecten blijkt, dat we bij deze soort nagenoeg dezelfde waarden vinden als bij *Chara foetida*, terwijl ook de gemiddelde versnelling in  $\mu$  pro sec. voor  $1^{\circ}$  C. nagenoeg dezelfde is (zie tabel XIII). No. 5, 6, 7



en 16 hebben een bij uitstek rechtlijnig verloop, terwijl no. 9, die overigens de grootste versnelling laat zien, minder regelmatig is.

Ook de cijfers voor *Nitella mucronata* in tabel XII, laten de individuele verschillen van de cellen duidelijk zien. De temperatuurlijn volgens 1, 2, 3 en 4 zijn meetseries op achtereenvolgende dagen aan dezelfde cel verkregen. De snelheid is na 3 dagen sterk afgenomen, terwijl de serie op de 4e dag gemeten, weinig verschilt van die van de 3e. Deze veranderingen in de stroomsnelheid die zonder meer niet te verklaren zijn, maken de resultaten van dagenlange proeven dikwijls onzeker. In enkele gevallen zooals b.v. bij de *Chara*-cel in tabel X, blijft de snelheid volkomen constant. Die veranderingen kunnen verschillend zijn. In dit geval bij 1, 2, 3 en 4, heeft de temperatuurlijn eerst ongeveer zijn helling gehouden, maar is daarna sterker gezakt. In 5 tot en met 12, ook series aan éénzelfde cel gemeten, beweegt zich de temperatuurlijn veel onregelmatiger ten opzichte van beide assen, vgl. 5 en 12 waartusschen 10 dagen verlieden. Nu is deze cel in de tusschentijd voor verschillende proeven gebruikt, o.a. voor aanhoudende verwarmingen op hogere temperaturen, zoodat hier de snelheidsvermindering beter te verklaren is als bij de vorige cel, die alleen voor de hier gegeven metingen werd gebruikt. 24 en 25 zijn series van een cel op dezelfde dag, met een tusschenruimte van  $\pm 7$  uur. Hier doet zich het ongewone feit voor, dat de *snelheid* afneemt en de *versnelling* grooter wordt, terwijl in beide gevallen de temperatuurlijnen zuiver rechtlijnig zijn.

29, 30 en 31 zijn rotatiemetingen aan eenzelfde cel. Tusschen 29 en 30 verlieden 2 uur! Hier heeft vermindering in snelheid en versnelling wel bijzonder gauw plaats gehad. Ook hier was geen directe oorzaak aan te wijzen. De cijfers van den 3den dag zijn vrijwel gelijk gebleven aan die van den vorigen. In 32 en 33 is een volmaakte overeenkomst te zien, wat snelheid betreft, tusschen een internodium-cel en een bladcel van één object. 32 verloopt iets convex tegenover de temperatuurass, terwijl 33 een zuivere rechte lijn geeft. Tusschen beide series verliep 2 uur. Deze overeenkomst in snelheid bij cellen van een object is evenwel een toevalligheid, in andere gevallen tenminste werden meestal verschillende waarden gevonden. In kolom 41 zijn naast elkaar gegeven de snelheidscijfers verkregen volgens de gewone meetmethode en volgens rotatiemetingen (de baan was











TABEL XII — Snelheidscijfers van *Nitella mucronata*

| C°                                      | 1e decimaal |       |    |       | 1e decimaal |      |     |     | 1e decimaal |    |      |    | 1e decimaal |    |      |    |      |    |      |    |
|---|-------------|-------|----|-------|-------------|------|-----|-----|-------------|----|------|----|-------------|----|------|----|------|----|------|----|
|   | 1           | 2     | 3  | 4     | 5           | 6    | 7   | 8   | 9           | 10 | 11   | 12 | 13          | 14 | 15   | 16 | 17   | 18 | 19   | 20 |
| 12                                      |             |       |    | 5     | 31.7        |      |     |     |             |    |      |    |             |    |      |    |      |    |      |    |
| 13                                      |             |       |    |       |             |      |     | 2   | 35.3        |    |      |    |             |    |      |    |      |    |      |    |
| 14                                      |             |       |    |       |             |      |     |     |             |    |      |    |             |    |      |    |      |    |      |    |
| 15                                      |             |       |    |       |             |      |     |     |             |    |      |    |             |    |      |    |      |    |      |    |
| 16                                      |             |       |    |       |             |      |     |     |             |    |      |    |             |    |      |    |      |    |      |    |
| 17                                      |             |       |    |       |             |      |     |     |             | 9  | 57.1 |    |             |    |      |    |      |    |      |    |
| 18                                      |             |       |    |       |             |      |     |     |             |    |      |    |             |    |      |    |      |    |      |    |
| 19                                      |             |       |    |       |             |      |     |     |             |    |      |    |             |    |      |    |      |    |      |    |
| 20                                      | 8           | 69.7  | 7  | 59    | 7           | 55.6 |     |     |             | 0  | 63.5 | 7  | 62.3        | 0  | 60   | 6  | 61.7 | 8  | 57.8 |    |
| 21                                      |             |       |    |       |             |      |     |     |             |    |      | 7  | 66          |    |      |    |      |    |      |    |
| 22                                      |             |       |    |       |             |      |     |     |             |    |      | 2  | 67.8        |    |      |    |      |    |      |    |
| 23                                      | 4           | 81.5  | 4  | 71.1  |             |      |     |     |             |    |      | 8  | 71.7        |    |      |    |      |    |      |    |
| 24                                      |             |       | 9  | 75.2  | 3           | 62.7 |     |     |             | 0  | 80   | 5  | 76.1        | 5  | 74.2 |    |      |    |      |    |
| 25                                      | 0           | 87.5  |    |       | 9           | 71.8 | 1   | 67  |             |    |      | 5  | 76.7        |    |      |    |      |    |      |    |
| 26                                      |             |       |    |       |             |      |     |     |             |    |      | 6  | 81.7        |    |      |    |      |    |      |    |
| 27                                      |             |       |    |       |             |      |     |     |             |    |      |    |             |    |      |    |      |    |      |    |
| 28                                      | 6           | 101.6 | 4  | 93.1  |             |      |     |     |             |    |      | 0  | 85          |    |      |    |      |    |      |    |
| 29                                      |             |       |    |       | 1           | 86   |     |     |             |    |      | 3  | 93.4        |    |      |    |      |    |      |    |
| 30                                      | 4           | 113.3 | 0  | 97.7  |             |      |     |     |             |    |      |    |             |    |      |    |      |    |      |    |
| 31                                      |             |       |    |       | 3           | 90.2 |     |     |             |    |      | 4  | 95.7        |    |      |    |      |    |      |    |
| 32                                      |             |       | 2  | 102.2 |             |      |     |     |             |    |      |    |             |    |      |    |      |    |      |    |
| 33                                      |             |       |    |       | 7           | 99.3 |     |     |             |    |      |    |             |    |      |    |      |    |      |    |
| 34                                      |             |       |    |       |             |      |     |     |             |    |      |    |             |    |      |    |      |    |      |    |
| 35                                      |             |       |    |       |             |      |     |     |             |    |      |    |             |    |      |    |      |    |      |    |
| 36                                      |             |       |    |       | 4           | 105  | 9   | 101 |             |    |      |    |             |    |      |    |      |    |      |    |
| 37                                      |             |       |    |       |             |      |     |     |             |    |      |    |             |    |      |    |      |    |      |    |
| 38                                      |             |       |    |       |             |      |     |     |             |    |      |    |             |    |      |    |      |    |      |    |
| 39                                      |             |       |    |       |             |      |     |     |             |    |      |    |             |    |      |    |      |    |      |    |
| 20                                      | 65          |       | 57 |       | 51          |      | 64  |     | 62          |    | 60   |    | 59          |    |      |    |      |    |      |    |
| 30                                      | 110         |       | 97 |       | 83          |      | 102 |     | 92          |    | 90   |    | 94          |    |      |    |      |    |      |    |
| versnelling voor 1°C. in $\mu$ pro sec. | 4.5         |       | 4  |       | 3.3         |      | 3.2 |     | 3.8         |    | 3    |    | 3.5         |    |      |    |      |    |      |    |

| C°  | 1e decimaal |      |       |      | 1e decimaal |     |       |     | 1e decimaal |     |      |     | 1e decimaal |       |    |     | 1e decimaal |      |    |     |      |    |      |      |
|-----|-------------|------|-------|------|-------------|-----|-------|-----|-------------|-----|------|-----|-------------|-------|----|-----|-------------|------|----|-----|------|----|------|------|
|     | 10          | 11   | 12    | 13   | 14          | 15  | 16    | 17  | 18          | 19  | 20   | 10  | 11          | 12    | 13 | 14  | 15          | 16   | 17 | 18  | 19   | 20 |      |      |
| 7   | 33          |      |       |      |             |     |       |     |             |     |      |     |             |       |    |     |             |      |    |     |      |    |      |      |
| 3   | 42.7        |      |       |      |             |     |       |     |             |     |      |     |             |       |    |     |             |      |    |     |      |    |      |      |
| 8   | 52.6        | 3    | 53.4  | 7    | 51.2        |     |       |     |             |     |      |     |             |       |    |     | 7           | 66.9 | 0  | 64  |      | 5  | 45.8 |      |
| 9   | 62.3        | 3    | 57.4  |      |             |     |       |     |             | 9   | 59.5 | 6   | 68.1        |       |    |     |             |      |    | 3   | 65.4 |    | 3    | 65.7 |
| 1   | 74          |      |       |      |             |     |       |     |             |     |      |     |             |       |    |     |             |      |    |     |      |    |      |      |
| 8   | 83.7        | 4    | 77.1  |      |             |     |       |     |             |     |      |     |             |       |    |     |             |      |    |     |      |    |      |      |
| 6   | 88.7        |      | 82.8  |      |             |     |       |     |             |     |      |     |             |       |    |     |             |      |    |     |      |    |      |      |
| 5   | 97          |      |       |      |             |     |       |     |             |     |      |     |             |       |    |     |             |      |    |     |      |    |      |      |
| 6   | 100.2       |      |       |      |             |     |       |     |             |     |      |     |             |       |    |     |             |      |    |     |      |    |      |      |
| 7   | 111.1       |      |       |      |             |     |       |     |             |     |      |     |             |       |    |     |             |      |    |     |      |    |      |      |
| 2   | 118.1       | 3    | 100.1 | 0    | 91          | 5   | 104.7 |     |             |     |      |     |             |       |    |     |             |      |    |     |      |    |      |      |
| 53  |             | 52.5 |       | 50   |             | 54  |       | 65  |             | 56  |      | 63  |             | 64    |    | 61  |             | 44.5 |    | 61  |      |    |      |      |
| 87  |             | 81   |       | 71.5 |             | 82  |       | 101 |             | 93  |      | 106 |             | 100.5 |    | 93  |             | 70   |    | 94  |      |    |      |      |
| 3.4 |             | 2.85 |       | 2.15 |             | 2.8 |       | 3.6 |             | 3.7 |      | 4.3 |             | 3.65  |    | 3.2 |             | 2.55 |    | 3.3 |      |    |      |      |



TABEL XII — Snelheidscijfers van *Nitella mucronata*

| C° | 1e decimaal |                     |   |                     | 1e decimaal |                     |   |                     | 1e decimaal |                      |      |                      | 1e decimaal |                      |      |             |      |                      |      |
|----|-------------|---------------------|---|---------------------|-------------|---------------------|---|---------------------|-------------|----------------------|------|----------------------|-------------|----------------------|------|-------------|------|----------------------|------|
|    | 1           | μ pro sec. 5-10-'24 | 2 | μ pro sec. 6-10-'24 | 3           | μ pro sec. 7-10-'24 | 4 | μ pro sec. 8-10-'24 | 5           | μ pro sec. 16-10-'24 | 6    | μ pro sec. 17-10-'24 | 7           | μ pro sec. 18-10-'24 | 8    | 1e decimaal | 9    | μ pro sec. 19-10-'24 |      |
| 12 |             |                     |   |                     | 5           | 31.7                |   |                     |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 13 |             |                     |   |                     |             |                     |   |                     |             |                      |      |                      |             |                      | 2    | 35.3        |      |                      |      |
| 14 |             |                     |   |                     |             |                     |   |                     |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 15 |             |                     |   |                     |             |                     |   |                     |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 16 |             |                     |   |                     |             |                     |   |                     |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 17 |             |                     |   |                     |             |                     |   | 9                   | 57.1        |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 18 |             |                     |   |                     |             |                     |   |                     |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 19 |             |                     |   |                     |             |                     |   |                     |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 20 | 8           | 69.7                | 7 | 59                  | 7           | 55.6                |   |                     |             | 0                    | 63.5 | 7                    | 62.3        | 0                    | 60   | 6           | 61.7 | 8                    | 57.5 |
| 21 |             |                     |   |                     |             |                     |   |                     |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 22 |             |                     |   |                     |             |                     |   |                     |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 23 | 4           | 81.5                | 4 | 71.1                |             |                     |   |                     |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 24 |             |                     | 9 | 75.2                | 3           | 62.7                |   |                     |             | 0                    | 80   | 5                    | 76.1        | 5                    | 74.2 |             |      |                      |      |
| 25 | 0           | 87.5                |   |                     | 9           | 71.8                | 1 | 67                  |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 26 |             |                     |   |                     |             |                     |   |                     |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 27 |             |                     |   |                     |             |                     |   |                     |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 28 | 6           | 101.6               | 4 | 93.1                |             |                     |   |                     |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 29 |             |                     |   |                     | 1           | 86                  |   |                     |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 30 | 4           | 113.3               | 0 | 97.7                |             |                     |   |                     |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 31 |             |                     |   |                     |             |                     |   |                     |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 32 |             |                     | 2 | 102.2               |             |                     |   |                     |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 33 |             |                     |   |                     |             |                     |   |                     |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 34 |             |                     |   |                     |             |                     |   |                     |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 35 |             |                     |   |                     |             |                     |   |                     |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 36 |             |                     |   |                     | 4           | 105                 | 9 | 101                 |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 37 |             |                     |   |                     |             |                     |   |                     |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 38 |             |                     |   |                     |             |                     |   |                     |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |
| 39 |             |                     |   |                     |             |                     |   |                     |             |                      |      |                      |             |                      |      |             |      |                      |      |

20  
30  
versnelling  
voor 1°C. in μ  
pro sec.

|     |    |     |     |     |    |    |     |
|-----|----|-----|-----|-----|----|----|-----|
| 65  | 57 | 53  | 51  | 64  | 62 | 60 | 59  |
| 110 | 97 | 86  | 83  | 102 | 92 | 90 | 94  |
| 4.5 | 4  | 3.3 | 3.2 | 3.8 | 3  | 3  | 3.5 |

| C° | 1e decimaal |                              |       |                      | 1e decimaal |             |    |                      | 1e decimaal |                      |    |                      | 1e decimaal |             |    |                     |    |             |    |                     |    |             |                      |             |                      |             |                      |
|----|-------------|------------------------------|-------|----------------------|-------------|-------------|----|----------------------|-------------|----------------------|----|----------------------|-------------|-------------|----|---------------------|----|-------------|----|---------------------|----|-------------|----------------------|-------------|----------------------|-------------|----------------------|
|    | 10          | μ pro sec. 22-10-'24, 8 p.m. | 11    | μ pro sec. 23-10-'24 | 12          | 1e decimaal | 13 | μ pro sec. 26-10-'24 | 14          | μ pro sec. 30-10-'24 | 15 | μ pro sec. 31-10-'24 | 16          | 1e decimaal | 17 | μ pro sec. 1-11-'24 | 18 | 1e decimaal | 19 | μ pro sec. 9-11-'24 | 20 | 1e decimaal | μ pro sec. 11-11-'24 | 1e decimaal | μ pro sec. 21-11-'24 | 1e decimaal | μ pro sec. 25-11-'24 |
| 7  | 33          |                              |       |                      |             |             |    |                      |             |                      |    |                      |             |             |    |                     |    |             |    |                     |    |             |                      |             |                      |             |                      |
| 3  | 42.7        |                              |       |                      |             |             |    |                      |             |                      |    |                      |             |             |    |                     |    |             |    |                     |    |             |                      |             |                      |             |                      |
| 8  | 52.6        | 3                            | 53.4  | 7                    | 51.2        |             |    |                      |             |                      |    |                      |             |             |    |                     |    |             |    |                     |    |             |                      |             |                      |             |                      |
| 9  | 62.3        | 3                            | 57.4  |                      |             |             |    |                      | 9           | 59.5                 | 6  | 68.1                 |             |             |    |                     |    |             |    |                     |    |             |                      |             |                      |             |                      |
| 9  | 62.3        | 3                            | 57.4  |                      |             |             |    |                      |             |                      |    |                      |             |             |    |                     |    |             |    |                     |    |             |                      |             |                      |             |                      |
| 3  | 69.4        |                              |       |                      |             |             |    |                      |             |                      |    |                      |             |             |    |                     |    |             |    |                     |    |             |                      |             |                      |             |                      |
| 1  | 74          |                              |       |                      |             |             |    |                      |             |                      |    |                      |             |             |    |                     |    |             |    |                     |    |             |                      |             |                      |             |                      |
| 8  | 83.7        | 4                            | 77.1  |                      |             |             |    |                      |             |                      |    |                      |             |             |    |                     |    |             |    |                     |    |             |                      |             |                      |             |                      |
| 6  | 88.7        |                              | 82.8  |                      |             |             |    |                      |             |                      |    |                      |             |             |    |                     |    |             |    |                     |    |             |                      |             |                      |             |                      |
| 5  | 97          |                              |       |                      |             |             |    |                      |             |                      |    |                      |             |             |    |                     |    |             |    |                     |    |             |                      |             |                      |             |                      |
| 6  | 100.2       |                              |       |                      |             |             |    |                      |             |                      |    |                      |             |             |    |                     |    |             |    |                     |    |             |                      |             |                      |             |                      |
| 7  | 111.1       |                              |       |                      |             |             |    |                      |             |                      |    |                      |             |             |    |                     |    |             |    |                     |    |             |                      |             |                      |             |                      |
| 2  | 118.1       | 3                            | 100.1 | 0                    | 91          |             |    |                      |             |                      |    |                      |             |             |    |                     |    |             |    |                     |    |             |                      |             |                      |             |                      |

|     |      |      |     |     |     |     |       |     |      |     |
|-----|------|------|-----|-----|-----|-----|-------|-----|------|-----|
| 53  | 52.5 | 50   | 54  | 65  | 56  | 63  | 64    | 61  | 44.5 | 61  |
| 87  | 81   | 71.5 | 82  | 101 | 93  | 106 | 100.5 | 93  | 70   | 94  |
| 3.4 | 2.85 | 2.15 | 2.8 | 3.6 | 3.7 | 4.3 | 3.65  | 3.2 | 2.55 | 3.3 |











2076  $\mu$ , berekend op de wijze zooals ik die reeds in dit hoofdstuk beschreven heb). Tenslotte wil ik nog een aantal series opgeven waarbij de temperatuurlijn eenigszins convex verloopt tegenover de temperatuur. Dit zijn no 16, 20, 27 (fig. 2 no 3), 28 en 32.

Bijna volkomen recht zijn nos 12, 17, 18, 19, 21, 24, 25, 29, 30, 33 en 34.

In tabel XIII zijn de gemiddelde snelheden en versnellingen voor de 3 gebruikte Characeëensoorten ter vergelijking naast elkaar geplaatst. Ik herinner er hier nog aan dat de middelende lijnen, gelegd zijn door *alle* waarden van de verschillende meetseries zoodat men ook naar boven en beneden kan extrapoleeren.

TABEL XIII — Gemiddelde snelheden en versnellingen  
(Volgens Tab. X, XI en XII)

| °C                        | <i>Chara foetida</i><br>$\mu$ pro sec. | <i>Tolypella pro-<br/>lijera</i><br>$\mu$ pro sec. | <i>Nitella mu-<br/>cronata</i><br>$\mu$ pro sec. | gemiddeld<br>$\mu$ pro sec. |
|---------------------------|--|--|--|-----------------------------|
| 20                        | 57.5                                   | 58.4   | 56.8   | 57.6                        |
| 30                        | 90.7                                   | 91.8   | 90.1   | 90.9                        |
| versnelling<br>voor 1° C. | 3.32                                   | 3.34   | 3.33   | 3.33                        |

Reeds vroeger hadden we gezien, dat de stroomingssnelheid ongeveer evenredig was met de temperatuur, nagenoeg volkomen tusschen  $\pm 15^\circ$  C. en ruim  $35^\circ$  C. en in vele gevallen tusschen  $\pm 10^\circ$  C. en  $40^\circ$  C. Uit deze laatste samenvattende tabel blijkt dat zoowel de gemiddelde snelheid als ook de versnelling voor  $1^\circ$  C. bij de gebruikte Characeëen practisch gelijk zijn. We zullen in het volgende nagaan of een dergelijke invloed van de temperatuur in verband te brengen is met physische of chemische wetten. De geheele temperatuurlijn dient daarvoor vanuit eenzelfde gezichtspunt beschouwd te worden, dus ook de soms eenigszins in ligging afwijkende waarden  $\pm 15^\circ$  C.

In het algemeen wordt aangenomen, dat de invloed der temperatuur op de levensfuncties in het plantaardig en dierlijk organisme zich doet gelden volgens de wet of regel van VAN 'T HOFF (1898) waarbij dan werd aangenomen, dat physiologische processen niet anders waren dan chemische reacties die in het organisme verliepen. Deze zouden onderworpen zijn aan genoemden regel die



uitdrukt dat de meeste chemische reacties bij 10° C. temperatuursverhooging 2 à 3 maal zoo snel verlopen.

$$\frac{V_{t+10}}{V_t} = 2 \text{ à } 3.$$

Dit stelt voor het *temperatuursquotient* of de *temperatuurscoëfficiënt*, kortheidshalve meestal  $Q_{10}$  genoemd. In tabel XIV heb ik een reeks gemiddelde snelheidscijfers gegeven, die, wat de lagere temperaturen betreft, afgelezen zijn uit fig. 2, 3 en 4, voor de hogere berekend volgens de laatste kolom uit tabel XIII. Vóór de snelheidscijfers de  $Q_{10}$  waarden, volgens de formule die gebruikt wordt om uit de snelheden bij 2 willekeurige temperaturen  $Q_{10}$  te berekenen; zie KANITZ (1915) p. 10.

$$Q_{10} = 10 \frac{(\log v_2 - \log v_1)}{t_2 - t_1}$$

$$Q_{10} = 10$$

Achter de snelheidscijfers de gemiddelde versnelling voor 1° C.

TABEL XIV — Gemiddelde stroomingssnelheid tusschen 0° en 40° C

| °C | $Q_{10}$ | Snelheid in<br>$\mu$ pro sec. | Versnelling<br>v. 1° C.<br>$\mu$ pro sec. |
|----|----------|-------------------------------|---|
| 0  |          | 3                             |   |
|    | 13.45    |                               | 1.60                                      |
| 5  |          | 11                            |   |
|    | 4.88     |                               | 2.66                                      |
| 10 |          | 24.3                          |   |
|    | 2.85     |                               | 3.33                                      |
| 15 |          | 41                            |   |
|    | 1.97     |                               | 3.33                                      |
| 20 |          | 57.6                          |   |
|    | 1.66     |                               | 3.33                                      |
| 25 |          | 74.3                          |   |
|    | 1.50     |                               | 3.33                                      |
| 30 |          | 90.9                          |   |
|    | 1.40     |                               | 3.33                                      |
| 35 |          | 107.6                         |   |
|    | 1.33     |                               | 3.33                                      |
| 40 |          | 124.2                         |   |

Uit bovenstaande cijfers is onmiddellijk te zien, wat ook reeds uit de figuren op te maken viel, dat het verband tusschen temperatuur en snelheid van strooming,  $Q_{10}$  waarden geeft, die allerminst overeenstemming vertoonen met hetgeen men had kunnen verwachten wanneer de regel van VAN 'T HOFF hier zonder meer opging. Van één  $Q_{10}$ , ook voor het gebied van  $\pm 10^{\circ}\text{C.}$  tot  $\pm 25^{\circ}\text{C.}$ , dat algemeen als volkomen onschadelijk beschouwd wordt, is geen sprake. Aan het begin van dit gebied is de waarde bijna  $2 \times$  zoo groot als aan het einde. Dat hierbinnen  $Q_{10} = 3$  en  $Q_{10} = 2$  doorloopen werden, geeft niet het recht om aan te nemen, dat in dit gebied de regel van VAN 'T HOFF opgaat, terwijl men het dalen van de  $Q_{10}$ -waarden daarbuiten met dikwijls vergezochte hypothesen tracht te verklaren. Nemen de waarden af bij stijgende temperatuur, dan wordt gewezen op het dalen, ook bij chemische reacties. Zijn ze kleiner dan 2, dan levert weer de chemie analoge gevallen, evenals wanneer ze grooter zijn dan 3. De waarnemingen zelf worden opgeofferd aan een hypothese, die bovendien zelf nog den steun van hulphypothesen noodig heeft.

„Manchmal ist dieses Fallen von  $Q_{10}$  so erheblich, dasz die ganze Temperatur-Geschwindigkeitskurve als eine Gerade erscheint". Aldus KANITZ l. c., p. 159.

Het komt mij voor, dat in een dergelijk geval, zooals we ook hier hebben, eerder naar een andere verklaringmogelijkheid gezocht dient te worden, dan dat men tracht door dikwijls ingewikkelde hulphypothesen die het afnemen der  $Q_{10}$  waarden moeten verklaren, een nagenoeg rechte lijn te willen herleiden tot een uitgesproken logarithmische kromme. De aggregatietoestand van het protoplasma in aanmerking genomen, dat, speciaal bij Characeeën, maar ook in vele andere gevallen als een vloeistof, en wel als een sol beschouwd wordt, kunnen we verwachten, dat het protoplasma als zoodanig zich ook als andere solen zal gedragen. We denken hier aan de invloed der temperatuur op de viscositeit.

EWART (l. c.) acht het waarschijnlijk, dat, althans voor een groot gedeelte, het toenemen van de snelheid tusschen  $10^{\circ}$  en  $30^{\circ}\text{C.}$ , een gevolg is van het afnemen der viscositeit van het protoplasma.

Ik ben volkomen hiervan overtuigd maar zou over het geheele temperatuurgebied, voor zoover er strooming te zien is; de viscositeitsveranderingen aansprakelijk willen stellen voor het toenemen of



afnemen van de stroomsnelheid. Nu is de samenstelling van het protoplasma waarschijnlijk tamelijk gecompliceerd. De groote massa kan in hoofdzaak, als sol, en wel volgens nieuwere onderzoekingen, als een emulsoid, hydrophiel sol beschouwd worden. Het is evenwel zeer waarschijnlijk dat ook dit vloeibare gedeelte nog uit verschillende solen, met verschillende eigenschappen, bestaat. Onder bepaalde omstandigheden kan het protoplasma van de sol- in de geltoestand overgaan, en omgekeerd. Bovendien verkeert ten minste bij de Characeeën, een gedeelte van het protoplasma onder alle omstandigheden, ook bij hogere temperaturen, in den geltoestand. Dit zijn de eigenaardige, min of meer afgeronde massa's, die in optische doorsnede in den stroom zichtbaar worden. Deze gelmassa's vertoonen een zekere mate van plasticiteit, maar behouden grootendeels hun oorspronkelijke gedaante.

Nu bevorderen in 't algemeen hogere temperaturen de soltoestand, lagere daarentegen de geltoestand, of de gelvorming: zie ARISZ (1914).

Bij  $-2^{\circ}$  of  $-3^{\circ}$  C. is de strooming in de Characeeën cellen volkomen tot rust gekomen (COHN l. c.). We kunnen aannemen, dat dan een soort gelatineering is opgetreden. Het uittreden van water bij nog verdere verlaging der temperatuur, laat zich dan verklaren als een soort van *syneresis*, een samentrekken van de gehydrateerde deeltjes, waardoor het daartusschen ingesloten dispersiemiddel, naar buiten gedreven wordt; zie KRUYT (1924). Wanneer dit bevriest, wordt tenslotte ook water onttrokken aan de disperse deeltjes zelf, waardoor een soort van „uitvriezen” plaats heeft, zie FISCHER (1911). Dit kan tenslotte leiden tot een denaturatie van het protoplasma.

We kunnen volgens ARISZ (l. c.), die gelatinesolen en -gelen en hun overgangen bestudeerde, geen scherpe grens trekken tusschen de sol- en de geltoestand. Het mechanisme van de gelatineering laat zich voorstellen als een primaire en secundaire aggregatie van de gehydrateerde deeltjes (volgens het onderzoek van DE JONG (1921) aan agarsolen zou de primaire aggregatie afgelopen zijn voor de secundaire intrad, hetgeen in de viscositeitskromme tot uiting komt door een kleine knik). Het komt mij nu zeer waarschijnlijk voor dat de veranderingen, die tenslotte leiden tot volkomen stilstand, te vergelijken zijn met een aggregatie van deeltjes, die steeds sterker



wordt maar ook steeds langzamer verloopt naarmate de temperatuur daalt. Dit in overeenstemming met hetgeen ARISZ vond, dat n.l. lage temperaturen de gelvorming bevorderen, maar de processen die deze tot stand brengen, vertragen.

We moeten dus bij de lagere temperaturen ook rekening houden met een tijdfactor waarop ook de waarnemingen van EWART wijzen, die opmerkt, dat bij temperatuursverhoogingen beneden  $\pm 10^{\circ}$  C., de definitieve stroomsnelheid zich pas na eenigen tijd instelt. De strooming zal n.l. ook als mechanisch roeren werken en zodoende de viscositeit verlagen. Genoemde factoren kunnen het convex verloop van het begin der temperatuurlijnen zoo niet verklaren, dan toch aannemelijk maken. Boven  $14^{\circ}$  C. neem ik aan, dat geen aggregatie der deeltjes meer optreedt, vandaar dat hier het verloop der temperatuurlijnen bijna steeds rechtlijnig of maar flauw convex is.

Het zou wenschelijk zijn na te gaan, in hoeverre de versnelling van andere levensprocessen door de temperatuur, eerder in verband te brengen is met viscositeitsveranderingen van het protoplasma dan met chemische omzettingen, die toch zelf ook in zekere mate afhankelijk zullen zijn van het milieu, waarin ze plaats hebben. Naarmate het protoplasma een grootere viscositeit heeft, zal ook de temperatuurlijn een sterker convex verloop vertoonen tegenover de temperatuur, vgl. de invloed der temperatuur op de viscositeit van verschillende oliën; (vgl. MEYER 1921), en op agar- en gelatinesolen van verschillende concentraties. De hooge temperatuurcoëfficiënten bij het begin van bijna alle levensprocessen, laten zich beter begrijpen van uit een physisch-chemisch dan vanuit een zuiver chemisch standpunt.

---



## HOOFDSTUK IV

### HET VERLOOP VAN DE TIJDLIJN

Reeds in het vorige hoofdstuk hebben we gezien, dat de stroomingssnelheid boven bepaalde temperaturen niet meer toenam, en tenslotte ging verminderen. Ook bij iets lagere temperaturen bleek dit het geval te zijn, wanneer deze langer worden aangehouden. Door gebruik te maken van korte verwarmingstijden gelukte het deze „tijdfactor” tot op zekere hoogte buiten te sluiten. In dit hoofdstuk zullen we nagaan hoe de stroomingssnelheid bij verschillende constante temperaturen met den tijd verandert.

Zoolang de temperatuur niet boven  $30^{\circ}$  C. stijgt, blijft de beginsnelheid onbeperkt gehandhaafd. Er treden soms na dagenlange inwerking van  $30^{\circ}$  C. vertragingen in de strooming op, die evenwel niet het direct gevolg van de temperatuur behoeven te zijn, daar ze ook kunnen voorkomen bij nog lagere temperaturen. Van  $30^{\circ}$  C. tot  $35^{\circ}$  C. is een overgangsgebied. De temperaturen hierbinnen kunnen in sommige gevallen na de eerste versnelling een vertraging geven, die na korten tijd weer verdwijnt, zoodat de beginsnelheid herkegen wordt. Op den langen duur begint ook deze weer af te nemen, totdat eindelijk de strooming tot stilstand gekomen is. Daar het er mij voornamelijk om te doen was zoo zuiver mogelijk het verloop van de tijd-snelheidskromme vast te stellen, kwamen de overgangstemperaturen hier minder voor het onderzoek in aanmerking. Er zijn te veel secundaire en indirecte processen werkzaam.

Boven  $35^{\circ}$  C. bleek de beginsnelheid zich in het algemeen veel korter te kunnen handhaven als bij de temperaturen daaronder het geval was. Evenals voor zoo vele levensverschijnselen, blijkt deze temperatuur ook hier groote beteekenis te hebben. Van te voren was te verwachten, dat vertraging in de strooming eerder, en sterker zou optreden, naarmate de temperaturen waarop verwarmd werd, hooger waren. Evenwel bleek deze veronderstelling niet steeds



op te gaan, daar de individueele resistentie van de cellen tegenover dezelfde temperaturen dikwijls zeer verschillend was, wat ten gevolge had, dat vergelijkende proeven met oogenschijnlijk gelijk materiaal bij dezelfde temperaturen zeer uiteenlopende resultaten gaven. Op dezelfde wijze gaven verschillende cellen bij temperaturen, die een of meer graden verschilden, snelheidscijfers, die voor de cel op de lagere temperatuur verwarmd, sneller daalden dan voor de cel, die zich bij de hoogere temperatuur bevond. Geen twee cellen laten zich volkomen met elkaar vergelijken, soms blijkt het mogelijk, maar zekerheid heeft men nooit. Reeds in het vorige hoofdstuk is hierop gewezen. We hebben daar gezien hoe groot soms de schommelingen om een gemiddelde stroomingssnelheid bij dezelfde temperaturen kunnen zijn, wanneer we vele objecten met elkaar vergeleken (zie tabel XI en XII). Bij dit gedeelte van het onderzoek werd de complicatie in zooverre grooter, omdat hier zowel de individueele verschillen in stroomingssnelheid, als ook het verschil in resistentie tegenover de hoogere temperaturen, hun invloed deden gelden. Voor zoover dit mogelijk bleek, heb ik in enkele gevallen getracht direct vergelijkbare cijfers te verkrijgen door evenals in het vorige hoofdstuk éézelfde cel te verwarmen op verschillende constante hoge temperaturen, gedurende een bepaalden tijd. Ik geloof wel, dat op deze manier nauwkeurige gegevens geleverd kunnen worden, al ben ik zelf maar in enkele gevallen hierin geslaagd. Deze experimenten schenen invloed op de snelheid van strooming uit te oefenen, daar deze nadat een proef afgelopen was, dikwijls lager bleef, als voor de proef het geval was. Ook dan waren de gegevens niet direct vergelijkbaar.

Ik zal nu overgaan tot de bespreking van een aantal figuren, waarbij ik in de eerste plaats de nadruk wensch te leggen op het *verloop* van de tijd-snelheidslijn. Evenals ik in het vorige hoofdstuk voor het verband tusschen het aantal temperatuurgraden en de stroomingssnelheid de uitdrukking „temperatuurlijn” gebezigd heb, geef ik hier het verband tusschen de tijdseenheden en de stroomingssnelheid aan door van „tijdlijn” te spreken.

Bij constante temperaturen, die hoe lang ook aangehouden, de strooming niet vertragen, zal de tijdlijn evenwijdig aan de tijdas verlopen en een rechte hoek maken met de snelheidsas. Dit is practisch het geval bij temperaturen beneden  $\pm 30^{\circ}$  C. Bij een tem-



peratuur, die zoo hoog is, dat het protoplasma onmiddellijk in den toestand van „Wärmestarre” overgaat, is de tijdlijn weer een rechte, die nu een hoek van  $0^\circ$  met de snelheids-as maakt, d. w. z. er mee samenvalt. Tusschen deze beide uitersten moeten dus alle tijdlijnen liggen.

Deze tijdlijnen nu vertoonen een vrij gecompliceerd verloop, dat evenwel voor de verschillende temperaturen tot een bepaald type terug te brengen is. Dit zal ik aan eenige voorbeelden laten zien. Iedere kromme bestaat uit eenige, meestal 2, gedeelten, die een verschillend verloop hebben, meestal vrij scherp van elkaar gescheiden zijn, maar ook wel geleidelijke overgangen vertoonen. In het begin neemt de stroomsnelheid sterk af met de tijd, dan treedt een periode in waarin de snelheid veel minder sterk afneemt, soms zoo langzaam, dat de tijdlijn eenigen tijd vrij wel horizontaal blijft verlopen. Na korter of langer tijd wordt de vermindering van de stroomsnelheid in de tijdseenheid steeds grooter. In sommige geval-

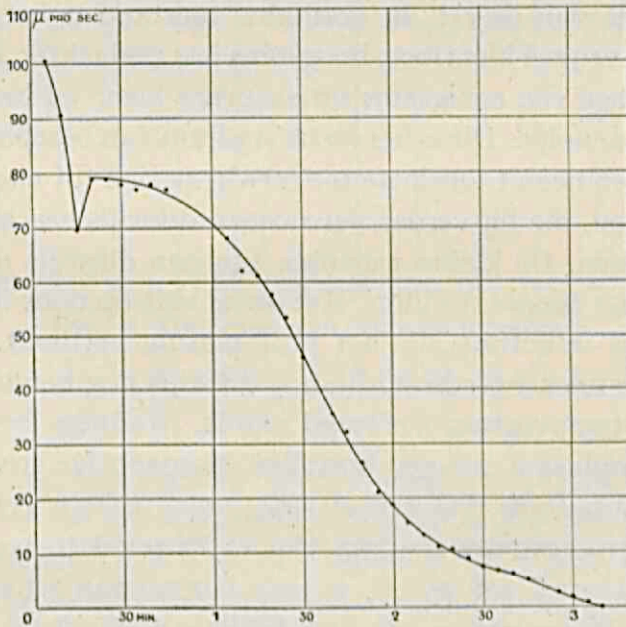


FIG. 6. Tijdlijn van *Tolypella prolifera*  $T = 39^\circ C$ . Zie tabel XI no. 16.

len bereikt de tijdlijn in dit tempo de 0 waarde (waarbij dus de strooming tot stilstand is gekomen) in het algemeen wordt het tempo nog weer vertraagd, zoodat de kromme convex gaat verlopen tegenover de tijd-as. Fig. 6 is bij uitstek geschikt om hieraan verschillende gedeelten van de kromme duidelijk te laten zien.



We zien uit deze figuur de eerste snelle daling van de stroom-snelheid, in 10 min. van  $101 \mu$  pro sec. op  $70 \mu$  pro sec., die binnen 15 min. ophoudt en dan zelfs in 5 min. weer toeneemt tot ruim  $79 \mu$  om in de volgende 25 min. slechts  $2 \mu$  af te nemen. Ik vestig in het bijzonder de aandacht op dit gedeelte. De vertraging der strooming neemt nu sterk toe en wel gedurende  $\pm 30$  min. evenredig met den tijd tusschen  $1^u 15'$  en  $1^u 45'$ ). Daarna keert de kromme haar convexe zijde naar de tijdas; op het laatste gedeelte na, dat weer vrijwel lineair verloopt.

Niet alleen de snelheid van strooming verandert onder invloed van hooge temperaturen, ook in het protoplasma zelf zijn veranderingen op te merken. Binnen 10 min. vertoonden zich bij deze cel eigenaardige vlokken in het protoplasma dat vlak tevoren nog doorzichtig was. Het aantal nam evenwel niet toe. Eenigen tijd vóór er volkomen stilstand ingetreden was, vulden groote, eenigszins bruin gekleurde protoplasmamassa's, die langzaam voortschoven, een groot gedeelte van de cel. In normalen toestand is het stroomend protoplasma vrijwel kleurloos, hoogstens iets geelachtig. Optredende vlokken hebben een eenigszins intensievere kleur en bevatten dikwijls kleine vacuolen. Dit is het *eerste* stadium van beschadiging. Het aantal vlokken neemt tenslotte toe terwijl ze zich tot meerdere massa's vereenigen, die bij verder verwarmen dikwijls een bruinachtige kleur vertoonen. De kleine vacuolen zijn dan dikwijls niet meer te zien. Dit is het *tweede* stadium. Het *derde* valt op door de eigenaardige korrelige structuur, die het protoplasma vertoont.

Bij het eerste en tweede stadium is dikwijls nog herstel mogelijk, wanneer de temperatuur verlaagd wordt. Wanneer het bruin gekleurde protoplasma ook een korrelige sponsachtige structuur gaat vertoonen, kan soms wel gedeeltelijk, maar zelden geheel herstel volgen op temperatuursverlaging. Ook in dit geval, toen de temperatuur was verlaagd tot  $25^{\circ}$  C. is geen herstel van strooming meer gezien. De „Wärmestarre" is hier blijkbaar geleidelijk in „Todestarre" overgegaan.

In Fig. 7 vertoont no. 2 wat verloop betreft, hetzelfde type als de kromme in Fig. 6. Ook hier een plotselinge vermindering in snelheid bij het begin, dan een schommelen om  $100 \mu$  pro sec. gedurende  $\pm$  een uur, daarna weer een steeds grooter wordende vermindering der snelheid, tot na ruim 5 uur ook het laatste gedeelte dezer kromme



convex gaat verlopen tegenover de tijdas. De temperatuur is hier bijna  $2^{\circ}$  C. lager dan in het vorige geval, wat zich uit in de 1e val die in Fig. 6 ruim  $21 \mu$ , hier ruim  $11 \mu$  bedraagt. Bij  $39^{\circ}$  C. hield het meer horizontale gedeelte  $\pm 30$  min. aan, bij  $37.2^{\circ}$  C. is deze tijd  $2 \times$  zoo lang. Bij  $39^{\circ}$  C. was na 3 u. 10 min. „Wärmestarre” ingetreden, bij  $37.2^{\circ}$  C. zou dit uit het verloop van de kromme na  $7\frac{1}{2}$  uur het geval kunnen zijn, zoodat we uit deze gegevens zouden kunnen op-

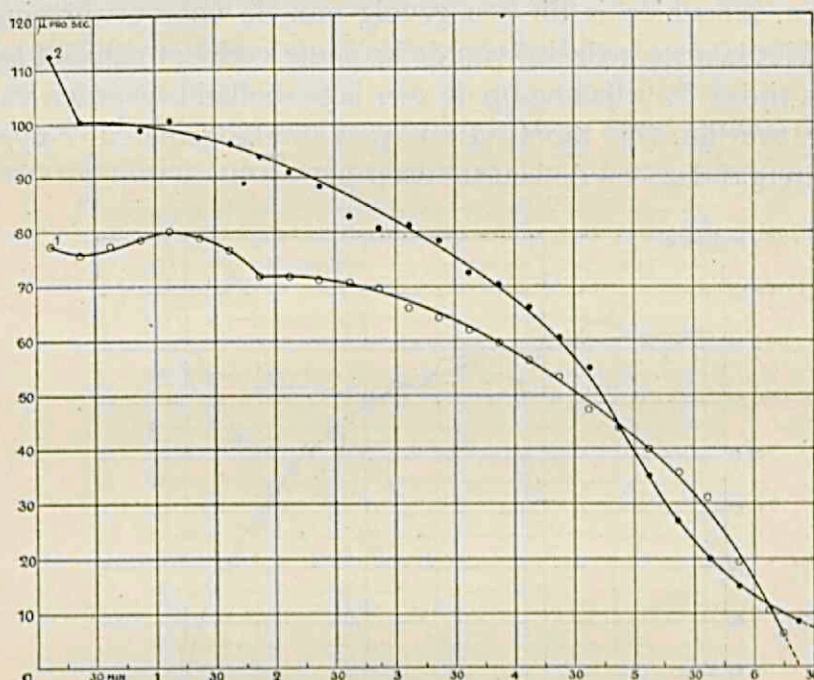


FIG. 7. Tijdlijnen van *Tolypella prolifera*

- 1 —  $T = 38.5^{\circ}$  C. Zie tabel XI no. 4.  
2 —  $T = 37.2^{\circ}$  C.

maken, dat de vertragende veranderingen in het protoplasma bij  $39^{\circ}$  C.  $\pm 2 \times$  zoo groot waren als bij  $37.2^{\circ}$  C. Dit zou op een hooge temperatuurcoëfficiënt voor  $10^{\circ}$  C. wijzen. Tusschen 2,5 en 3 uur na het begin van de proef, liggen 2 punten  $80.6 \mu$  en  $83.3 \mu$  buiten de middelende kromme. Dit is een gevolg van het optreden van een plotselinge vertraging in de stroomsnelheid, die in vele gevallen voorkomt, wat dikwijls ten gevolge heeft dat onregelmatige cijfers verkregen worden die zoo kunnen schommelen dat er soms met geen mogelijkheid meer eenige gang te bekennen is. Fig. 7 no. 1 geeft de tijdlijn van een *Tolypella*-cel, die eerst gedurende 1 uur op ruim  $36^{\circ}$

C. werd gehouden, terwijl daarvan de temperatuur tot  $38.5^{\circ}\text{C}$ . werd verhoogd. Het eigenaardige verloop van deze kromme gedurende het 1ste uur bij  $36^{\circ}\text{C}$ ., is waarschijnlijk het gevolg van een weer teruggaande vertraging, die hier regelmatiger cijfers geeft, als gewoonlijk het geval is. Verder is het verloop van deze kromme in hoofdzaak gelijk aan dat van de beide vorige, alleen is de val gedurende het 1ste uur bij  $38.5^{\circ}\text{C}$ . veel langzamer dan bij de andere objecten. Misschien is dit een gevolg van de voorverwarming bij  $36^{\circ}\text{C}$ . Het laagste gedeelte van de kromme verloopt concaaf tegenover de tijdas. Ik wijs nog op de zeer lage snelheidswaarden van de temperatuurlijn. (Zie tabel XI no. 4). Van alle gemeten *Tolypella*-objecten, gaf deze cel de laagste waarden.

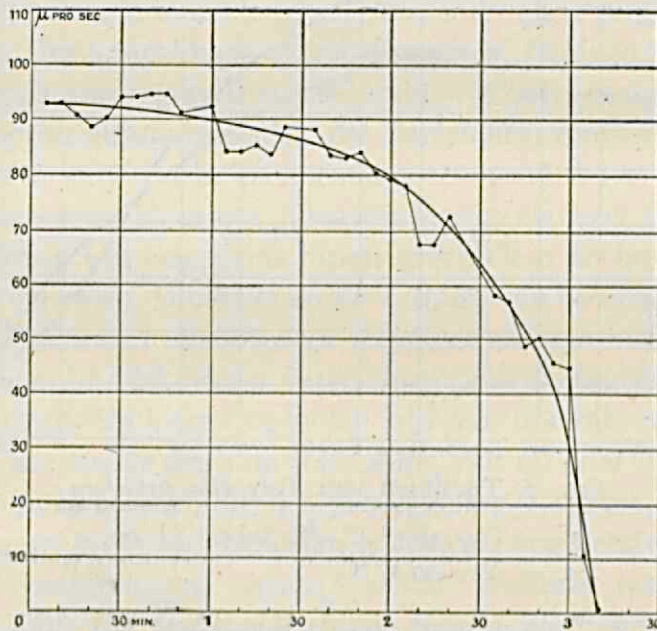


FIG. 8. Tijdlijn van *Nitella mucronata* (blad-eindcel)  $T = 36.2^{\circ}\text{C}$ .  
Zie tabel XII no. 21.

De kromme van fig. 8 vertoont in hoofdzaak hetzelfde verloop als de vorige. De val in het begin ontbreekt evenwel, daar deze reeds plaats gevonden had bij het verhoogen der temperatuur van  $32.1^{\circ}\text{C}$ . op  $36^{\circ}\text{C}$ . (zie tabel XII no. 21). De grootste snelheid, die gedurende de 2 minuten hiervoor noodig, bereikt werd, was  $97.4\ \mu$  pro sec., een waarde die juist in de middelende temperatuurlijn viel. Deze kleine val staat waarschijnlijk in verband met de lage snelheidswaarden



en de geringe versnelling der temperatuur: ( $2.5 \mu$  pro sec. voor  $1^\circ \text{C}$ ). Bij no. 1 in fig. 7 hebben we een dergelijk geval.

Afgezien van het slingerend verloop van deze kromme, is ook hier duidelijk te zien, dat de snelheid waarmee het protoplasma het oogenblik van stilstand nadert, steeds grooter wordt en wel volgens een uitgesproken logarithmische kromme. Evenals in no. 1 van fig. 7, blijft de concave zijde van de kromme tot het laatst naar de tijdas toegekeerd. Ook hier vermoed ik een verband met de lage waarden en de geringe helling van de temperatuurlijn. De schommelingen van de waarden ten opzichte van de getrokken lijn zijn vrij groot, maar betrekkelijk nog zoo regelmatig dat ze de gang van de snelheidsvermindering niet onduidelijk maken. Deze schommelingen

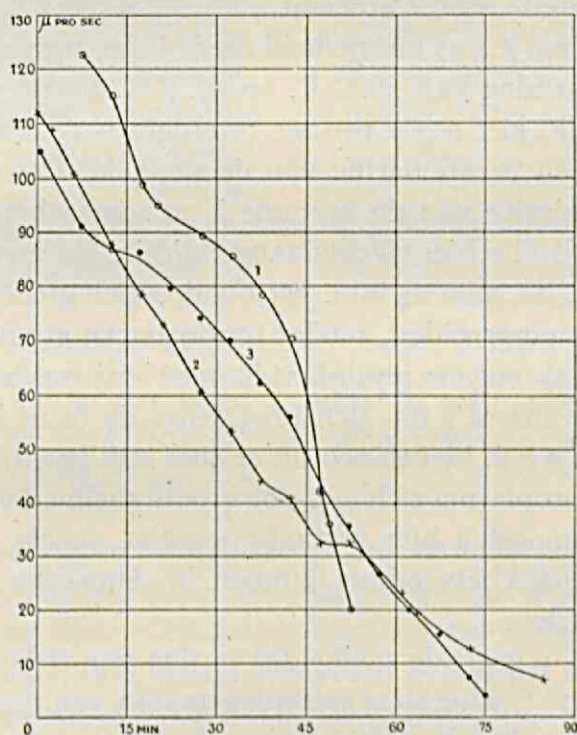


FIG. 9. Tijdlijnen

- 1 — *Nitella mucronata*.  $T = 40.3^\circ \text{C}$ . Zie tabel XII no. 16.
- 2 — *Nitella mucronata*.  $T = 40.7^\circ \text{C}$ . rotatiemetingen.
- 3 — *Tolypella prolifera*.  $T = 39^\circ \text{C}$ .

staan in nauw verband met het optreden van vlokkige protoplasma-massa's, die hier na  $\pm 25$  min. duidelijk zichtbaar werden, terwijl na 2 uur overal in de cel een korrelijg worden van deze massa's geconstateerd werd. Tevens was hier en daar een sterke bruinkleuring



van de meest korrelige gedeelten opgetreden, terwijl de minder korrelige overgangen vertoonden van geelachtig af; zie KÜHNE (1864) en KLEMM (1895). Het geheel maakte sterk den indruk van een afsterven van het protoplasma. Na verlaging van de temperatuur werd geen streaming meer gezien. Hoe verschillend de resistentie van verschillende cellen is, bleek uit het feit dat een internodiumcel vlak onder de gebruikte bladcel, nog een snelheid vertoonde van  $\pm 85 \mu$  pro sec. Dergelijke verschillen in resistentie traden bij bijna iedere proef op, maar zooals ik reeds gezegd heb, zonder dat er een regel uit af te leiden viel. In fig. 9 heb ik eenige krommen bij elkaar gebracht, die laten zien hoe het typische verloop van de tijdlijnen in het voorgaande beschreven, zich kan wijzigen naarmate de tijd waarin stilstand bereikt wordt afneemt.

In kromme no. 1 was de snelheid reeds belangrijk afgenomen tijdens de verwarming van  $36.7^\circ \text{C}$ . op  $40.3^\circ \text{C}$ . Bij  $36.7^\circ \text{C}$ . was het optimum bereikt met  $153 \mu$  pro sec.; verdere verwarming gaf bijna onmiddellijk een vermindering van de snelheid. De overgang naar het tweede gedeelte van de kromme is minder scherp, terwijl een horizontaal gedeelte hier slechts aangeduid is. De vertraging wordt steeds grooter. Na ruim 15 min. vertoonden zich groote plasmamassa's die steeds aangroeiden, zoodat tenslotte een groot gedeelte van het celoppervlak oogenschijnlijk volkomen vrij was van protoplasma. De groote massa's die zich juist langs de baan voortbewogen waar gemeten werd, bleven zoo nu en dan stil liggen, terwijl kleine stroompjes protoplasma zich met nog groote snelheid voortbewogen. De metingen moesten hier gestaakt worden, zooals meermalen is geschied. Vergelijkbare cijfers kunnen in dergelijke gevallen niet verkregen worden.

Lijn 2 in fig. 9 geeft de snelheidswaarden van een zeer jonge *Nitella*-cel bij  $40.7^\circ \text{C}$ . Hierbij is gebruik gemaakt van rotatiemetingen. Het verloop van deze lijn wijkt vrij sterk af van dat van de tot nog toe beschouwde tijdlijnen. We zien, dat gedurende de eerste 45 min. de stroomsnelheid vrijwel lineair afneemt om verder na even gelijk gebleven te zijn, steeds langzamer af te nemen. Behalve het twijfelachtige gedeelte na  $\pm 50$  min., is er van enig concaaf verloop tegenover de tijdas, zooals in de vorige gevallen, geen sprake. Vergelijken we hier het verloop van de lijnen 1 en 2 met 3, afkomstig van een *Tolypella*-cel op  $39^\circ \text{C}$ . verwarmd, dan blijkt de laatste wat



algemeene gedaante betreft, ongeveer tusschen de beide andere in te staan. We kunnen dan 2 beschouwen als afgeleid van het gewone type. Bij 2, 3 en 4 fig. 13 zien we een nog sterkere afwijking, het geheele verloop van de lijn is nu zelfs duidelijk convex tegenover de tijdas. No. 1 van dezelfde figuur vertoont een dergelijk beeld als no. 1 van fig. 9.

In aansluiting met hetgeen in den loop van het voorgaande over de veranderingen binnen de cellen gezegd is, voeg ik hier eenige waarnemingen in, betreffende het microscopische beeld, dat deze cellen na lange inwerking van hoogere temperaturen kunnen vertoonen.

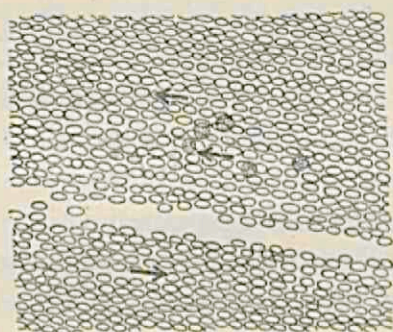


FIG. 10. *Tolypella prolifera*  
Normale ligging der chlorophylkorrels. De pijltjes aan weerszijden van de neutrale lijn geven de stroomrichting aan. Schets naar microfoto. Sterk vergroot.

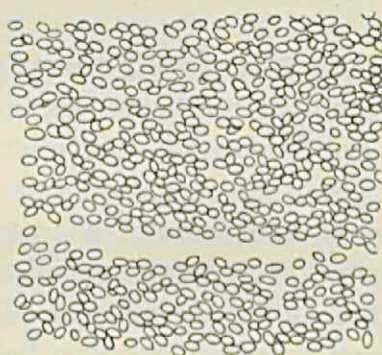


FIG. 11. *Tolypella prolifera*  
Ligging der chlorophylkorrels, nadat de cel 3 dagen op 35° C. gehouden was. Schets naar microfoto. Sterk vergroot.

Bovenstaande figuren laten de groote veranderingen zien in de ligging der chlorophylkorrels, teweegebracht door de inwerking van een temperatuur, die op den langen duur de strooming tot stilstand, en de cel tot afsterving brengt. Blijkbaar is hier het rustend protoplasma, waarin de chlorophylkorrels gebed zijn, gecontraheerd. Hoewel nog duidelijk strooming was waar te nemen, kon noch in dit geval, noch in andere gevallen waar het regelmatig verband der chlorophylkorrels totaal verdwenen was, herstel van de cel optreden, bij verlaging van temperatuur. Ik moet hier evenwel aan toevoegen, dat vooral bij herstelproeven aan negatieve resultaten niet te veel waarde gehecht mag worden. De objecten vertoonen ook hier een sterke variabiliteit, zoowel wat resistentie, als wat herstelvermogen aangaat.



In fig. 10 bij de pijltjes, boven de neutrale streep, ziet men eenige losse chlorophylkorrels (iets te groot en door punctatie aangegeven) die zich zooals altijd, in de buitenste laag van het stroomend protoplasma bevinden.

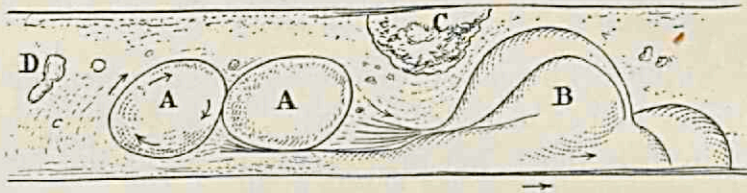


FIG. 12. Cel van *Nitella mucronata*. Sterk vergroot. 24 uur bij 35° C.; verklaring in den tekst.

Deze teekening geeft een gedeelte van de inhoud van een *Nitella*-cel weer, nadat deze gedurende één dag op 35° C. gehouden was. B is een langzaam voortschuivende protoplasmamassa, die zoo groot geworden is, dat op vele plaatsen in de cel, althans voor het oog, geen aaneengesloten wandlaag meer te bespeuren is. In dit stadium is in de meeste gevallen herstel mogelijk bij een lagere temperatuur, in het algemeen steeds daar, waar de omtrekken der plasmamassa's glad zijn, zooals ook de langzaam ronddraaiende bollen bij A, hoewel deze ook in vasten vorm in de cel kunnen blijven bestaan. Deze eigenaardige vast geworden protoplasmadeelen, waarvan ook D een veel voorkomende vorm is, worden zoowel in het wandplasma als in het celvocht aangetroffen. Dit is waarschijnlijk het protoplasma waarin NÄGELI, zie p. 22, het wandplasma uiteen zag vallen. RHUMBLER (1902) toonde aan, dat deze lichamen zich kleurden wanneer de geheele cel in een verdunde oplossing van methyleenblauw gelegd werd, en beschouwt ze als afgestorven protoplasma: „Protoplasmachlacken”. Ik betwijfel of het woord „afgestorven” hier op zijn plaats is; het protoplasma heeft wel een irreversibile verandering ondergaan, maar dit kunnen we geen „dood” noemen; het lichaam bij C kan eerder als zoodanig beschouwd worden. Dit is een gedeelte van het protoplasma dat via een stadium als B een irreversibile beschadiging heeft ondergaan. Het maakte een eenigszins sponzige en korrelige indruk, ook de bruine kleur wees op volkomen desorganisatie, A en B daarentegen waren lichtgeelachtig bruin, en fijn gepuncteerd, terwijl D lichtgeel gekleurd was.

Na de voorkomende gedaanten van de tijdelijk beschreven te



hebben zal ik nu eenig verband trachten te brengen tusschen de waarnemingen en reeds bekende feiten om te zien, op welke veranderingen in het protoplasma de algemeene vorm van de tijdlijn teruggebracht kan worden.

We zijn in het vorige hoofdstuk tot de conclusie gekomen, dat de versnelling der strooming bij temperatuursverhoging, in hoofdzaak het gevolg was van een afnemen der viscositeit van het protoplasma.

Op dezelfde wijze zouden we bij de voortgezette verwarmingen kunnen zeggen, dat de vertraging met den tijd, een gevolg was van een toenemen der viscositeit. Alleen moeten we dan bedenken, dat deze viscositeitsveranderingen meestal niet direct reversibel zijn, tenslotte zelfs geheel irreversibel kunnen worden. We zullen nu trachten te vinden welke veranderingen in het protoplasma aan de snelheidsvermindering ten grondslag kunnen liggen.

Het protoplasma in het algemeen wordt in fysisch-chemischen zin beschouwd als een emulsoid hydrophiel sol, en is als zoodanig te vergelijken met eiwitten. We kunnen ons de protoplasmadeeltjes voorzien denken van de gewone stabiliteitsfactoren: een watermantel en elektrische lading. Het dispersiemiddel is waarschijnlijk grootendeels waterachtig, hoewel LEPESCHKIN (1924) ook hierin soms solen aanneemt. Wat kan er gebeuren wanneer op dit systeem een hogere temperatuur inwerkt?

CHICK en MARTIN (1910) hebben de invloed van hoge temperaturen op waterige oplossingen van proteïne-stoffen nagegaan, en uitvoerig het coagulatieverschijnsel beschreven. Zij beschouwen dit als een proces, dat in twee stadia verloopt n.l. 1e de denatureering van de proteïne-deeltjes, en ze de uitvlokking van de gedensureerde deeltjes, de coagulatie in eigenlijken zin. Het eerste stadium wordt beschouwd als een reactie tusschen de eiwitdeeltjes en water. Wanneer weinig electrolyten aanwezig zijn, ontstaat een soort suspensoid sol; de deeltjes hebben hun watermantel, de eene stabiliteitsfactor, verloren. Bij aanwezigheid van electrolyten verliezen ze ook hun lading en vlokken nu uit. Het eerste stadium laat zich opvatten als een chemische reactie met een hoge temperatuurcoëfficiënt, tusschen eiwit en water, die zich binnen de deeltjes afspeelt. Het tweede stadium draagt een meer fysisch karakter.

Het is zeer waarschijnlijk, dat ook bij het protoplasma der Characeën de hoge temperaturen dergelijke verschijnselen doen optre-



den, alleen wordt alles hier veel gecompliceerder, daar er tijdens de inwerking veranderingen zullen optreden in het milieu. Bovendien is „protoplasma” niet als een homogeen sol, maar eerder als een samenstelling van verschillende solen en gelen op te vatten. Daardoor zijn er waarschijnlijk een groot aantal verklaringshypothesen op te stellen. Een volkomen parallel verlopen van de veranderingen in het protoplasma, en in de proteïne-oplossingen teweeggebracht, is niet aan te nemen, maar wat de groote lijnen betreft, kunnen we de processen waarschijnlijk met elkaar vergelijken.

Met het stijgen der temperatuur neemt de permeabiliteit van het protoplasma voor water en opgeloste stoffen toe. Dit is blijkbaar de *directe* invloed van de hoogere temperatuur. MARIAN IRWIN (1923) zag bij iedere beschadiging van *Nitella*-cellen, NaCl naar buiten treden. Dit zout komt in vrij sterke concentratie in het celvocht der Characeën voor. We kunnen dus aannemen dat een NaCl oplossing ook bij hoogere temperaturen naar buiten treedt.

Deze oplossing moet dus het protoplasma passeeren waarbij het gehalte aan electrolyten daar grooter kan worden. Tevens is het zeer waarschijnlijk dat een gedeelte der dispersievloeistof van de protoplasmadeeltjes naar buiten treedt. Hierdoor wordt het aantal deeltjes per volume-eenheid grooter, wat zich moet uiten in een viscositeitsvermeerdering. Ik meen dat het eerste gedeelte van de meeste temperatuurlijnen: de snelle val, hiertoe terug te brengen is. Dit zou een vrijwel mechanisch proces zijn, dat de protoplasmadeeltjes intact laat. Bij voortgezette verwarming zal eerst denatureering van de gehydrateerde deeltjes optreden, evenals bij de eiwitoplossingen het geval was. We kunnen aannemen dat de stroomsnelheid evenredig met de beschadiging verloopt hoewel er geen bewijzen voor zijn. De invloed van de temperatuur op de snelheid waarmee dit proces plaats heeft, is zeer groot, maar moeilijk in cijfers vast te leggen door de groote variabiliteit in resistentie van de verschillende objecten (zie pag. 61).

Het is mij herhaaldelijk gebleken dat de veranderingen in het protoplasma, na inwerking van een hoogere temperatuur, in verband te brengen waren met de snelheid waarmee de strooming vertraagd, of tot stilstand gekomen was.

Verliep de tijdlijn over 't algemeen concaaf tegenover de tijdas, dan bleek bij verlaging der temperatuur geen of slechts een gedeel-



telijk herstel van strooming te volgen. De processen die de stilstand veroorzaakten brachten daar dus irreversibele veranderingen te weeg. Bleef de strooming zoo afnemen, dat de tijdlijn min of meer convex verliep tegenover de tijdas, dan bleek in veel meer gevallen herstel mogelijk, ook al was de temperatuur waarop verwarmd was, zeer hoog geweest. De tijdlijn naderde dan tot een rechte.

In vele gevallen volgde hier bij verlaging der temperatuur volkomen herstel, zooals ook blijkt uit fig. 13, waar 3 van de 4 herstelkrommen voorafgegaan worden door een tijdlijn die nagenoeg convex verloopt tegenover de tijdas. Alle gegevens die ik had over het herstel na een tijdlijn die in zijn geheel concaaf verliep tegenover de tijdas, wezen hoogstens gedurende korten tijd op een zekere mate van herstel. Dit maakt, dat ik het tot stilstand komen der strooming aan twee processen toeschrijf, die elk voor zich stilstand, althans groote snelheidsvermindering kunnen bewerken. Het eerste proces is de reeds genoemde wateronttrekking aan het dispersiemiddel der protoplasmadeeltjes en is op zich zelf geheel reversibel, het tweede leidt ook tot wateronttrekking, maar aan de gehydrateerde protoplasmadeeltjes zelf. Ook dit proces zal reversibel zijn, hoewel langzamer dan het vorige. Evenals bij de proteïneoplossingen volgens CHICK en MARTIN (l. c.) kunnen de gedehydrateerde deeltjes die nu te vergelijken zijn met die van een suspensoid sol, ontladen worden door electrolyten. Dit is dan de eigenlijke coagulatie. Dergelijke processen als de hierboven beschrevene veroorzaken zeer waarschijnlijk de vermindering van de stroomingssnelheid, — hoe ze in elkaar grijpen laat zich alleen vermoeden. Sommige herstelkrommen maken het waarschijnlijk dat ook het eerste proces tot stilstand kan leiden, of liever dat de andere processen op den achtergrond kunnen geraken tegenover het eerste.

In fig. 13 zijn 4 tijdlijnen met hun herstelkrommen afgebeeld. Deze gegevens werden verkregen door op een bepaald oogenblik de hoogere temperatuur te vervangen door een lagere. Er trad dan een overeenkomstige verlangzaming der strooming in, die volkomen te vergelijken was, met hetgeen bij de temperatuurlijnen gevonden werd.

Ook hier een lineair verband tusschen temperatuur en stroomingsnelheid, alleen waren de snelheidswaarden natuurlijk veel kleiner.

De verlaging der temperatuur werd niet te plotseling teweeg gebracht, om geen stilstand te krijgen hierdoor.

In fig. 13 zijn de tijdlijnen (1—4) zoo afgezet dat de 30 min. ordinaten het oogenblik aangeven waarop de temperatuur waarbij het herstel plaats vindt, begonnen is in te werken. We kunnen aannemen, dat een spoedig herstel van de strooming er op wijst dat slechts geringe beschadiging heeft plaats gehad. Een voorbeeld hiervan levert 4a.

Hoewel de strooming hier zoo goed als geheel tot stilstand was gekomen, neemt onmiddellijk na de verlaging der temperatuur de snelheid sterk toe, om daarna veel langzamer aan te groeien. Ik

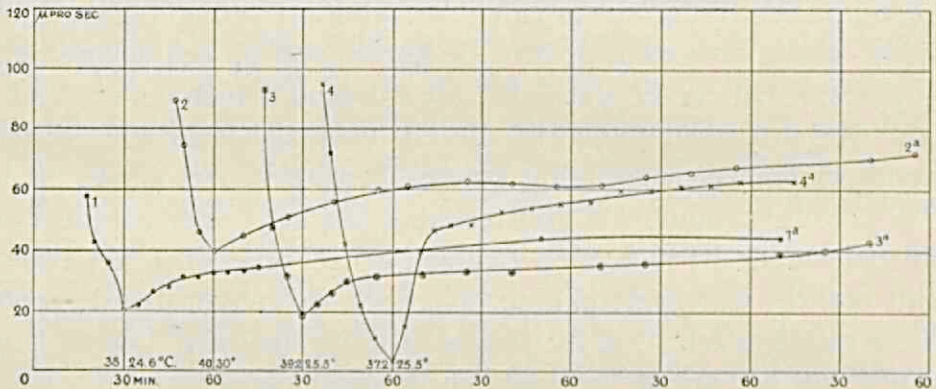


FIG. 13. Tijdlijnen en herstelkrommen

- 1 — *Nitella mucronata*, rotatiemetingen  $38^{\circ}$  C., 1a, herstel bij  $2.64^{\circ}$  C.
- 2 — *Tolypella prolifera*, zie tabel XI, no. 17,  $40^{\circ}$  C., 2a, herstel bij  $30^{\circ}$  C.
- 3 — *Nitella mucronata*, rotatiemetingen  $39.2^{\circ}$  C., 3a, herstel bij  $25.5^{\circ}$  C.
- 4 — *Nitella mucronata*, rotatiemetingen  $37.2^{\circ}$  C., 4a, herstel bij  $25.5^{\circ}$  C.

beschouw daarom het tot stilstand komen in dit geval als een proces dat een voortzetting is van de sterke afname der stroomsnelheid in het begin van de meeste tijdlijnen. Dit proces zou dan beginnen als een viscositeitsverhooging en eindigen als een soort gelatineering.

Er is zooveel vocht aan de dispersievloeistof onttrokken dat de deeltjes zich ten slotte vlak bij elkaar bevinden. De groote reversibiliteit blijkt uit het begin van de herstelkromme. In dit geval is het tweede proces, de denatureering, en nog veel meer het derde, de eigenlijke coaguleering, zoo niet geheel achterwege, dan toch achter gebleven. Het oogenblik waarop volkomen stilstand is ingetreden heeft dus blijkbaar geen beteekenis op zichzelf maar is slechts het punt van de tijdlijn dat aangeeft dat de *meetbare* veranderingen op-



houden. Bij de tijdlijnen die volgens een concaaf verloop de tijdas snijden heeft een groot deel van de denatureering en soms ook van de coagulatie zich reeds afgespeeld; in een geval zooals we in 4 hebben, moesten de eigenlijke beschadigingsprocessen nog voor 't grootste gedeelte plaats hebben. De „Wärmestarre" is dus te beschouwen als een ophouden der strooming waarbij het tot rust gekomen protoplasma overgangen kan vertoonen tusschen een *gegelatineerd* en een *gecoaguleerd* sol, zie o.a. BAYLISS (1920) en LEPENSCHKIN (1924).

Deze opvatting zou in zekeren zin een verklaring kunnen geven voor het gedeeltelijk herstel. Voorzover nog intacte deeltjes aanwezig zijn, kunnen deze vocht in hun tusschenruimten opnemen waardoor weer een meer vloeibaar sol ontstaat. Het percentage van de totaal gecoaguleerde deeltjes zal dan bepalen of verdere regeneratie, oplossen van het gedesorganiseerde protoplasma etc., mogelijk is. — De voorstelling, die ik hierboven gegeven heb, is betrekkelijk zeer eenzijdig, daar het protoplasma een dermate gecompliceerde samenstelling schijnt te bezitten dat zeker nog vele andere hypothesen mogelijk zullen zijn.

Ik heb b.v. hier niet genoemd het reeds voorkomen van gelbestanddeelen in het normale protoplasma — evenmin de mogelijkheid dat de verschillende componenten van het protoplasma voor zoover het een sol is, een verschillende resistentie zouden kunnen bezitten. Door vanuit ieder punt van de tijdlijn een herstelkromme te bepalen, bij verschillende vergelijkbare objecten, zou uit het verloop van deze krommen misschien nagegaan kunnen worden of de processen die tot stroomvertraging en stilstand voeren, zich werkelijk op veranderingen, zooals ze hierboven aangegeven zijn, terug laten brengen.

---

## VOORNAAMSTE RESULTATEN

Er wordt een verwarmingstoestel beschreven, waarmee het mogelijk is in een willekeurig te regelen tempo, verschillende temperaturen te bereiken. Deze laten zich constant houden.

Voor dit onderzoek werden cellen en spruiten van Characeeën gebruikt en wel van *Chara foetida* A. BR., *Nitella mucronata* A. BR. en *Nitella translucens* AGARDH., en in enkele gevallen ook gekiemde oösporen van *Chara foetida*.

Er wordt een methode aangegeven om oösporen van Characeeën in groote hoeveelheden zuiver uit slootmodder te verzamelen.

Bij de metingen van de stroomingssnelheid, werd steeds de gemiddelde grootste snelheid bepaald. De snelste deeltjes bevinden zich in de laag, onmiddellijk onder het rustend protoplasma dat de chlorophylkorrels bedekt.

Losgeraakte chlorophylkorrels zijn voor de meting te verkiezen boven andere deeltjes, daar ze zich steeds in genoemde snelste laag bevinden.

De veranderingen in de stroomsnelheid onder invloed van de temperatuur, zijn tusschen  $\pm 14^{\circ}$  C. en  $\pm 30^{\circ}$  C. volkomen reversibel, ook met de tijd. Wanneer de verwarmingsvoorwaarden gunstig zijn, wordt de definitieve snelheid bijna onmiddellijk aangenomen.

Bij snelle temperatuursverhoogingen binnen het gebied waar strooming mogelijk is, trad in geen enkel geval plotselinge stilstand op, ook al bedroeg het verschil meer dan  $20^{\circ}$  C.

Wel trad soms stilstand op bij snelle verlaging der temperatuur, ook wanneer het verschil tusschen beide temperaturen veel kleiner was dan  $20^{\circ}$  C.



Binnen een groot temperatuursgebied, steeds tusschen  $\pm 15^{\circ}$  C. en  $\pm 35^{\circ}$  C. is de stroomsnelheid bij de onderzochte Characeën practisch evenredig met de temperatuur.

De gemiddelde snelheid voor elk van de 3 soorten afzonderlijk, verschilde zeer weinig van de gemiddelde snelheid van alle objecten, die bij  $20^{\circ}$  C.  $57.6 \mu$  pro sec. bedroeg, met een gemiddelde versnelling voor  $1^{\circ}$  C., van  $3.33 \mu$  pro sec.

Door gebruik te maken van zeer korte verwarmingstijden liet het rechtlijnig verloop der temperatuurlijn, zich tot even beneden  $40^{\circ}$  C. vervolgen.

Naar beneden toe, verloopt de temperatuurlijn soms nagenoeg rechtlijnig, tot  $\pm 10^{\circ}$  C. of soms  $\pm 5^{\circ}$  C., in andere gevallen is het gedeelte beneden  $\pm 14^{\circ}$  C., min of meer convex tegenover de temperatuur. Het is waarschijnlijk, dat hier een tijdfactor werkzaam is.

De gedaante en het verloop van de temperatuurlijn laten zich direct verklaren door viscositeitsveranderingen van het protoplasma.

De regel van VAN 'T HOFF is niet in eenig verband te brengen met het verloop van de temperatuurlijn.

Vooraf bij temperaturen boven  $35^{\circ}$  C. begint de stroomingssnelheid naarmate de temperatuur hoger wordt, steeds sneller af te nemen met de tijd. Aanhoudende verwarming op deze temperaturen voeren tenslotte tot stilstand: „Wärmestarre”, die al of niet, geheel of gedeeltelijk verdwijnt bij verlaging der temperatuur.

Het verloop van de krommen, die het verband tusschen de stroomingssnelheid en den tijd bij hogere temperaturen weergeven, wordt besproken.

Het afnemen der snelheid wordt in verband gebracht met processen, die ten slotte voeren tot een gedeeltelijke coaguleering en gelatineering van het protoplasma.

Ook werd het herstel van de strooming nagegaan, wanneer deze door inwerking van een hogere temperatuur sterk afgenomen of tot stilstand gekomen was. Het verloop van deze herstelkrommen kan in verband gebracht worden met de mate van reversibiliteit van de processen, die de vertraging veroorzaakten.

## LITERATUURLIJST

- AMICI, G. B., 1818. Osservazioni sulla circolazione del succhio nella Chara. Mem. di matem. et fisico della Società italiana. T. 8, Vol. 2. Modena.
- „ 1820. (Fransche vertaling van het voorgaande). Ann. de chim. et de physique, T. 13, p. 384.
- „ 1824. Observations microscopiques sur diverses espèces de plantes. Ann. d. sci. nat. T. 2, p. 41.
- ARISZ, L., 1914. Sol- en Geltoestand van Gelatineoplossingen. diss. Utrecht.
- BAYLISS, W. M., 1920. The properties of colloidal systems. IV Reversible gelation in living protoplasts. Proc. Roy. Soc. Lond. vol. 91, p. 196.
- BECQUEREL ET DUTROCHET, 1838. Influence de l'électricité sur la circulation du Chara. Ann. d. sci. nat. sec. série. T. 9, p. 80.
- BERTHOLD, G., 1886. Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig.
- BLACKMAN, F. F., 1905. Optima and limiting factors. Ann. of Bot. 19, p. 281.
- CHICK, H. and MARTIN, C. J., 1910. On the „heat coagulation” of Proteins. Journ. of Physiol. vol. 40, p. 404.
- COHEN-STUART, C. P., 1922. Ein Mikrothermostat zum Studium der Protoplasmaströmung. Rec. d. trav. bot. néerl. vol. 19, p. 139.
- COHN, F., 1871. Bot. Zeit. vol. 29, p. 723.
- CORTI, B., 1774. Osservazioni microscopiche sulla tremella e sulla circolazione del fluido in una pianta acquaajuola. Lucca 1774.
- „ 1776. Lettre à M. le Comte Paradisi. Sur la circulation d'un fluide, découvert en diverses plantes. Fransche vertaling in: Rozier. Observations sur la physique etc. T. 8, p. 232.
- DUTROCHET, H., 1838. Observations sur la circulation des fluides chez le Chara fragilis, DESV. Ann. d. sci. nat. sec. série. T. 9, p. 5.
- ENGELMANN, TH. W., 1879. Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung. Handb. d. Physiol. v. Hermann. 1, I Theil p. 343.
- EWART, A. J., 1903. On the physics and physiology of protoplasmic streaming in plants. Oxford.
- FISCHER, H. W., 1911. Gefrieren und Erfrieren. Beitr. z. Biol. d. Pfl. 10, p. 133.
- FONTANA, 1776. Lettre de M. l'Abbé de Fontana à M\*\*\*. Rozier, Observations sur la physique, etc. T. 7, p. 285.
- GANONG, W. F., 1908. Plant Physiology. New York sec. ed.
- GÖPPERT, A. R. u. COHN, F., 1849. Ueber die Rotation des Zellinhaltes in Nitella flexilis. Bot. Zeit. 7, p. 686.



- HANSTEIN, J., 1880. Das Protoplasma als Träger der pflanzlichen und tierischen Lebensverrichtungen. Heidelberg.
- HÖBER, R., 1922, 1924. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. I und II. Leipzig.
- HOFF, VAN 'T, J. H., 1898. Vorlesungen über theoretische und physikalische Chemie. I. Aufl. I Heft, p. 223.
- HOFMEISTER, W., 1867. Die Lehre von der Pflanzenzelle. Handb. d. physiol. Bot. Bnd 1, p. 1.
- HÖRMANN, G., 1898. Studien über die Protoplasmaströmung bei den Characeen. Jena.
- IRWIN, MARIAN., 1923. The behaviour of chlorides in the cellsap of Nitella. Journ. gen. Phys. vol. 5, p. 427.
- JACOB, F., 1913. Studien über Protoplasmaströmung. diss. Jena.
- JENSEN, P., 1902. Die Protoplasmaabewegung. Ergebn. d. Physiol. 5.
- JONG, H. G. DE, 1921. Het Agarsol. diss. Utrecht.
- JURIŠIĆ, P. J., 1925. Die Geschwindigkeitsänderung der Protoplasmaströmung in den Pflanzenzellen. Acta Bot. Inst. R. Univ. Zagreb. 1, p. 25.
- KANITZ, A., 1915. Temperatur und Lebensvorgänge. Berlin.
- KELLER, IDA A., 1890. Ueber Protoplasmaströmung im Pflanzenreich. Diss.
- KLEMM, P., 1895. Desorganisationserscheinungen der Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot. 28, p. 627.
- KRETSCHMAR, P., 1903. Ueber Entstehung und Ausbreitung von Protoplasmaströmung infolge von Wundreiz. Jahrb. f. wiss. Bot. 39, p. 273.
- KRUYT, H. R., 1924. Inleiding tot de Physische Chemie. Amsterdam.
- KÜHNE, W., 1864. Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität. Leipzig.
- LAKON, G., 1914. Beiträge zur Kenntnis der Protoplasmaströmung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 32, p. 42.
- LAUTERBACH, LUISE, 1921. Untersuchungen über die Beeinflussung der Protoplasmaströmung der Characeen durch mechanische und osmotische Eingriffe. Beih. z. Bot. Centralbl. 38, I, p. 1.
- LEPESCHKIN, W., 1923. The constancy of the living substance. Stud. from the Lab. of Plant Physiol. of Charles Univ. Prague, p. 5.
- „ 1924. Kolloidchemie des Protoplasmas. Berlin.
- MATISSE, G., 1919. Action de la chaleur et du froid sur l'activité des êtres vivants. Diss. Paris.
- MEYER, ARTHUR, 1921. Analyse der Zelle. T. 2, 1e Lief. p. 645.
- MIGULA, W., 1897. Die Characeae. Rabenhorst Kryptogamenflora. Berlin.
- MOHL, H., 1846. Ueber die Saftbewegung im Innern der Zelle. Bot. Zeit. 4, p. 73.
- NÄGELI, C., 1860. Die Bewegung im Pflanzenreiche. Beitr. z. wiss. Bot. H. 2, p. 1.
- „ u. SCHWENDENER, S., 1877. Das Mikroskop. Leipzig.

- RHUMBLER, L., 1902. Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhaltes. Zeitschr. f. allgem. Physiol. **1**, p. 303.
- SACHS, J., 1864. Ueber die obere Temperatur-Gränze der Vegetation. Flora **47**, p. 5.
- SCHAEFER, K. L., 1898. Zur Lehre von der Reaktion des Protoplasmas auf thermische Reize. Flora **85**, p. 125.
- SCHULTZE, MAX., 1863. Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. Leipzig.
- SLACK, H., 1834. Exposition des tissus élémentaires des plantes, avec quelques exemples de circulation végétale. Ann. d. sci. nat. sec. sér. T. **1**, p. 193. (Uit het Engelsch vertaald).  
Transactions of the society of arts etc. vol. **49**. London 1833.
- TREVIRANUS, 1807. Physiologie der Gewächse.
- VELTEN, W., 1873. Bewegung und Bau des Protoplasmas. Flora **56**, p. 81.  
„ 1876. Die Einwirkung der Temperatur auf die Protoplasmaabewegung. Flora **59**, p. 209.
- VESQUE-PÜTTLINGEN, 1876. Notiz über Periodizität der Protoplasmaströmung. Bot. Zeit. **34**, p. 574.
- VRIES, H. DE, 1870. De invloed der temperatuur op de levensverschijnselen der planten. Den Haag. Diss.  
„ 1885. Ueber die Bedeutung der Circulation und der Rotation des Protoplasmas für den Stofftransport in den Pflanzen. Bot. Zeit. **43**, p. 22.
- WEBER, F., 1924. Methoden der Viskositätsbestimmung des lebenden Protoplasmas. Abderhaldens Handb. d. biol. Arb. Meth. Abt. II, Teil **2**, p. 655.
- WEBER, F. u. G., 1916. Die Temperaturabhängigkeit der Plasmaviskosität. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **34**.
- WIGAND, A., 1885. Studien über die Protoplasma-Strömung in der Pflanzenzelle. Bot. Hefte **1**, p. 169.









## INHOUD

|  | Blz. |
|--|------|
| INLEIDING. . . . .                                   | 1    |
| HOOFDSTUK I — LITERATUUR . . . . .                   | 3    |
| HOOFDSTUK II — METHODE VAN ONDERZOEK . . . . .       | 12   |
| § 1 — <i>Het toestel</i> . . . . .                   | 12   |
| § 2 — <i>Materiaal</i> . . . . .                     | 17   |
| § 3 — <i>Meetmethode</i> . . . . .                   | 20   |
| HOOFDSTUK III — HET VERLOOP VAN DE TEMPERATUURLIJN   | 25   |
| HOOFDSTUK IV — HET VERLOOP VAN DE TIJDLIJN . . . . . | 57   |
| VOORNAAMSTE RESULTATEN . . . . .                     | 72   |
| LITERATUURLIJST . . . . .                            | 74   |

---





## STELLINGEN

### I

Het is zeer waarschijnlijk, dat protoplasmastrooming een belangrijke rol speelt bij de geleiding van phototropische prikkels in het coleoptiel van *Avena*.

### II

Door de proeven van G. VON UBISCH is niet bewezen, dat de grenshoek van de zijwortels bepaald wordt door een remmende werking van de lengte-component der zwaartekracht.

### III

Zelfs wanneer bij physiologische processen een constante temperatuurscoefficient ( $Q_{10}$  tusschen 2 en 3) gevonden wordt, behoeft dit nog niet te wijzen op een ten grondslag liggen van chemische reacties aan deze processen.

### IV

Ten onrechte rekent WETTSTEIN *Callitriche* tot de Tricoccae.

### V

De epigyne klieren der Zingiberaceae zijn vervormde meeldraden.

### VI

De meening van GOEBEL, dat alle polyandrische bloemen primitiever zijn dan de oligandrische, is onjuist.





## VII

De iepenziekte, zooals die beschreven wordt voor Zuid-België, Noord-Frankrijk en het Rijnland, heeft waarschijnlijk een andere oorzaak als de voor Nederland beschreven iepenziekte.

## VIII

Bij de dwarsgestreepte spier der Vertebraten bestaat geen principieel verschil tusschen tonus en tetanus.

## IX

De vorm van het dier is nooit te beschouwen als een speciale aanpassing voor een drijvende levenswijze.

## X

Ook de verspreiding van vogels laat zich gebruiken voor dier-geografische systemen.

---















A.  
1  
1