



De invloed van groeistof op planten met intercalaire groei

<https://hdl.handle.net/1874/300944>

A. que. 192. 1931.

DE INVLOED VAN
GROEISTOF
OP PLANTEN MET
INTERCALAIRE GROEI

DOOR
I. E. UYLDERT

Diss.
Utrecht
1931

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT

DE INVLOED VAN GROEISTOF OP PLANTEN MET INTERCALAIRE GROEI

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN
DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE AAN
DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT OP
GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS
Dr. L. S. ORNSTEIN HOOGLEERAAR IN DE
FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE
VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAT DER
UNIVERSITEIT TE VERDEDIGEN TEGEN DE
BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER
WIS- EN NATUURKUNDE OP MAANDAG
14 DECEMBER 1931 DES NAMIDDAGS TE 4 UUR

DOOR

INA ELLEN UYLDERT

GEBOREN TE WARNSVELD

1931

UITGEVERIJ C. A. MEES, SANTPOORT

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

AAN MIJN OUDERS

Bij de voltooiing van dit proefschrift verheugt het mij uiting te kunnen geven aan mijn gevoel van dankbaarheid jegens allen, die hebben medegewerkt aan mijn algemeene en wetenschappelijke ontwikkeling en jegens enkele van hen in het bijzonder.

Allereerst geldt deze dank U, Hooggeleerde WENT, Hooggeachte Promotor. Uw bemoedigende belangstelling in het werk Uwer leerlingen heeft mij altijd getroffen. De sfeer van werklust, die Gij weet te scheppen, heeft het mij tot een voorrecht gemaakt tot Uw leerlingen te mogen behoren. En zeker zal niet in de laatste plaats hierdoor de tijd, dat ik te Utrecht onder Uw leiding mocht werken, voor mijn verdere leven van beteekenis zijn.

Naast Uw heldere colleges, Hooggeleerde WESTERDIJK, is de opgewekte wijze, waarop Gij leiding geeft aan hen, die op Uw laboratorium werkzaam zijn, voor mij van ingrijpende invloed geweest. Aan de onvermoeidheid, waarmede Gij steeds weer de student Uw overtuiging weet bij te brengen, heb ik het inzicht te danken, dat de bestudeering van physiologie gepaard moet gaan aan de studie van morphologie, wil men de phytopathologie beoefenen.

Hooggeleerde PULLE, door Uw onderwijs is mij de waarde der plantensystematiek duidelijk geworden. De welwillende wijze, waarop Gij Uw studenten tegemoet komt en die zij op Uw excursies in het bijzonder ondervinden, blijf ik mij met waardeering herinneren.

Hooggeleerde JORDAN, Uw boeiende colleges en Uw geestdriftige leiding bij het practisch werk hebben in hooge mate mijn belangstelling in de zoölogie — ik mag wel zeggen in de biologie in de ruimste beteekenis van het woord — opgewekt. Niet minder geldt dit voor U, Hooggeleerde NIERSTRASZ. Dat het mij, als gevolg van

de door mij gekozen studierichting, niet mogelijk is geweest om mij in de door U beiden gedoeerde vakken te bekwamen, heb ik dikwijls betreurd. De belangstellende kritiek, die ik van U heb ondervonden, zal ik dankbaar blijven gedenken.

U, Hooggeleerde VAN SLOGTEREN, ben ik zeer erkentelijk voor de gelegenheid, die Gij mij geboden hebt om als Uw assistente een onderwerp te bewerken, dat zoozeer mijn belangstelling heeft. Daarnaast stemt het feit, dat Gij het mij hebt helpen mogelijk maken naast dit werk mijn proefschrift te voltooien, mij tot dankbaarheid.

Tenslotte ben ik dank verschuldigd aan zeer velen, die mij met hun hulp aan zich hebben verplicht. Wanneer ik ervan afzie hen ieder afzonderlijk te noemen, geschiedt dit slechts, omdat het mij zou spijten, wanneer ik ook maar één van hen zou overslaan. Maar ik hoop en vertrouw, dat zij allen overtuigd zullen zijn van mijn hartelijke dank.

INHOUD

	blz.
INLEIDING.	11
HOOFDSTUK I. HISTORISCH OVERZICHT; MATERIAAL EN	
METHODIEK.	14
§ 1. Historisch overzicht	14
§ 2. Materiaal en methodiek	17
A. PROEVEN MET COMMELINACEAE	
(VOORNAMELIJK TRADESCANTIA FLUMINENSIS).	
HOOFDSTUK II. GROEIMETINGEN	
§ 1. Inleiding	21
§ 2. De invloed van groeistof op de groei van gedecapiteerde internodia	23
§ 3. De groeisnelheid in verband met de inwerking van de zwaartekracht	25
§ 4. Conclusies	29
HOOFDSTUK III. DE INVLOED VAN GROEISTOF OP HET	
GEOTROPISCH REACTIEVERMOGEN VAN GEDECAPITEERDE INTERNODIA	
§ 1. De geotropische kromming	31
§ 2. Uitgegroeide internodia?	36
§ 3. De inwerking van groeistof op <i>Tinantia fugax</i>	37
§ 4. Conclusies	38
HOOFDSTUK IV. LOCALISATIE VAN GROEISTOFVORMING.	
§ 1. Blad en okselknop	39
§ 2. De mogelijkheid van isolatie van groeistof	43

§ 3. Groeistofvorming in het blad (<i>Bryophyllum calycinum</i>)	blz. 44
§ 4. Conclusies	46
HOOFDSTUK V. GROEISTOF IN VERBAND MET NASTIE.	
§ 1. Groeistoftransport bij een epinastische kromming.	48
§ 2. Eenzijdig opzetten van groeistof.	51
§ 3. Laterale nastie	53
§ 4. Conclusies	58
HOOFDSTUK VI. SAMENWERKING EN TEGENWERKING VAN NASTIE EN GEOTROPIE	
§ 1. Inleiding	59
§ 2. Samenwerking en tegenwerking van epinastie en geotropie	59
§ 3. Samenwerking en tegenwerking van laterale nastie en geotropie	62
§ 4. Conclusies	65
B. PROEVEN MET ANDERË PLANTEN MET INTERCALAIRE GROEI.	
HOOFDSTUK VII. DE INVLOED VAN GROEISTOF OP DIAN- THUS PLUMARIUS EN GALEOPSIS TETRAHIT.	
§ 1. <i>Dianthus plumarius</i>	67
§ 2. <i>Galeopsis Tetrahit</i>	69
§ 3. Conclusies	72
SAMENVATTING	74
LITTERATUUR-OPGAVE	76

INLEIDING.

De stengelleden der *Commelinaceae* zijn sterk geïndividualiseerd en vertoonen intercalaire groei. De bladeren zijn stengelomvattend, de stengels hebben dus „duidelijke” knopen.

GRAVIS (1898) beschouwt bij de *Commelinaceae* elke knoop mét het lager gelegen internodium als stengellid. Volgens deze definitie is het lager gelegen internodium het bij de knoop behorende.

De *Commelinacea*, waarmede ik mij meer in het bijzonder heb bezig gehouden, is *Tradescantia fluminensis*. Deze naam kan echter aanleiding geven tot misverstand, waarom ik het volgende zou willen opmerken.

Door verschillende onderzoekers, die met *Tradescantia* werkten, werd *T. fluminensis* Vell. gebruikt onder de namen *T. viridis hort.*, *T. repens* Vand., *T. procumbens hort.*, *T. fluminensis hort.*, *T. fluminensis* Arrab. en *T. fluminensis* Vell.; hoogst waarschijnlijk zijn dit alles synoniemen. *T. repens* Vand. is de oudste naam; deze soort is zeer onvolledig beschreven door VANDELLI.

In de monographie van DE CANDOLLE beschouwt CLARKE (1881) haar als een afzonderlijke soort, die slechts bekend is uit VANDELLI'S beschrijving. Er kan dus niet met zekerheid uitgemaakt worden of *T. repens* Vand. ook een synoniem van *T. fluminensis* Vell. is.

Schakelt men *T. repens* Vand. uit, dan is *T. fluminensis* Vell. de oudste naam en moet deze dus gebruikt worden, wil men de internationale regels volgen.

Gemakshalve gebruik ik deze naam bij het bespreken der literatuur, ook waar de auteur één der andere namen bezigde.

De intercalaire groei blijft bij *T. fluminensis* beperkt tot een zône van ongeveer 5 mm. lengte, aan de basis van het internodium. Deze zône is in de bladscheede gehuld. De meeste onderzoekers, die

zich tot nu toe met *Tradescantia* bezig hielden, spreken van een kromming der knopen. Om verwarring te voorkomen lijkt het mij juister te spreken van een kromming der internodia, aangezien toch de kromming in de basale gedeelten der internodia, waar groei plaats heeft, optreedt.

T. fluminensis is dorsiventraal gebouwd en is derhalve plagiotroop. De spruit heeft haar evenwichtsstand ongeveer 20° afwijkende van de verticale. Deze stand resulteert uit de werking van de negatieve geotropie en een autonome epinastie, die onder bepaalde voorwaarden constant is.

Wordt een spruit horizontaal gelegd, met de dorsale of de ventrale zijde naar boven, dan treedt er in de internodia een dorsaalconvexe, respectievelijk een dorsaalconcave kromming op. De dorsaalconvexe kromming verloopt minder intensief dan de dorsaalconcave, omdat bij de eerste de geotropie door de epinastie wordt tegengewerkt, terwijl zij bij de laatste samenwerken.

Bij verschillende soorten van het geslacht *Tradescantia* en bij eenige andere *Commelinaceae* doet zich het geval voor, dat een internodium niet meer met een kromming op de zwaartekracht reageert, indien de hooger gelegen bijbehorende knoop is afgesneden.

Door een dergelijke decapitatie van een internodium is dus de correlatieve invloed uitgeschakeld, die de knoop op het basale gedeelte van het bijbehorende internodium heeft; dwarse insnijdingen in het internodium verbreken de correlatie, overlangsche insnijdingen doen dit niet. De correlatieve invloed is in de knoop gezeteld en plant zich vandaar dóór het internodium rechtlijnig naar de basis voort.

Na decapitatie staat de intercalaire groei van het internodium nagenoeg stil.

Het doel van mijn onderzoek was nu, na te gaan, of de invloed van de knoop op het internodium terug te brengen is op een groeistoftransport van de knoop uit naar het bijbehorende internodium. Is dat het geval, dan moet de groei van een gedecapiteerd internodium toenemen, wanneer daarop groeistof wordt aangebracht. Proeven hieromtrent beschrijf ik in hoofdstuk II, waarin ik tevens

de litteratuur over groeimetingen bij *Tradescantia* afzonderlijk bespreek. In hoofdstuk I wordt de litteratuur over decapitatieproeven in verband met de geotropische kromming behandeld. In hoofdstuk III—VI worden proeven over de invloed van groeistof op het geotropisch reactievermogen der internodia en op de epinastie beschreven.

Het is mij niet mogen gelukken groeistof uit *T. fluminensis* te isoleeren, omdat de plant slijm bevat, dat bij uittreding aan de lucht hard wordt, waardoor dus bij aansnijding de wond dadelijk wordt afgesloten.

De groeistof kan alleen in het sneevlak binnendringen, als het slijm door een bepaalde voorbehandeling met water verwijderd is. Na deze voorbehandeling kan er echter ook geen groeistof uit het internodium geïsoleerd worden. Ik moest mij dus beperken tot proeven over de invloed van groeistof uit coleoptielen van *Zea Mays* of *Avena* op *Tradescantia*.

Behalve met *Commelinaceae* werden nog enkele proeven gedaan met *Galeopsis Tetrahit* en *Dianthus plumarius*. Deze worden in hoofdstuk VII beschreven.

HOOFDSTUK I

HISTORISCH OVERZICHT; MATERIAAL EN METHODIEK.

§ 1. Historisch overzicht.

In 1894 constateert KOHL, dat een internodium van *Tradescantia discolor* niet meer op de zwaartekracht reageert, wanneer hij de bovenste helft van het internodium wegsnijdt, terwijl het dit wél doet aan de intacte stengel, en ook wanneer hij een knoop boven het internodium laat zitten. Hij meent, dat de perceptie van de zwaartekracht prikkel door het internodium basaalwaarts geleid wordt.

BARTH werkt in hetzelfde jaar met *Tradescantia fluminensis* en *Zebrina pendula* en vindt, dat bij geïsoleerde stukken de internodia even goed krommen als aan de intacte stengel, en hij zegt, dat de internodia dus de geotropische prikkel ieder voor zich percipieeren.

Daarna beschrijft KOHL (1900) weer eenige decapitatieproeven met dezelfde soorten van *Tradescantia*, waarmede BARTH werkte, en het blijkt, dat de laatste volkomen ongelijk heeft, want decapitatie schaadt het reactievermogen der internodia wel degelijk.

KOHL meent nu, dat de perceptie in de knoop plaats heeft. Hij komt o.a. door zijn „Biegungsversuch” tot deze overtuiging.

Hij buigt een internodium om, zóó, dat de knoop, die er boven aan grenst, zich in verticale stand bevindt en de knoop, die er beneden aan grenst horizontaal komt te liggen. Het internodium voert nu geen kromming uit als gevolg van een reactie in het basale gedeelte, dat horizontaal ligt.

Volgens KOHL komt dit, doordat de bovenste knoop in verticale stand geen zwaartekracht prikkel zou percipieeren.

MIEHE (1902) doet een nogal uitvoerig onderzoek naar aanleiding van de proeven van KOHL. Hij bevestigt diens decapitatie-

proeven en begrijpt ook niet, hoe BARTH een dergelijke vergissing kon begaan. Hij doet verder KOHL's „Biegungsversuch" over en vindt het omgekeerde, nl. dat het basale gedeelte van het internodium, dat zich in horizontale stand bevindt, wel degelijk een geotropische kromming gaat uitvoeren.

Hij trekt hieruit de conclusie, dat de internodia op de zwaartekracht reageeren volgens hun eigen ligging, onafhankelijk van de stand van de hoger gelegen knoop.

Daar het uitblijven van een reactie na decapitatie niet het gevolg van de verwonding kan zijn — het reactievermogen verandert niet wanneer overlangsche insnijdingen in het internodium gemaakt worden — en er dus wel een invloed van de knoop op het internodium is, tracht MIEHE de plaats in de knoop te bepalen, waar die invloed zetelt. Deze plaats is nu volgens hem het embryonale weefsel, dat in de knoop is gelegen; bovendien is het blad aan die knoop ook van invloed. Een dwarse insnijding, op elk der beide zijden van een internodium op verschillende hoogte aangebracht en die beiderzijds iets over het midden gaat, heeft dezelfde uitwerking als decapitatie.

Hieruit volgt, dat de prikkelgeleiding van het knoopweefsel uit rechtlijnig plaats heeft.

De katatonische invloed, die het verwijderen van de top van de spruit of wel van een knoop heeft, verklaart hij daardoor, dat bij het decapiteeren een lager gelegen embryonaal weefsel, dat tot nu toe in rusttoestand verkeerde, de voedselstroom naar zich toe trekt. De internodiumstomp, die van de bijbehorende knoop beroofd is, wordt ook uitgezogen door het embryonale weefsel in de lager gelegen knoop. Hij merkt op, dat het merkwaardig is, hoe snel een gedecapiteerd internodium reageert op het verplaatsen van de voedselstroom. MIEHE wijst er tenslotte op, dat perceptie en reactie niet gescheiden behoeven te zijn; dat er geen reactie plaats heeft na decapitatie bewijst nog niets ten aanzien van het al of niet gepercipieerd worden van een prikkel. Wel vindt hij in de verschijnselen, die optreden bij het apicaal horizontaal fixeeren van een spruit, een argument, dat er voor pleit, dat de perceptie in een knoop invloed heeft op de reactie van het bijbehorende internodium. Er treden dan

namelijk overkrommingen op, die hij niet, zooals KOHL, analoog acht aan die bij *Panicum* en *Setaria* van FR. DARWIN (1899).

In 1923 verschijnt een publicatie van Mej. SCHUMACHER, waarin zij kritiek geeft op de proeven van MIEHE. Zij wijst erop, dat *T. fluminensis*, waarmede hij werkte, niet orthotroop maar plagiotroop is. Hetzelfde geldt voor *Zebrina pendula*. Wanneer MIEHE in zijn „Biegungsversuch” de bovenste knoop verticaal fixeert, is deze in het geheel niet in evenwichtsstand, maar wordt hij geotropisch geprikkeld. Door deze proef kan niet uitgemaakt worden of de geotropische prikkel in de knoop gepercipieerd en vandaar naar de basis van het internodium geleid wordt, of, dat de perceptie in de basis van het internodium plaats vindt.

Zij gebruikt uit drie leden bestaande stengelstukken, die door kromming van twee der internodia U-vormig zijn.

Deze stengelstukken fixeert zij aan de middelste internodia in 8 verschillende standen. De 8×2 internodia, die dan kunnen reageeren, doen dit volgens hun eigen ligging, onafhankelijk van de ligging van de bijbehorende hooger gelegen knoop.

Mej. SCHUMACHER rekent een 12 mm. lang stuk aan de basis van het internodium nog bij de lager gelegen knoop. Dit stuk verdeelt zij in een „unterer” en „oberer Knotenteil”, respectievelijk een groeiende en reagerende zône en een percipieerende zône.

Door groeimetingen te verrichten vindt zij, dat alleen het „untere Knotenteil”, een zône van 3—5 mm., nog groeit. Dit gedeelte kan dus bij horizontale fixatie van het internodium krommen. Maar daar in dat geval overkromming optreedt, besluit zij, dat het „obere Knotenteil” percipieert. Zij neemt geen prikkelgeleiding aan van een knoop door het internodium naar het basale gedeelte van het internodium, maar wel in dat basale gedeelte van het internodium, dat zij knoop noemt. Zij zegt: „Da also der obere Knotenteil die Reaction zu dictieren scheint, diese aber im unteren Teil ausgeführt wird, so musz wohl eine Reizleitung wenigstens innerhalb des Knotens vorhanden sein”.

Verder vindt zij, dat na decapitatie van een internodium de groei zoo goed als geheel ophoudt, waardoor dus geen kromming tot stand kan komen.

JOST (1923) beschouwt de invloed van de top van de spruit als zuiver tonisch, omdat de geotropische gevoeligheid van de spruit van de top afhankelijk is, hoewel de geo-inductie daar niet plaats vindt.

Tenslotte rekent ook ZIMMERMANN (1927a) in zijn overzicht de invloed van de top van de spruit bij *Tradescantia* tot de verschijnselen van tonische aard.

§ 2. Materiaal en methodiek.

Van de *Tradescantia*-soorten werd door mij voornamelijk *T. fluminensis* Vell. gebruikt. Deze soort is zeer gemakkelijk te kweken uit stekjes, ook des winters in de verwarmde kas. Het materiaal reageerde ongelijkmatig; het gebruik van stengels van planten, die uit één stek gekweekt waren, gaf hierin geen verbetering.

Eenige proeven deed ik ook met *T. geniculata* Jacq. Verder werden nog de *Commelinaceae* *Zebrina pendula* Schnitzl. en *Tinantia fugax* Scheidw. gebruikt. De eerste twee waren in de kassen aanwezig, de laatste werd in de hortus uitgezaaid.

Enkele proeven werden met *Dianthus plumarius* L. gedaan; deze plant stond in de hortus. Voor de proeven met *Galeopsis Tetrahit* L. heb ik het materiaal van buiten gehaald.

Bij *Tradescantia* noem ik de in elkaar geschoven onvolwassen knopen aan de top van de spruit: knoop I. De daarop volgende lager gelegen knoop: knoop II, enz. naar beneden afdalend. Het blad, dat bij knoop II is aangehecht, wordt blad II genoemd enz. Het eerste internodium, dat bij knoop I behoort en dat naar beneden grenst aan knoop II, is nog niet volwassen en groeit soms nog over de geheele lengte. Het tweede en derde internodium hebben aan de basis een zône van intercalaire groei en zijn overigens uitgegroeid. De intercalaire groei is in de lager gelegen internodia dikwijls reeds tot stilstand gekomen. Daarom gebruikte ik voor mijn proeven internodium II, waarvan ik zeker was, dat het tot reactie in staat was.

Bij decapitatieproeven werd het tweede internodium gedecapiteerd, dus knoop II werd afgesneden.

De stengelstukken, die ik gebruikte, werden altijd aan de basis

van internodium III afgesneden. Zij werden vervolgens in fleschjes, die met water gevuld waren, vast gezet door middel van een wattenprop. De fleschjes waren plat en werden in een daartoe gemaakt houten rek geplaatst, zoodat zij met de stengels allen tegelijk in eenzelfde gewenschte stand gezet konden worden. De fleschjes hadden twee smalle en twee breede kanten. De stengel werd altijd zoo bevestigd, dat de dorsale en ventrale zijde ervan naar de breede kanten van het fleschje gekeerd lagen. De geotropische kromming heeft plaats in het vlak loodrecht op de dorsale zijde van de stengel, dus evenwijdig aan de smalle kant van het fleschje.

Door een glazen plaatje, waarop een graadboog was aangebracht, tegen de smalle kant van het fleschje te houden kon aan de stengel de hoek van de kromming op 2° nauwkeurig gemeten worden. Daar de internodia nooit volkomen recht zijn, werd bij het begin van de proef deze afwijking eerst gemeten.

De groeistof werd geïsoleerd uit coleoptieltoppen van *Zea Mays* en een enkele maal van *Avena sativa*. De groeistof werd in agar opgevangen op de wijze, die door WENT Jr. (1928) en DOLK (1930) is beschreven.

Op elk internodium werd als regel een hoeveelheid agar gezet, waarop gedurende 2 uur 6 maïstoppen hadden gestaan. De agar, die met een stempeltje (20×12 mm.²) uit een agarschijfje van 0,62 mm. dikte was gesneden (WENT Jr., 1928, pag. 17), werd met behulp van een spateltje in een dunwandig glazen buisje gebracht. Deze buisjes waren 8 à 10 mm. lang en altijd zoo wijd, dat ze precies om een gedecapiteerde internodiumstomp pasten en daar gemakkelijk een eindje over heen geschoven konden worden. Aan één kant waren de buisjes met was dicht gesmolten, zoodat de agar niet kon uitdrogen of er uit vallen. Vóór de proef waren de buisjes in alcohol gereinigd.

De proeven werden gedaan in de donkere kamer met constante temperatuur, die door WENT Jr. (1928) is ingericht en beschreven. De temperatuur werd op 23° C. gehouden.

Wanneer in de kas bij daglicht werd gewerkt, is dit vermeld bij de proeven.

Hoewel in de litteratuur wordt opgegeven, dat de temperatuur niet van invloed is op het reactievermogen van *Tradescantia fluminensis*, bleek toch, dat de planten binnen zekere grenzen bij hogere temperatuur sneller reageerden; het is dus beter bij vergelijkende proeven de temperatuur constant te houden.

De relatieve vochtigheid in de donkere kamer was nooit minder dan 70%. De rekken werden nog in afgedekte glazen bakken geplaatst, waarvan de wanden met filtreerpapier bekleed waren. De planten stonden dus steeds zeer vochtig.

Daar de eerste proeven met het opzetten van groeistof-agar negatief uitvielen, leek het waarschijnlijk, dat de groeistof niet binnendrong in het internodium, tengevolge van het hard worden van het uit-tredend slijm.

GRAVIS (1898) geeft een goede beschrijving van de slijmcellen, die in het parenchym van het internodium van knoop tot knoop in reeksen verspreid liggen. Het slijm heeft een groote affiniteit voor water en zwelt erin op.

Wanneer ik de internodia eerst in water legde, zoodat het slijm eruit trok, bleek na deze behandeling de groeistof wel in te dringen. Alvorens een proef te beginnen, legde ik de gedecapiteerde internodia gedurende ongeveer een uur in water, het slijm kwam dan naar buiten.

Wanneer bij de decapitatie-proeven niet anders vermeld staat, heeft deze voorbehandeling plaats gehad. Zij gebeurde in diffuus licht, de internodia lagen met de dorsale zijde boven. Liet ik de internodia in het donker of in sterk licht liggen tijdens een voorbehandeling, die langer dan 2 uur duurde, dan voerden zij later krommingen uit, ook wanneer geen groeistof toegevoegd was. Dit is het gevolg van verandering der epinastie. RAWITSCHER (1923) wijst erop, dat de epinastie zeer afhankelijk is van de vooraf gegane belichting. In hoofdstuk III § 2 wordt hierop nader ingegaan.

Het decapiteeren geschiedde aan de plant. MIEHE (1902) vermeldt, dat, wanneer hij internodia van *T. fluminensis* gedurende 45 mi-

nuten horizontaal legt en daarna decapiteert, een geotropische kromming van 10° optreedt.

Ik decapiteerde, terwijl het internodium zich nog in evenwichtsstand bevond, aan de stengel; de geotropische kromming bedroeg dan veel minder dan 10° . Het gedecapiteerde internodium is nog wel tot een geringe groei in staat, een kromming treedt echter niet op wanneer de epinastie de geotropie tegenwerkt (zie hoofdstuk III § 2). Om te voorkomen, dat het licht tijdens de proef verandering in de grootte der epinastie zou teweeg brengen, werden de proefobjecten in het donker gehouden en werd bij de metingen rood licht gebruikt.

A. Proeven met *Commelinaceae* (voornamelijk *Tradescantia fluminensis*).

HOOFDSTUK II

GROEIMETINGEN.

§ 1. Inleiding.

Na het onderzoek van LUXBURG (1905) wordt *Tradescantia fluminensis* in de litteratuur als een plant beschouwd, waarbij een geogroei-reactie in de stengelinternodia optreedt bij horizontaal leggen van de stengel.

LUXBURG brengt fijne merkteekens aan en meet met een kathetometer. Hij vindt, dat bij *Tradescantia fluminensis*, *T. virginica* en bij *Zebrina pendula* de gemiddelde groei belangrijk toeneemt, wanneer hij een internodium uit de evenwichtsstand in de horizontale brengt, terwijl de zijde, die concaaf wordt, dikwijls korter wordt. Laat hij *T. fluminensis* op de klinostaat met horizontale as parallel aan de as roteeren, dan neemt de gemiddelde groei ook sterk toe. Vooral is dit het geval bij *T. fluminensis*; bij *T. virginica* krijgt hij geen groeiversnelling op de klinostaat.

T. fluminensis voerde echter dikwijls krommingen uit in het zoogenaamde symmetrievlak, waardoor bij hem het vermoeden rijst, dat de plant zich niet altijd radiaal gedraagt. De gekromde planten meet hij niet. Hier moet opgemerkt worden, dat, indien de plagiotrope *T. fluminensis* niet gekromd is op de klinostaat, er ook wel niet veel groei zal hebben plaats gehad in de internodia, waaraan LUXBURG groeimetingen verricht, zoodat deze proeven niet bewijzend zijn.

SCHREITER (1909) vindt voor *T. fluminensis* en andere *Commelinaceae*, dat de gemiddelde groeisnelheid toeneemt, wanneer de inter-

nodia een phototropische kromming uitvoeren. Zijn cijfers zijn echter niet zeer overtuigend.

Mej. SCHUMACHER(1923) bevestigt de waarnemingen van LUXBURG. Zij vindt, dat de concave zijde zelfs in groei toeneemt nadat het internodium horizontaal gelegd is. LUXBURG vond dit echter alleen aan de convexe, niet aan de concave kant.

Tegen de proeven van LUXBURG valt nu verder in te brengen, behalve dat hij met weinig materiaal werkt, vooral, dat hij slechts een zône van ± 0.6 mm. onderaan het internodium meet. In de gevallen, waarin hij een even groote zône erboven ook meet, vindt hij daar eerder het omgekeerde, nl. dat de groei vermindert of stilstaat. Hij zegt nu, dat die zône niet meer groeit. Het lijkt mij zeer onwaarschijnlijk, dat de groeiende zône in die gevallen, — hij werkte toch met jonge internodia —, tot 0.6 mm. aan de basis beperkt zou zijn. Verder is de groei, die hij in de evenwichtsstand bepaalt, bijna nul. *T. fluminensis* groeit erg langzaam; daarom is het zeer moeilijk groei te constateeren binnen 6 uur, zooals hij meestal doet.

VAN BURKOM (1913) en Mej. SCHUMACHER (1923) geven aan, dat de onderste 3 à 5 mm. bij internodium II nog groeien, hetgeen ik ook vond, zooals uit proef 1 blijkt.

Proef 1. *Tradescantia fluminensis* en *Zebrina pendula*

Van beide soorten werden 12 spruiten onderaan het derde internodium afgesneden. Knoop III werd van blad ontdaan; internodium II werd van beneden af te beginnen in zônes verdeeld door het aanbrengen van merkteekens met O.I. inkt nl. zône I van ± 2 mm. lengte, zône II ± 3 mm., zône III ± 10 mm., zône IV ± 10 mm. en zône V (*Z. pendula*) ook ± 10 mm.

6 van de 12 internodia II behielden de top van de spruit (tabel I A), de 6 andere werden gedecapiteerd, zoodat zône IV of V weg viel (tabel I B).

Daarna werden de internodia op de gebruikelijke wijze in fleschjes met water gezet, door hen met watten erin vast te zetten en werden zij horizontaal gelegd. De merken waren op de onderkant aangebracht, die bij een eventueele kromming convex zou worden.

De zônes werden telkens na 24 uur gemeten met behulp van een kathetometer, waarbij de internodia tegen een achtergrond van mm. papier werden gezet.

TABEL I

<i>Tradescantia fluminensis.</i>					<i>Zebrina pendula.</i>			
	Zônelengte in mm.	Lengte- toeneming in 24 uur in mm.	Lengte-toe- ning volgende 24 uur in mm.	hoek v. kromming in graden	Zônelengte in mm.	Lengte- toeneming in 24 uur in mm.	Lengte-toe- ning volgende 24 uur in mm.	hoek v. kromming in graden
A. intact								
Zône I	2,2	0,2	0,6	24,7	2,0	0,5	0,9	34,0
Zône II	3,2	0,2	0,5		3,3	0,5	0,5	
Zône III	9,5	0,3	0,0		10,9	0,2	0,4	
Zône IV	8,8	0,1	0,0		10,6	0,0	0,0	
Zône V					9,9	0,0	0,0	
B. gedecapiteerd								
Zône I	2,3	0,0	0,2	2,1	2,0	0,1	0,0	3,5
Zône II	3,1	0,1	0,2		3,1	0,1	0,0	
Zône III	9,8	0,2	0,1		10,2	0,1	0,0	
Zône IV					10,1	0,0	0,0	

Alle getallen zijn het gemiddelde van de uitkomst der metingen aan 6 planten verricht.

Tabel I geeft de toeneming van de lengte in millimeters aan. Wij zien hieruit, dat de onderste zônes van 2 en 3 mm. lengte zeker nog groeien; daarboven heeft ook nog groei plaats. Na 2 dagen nam de groei niet meer toe. Bij gedecapiteerde internodia is de groei belangrijk verminderd, maar staat niet geheel stil.

§ 2. De invloed van groeistof op de groei van gedecapiteerde internodia.

Gedecapiteerde internodia II, die van te voren met water behandeld waren, werden van buisjes, met groeistof-agar gevuld, voorzien. Elk internodium kreeg een hoeveelheid agar, waarop gedurende 2 uur 6 maïstoppen hadden gestaan. Ter contrôle werd op andere internodia zuivere agar gezet.

Eerst werden de groeimetingen met behulp van de kathetometer uitgevoerd. Deze methode bleek echter te onnauwkeurig te zijn, want de internodia, voornamelijk degene, die als contrôle gebruikt werden, vertoonden wel eens een vermindering van de lengte. Deze zou het gevolg kunnen zijn van snel uitdrogen der gedecapiteerde internodia, wanneer zij uit de vochtige ruimte genomen worden voor het meten. Daar series achter elkaar gemeten moesten worden, werden de fleschjes met de internodia telkens verplaatst. Dit kan een fout geven, doordat de merken dan een weinig anders komen te staan ten opzichte van de kathetometer. Het is dus beter, dat zij tijdens de metingen niet verplaatst worden. Daarom werden de internodia in de fleschjes in de donkere kamer gezet, die op een relatieve vochtigheid van 90 % werd gehouden. De veranderingen in de lengte van de internodia werden nu door fotografeeren vastgelegd; er werd gefotografeerd, bij wit licht (proef 2), of bij rood licht (proef 3). Panchromatische en roodgevoelige Agfa film werd hiervoor gebruikt.

Proef 2. *T. fluminensis*

De internodia II werden een uur voor het inzetten van de proef voorbehandeld en daarna in evenwichtsstand, $\pm 70^\circ$, gezet.

Er traden geen krommingen op tijdens de proef. Bij het begin van de proef en na 24 uur werd gefotografeerd. In de tusschentijd stonden de internodia in het donker. De merken waren met O.I. inkt aangebracht onder en boven de bladscheede, aan de dorsale en aan de ventrale zijde. De internodia stonden met een flank naar de lens toegekeerd. De metingen werden verricht op vergrootingen (44 maal) van de filmbeeldjes gemaakt met behulp van een projectie-apparaat, zooals ook NUERNBERGK en DU BUY (1930) gebruikten.

A, met groeistof-agar; B, met zuivere agar.

Bij het begin van de proef was de lengte in millimeters:

voor A (gemiddelde uit 4):	dorsaal 288, ventraal 273.
voor B (gemiddelde uit 3):	dorsaal 242, ventraal 263.

Na 24 uur was de toeneming in % van de lengte bij het begin:

voor A: dorsaal 6.9 %, ventraal 7.5 %,
voor B: dorsaal 2.4 %, ventraal 0 %.

Proef 3. *T. fluminensis*

Filmopname bij rood licht. Merken van bladtin werden met paraffineolie aan de dorsale en ventrale zijde, onder en boven de bladscheede, op het internodium geplakt. Verder als in proef 2.

A, met groeistof-agar. Vermeerdering in lengte na 24 uur in % van de zône-lengte: dorsaal 31.1 %, ventraal 21.8 %.

B, zonder groeistof-agar. Vermeerdering van de lengte na 24 uur in % van de zône-lengte: dorsaal 9.2 %, ventraal 10.4 %.

De groei is hier sterker dan in proef 2. Beide keeren werd dezelfde hoeveelheid groeistof gebruikt, maar de groeisnelheid in de internodia is zonder groeistof ook grooter dan in proef 2.

Het blijkt dus, dat in de evenwichtsstand, door de toevoeging van groeistof, de groei, die na de decapitatie sterk vermindert, weer toeneemt.

In horizontale stand zal dit natuurlijk ook het geval zijn, want een geotropische kromming is het gevolg van groei. RENTSCHLER (1929) toonde aan voor *Tradescantia fluminensis*, dat de geotropische kromming bij plasmolyse niet terug gaat.

Aan de hand van filmopnamen kon de groei bij geotropische krommingen niet gevolgd worden. Tijdens de kromming komen de merken waarschijnlijk anders te staan ten opzichte van de lens van het filmtoestel.

Er werden internodia gefilmd, terwijl zij een geotropische kromming uitvoerden; daarna werden zij 180° om hun lengte-as gedraaid, en opnieuw gefilmd terwijl de kromming terug ging en de internodia weer recht werden. Bij het uitmeten van de film leek de lengte van de zône, die eerst convex werd, zeer te zijn toegenomen, maar na het teruggaan van de kromming was zij weer even groot als bij het begin.

Daar, wanneer de planten een kromming uitvoeren, op deze wijze dus niet is uit te maken hoeveel de lengte toeneemt, besloot ik intermitterend te prikkelen, waardoor de internodia recht blijven en toch geotropisch worden geprikkeld.

§ 3. De groeisnelheid in verband met de inwerking van de zwaartekracht.

RAWITSCHER (1923) heeft de methode van KNIEP (1910) gebruikt

om de epinastie na te gaan bij *Tradescantia fluminensis*. Uit het schema, dat RAWITSCHER (1923, pag. 77) geeft, leidt hij af, dat E, de epinastische impuls, bij *T. fluminensis* $= G \sin. 20^\circ = \frac{1}{3} G$ moet zijn, als G = de negatief geotropische impuls is.

Door spruitstukken op een klinostaat intermitteerend te prikkelen, gedurende gelijke tijden verticaal ($+ 90^\circ$), invers ($- 90^\circ$) en horizontaal met de dorsale zijde boven (0°), bereikt hij, dat de internodia nagenoeg recht blijven.

Zijn veronderstelling bleek dus juist te zijn, want G komt alleen in stand 0° tot uiting en werkt E dus tegen gedurende $\frac{1}{3}$ van de tijd, waarin E, die in alle standen even groot is, werkt.

Op een dergelijke wijze is het mij gelukt de stengelstukken geotropisch te prikkelen, zonder dat kromming optrad.

Hiervoor heeft Dr. E. NUERNBERGK mij de klinostaat, waarmee hij werkte, welwillend beschikbaar gesteld.

De planten werden in een donkere kamer met constante temperatuur en hooge vochtigheid intermitteerend geklinostateerd, terwijl in dezelfde ruimte contrôleplanten werden waargenomen, die zich in evenwichtsstand bevonden. Het filmtoestel werd gedreven door de as van de klinostaat, terwijl rood licht voor de filmopnamen automatisch werd in- en uitgeschakeld.

De apparatuur is beschreven door NUERNBERGK en DU BUY (1930), zoodat ik daarnaar verwijzen kan.

Proef 4—9. *T. fluminensis*

Eenige malen werden internodia II, met knoop II eraan, geklinostateerd en vergeleken met andere, die zich in evenwichtsstand bevonden. Vóór de proef werden de spruiten eerst gedurende 6 uur in de donkere kamer gezet in de stand $+ 70^\circ$, zooals RAWITSCHER ook deed, en dan werden alleen de internodia gebruikt, die recht waren gebleven. De top van de spruiten werd afgesneden, omdat de stengelstukken anders te lang waren om op den klinostaat geroteerd te kunnen worden. Blad II, boven internodium II, werd niet verwijderd, omdat dit blad invloed heeft op de groei van internodium II (Proeven hierover worden in Hoofdstuk IV behandeld).

In de proeven waar gedecapiteerde internodia met groeistof gebruikt werden, was op de gewone wijze voorbehandeld in diffuus licht.

De merken van bladtin waren vóór het begin van de proeven aangebracht bij rood licht, terwijl de internodia in de stand $+ 70^\circ$ stonden. Over het algemeen trad tijdens de proef geen kromming op bij deze internodia. In de enkele gevallen waar er wel een optrad, zijn de uitkomsten verder niet in de cijfers verwerkt.

Na afloop van de proeven bleken de internodia II, met knoop II, nadat ze horizontaal gelegd waren, nog goed te reageeren op de zwaartekracht.

TABEL II

Proef 4, 5 en 6: internodium II met knoop II.

Proef 7, 8 en 9: internodium II met groeistof-agar.

Proefnummer	geklinostateerd						in evenwichtsstand ($+ 70^\circ$)					
	Lengte		Toenem. v. d. lengte in $\%$		gem. uit	gem. lengte toename $d + v$ in $\%$	Lengte		Toenem. v. d. lengte in $\%$		gem. uit	gem. lengte toename $d + v$ in $\%$
	d	v	d	v			d	v	d	v		
4)	168	159	4,15	8,97	4	6,56	—	150	—	13,3	1	6,65
5)	200	198	2,2	1,9	2	2,05	183	—	5,9	—	3	2,95
6)	196	174	4,0	10,5	4	7,25	174	155	11,0	11,0	3	11,0
7)	115	142	56,0	25,0	3	40,50	115	110	26,1	31,4	1	28,75
8)	134	134	7,9	0,8	4	4,35	163	155	4,3	2,1	2	3,20
9)	215	164	3,8	3,9	4	3,85	190	185	3,6	0	2	1,8

d = dorsale zijde.

v = ventrale zijde.

vergrooting $28 \times$ bij proef 6, 7 en 8
196 = 7 mm.

vergrooting $36 \times$ bij proef 4, 5 en 9
168 = 4,67 mm.

De internodia werden zóó op de klinostaat gezet, dat de bladeren III bij knoop III van de lens afgekeerd stonden. Was knoop II ook aanwezig, dan werden de internodia anders om gezet en werd blad III weggenomen, hetgeen het reactievermogen van internodium II niet schaadt. (Proeven hierover worden in hoofdstuk VI vermeld.) Er werden weer zônes gemeten aan de basis van de internodia, van 4 à 5 mm. lengte. Zij waren dus iets langer dan de bladscheeden, die er juist binnen vielen. De internodia kwamen loodrecht op de as van de klinostaat te staan en werden 3,5 minuut in stand $+ 90^\circ$ gelaten, daarna 3,5 minuut in stand $- 90^\circ$ en daarna 4 minuten in stand 0° .

Door de tegengestelde werking van de geotropische prikkels gedurende de omlooptijd van 1 minuut en ook in de beide perioden van 3,5 min., waarin de internodia afwisselend in stand $+ 90^\circ$ en $- 90^\circ$ staan, eenerzijds, en anderzijds door de tegengestelde werking van de epinastie gedurende de 12 minuten, die een geheele rotatie duurt, en de zwaartekrachts prikkel, die tijdens de 4 min. van stand 0° werkt, komt er geen kromming tot uiting.

Tabel II geeft de lengtetoeneming aan in % van de oorspronkelijke lengte voor geklinostateerde internodia en voor zulke, die in evenwichtsstand werden gelaten. In proef 4, 5 en 6 waren de internodia II intact, knoop II was er aan gelaten; in proef 7, 8 en 9 waren de internodia II gedecapiteerd en van groeistof voorzien. Bij proef 4 en 5 bleken bij de internodia, die niet geklinostateerd werden, de merken niet altijd goed belicht te zijn geweest, waardoor sommige zônes op de film niet gemeten konden worden. Toch zijn in deze gevallen de lengtetoeneming aan de ventrale en die aan de dorsale zijde, die wel gemeten konden worden, elk op zichzelf al even groot als de som van beide bij de geklinostateerde planten, zoodat deze zeker geen geogroei-reactie vertoonen. In proef 6 is dit ook niet het geval. De internodia met groeistof schijnen wel een geogroei-reactie te vertoonen, wat wel hieraan zal liggen, dat de groeistof bij het klinostateeren beter het internodium kon binnen dringen, dan wanneer het internodium stilstond in de evenwichtsstand.

§ 4. *Conclusies.*

Dat na decapitatie de groei vermindert, (SCHUMACHER, 1923), heb ik kunnen bevestigen.

Na groeistoftoevoeging neemt de groeisnelheid weer toe, ook in stand $+ 70^\circ$, de evenwichtsstand.

Een geogroei-reactie bij *Tradescantia fluminensis*, zooals LUXBURG (1905) beschreef, kon niet aangetoond worden. Ten onrechte wordt dan ook in de litteratuur *Tradescantia* naast de *Gramineae* algemeen genoemd als een voorbeeld van een plant, waarbij een geogroei-reactie kan optreden.

Het basale gedeelte van het internodium bij *T. fluminensis*, dat de kromming uitvoert, onderscheidt zich anatomisch niet van het overige gedeelte. (RENTSCHLER, 1929)

Bij de grasknoopen hebben we met een geheel ander geval te doen; daar is de halm zelf niet tot geotropische reactie in staat, maar wel het gedeelte van de knoop, dat bij de bladscheede behoort. (DE VRIES, 1880; PFEFFER, 1893).

Het knoopweefsel is anatomisch geheel verschillend van het overige weefsel. Bij de geotropische reactie neemt niet alleen de gemiddelde lengtegroei in de knoop toe, maar ook de diktegroei (SACHS, 1872) en op de klinostaat groeit de knoop dan ook uit. (ELFVING, 1883).

Groeistof heeft echter geen enkele inwerking op de groei van de knoop. Op verschillende manieren heb ik groeistof aangebracht: op de gedecapiteerde halm, op de bladscheede vlak boven de knoop, op gehalveerde knoopen. Er is ook geen groeistofgeleiding van een bepaalde plaats naar de knoop toe, want eenzijdige insnijdingen, die in de knoop of er boven gemaakt zijn en waarin stukjes mica waren geschoven, brachten geen kromming te weeg en dit zou toch het geval moeten zijn, indien het transport van groeistof aan één zijde verhinderd werd. Soms kwam het voor, dat de knoop beter reageerde op de zwaartekracht, wanneer aan de onderkant een eenzijdige insnijding was gemaakt, hetgeen m.i. op de invloed van weefselspanning moet berusten.

Bij overlans gespleten grasknoopen reageert de bovenhelft even goed op de zwaartekracht, als de onderhelft (DE VRIES, 1880; JOST,

1924). Bij stengels waarin groeistoftransport plaats heeft, is dit niet zoo, wanneer zij gespleten worden. Deze twee gevallen mogen dan ook niet met elkaar vergeleken worden, omdat bij grasknoopen geen groeistoftransport plaats heeft.

De eerste, die vindt, dat bij spruiten de gemiddelde groei niet toeneemt, als zij horizontaal worden gelegd, is SACHS (1872). In de laatste tijd toonde CHOLODNY (1929) aan, dat bij hypocotylen van *Lupinus* en *Helianthus* geen geogroeireactie bestaat. DOLK (1930) vindt bij *Avena* ook geen geogroeireactie en hij toont bovendien aan, dat de totale groeistofproductie niet verandert onder invloed van de zwaartekracht, maar dat het groeistoftransport polair verschoven wordt.

Bij verschillende planten met intercalaire groei wordt nog wel een geogroeireactie aangenomen; behalve bij de *Gramineae*, ook bij *Dianthus bannaticus* (BARTH, 1894; LUXBURG, 1905), *Galium rubioides* (LUXBURG, 1905), *Galeopsis Tetrahit* (BRIQUET, 1892; LUXBURG, 1905) en bij *Hippuris* (NOLL, 1888). LUXBURG vindt echter geen geogroeireactie bij *Hippuris*.

Een voorbeeld van een geogroeireactie bij een epinastisch orgaan kan misschien gevonden worden in de bladsteel van *Lophospermum scandens*, waar volgens KNIEP (1910) de gemiddelde groei toeneemt, wanneer de bladsteel een kromming uitvoert.

HOOFDSTUK III

DE INVLOED VAN GROEISTOF OP HET GEOTROPISCH REACTIEVERMOGEN VAN GEDECAPITEERDE INTERNODIA.

§ 1. *De geotropische kromming.*

Gedecapiteerde internodia, die voorbehandeld zijn, kunnen wederom op de zwaartekracht reageeren, wanneer groeistof aangebracht wordt. Proef 10, 11 en 12 geven hiervan een voorbeeld.

*Proef 10. *Tradescantia fluminensis*

A): 6 internodia werden van buisjes met groeistof-agar voorzien.

B): 6 internodia werden van buisjes met zuivere agar voorzien.

Alle internodia werden horizontaal gelegd.



Fig. 1.

Na 24 uur vertoonde serie A een negatief geotropische kromming van gemiddeld 42° , terwijl serie B niet of een weinig gekromd was, soms epinastisch. Zie fig. 1 en tabel III.

TABEL III

A. met groeistof-agar.				B. met zuivere agar.		
	aanvangs- hoek in graden	hoek na 24 uur in graden	toeneming in 24 uur in graden	aanvangs- hoek in graden	hoek na 24 uur in graden	toeneming in 24 uur in graden
1	— 4	+ 47	+ 51	— 9	— 11	— 2
2	— 10	+ 35	+ 45	+ 2	+ 5	+ 3
3	— 11	+ 36	+ 47	0	+ 3	+ 3
4	— 6	+ 28	+ 34	— 5	— 7	— 2
5	— 6	+ 15	+ 21	— 2	+ 4	+ 6
6	— 8	+ 46	+ 54	+ 4	+ 7	+ 3
			gemiddeld + 42,0	gemiddeld + 1,8		

+ = dorsaalconcaaf, negatief geotropisch. — = dorsaalconvex, epinastisch.

Als contrôle op de groeistofwerking werd nog wat van dezelfde groeistof eenzijdig op *Avena* gezet. De coleoptielen van *Avena* kromden na 110 min. $\pm 20^\circ$.

Deze contrôleproef werd in het begin altijd gedaan. Later alleen, wanneer de toevoeging van groeistof niet het resultaat had, dat verwacht werd, om daardoor zeker te zijn, dat dit niet aan onwerkzaamheid van de groeistof lag.

Proef 11. *T. fluminensis*

Een andere maal bedroeg de hoek van kromming, nadat zij 19 uur horizontaal hadden gelegen, voor internodia II + groeistof-agar gemiddeld: $25^\circ.5$ (20° , 25° , 30° , 17° , 19° , 42°), voor internodia II, waar knoop II aan was gelaten, gemiddeld: $24^\circ.7$ (20° , 70° , 15° , 24° , 7° , 12°).

Niet alleen aan een gedecapiteerd internodium, maar ook aan een intact internodium II, met knoop II, zijn de individuele verschillengroot.

Het materiaal is alleen geschikt voor kwalitatief onderzoek.

Proef 12. *T. fluminensis*

A. Gedecapiteerde internodia II, van groeistof-agar voorzien.

B. Intacte internodia II, met knoop II, knoop I afgesneden.

C. Gedecapiteerde internodia II van zuivere agar voorzien.

Alle internodia werden horizontaal gelegd met de dorsale zijde boven. Zie tabel IV.

TABEL IV

		horizontaal					verticaal	
		aanvangshoek in graden	hoek na 24 uur in graden	toeneming in 24 uur in graden	hoek na volgende 24 uur in graden	toeneming in volgende 24 uur in graden	hoek na volgende 24 uur in graden	afnemning in 24 uur in graden
A+ groei- stof- agar	1	— 5	+ 15	20	+ 32	17	— 26	58
	2	+ 13	+ 30	17	+ 30	0	+ 2	28
	3	0	+ 15	15	+ 15	0	+ 10	5
	4	+ 8	+ 23	15	+ 25	2	+ 12	13
	5	0	+ 27	27	+ 27	0	— 2	29
	6	+ 11	+ 25	14	+ 25	0	+ 15	10
	7	+ 6	+ 15	9	+ 26	11	+ 5	11
	8	+ 5	+ 32	27	+ 32	0	— 1	33
	9	+ 6	+ 19	13	+ 37	18	+ 15	22
	10	0	+ 20	20	+ 20	0	+ 15	5
	11	— 6	+ 7	13	+ 14	7	— 10	24
	12	0	+ 20	20	+ 30	10	— 2	32
gemiddeld				16,7		5,0		22,5
B+ knoop II	1	0	+ 27	27	+ 40	13	+ 4	36
	2	+ 13	+ 30	17	+ 40	10	— 16	56
	3	+ 9	+ 19	10	+ 25	6	— 20	45
	4	+ 11	+ 11	0	+ 27	16	— 17	44
	4	0	+ 15	15	+ 31	16	+ 5	26
	6	+ 4	+ 20	16	+ 27	7	— 20	47
gemiddeld				14,2		11,3		42,3
C+ zuivere agar	1	0	+ 2	2	+ 2	0	0	0
	2	+ 3	+ 3	0	0	0	0	0
	3	+ 4	+ 4	0	0	0	— 10	10
	4	+ 3	+ 3	0	0	0	— 10	10
	5	0	0	0	0	0	— 3	3
	6	0	+ 2	2	+ 15	13	0	13
gemiddeld				0,7		2,2		6,0

+ = dorsaalconcaaf: geotropisch.

— = dorsaalconvex.

Uit tabel IV blijkt, dat na 24 uur serie A even sterk dorsaalconcaaf gekromd is als serie B. De volgende 24 uur vermindert de

krommingsintensiteit bij A, wat toegeschreven moet worden aan het feit, dat de groeistof na 24 uur steeds uitgewerkt was. Bij serie B bleef in dezen tijd de krommingsintensiteit gelijk, daar het groeistofvervoer, dat in het intacte internodium vermoedelijk plaats heeft, blijft doorgaan.

C, de contrôleserie, kromt niet.

Hierna (2×24 uur) worden alle internodia verticaal gezet en A opnieuw van groeistof voorzien. De internodia voeren nu een dorsaalconvexe kromming uit. De hoeken nemen dus af, en wel het meeste bij B.

Van de serie C voeren eenige exemplaren ook een geringe dorsaalconvexe kromming uit.

De epinastie werkt hier met de geotropie samen. De internodia, die als contrôle gebruikt worden en immers nog een geringe groei vertoonen na decapitatie, krommen ook minder, wanneer de epinastie de geotropie tegenwerkt, dan wanneer de epinastie met de geotropie meewerkt. (Zie voor proeven hierover Hoofdstuk V, § 3)

Uit proef 12 blijkt, dat de internodia hun abnormale ligging dus zelf percipieeren en dat zij zelfstandig reageeren op een verandering van ligging.

Met groeistof uit *Avena* werd hetzelfde resultaat verkregen, ook met speeksel, dat, zooals SEUBERT (1925) vond, dezelfde werking heeft op *Avena* als groeistof.

Proef 13. *T. fluminensis*

Er werd een mengsel gemaakt van gefiltreerd speeksel en gesmolten agar van een temperatuur van 40° C. Nadat dit mengsel gestold was, werd het in de glazen buisjes gedaan en aangebracht op gedecapiteerde internodia, die horizontaal werden gelegd.

Na 24 uur bedroeg de hoek van geotropische kromming
bij A: internodia II + speekselagar, gem.: $24^{\circ}, 1$ ($57^{\circ}, 24^{\circ}, 22^{\circ}, 5^{\circ}, 20^{\circ}, 37^{\circ}, 31^{\circ}, 39^{\circ}, 24^{\circ}, 6^{\circ}, 0^{\circ}$)
bij B: internodia II + zuivere agar, gem.: $0,2^{\circ}$ ($-1^{\circ}, +3^{\circ}, 0^{\circ}, +2^{\circ}, 0^{\circ}, 0^{\circ}, 0^{\circ}, -3^{\circ}, -1^{\circ}, +2^{\circ}$)

Deze speekselagar werkte ook op *Avena*. Gedecapiteerde coleoptielen van *Avena*, waar zij eenzijdig opgezet werd, voerden negatieve krommingen uit van 20° — 35° na 110 minuten.

Tradescantia geniculata bevat minder slijm dan *T. fluminensis*, maar is sterker epinastisch.

De spruiten hebben hun evenwichtsstand ongeveer 70° afwijkende van de verticale.

Legt men de spruiten horizontaal met de ventrale zijde boven, dan krommen zij dus sterk; zoo ook gedecapiteerde internodia, die in deze stand nog 40° — 50° kunnen krommen.

In horizontale stand, met de dorsale zijde boven, krommen gedecapiteerde internodia ongeveer 3° geotropisch en wanneer groeistof wordt aangebracht ongeveer 12° . Intacte internodia krommen in denzelfden stand ongeveer 20° .

Proef 14. *T. geniculata*

Om te zien of het slijm hier het binnendringen van de groeistof belemmerde, werden internodia, die in water voorbehandeld waren, (B) vergeleken met andere, die niet behandeld waren (A).

TABEL V

Geotropische kromming (dorsaalconcaaf) in graden, na 24 uur.

	A. groeistof op niet behandelde internodia		B. groeistof op voorbehandelde internodia		C. zuivere agar op voorbehandelde internodia	
1	+	3		0	—	9
2	+	5		0	—	3
3	+	10		+ 6	—	2
4	+	10	gem.	+ 8	gem.	0
5	+	14	13,4	+ 10	11,8	0
6	+	14		+ 14		+ 1
7	+	14		+ 14		+ 3
8	+	15		+ 19		+ 4
9	+	18		+ 19		+ 7
10	+	31		+ 20		+ 10
11				+ 20		+ 11
12						+ 14

In tabel V ziet men, dat de groeistof evengoed binnendringt in internodia, die niet als in die, welke wel voorbehandeld zijn, waaruit volgt, dat bij deze soort het slijm geen belemmerende invloed heeft. De geotropische kromming van serie A was gemiddeld $13,4^\circ$ en die van serie B $11,8^\circ$, terwijl serie C, die ter contrôle ingezet was, slechts $3,0^\circ$ kromde.

§ 2. *Uitgegroeide internodia.*

Zooals ik reeds vermeldde, vond BARTH bij *Tradescantia fluminensis*, dat gedecapiteerde internodia geotropisch kromden, wanneer zij horizontaal gelegd werden.

Hij geeft aan, dat de kromming van de op elkaar volgende internodia, te beginnen met het eerste, voor de gedecapiteerde 0° , 12° , 31° , 53° , 87° , 70° , 23° , 6° , 0° , en voor die aan de intacte stengel 0° , 9° , 42° , 15° , 5° , 5° , 0° bedraagt, voor beide in de tijd van 24 uur.

Voor de intacte stengel vond ik dezelfde waarden, voor gedecapiteerde internodia natuurlijk niet en zeker niet voor internodium V, VI en VII, die uitgegroeid zijn.

Proef 15. *T. fluminensis*; zie tabel VI.

TABEL VI

Geotropische kromming, in graden.

Gedecapiteerd internodium:	I +kn.I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
A. zonder groeistof, na 2 dagen	28	0	0	0	0			
B. zonder groeistof, na 2 dagen	20	-4	-5	0	0	0	0	
C. met groeistof, na 1 dag				0	-1	+2	0	
D. met groeistof, na 1 dag				0	+1	+2	0	0

Uit tabel VI blijkt, dat gedecapiteerde internodia, nadat zij horizontaal zijn gelegd, zoowel zonder (I—VII) als met groeistof-toediening (IV—VIII) geen kromming uitvoeren, en dus niet reageeren op de zwaartekracht. De groeistof werkte wel op *Avena*. Hieruit volgt dus, dat uitgegroeide internodia hun krommingsvermogen onder geen voorwaarde terugkrijgen. De toegevoegde groeistof zal waarschijnlijk niet vervoerd worden naar het basale gedeelte van het internodium, zoodat hier niets erover gezegd kan worden of

het mechanisme van de celstrekking (HEYN, 1931) in een bepaalde phase onwerkzaam is.

§ 3. *Inwerking van groeistof op Tinantia fugax.*

Tinantia fugax wordt door GRAVIS (1898) opgegeven als een *Commelinacea* zonder slijm.

Proef 16 en 17. *Tinantia fugax*

De stengeltoppen werden op dezelfde wijze als bij *Tradescantia* onder internodium III afgesneden en in de fleschjes vast gezet. De internodia werden niet voorbehandeld en de groeistof was na het decapiteeren van internodium II hierop aangebracht. De stengels zijn dikker dan die van *Tradescantia fluminensis*, dus moesten de glazen buisjes wijder zijn; er werd echter dezelfde hoeveelheid groeistof per internodium gebruikt als bij *Tradescantia*, nl. agar, waarop gedurende 2 uur 6 maïstoppen hadden gestaan.

Tinantia fugax is orthotroop, de normale stengel richt zich dus 90° op wanneer zij horizontaal wordt gelegd.

A: internodia met groeistof-agar, B: internodia met zuivere agar en C: internodia met knoop II, werden horizontaal gelegd.

TABEL VII
Geotropische kromming na 24 uur, in graden.

	A. met groeistof-agar		B. met zuivere agar		C. met knoop II
	Proef 16	Proef 17	Proef 16	Proef 17	Proef 17
1	+ 11	+ 10	+ 8	+ 2	+ 5
2	+ 13	+ 12	+ 9	+ 3	+ 27
3	+ 20	+ 14	+ 15	+ 4	+ 31
4	+ 25	+ 19	+ 20	+ 5	+ 34
5	+ 25	+ 21	+ 23	+ 6	+ 38
6	+ 30	+ 26	+ 28	+ 7	+ 47
7	+ 45	+ 33		+ 15	+ 58
8	+ 47	+ 40		+ 32	
gemiddeld	+ 27,0	+ 21,9	+ 17,2	+ 9,3	+ 33,9

In tabel VII is te zien, dat groeistof op *Tinantia fugax* werkt; de kromming bedraagt voor A: 27°.0 en 21°.9; maar ook een gede-

capiteerd internodium zonder groeistof (B) richt zich nog vrij aanzienlijk op uit de horizontale stand: $17^{\circ},2$ en $9^{\circ},3$.

In principe zal de groeistofgeleiding, die ik veronderstel aanwezig te zijn bij de intacte stengel, hier niet anders zijn dan bij *Tradescantia fluminensis*.

Wij kunnen ons evenals bij *T. fluminensis* voorstellen, dat de eerste tijd na de decapitatie nog groeistof onderin het internodium aanwezig is en dat hier een grootere geotropische kromming tot uiting komt, doordat de geotropische impuls bij *Tinantia fugax* niet tegengewerkt wordt door epinastie.

§ 4. Conclusies.

Proef 10 en 12 maken het waarschijnlijk, dat de zoogenaamde prikkelgeleiding bij *Tradescantia fluminensis* niet anders dan een groeistoftransport is; dit gaat van een knoop naar het basale gedeelte van het bijbehorende internodium, dat intercalaire groei vertoont.

Dat perceptie en reactie gescheiden zouden zijn in knoop en internodium, zooals KOHL zich voorstelt, blijkt onjuist te zijn. Uit proef 12 ziet men, dat bij groeistoftoediening het gedecapiteerde internodium telkens reageert volgens de ligging, waarin het zich op dat oogenblik bevindt.

Er is ook geen reden om aan te nemen, dat perceptie en reactie in het basale gedeelte van het internodium gescheiden zijn, zooals MEJ. SCHUMACHER doet; zij meent hiermede zelfs overkrommingen te kunnen verklaren. Wanneer immers het groeistoftransport ook hier polair beïnvloed wordt door de zwaartekracht, zal bij een horizontaal gefixeerd internodium de groeistof voortdurend naar de onderkant van het basale gedeelte van het internodium gevoerd worden, waardoor een kromming zal optreden, zoolang het uitgegroeide deel van het internodium horizontaal gefixeerd blijft.

Een uitgegroeid internodium, dat niet tot krommen in staat is, krijgt zijn reactievermogen niet terug, als groeistof wordt toegevoegd.

Bij *Tinantia fugax* wordt het geotropische reactievermogen door decapitatie niet zoo sterk geschaad, als bij *Tradescantia fluminensis*. Het toevoegen van groeistof vergroot ook hier het reactievermogen van een gedecapiteerd internodium.

HOOFDSTUK IV

LOCALISATIE VAN GROEISTOFVORMING.

§ 1. *Blad en okselknop.*

Om de plaats te bepalen, vanwaar de correlatieve invloed uitgaat, maakt MIEHE (1902) verschillende sneden door knoop en internodium. Wanneer hij de snede precies door de knoop maakt, waarin de vaatbundels anastomosen vormen, dan wordt het geotropisch reactievermogen sterk verminderd. Wanneer hij alleen het tracheïdale weefsel of het schorsparenchym verwijdert, terwijl de okselknop intact blijft, is het reactievermogen grooter, al is het nog niet normaal. Bij het wegnemen van het blad bij de knoop vermindert het reactievermogen van het bijbehorende internodium. Hij is het dus niet eens met KOHL, die geen invloed van het wegnemen der bladeren vond. Om de invloed van de okselknop na te gaan, ontdoet hij eenige stengels van de top en van alle okselknoppen. Daar de okselknop echter niet weggesneden kan worden, zonder de bladscheede te beschadigen en daardoor de werking van het blad, tenminste gedeeltelijk, uit te schakelen, is dit geen bewijzende proef.

SCHREITER (1909) vindt, dat het wegnemen van het blad bij *T. fluminensis* het phototropische reactievermogen van het eronder liggende internodium schaadt. Voor het wegnemen van de okselknop vindt hij dit ook, maar ziet daarbij eveneens over het hoofd, dat bij het verwijderen van de okselknop de bladscheede beschadigd wordt.

MIEHE maakte ook schuine sneden door de knoop, en wel zóó, dat bij een paar exemplaren de okselknop aanwezig bleef en dat zij bij andere exemplaren juist weg viel. De eerste exemplaren kromden beter geotropisch dan de laatste. Hij neemt dus aan, dat de corre-

latieve invloed, behalve van het blad, ook van het embryonale weefsel van de okselknop uitgaat.

Daar hij met weinig materiaal werkte, heb ik deze proeven herhaald en ik kwam tot hetzelfde resultaat, wat het blad betreft, maar niet wat de okselknop aangaat.

Het bleek geen verschil te maken of ik de scheede al of niet liet zitten bij het verwijderen van het blad, daarom liet ik de scheede meestal zitten; ook MIEHE geeft dit aan.

Proef 18. *T. fluminensis*

TABEL VIII

Geotropische kromming bij stengels in graden.

	A. zonder bladeren zonder oksel- knoppen		B. zonder bladeren met okselknoppen		C. contrôle intact		tijd
	Int. III	Int. II	Int. III	Int. II	Int. III	Int. II	
1	+ 22	— 2	+ 10	— 1	+ 37	+ 16	
2	+ 17	— 7	+ 15	— 8	+ 13	+ 20	
3	+ 12	+ 15	+ 17	+ 12	+ 28	+ 11	
4	+ 12	0	+ 10	0	+ 19	+ 2	
5	+ 5	+ 5	+ 7	0	+ 33	+ 12	
6	+ 5	0	+ 8	+ 7	+ 11	0	
7	+ 15	+ 14	+ 22	+ 4	+ 17	0	
8	+ 15	+ 5	+ 27	+ 28	+ 35	0	
9	+ 13	— 6	0	+ 3	+ 20	+ 6	
10	+ 14	0	+ 7	+ 4	+ 37	+ 3	
gem.	+ 13,0	+ 2,4	+ 12,3	+ 4,9	+ 25,0	+ 7,0	24 uur
Int. II+III samen gem.		+ 15,4	+ 17,2		+ 32,0		24 uur
gem.	+ 20,1	+ 9,4	+ 22,6	+ 5,2	+ 39,6	+ 6,2	4 × 24 uur
Int. II+III samen gem.		29,5	27,8		45,8		4 × 24 uur

30 stengelstukken, vier leden van af de top bevattend; knoop I was verwijderd.

A: 10 stengelstukken, van alle bladeren en okselknoppen ontdaan.

B: 10 stengelstukken werden alleen van de bladeren ontdaan, bladscheeden en okselknoppen werden niet verwijderd.

C: ter contrôle werden 10 stengelstukken overigens intact gelaten. Van alle stengelstukken werd, nadat zij horizontaal waren gelegd, de kromming nagegaan, die de internodia II en III maakten.

In tabel VIII is te zien, dat bij serie A internodia II + III samen in de eerste 24 uur: $15^{\circ},4$ krommen en in de 4 dagen, die de proef duurde: $29^{\circ},5$. Bij serie B krommen de internodia II + III respectievelijk $17^{\circ},2$ en $27^{\circ},8$ en bij serie C $32^{\circ},0$ en $45^{\circ},8$. De kromming bij serie A is even sterk als die bij serie B; serie C kromt sterker.

Een invloed van de okselknop, waardoor het reactievermogen van het lager gelegen internodium zou worden bevorderd, valt hier niet te constateeren. Ook heb ik nooit opgemerkt, dat bij *T. fluminensis* het reactievermogen grooter was van een internodium, wanneer een okselknop erboven sterk uitliep.

Wanneer ikschuine sneden in knoop II maakte, zooals MIEHE deed, boetten de internodia zeer veel van hun reactievermogen in en gedroegen geheel zooals die, waarbij dwars door de knoop was gesneden.

Proef 19. *T. fluminensis*

A: Internodia II, met de snede door knoop II zóó, dat de okselknop wegviel, kromden in 48 uur geotropisch gem.: $2^{\circ},8$ ($0^{\circ}, 9^{\circ}, 2^{\circ}, 9^{\circ}, 4^{\circ}, 0^{\circ}, 3^{\circ}, 5^{\circ}, 0^{\circ}, 5^{\circ}, 3^{\circ}, 2^{\circ}$).

B: Was de snede zóó, dat de okselknop bleef zitten, dan kromden de internodia II in 48 uur gem.: $3^{\circ},3$ ($0^{\circ}, 1^{\circ}, 1^{\circ}, 0^{\circ}, 9^{\circ}, 12^{\circ}, 2^{\circ}, 7^{\circ}, 1^{\circ}, 3^{\circ}, 2^{\circ}, 2^{\circ}$).

Deze proef werd eenige malen herhaald, steeds met hetzelfde resultaat.

Proef 20. *T. fluminensis*

A: 12 stengelstukken, de eerste 3 leden bevattend, werden bij knoop II van blad ontdaan, zóó dat alleen de bladschijf werd weggenomen en de scheede bleef zitten. De wond was dus aan de scheede en het uittredende slijm, dat hard werd aan de lucht, maakte, dat geen uitdroging plaats kon vinden bij deze proef, die langer voortgezet werd dan gewoonlijk gebeurde.

B: ter contrôle werden overeenkomstige stengelstukken mét het blad aan knoop II in dezelfde stand gelegd.

TABEL IX

horizontaal, dorsale zijde boven								↑ 180° gedraaid ventrale zijde boven	
A.	aanvangshoek in graden	hoek na 24 uur in graden	toeneming in graden	hoek na volgen- de 19 u. in gr.	toeneming in graden	hoek na volgen- de 72 u. in gr.	toeneming in graden	hoek na volgen- de 24 u. in gr.	afnem- ing in graden
1	+ 13	+ 34	21	+ 54	20	+ 57	3	+ 1	56
2	+ 4	+ 11	7	+ 35	24	+ 35	0	+ 5	40
3	— 3	+ 21	24	+ 49	28	+ 58	9	+ 4	54
4	+ 4	+ 9	5	+ 29	24	+ 35	6	+ 16	19
5	+ 1	+ 34	33	+ 59	26	+ 67	8	+ 11	56
6	+ 16	+ 29	13	+ 36	23	+ 47	11	+ 33	14
7	— 4	+ 42	46	+ 60	14	+ 70	10	+ 36	34
8	— 2	+ 26	28	+ 34	8	+ 34	0	+ 22	12
9	0	0	0	+ 2	2	+ 5	3	+ 3	2
10	+ 3	+ 35	32	+ 50	18	+ 60	10	+ 11	49
11	+ 3	+ 17	14	+ 43	29	+ 40	7	+ 9	31
12	+ 10	+ 6	0	+ 27	27	+ 27	0	+ 1	26
gemiddeld			18,6		20,3		5,9		32,75
B.									
1	+ 9	+ 11	2	+ 14	3	+ 14	0	+ 12	2
2	+ 4	+ 17	13	+ 22	5	+ 30	8	+ 9	21
3	+ 7	+ 17	10	+ 22	5	+ 25	3	+ 11	14
4	+ 6	+ 31	25	+ 35	4	+ 40	5	+ 20	20
5	+ 25	+ 27	2	+ 31	4	+ 32	1	+ 27	5
6	+ 7	+ 27	20	+ 35	8	+ 36	1	+ 31	5
7	+ 8	+ 19	11	+ 31	12	+ 35	4	+ 27	8
8	+ 6	+ 36	30	+ 37	1	+ 37	0	+ 28	9
9	+ 12	+ 22	10	+ 30	8	+ 34	4	+ 31	3
10	0	+ 22	22	+ 29	7	+ 34	5	+ 16	8
11	— 6	+ 14	20	+ 22	8	+ 24	2	+ 4	20
12	+ 5	+ 6	11	+ 21	5	+ 25	4	+ 19	6
gemiddeld			14,7		5,8		3,1		10,1

Uit tabel IX blijkt, dat het wegnemen van het blad bij knoop II tijdens de eerste 24 uur nog geen invloed heeft te hebben op inter-

nodium II, daarna echter wel en vooral, wanneer na 5 dagen de internodia 180° gedraaid worden om hun lengte-as, waarbij de kromming teruggaat en dorsaalconvex wordt.

De kromming bij A bedroeg na 43 uur: $18^\circ,6 + 20^\circ,3 = 38^\circ,9$.

De kromming bij B bedroeg in dezelfde tijd: $14^\circ,7 + 5^\circ,8 = 20^\circ,5$.

Toen na 5 dagen de evenwichtsstand, $+70^\circ$, nog bij slechts één internodium bereikt was, leek het mij alsof ook serie A niet meer kon reageeren. Dit bleek echter wél het geval te zijn, want na 170° draaien van de internodia om hun lengte-as trad bij A een intensieve kromming op; bij B een geringe, waaruit volgt, dat door het wegnemen van het blad het reactievermogen van internodium II verminderd wordt.

Om nu na te gaan of de invloed uitsluitend van het blad uitgaat, of ook vanuit de knoop, werd op de volgende wijze te werk gegaan.

Proef 21. *T. fluminensis*

Van de planten werd twee dagen van te voren het blad bij knoop II afgesneden; de scheede bleef dus zitten. Er werden alleen spruiten genomen, die vanaf knoop IV recht waren. Na twee dagen werd bij serie A de top afgesneden tot 2 mm. boven knoop II en bij serie B werd de snede vlak onder knoop II gemaakt. Daarna werden de stengels onderaan internodium III afgesneden, op de gebruikelijke wijze in fleschjes gezet en horizontaal gelegd, met de dorsale zijde boven.

Na 36 uur voerde A een geotropische kromming uit van gem. $17^\circ,1$ ($23^\circ, 22^\circ, 11^\circ, 26^\circ, 11^\circ, 24^\circ, 15^\circ, 17^\circ, 5^\circ$) en B van gem. $4^\circ,9$ ($7^\circ, -3^\circ, 6^\circ, -13^\circ, 5^\circ, 8^\circ, -9^\circ, 5^\circ, 23^\circ, 20^\circ$).

Behalve het blad, heeft dus ook de knoop invloed op het reactievermogen van het bijbehorende, eronder gelegen internodium.

§ 2. De mogelijkheid van isolatie van groeistof.

Uit de literatuur over *Avena* is bekend, dat groeistof een gelatinelaag kan passeeren (PÁAL 1919).

Bij *Tradescantia* werd het gedecapiteerde spruitstuk weer in contact gebracht met de internodiumstomp, door elk van beide in een van de uiteinden van een dunwandig glazen buisje, dat gevuld was

met een vloeibare oplossing van 15% gelatine, te steken. Na het stollen van de gelatine was dus de bovenste helft van internodium II door een dun gelatinelaagje van de onderste helft van internodium II gescheiden. Op dezelfde wijze is het mij vroeger bij een doorgesneden bloemstengel van *Bellis perennis* gelukt het contact te herstellen. Bij *Tradescantia fluminensis* werd geen positief resultaat verkregen. Ook niet, wanneer de doorgesneden internodia vooraf in water gelegd werden, waardoor het slijm er uit trok. Ook bij *T. geniculata* werd niets bereikt. Om volledig te bewijzen, dat in de *Tradescantia*-stengel groeistoftransport plaats heeft, zou men dus moeten aantoonen, dat een stof, die uit *Tradescantia*, bijv. in agar, gediffundeerd is, dezelfde werking heeft op *Avena* als groeistof. Op verschillende manieren heb ik getracht groeistof uit de beide *Tradescantia*-soorten in agar op te vangen, hetgeen echter nooit gelukt is. Waarschijnlijk komt dit, omdat het slijm het uittreden van groeistof verhindert. Indien het internodium met het sneevlak in water wordt gebracht, is het mogelijk, dat de groeistof zonder meer in het water overgaat, of geadsorbeerd aan het slijm, dat sterk adsorptief is. Daarnaast is het mogelijk, dat de structuur van de plant niet meebrengt, dat de groeistof opgevangen kan worden in agar. Immers uit *Tinantia fugax* kon ik ook geen groeistof isoleeren, terwijl de groeistof in deze plant toch goed kan binnen dringen, ook zonder voorbehandeling in water.

Een enkele proef is nog gedaan met agar, vermengd met water, dat, nadat bladeren van *Tradescantia fluminensis* er eenige tijd in hadden gestaan, was ingedampt. Ook hiermede had ik geen resultaat.

§ 3. Groeistofvorming in het blad (*Bryophyllum calycinum*).

Daar ik bij *Tradescantia* geen groeistof uit het blad kon krijgen en het teveel technische moeilijkheden opleverde om bij deze plant, op de plaats waar het blad gezeten heeft, groeistof-agar aan te brengen, heb ik geprobeerd dit te doen bij *Bryophyllum*. LOEB (1917) wijst er namelijk op, dat bladerlooze stengels van *B. calycinum* niet, of slechts weinig, geotropisch krommen, terwijl dat wel het geval is, wanneer hij één blad laat zitten aan het bovineind van de stengel; een blad aan de basis is niet van invloed.

Daar bij deze plant de stengelgroei blijkbaar sterk door de bladeren beïnvloed wordt, kunnen wij ook hier wel met groeistof te doen hebben.

Proef 22. *Bryophyllum calycinum* Salisb.

Van eenige stengels van planten, die in de kas aanwezig waren, werden de bladeren met een scherp mesje voorzichtig afgesneden; de bladstelen bleven zitten. De toppen der stengels werden ook afgesneden.

A: op elk van deze bladstelen werd een glazen buisje, dat juist om de bladsteel paste, met zuivere agar gevuld, gezet. Het waren dezelfde buisjes als voor *Tradescantia* werden gebruikt.

Op elke stengel kwamen 9 buisjes met agar.

B: eenige stengels werden op dezelfde wijze voorzien van groeistof-agar.

C: ter contrôle werden stengels met bladeren en afgesneden toppen genomen.



Fig. 2.

Deze stengels werden horizontaal gelegd, na op de voor *Tradescantia* gebruikte wijze in fleschjes te zijn gezet.

Op fig. 2 is te zien, dat na 24 uur B beter op de zwaartekracht reageert dan A. Bij C ligt de kromming meer naar de top van de stengel, hetgeen doet vermoeden, dat speciaal de jonge bladeren invloed op de stengelgroei hebben en niet de oudere.

Dat de stengel met zuivere agar nog een weinig kromde, is te verklaren uit de aanwezigheid van groeistof in de stengel, bij het inzetten van de proef; daarbij aannemende, dat ook bij de intacte plant groeistof uit de bladeren komt. Deze proef werd zoowel in het donker in de donkere kamer gedaan, als bij daglicht in de kas; beide keeren was het resultaat hetzelfde.

In ieder geval blijkt de groeistof uit coleoptielen van *Zea Mays* bij stengels van *Bryophyllum*, waarvan de bladeren afgesneden zijn, het geotropisch reactievermogen te kunnen vergrooten, zoodat het niet alleen waarschijnlijk is, dat uit de bladeren wortelvormende stof komt (LOEB 1917, WENT 1929), maar ook, dat er groeistof gevormd wordt.

De bladeren van *Bryophyllum* onderscheiden zich nu wel van andere bladeren, doordat er embryonaal weefsel aanwezig is in de randknoppen, waar dan groeistof gevormd zou kunnen worden. Toch acht ik het niet onmogelijk, dat er meer planten zijn, waarbij het blad een dergelijke groeistofvorming vertoont.

§ 4. Conclusies.

Bij *Tradescantia fluminensis* vond ik in tegenstelling met MIEHE, dat de okselknop niet van invloed is op het reactievermogen van het lager gelegen internodium.

Dat okselknoppen invloed kunnen hebben op de stengelgroei, vond OOSTERHUIS (1931) bij *Asparagus plumosus*.

Zoowel het blad als de knoop zijn van beteekenis voor de geotropische kromming van het eronder gelegen internodium. Of de invloed van het blad groeistoftoevoer is, dan wel of het blad stoffen aanvoert, die groeistofvorming in het internodium teweeg brengen, kon niet worden uitgemaakt. Het gaat waarschijnlijk niet om de assimilaten, want die zullen, nadat de internodia vijf dagen (proef 20)

in het donker gestaan hebben, wel niet meer afgevoerd worden.

Bij *Bryophyllum* vormt het blad waarschijnlijk groeistof, want wanneer de bladeren verwijderd zijn en op de bladstelen groeistof wordt aangebracht, voert de stengel een geotropische kromming uit, terwijl deze bijna geheel uitblijft, wanneer zuivere agar wordt aangebracht.

Uit *Tradescantia* kon geen groeistof geïsoleerd worden, die op *Avena* werkt. Het exacte bewijs, dat de zoogenaamde prikkelgeleiding van knoop naar internodium op groeistoftransport berust, kon dus niet geleverd worden. Het is echter zeer waarschijnlijk gemaakt door de werking, die groeistof uit coleoptielen van *Zea Mays* heeft. Daarom ga ik bij mijn volgende proeven van de veronderstelling uit, dat er bij *Tradescantia* groeistoftransport plaats vindt.

HOOFDSTUK V

GROEISTOF IN VERBAND MET NASTIE.

§ 1. *Groeistoftransport bij een epinastische kromming.*

Wordt een rechte stengel van *Tradescantia fluminensis* verticaal geplaatst, dan voert hij in de internodia een dorsaalconvexe epinastische beweging uit totdat de top van de spruit een afwijking van ongeveer 20° uit de verticale vertoont en zich in evenwichtsstand bevindt. Bij *Zebrina pendula* is de afwijkingshoek 10° .

RAWITSCHER (1925) rekent de spruiten van *T. fluminensis* tot de spruiten met inhaerente epinastie. Zij ontwikkelen zich dorsiventraal op de klinostaat. De epinastie is in alle standen even groot en onafhankelijk van de zwaartekracht. ZIMMERMANN (1927b) merkt op, dat RAWITSCHER het laatste niet bewezen heeft, want op de klinostaat wordt de spruit steeds door de zwaartekracht geprikkeld. Wel is de epinastie van het licht afhankelijk. Volgens RAWITSCHER (1923) hebben wij hier met een geval van photo-epinastie te doen. Wanneer men namelijk planten in het donker laat staan, verliezen zij op den duur hun epinastie en geheel geëtiolerde planten zouden in allerlei willekeurige richtingen krommen, hun oriëntatievermogen dus verloren hebben. Als men stengels afplukt van planten, die in diffuus licht staan — sterk licht vergroot de epinastie — en hiermede gaat experimenteeren, dan behouden zij hun photo-epinastie nog eenige weken; men is dan zeker, dat zich tijdens de proef geen onregelmatigheden voordoen tengevolge van verandering van de epinastie.

Proef 23. *Tradescantia fluminensis*

Eenige stengelstukken werden op de gewone wijze in de fleschjes gezet en in de donkere kamer in stand $+ 70^\circ$ (20° uit de verticale)

geplaatst. Zoo bleven zij gedurende 6 uur staan. De stengels, die daarna nog recht waren, werden gebruikt voor de proef. Er werden dwarse insnijdingen gemaakt.

A: bij 6 stengels werden eenzijdige insnijdingen in het midden van het internodium II gemaakt, aan de dorsale zijde.

B: bij 6 stengels werd op dezelfde wijze aan de ventrale zijde eenzijdig ingesneden.

In de wonden werden kleine stukjes mica geschoven, waardoor aan de zijde van de insnijding groeistoftransport uitgesloten was. Na afloop van de proef bleek, dat de insnijdingen juist tot op het midden waren gemaakt.

C: 6 intacte stengels werden ter contrôle gebruikt.

Serie A bleek nu anders te reageeren dan serie B.

TABEL X

Epinastische kromming in graden, na 31 uur.

	A. dorsale zijde ingesneden	B. ventrale zijde ingesneden	C. niet ingesneden
1	0	— 10	— 29
2	+ 2	— 29	— 20
3	+ 5	— 25	— 10
4	0	— 7	— 12
5	+	— 10	— 17
6	+ 2	— 25	— 10
gem.	+ 2,7	— 17,7	— 16,3

— = dorsaalconvex, epinastisch.

+ = dorsaalconcaaf.

Uit tabel X blijkt, dat serie B niet belemmerd wordt om in internodium II een epinastische kromming uit te voeren, terwijl dit bij serie A wél het geval is. Serie A vertoont een kromming, die een weinig dorsaalconcaaf is, nauwlijks positief traumatotropisch. Een traumatotropische kromming zou moeten optreden bij eenzijdige opheffing, tengevolge van de wond, van alzijdig groeistoftransport. Brengt opheffing van groeistoftransport aan één flank geen krom-

ming tewegg, dan was er voordien geen alzijdig gelijk verdeeld groeistoftransport. De epinastische kromming nu is het gevolg daarvan, dat in het basale gedeelte van het internodium de dorsale zijde sneller groeit dan de ventrale.

Het is mogelijk, dat deze ongelijke groei tewegg wordt gebracht, doordat de groeistofverdeling van de knoop uit ongelijk is aan beide zijden of, doordat aan de ventrale zijde geen groeistof vervoerd wordt, zoodra de knoop vertikaal staat.

Dan zou er dus geen epinastie moeten optreden, wanneer een gedecapiteerd internodium in verticale stand alzijdig van groeistof wordt voorzien.

Proef 24. *T. fluminensis*

A: 12 gedecapiteerde internodia II werden van groeistof-agar voorzien en verticaal gezet.

B: 12 gedecapiteerde internodia II werden van zuivere agar voorzien en verticaal gezet.

TABEL XI

Epinastische kromming in graden, na 22½ uur.

	A. + groeistof-agar	B. + zuivere agar
1	— 19	— 5
2	— 29	— 2
3	— 4	— 2
4	— 17	— 7
5	— 25	— 10
6	— 21	— 3
7	— 25	0
8	— 16	0
9	— 29	0
10	— 23	— 3
11	— 16	— 1
12	— 25	0
gemiddeld	— 20,75	— 2,75

— = dorsaalconvex, epinastisch.

In tabel XI is te zien, dat de epinastische kromming bij A gemiddeld 20,75 bedraagt en bij B slechts gem. 2,75.

Tegen de verwachting in voert het internodium een epinastische kromming uit, indien het alzijdig van groeistof wordt voorzien.

Uit deze en de vorige proef blijkt dus, dat het groeistoftransport, zoo niet geheel, dan toch voor het grootste gedeelte aan de dorsale zijde plaats heeft.

Het is nu de vraag of er aan de ventrale zijde groeistoftransport kan plaats hebben.

Daarom werd de invloed nagegaan van éézijdig opzetten van groeistof op de epinastische reactie door proeven met internodia, waarvan één groep uitsluitend dorsaal en een andere uitsluitend ventraal van groeistof werd voorzien.

§ 2. Eenzijdig opzetten van groeistof.

Om groeistof eenzijdig in het internodium te doen treden, werd als volgt te werk gegaan. Van het gedecapiteerde internodium werd aan de zijde, waar geen groeistof mocht binnendringen, nog een stukje afgesneden, zooals op fig. 3 te zien is.

Op het vlak *a*, dat zoo ontstond, smeerde ik een mengsel van cacaoboter en was; zoo ook op een gedeelte van het vlak *b* (op de tekening gearceerd). De helft van het internodium, op de figuur door arceering aangegeven, is daardoor afgesloten voor invloeden van buitenaf. Het buisje met groeistof-agar werd daarna over het internodium geschoven en op deze wijze kwam de

groeistof in aanraking met vlak *c* en een gedeelte van *b*, en kon dus alleen in de helft, die op de figuur niet gearceerd is, binnen treden.

Proef 25. *T. fluminensis*

A: bij 10 internodia werd op deze wijze uitsluitend de ventrale zijde van groeistof voorzien en B: bij 11 internodia uitsluitend de dorsale zijde.

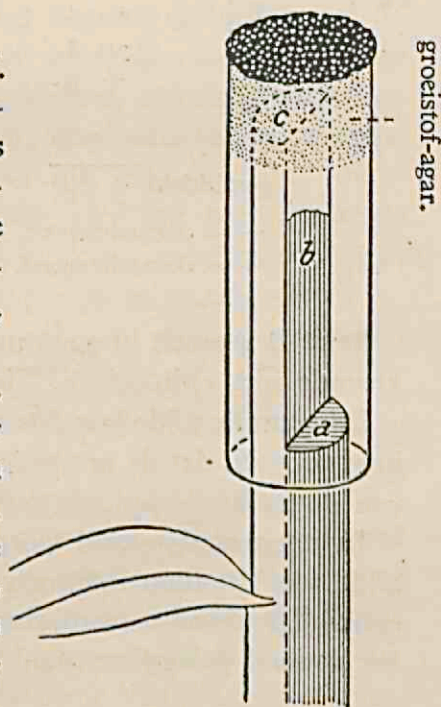


Fig 3.

TABEL XII

Epinastische kromming in graden, na $22\frac{1}{2}$ uur.

	A. groeistof-agar op de ventrale zijde	B. groeistof-agar op de dorsale zijde
1	+ 1	— 16
2	+ 1	— 9
3	+ 3	— 18
4	— 4	— 29
5	— 3	— 9
6	— 1	— 10
7	+ 2	— 12
8	— 1	— 26
9	— 1	— 2
10	+ 2	— 1
11		— 4
	gemiddeld + 0,0	— 12,4
	— = dorsaalconvex, epinastisch.	
	+ = dorsaalconcaaf.	

Serie B kromde in $22\frac{1}{2}$ uur gemiddeld $12^{\circ},4$ epinastisch. Serie A kromde niet epinastisch. Zie tabel XII.

De ventrale zijde laat dus weinig of geen groeistof door; misschien juist zooveel, dat de kromming, die op zou kunnen treden als gevolg van de na de decapitatie resterende groeistof, uitblijft.

In horizontale stand wordt echter wel groeistof aan de ventrale zijde van het internodium vervoerd; dit blijkt uit proeven, waarbij eenzijdige dwarse insnijdingen gemaakt werden bij spruiten, die horizontaal gelegd worden.

Proef 26. *T. fluminensis*

A: 10 stengelstukken werden in het midden van internodium II aan de ventrale zijde dwars ingesneden; een stukje mica werd in de snede geschoven.

B: 10 stengelstukken werden op dezelfde wijze dorsaal ingesneden in internodium II en eveneens mica in de snede gebracht.

C: 8 stengelstukken werden ongesneden gebruikt ter contrôle.

Zij werden alle horizontaal gelegd, met de dorsale zijde boven en waren alle ontdaan van knoop I. Knoop II werd niet afgesneden.

Na 24 uur bedroeg de geotropische kromming

voor A: gem. $7^{\circ},7$ (4° , 5° , 2° , 10° , 4° , 17° , 12° , 7° , 2° , 14°)

voor B: gem. $9^{\circ},9$ (9° , 10° , 6° , 14° , 15° , 1° , 7° , 9° , 11° , 17°)

voor C: gem. $23^{\circ},5$ (25° , 19° , 20° , 19° , 25° , 24° , 18° , 38°)

De toeneming der hoeken in de volgende 24 uur was

voor A: gem. $5^{\circ},7$ (7° , 1° , 8° , 0° , 4° , 10° , 4° , 7° , 10°)

voor B: gem. $6^{\circ},6$ (8° , 5° , 7° , 12° , 5° , 0° , 10° , 14° , 0° , 5°)

voor C: gem. $6^{\circ},9$ (5° , 5° , 9° , 10° , 4° , 1° , 15° , 6°)

Wij zien hieruit, dat in dit geval wel degelijk groeistof aan de ventrale zijde vervoerd wordt, maar niet meer dan aan de dorsale zijde, want de kromming is nauwelijks kleiner, wanneer traumatropie en geotropie elkaar tegenwerken, dan wanneer zij samenwerken.

Na 2×24 uur werden alle internodia 180° om hun lengte-as gedraaid, zoodat zij met de ventrale zijde boven kwamen te liggen.

De afneming van de hoeken bedroeg hierna in 24 uur

voor A: gem. $39^{\circ},6$ (38° , 40° , 29° , 33° , 44° , 48° , 38° , 43° , 42° , 41°)

voor B: gem. $36^{\circ},0$ (44° , 43° , 32° , 40° , 37° , 33° , 37° , 46° , 30° , 18°)

voor C: gem. $63^{\circ},5$ (87° , 49° , 61° , 58° , 66° , 65° , 56° , 66°)

Uit deze proef moeten wij dus constateeren, dat in het midden van het internodium aan beide zijden ongeveer evenveel groeistof vervoerd wordt. In het basale gedeelte echter zou, wanneer er alzijdig evenveel vloeistof aangevoerd werd, geen geotropische kromming kunnen optreden. Nu dat wel het geval is, moet dus in het basale gedeelte van het internodium polarisatie van groeistof plaatsvinden.

§ 3. *Laterale nastie.*

Een geotropisch reageerend stengelstuk voert dikwijls, naast de negatief geotropische kromming, ook een zijdelingsche kromming uit. Dit kan ook bij intacte planten het geval zijn, de stengeis zijn dan zigzagvormig.

In de jongste stengelgedeelten zijn de internodia meestal geheel recht. De laterale beweging wordt ook uitgevoerd door gedecapiteerde internodia.

Volgens de definitie van ZIMMERMANN (1927a) noemt men krommingen, waarvan de richting door de symmetrie-verhoudingen in de plant bepaald wordt, nastisch.

Elk lid van de *Tradescantia* stengel is asymmetrisch. De richting van de laterale nastie is in elk lid tegenovergesteld aan die van het volgende lid; de epinastie is in elk lid naar dezelfde kant gericht.

Bij een kromming tengevolge van laterale nastie groeit van een internodium altijd de flank, waar een blad onder zit, sterker dan de flank, waar het blad boven zit.

De laterale nastie aan een stengel van *Tradescantia* wordt sterk in de hand gewerkt door het aan één kant wegnemen van de bladeren.

DOBROWOLSKI (1917) vond een dergelijk verschijnsel bij zeer veel planten; het lijkt mij niet onmogelijk, dat ook in die gevallen groeistof een rol speelt.

Proef 27. *T. fluminensis*

A: 12 gedecapiteerde internodia II werden van groeistof-agar voorzien.

B: 6 gedecapiteerde internodia II werden van zuivere agar voorzien.

Alle internodia werden horizontaal gelegd.

Naast de negatief geotropische kromming treedt ook de laterale kromming in meer of minder mate op, zoodat het internodium in de resultante van de twee richtende krachten, dus schuin komt te staan.

In tabel XIII ziet men, dat serie A in 24 uur een geotropische kromming van gem. $15,9^\circ$ maakt en een laterale kromming van $4,5^\circ$. Serie B kromt practisch niet.

In de volgende 24 uur bedraagt de laterale kromming in beide series gemiddeld ongeveer 8° . Nadat de groeistof, die opgezet was, uitgewerkt is, wordt de laterale kromming toch nog sterker, ook bij de internodia met zuivere agar.

Wanneer na 3×24 uur alle groei verdwenen is en geen geotropische reactie optreedt, blijft de laterale nastie ook uit. Zij is waar-

TABEL XIII

Geotropische en laterale kromming in graden.

A. + groeistof-agar	geotr. kr. na 24 uur	lat. kr. na 24 uur	toeneming geotr. kr. volgende 24 uur	toeneming lat. kr. volgende 24 uur
1	+ 20	+ 1	+ 17	+ 23
2	+ 11	+ 10	0	0
3	+ 2	+ 9	0	0
4	+ 15	+ 10	0	0
5	+ 27	+ 9	0	+ 3
6	+ 14	+ 3	0	+ 5
7	+ 9	+ 5	+ 11	+ 10
8	+ 27	0	+ 1	+ 28
9	+ 13	+ 10	+ 8	+ 13
10	+ 20	+ 8	0	+ 7
11	+ 13	+ 4	+ 7	+ 10
12	+ 20	+ 5	+ 10	0
gemiddeld	15,9	6,2	4,5	8,25
B. + zuivere agar				
1	+ 2	+ 5	0	+ 7
2	0	0	0	+ 7
3	0	+ 1	— 3	+ 16
4	0	0	0	0
5	0	0	— 2	+ 3
6	+ 2	— 4	+ 13	+ 15
gemiddeld	0,67	1,7	1,3	8,0

bij geotropische kromming: + = dorsaalconcaaf.

bij laterale kromming: + = van het lager gelegen blad afgericht.

— = naar het lager gelegen blad toegericht.

schijnlijk het gevolg van een bepaalde groeistofverdeling in het basale gedeelte van het internodium.

Geen der onderzoekers, die zich met *Tradescantia* bezig hielden, maakt melding van zijdelingsche krommingen. Alleen MIEHE (1902) nam ze eenmaal waar, toen hij het merg verwondde en schreef ze toe aan desoriëntatie tengevolge van beschadiging.

Daar de laterale kromming ook optrad bij internodia II, waarvan

knoop II niet verwijderd was, en bij geheel intacte stengels, lijkt het mij niet waarschijnlijk, dat zij een gevolg van verschuiving van de epinastie is. Op de klinostaat met horizontale as neemt de laterale nastie sterk toe, terwijl zij in evenwichtsstand niet optreedt. Zij is dus afhankelijk van de richting, waarin de zwaartekracht op het internodium werkt en zij is niet constant.

Maakte ik in internodia II eenzijdige laterale insnijdingen, die tot op het midden gingen, en deed ik hierin stukjes mica, zoodat aan die zijde elk groeistoftransport van de knoop uit was uitgesloten, dan voerde het basale gedeelte van het internodium een positief traumatotropische kromming uit.

Proef 28. *T. fluminensis*

Evenals in proef 23 werden van afgesneden stengelstukken, die eerst gedurende 6 uur in evenwichtsstand hadden gestaan, die, welke geen kromming hadden uitgevoerd, gebruikt. Bij deze werden in één flank dwarse insnijdingen gemaakt en werden de stengels in de evenwichtsstand gelaten.

A: bij 11 stengelstukken werd in internodium II de insnijding gemaakt aan de flank, waaronder blad III zat en

B: bij 10 stengelstukken werd de insnijding aan de andere kant gemaakt, dus aan de flank waarboven blad II zat. Er trad nu in beide gevallen een kromming op naar de wond toe.

Na 24 uur bedroeg de traumatotropische kromming
voor A: gem. $11^{\circ},7$ (4° , 8° , 10° , 10° , 11° , 12° , 12° , 13° , 13° , 16° , 20°)
voor B: gem. $11^{\circ},9$ (4° , 6° , 8° , 8° , 9° , 9° , 15° , 15° , 18° , 27°)

Beide series reageeren hier gelijk; de laterale nastie wordt dus niet opgewekt, doordat, zooals dit bij de epinastie het geval is, aan één zijde meer groeistof van bovenaf toegevoerd wordt, dan aan de andere zijde. Toch treedt zij op bij het alzijdig opzetten van groeistof (proef 27), maar alleen dan, wanneer een geotropische kromming wordt uitgevoerd; in evenwichtsstand treedt zij niet op.

Door lateraal eenzijdig groeistof op te zetten, kan een laterale kromming teweeggebracht worden. Er werd te werk gegaan als in proef 25.

Proef 29, 30 en 31. *T. fluminensis*

A: bij internodia II werd na decapitatie groeistof eenzijdig opgezeten aan de flank, waar onder aan het internodium blad III zat.

B: bij internodia II werd eenzijdig groeistof opgezeten aan de tegenovergestelde flank.

C: ter contrôle werd alzijdig groeistof opgezeten.

Een eventuele kromming zal bij serie A met die van de laterale nastie meegaan, bij serie B tegen die van de laterale nastie in.

TABEL XIV

Laterale kromming in graden, na 24 uur.

A en B met groeistof-agar. C met zuivere agar.

	A. Proef 29	A. Proef 30	A. Proef 31	B. Proef 29	B. Proef 30	B. Proef 31	C. Proef 29
1	+ 16	+ 3	0	— 12	+ 1	— 1	0
2	+ 26	+ 10	+ 4	— 10	+ 3	0	0
3	+ 17	+ 2	0	— 3	+ 4	+ 1	0
4	+ 19	+ 11	+ 5	+ 5	+ 5	— 5	0
5		+ 3	+ 10		— 2	+ 2	0
6		+ 4	+ 7		— 3	+ 1	+ 3
7		+ 8	+ 3		— 11	— 4	0
8		0	+ 3		— 11	— 3	+ 1
9		+ 3	+ 10		0	— 5	
10		0	+ 3		— 3	— 9	
11		+ 14	0		— 19	— 13	
12		+ 2	+ 3		— 4	— 1	
gem.	+19,5	+5,0	+4,0	—5,0	—3,3	—3,1	+0,5

+ = van het lager gelegen blad afgericht (in den zin van de laterale nastie).

— = naar het lager gelegen blad toegericht.

In Proef 29 en 31 kreeg elk internodium een hoeveelheid agar, waarop gedurende 2 uur 6 maïstoppen hadden gestaan.

In Proef 30 kreeg elk internodium een hoeveelheid agar, waarop gedurende 2 uur 3 maïstoppen hadden gestaan.

Tabel XIV geeft de uitkomsten van drie proefseries. In proef 29

werden de internodia verticaal gezet, in proef 30 en 31 werden zij in stand + 70° gezet.

In proef 29 komt de laterale nastie tot uiting, daar de kromming bij A in 24 uur gem. 19°,5 is, tengevolge van het eenzijdig opzetten van groeistof; bij B is deze kromming slechts 5°, terwijl dezelfde hoeveelheid groeistof is toegevoegd. Bij C is de kromming practisch 0.

In proef 30 en 31 kromt serie A in 24 uur: gem. 5° en 4° lateraal, en serie B: gem. 3°,3 en 3°,1. Hier treedt geen laterale nastie op.
§ 4. *Conclusies.*

Uit proeven, waarbij eenzijdige dwarse insnijdingen gemaakt worden en uit proeven, waarbij groeistof aangebracht wordt op gedecapiteerde internodia in verticale stand, blijkt, dat aan de ventrale zijde weinig of geen groeistof vervoerd wordt en niet vervoerd kan worden, wanneer het internodium verticaal staat. In horizontale stand wordt wél groeistof vervoerd aan de ventrale zijde van het internodium.

In verticale stand heeft dus geen alzijdig groeistoftransport basaalwaarts plaats, zooals dit voor coleoptielen van *Avena* wordt aangenomen.

In horizontale stand wordt alzijdig groeistof vervoerd en de polarisatie van het groeistoftransport moet dus plaats hebben in het basale gedeelte van het internodium, dat de geotropische kromming uitvoert.

Naast de epinastie, komt bij *Tradescantia fluminensis* een laterale nastie voor. Deze nastie, die niet optreedt, wanneer de spruit zich in evenwichtsstand bevindt, is in de meeste gevallen het gevolg van ongelijke groeistofverdeeling in het basale gedeelte van het internodium. Er kan echter door eenzijdige dwarse insnijdingen, die verhindering van het groeistoftransport tot gevolg hebben, in evenwichtsstand een laterale kromming teweeg gebracht worden. Deze traumatotropische kromming is aan beide flanken even groot, onverschillig aan welke flank de insnijding gemaakt wordt. Een kromming tengevolge van laterale nastie verloopt altijd in één richting. Door in evenwichtsstand eenzijdig groeistof aan te brengen kan een geringe laterale kromming teweeggebracht worden. Deze, zoowel als de traumatotropische kromming, moet onderscheiden worden van krommingen tengevolge van laterale nastie, daar de laatste optreedt ook waar alzijdig op het internodium groeistof gezet wordt.

HOOFDSTUK VI

SAMENWERKING EN TEGENWERKING VAN NASTIE EN GEOTROPIE.

§ 1. Inleiding.

RAWITSCHER (1923) toonde aan, dat de epinastie bij *Tradescantia fluminensis* in alle standen constant is. Dit is dus het geval voor de zuivere epinastie, niet voor de laterale nastie.

Bekijkt men het schema, dat RAWITSCHER (1923, pag. 77) geeft, dan ziet men, dat $+70^\circ$ de stabiele en -70° de labiele evenwichtsstand is. Een spruit, die horizontaal ligt, met de dorsale zijde boven, bevindt zich in stand 0° en heeft bij het geotropisch krommen de epinastie te overwinnen, terwijl in stand 180° , d.w.z. horizontaal met de ventrale zijde boven, de epinastie met de geotropie meewerkt.

RAWITSCHER stelt de negatief geotropische impuls $G = 1$.

E = epinastische impuls. Hij berekent dat $E = G \times \sin$ van de afwijkingshoek, die de spruit in evenwichtsstand maakt met de verticale en hij vindt experimenteel, dat E constant is. Voor *T. fluminensis* is $E = G \times \sin. 20^\circ = 0.345$. In stand 0° werkt dus een impuls van: $1 - 0.345$ en in stand 180° van: $1 + 0.345$. De impuls voor een geotropische kromming is schijnbaar in stand 180° $2 \times$ zoo groot als in stand 0° ; in het eerste geval treedt een dorsaalconvexe kromming op, in het tweede geval een dorsaalconcave.

§ 2. Samenwerking en tegenwerking van epinastie en geotropie.

Proef 32. *Tradescantia fluminensis*

Stengelstukken met internodia II, waaraan knoop II gelaten was, werden horizontaal gelegd:

A: 12 met de dorsale zijde boven en B: 11 met de ventrale zijde boven.

TABEL XV

Geotropische kromming in graden.

	A. dorsale zijde boven		B. ventrale zijde boven	
	na 18½ uur	toeneming volgende 5 uur	na 18½ uur	toeneming volgende 5 uur
1	+ 13	+ 4	— 61	— 5
2	+ 43	0	— 40	0
3	+ 38	+ 9	— 46	— 25
4	+ 5	+ 4	— 32	— 5
5	+ 11	— 2	— 48	— 6
6	+ 31	0	— 34	— 5
7	+ 28	+ 3	— 43	— 7
8	+ 13	+ 2	— 66	— 5
9	+ 31	— 2	— 70	— 5
10	+ 16	+ 2	— 68	— 8
11	+ 13	+ 9	— 20	— 6
12	+ 19	— 2		
gem.	+ 21,75	+ 2,25	— 48,0	— 7,0

+ = dorsaalconcaaf, negatief geotropisch bij A.

— = dorsaalconvex, negatief geotropisch bij B.

Uit tabel XV blijkt, dat de geotropische kromming bij serie B inderdaad ongeveer $2 \times$ zoo sterk is als bij serie A, in hetzelfde tijdsverloop. A kromt in 18½ uur gemiddeld 21°,75 en B in dezelfde tijd gemiddeld 48°,0.

Bij gedecapiteerde internodia treedt, na het toevoegen van groeistof, in stand 0° en stand 180° ook een verschil in intensiteit van kromming op.

Proef 33. *T. fluminensis*

A: op 12 gedecapiteerde internodia II werd groeistof-agar aangebracht, zij werden horizontaal gelegd met de dorsale zijde boven.

B: 12 gedecapiteerde internodia II, die van groeistof-agar voorzien waren, werden horizontaal gelegd met de ventrale zijde boven.

C: ter contrôle werden 11 internodia II van zuivere agar voorzien en horizontaal gelegd met de dorsale zijde boven en

D: 11 internodia II werden met zuivere agar horizontaal gelegd met de ventrale zijde boven.

TABEL XVI

Geotropische kromming in graden, na 24 uur.

	met groeistof-agar		met zuivere agar	
	A.	B.	C.	D.
1	+ 46	— 22	0	— 5
2	+ 32	— 21	0	— 3
3	+ 28	— 32	+ 1	— 5
4	— ¹⁾	— 44	+ 2	— 3
5	+ 35	— 28	— 2	— 6
6	+ 12	— 41	+ 1	— 3
7	+ 16	— 46	+ 2	— 4
8	+ 23	— 38	0	— 4
9	+ 21	— 52	+ 1	— 7
10	+ 54	— 48	— 1	0
11	+ 5	— 18	+ 4	0
12	+ 26	— 59		
gem.	+ 27,1	— 37,4	+ 0,7	— 3,6

+ = dorsaalconcaaf, negatief geotropisch bij A en C.

— = dorsaalconvex, negatief geotropisch bij B en D.

1) agar afgevallen.

In tabel XVI is te zien, dat ook na toediening van groeistof de geotropische kromming in stand 180° intensiever is, dan in stand 0°, al is zij niet 2 × zoo groot.

Serie A kromde in 24 uur gem. 27°,1, serie B gem. 37°,4. Ook bij D is de kromming grooter dan bij C; serie D kromde in 24 uur gem. 3°,6 en C gem. 0°,7.

De na decapitatie resterende groeistof brengt in stand 180° vanzelfsprekend ook een grooter kromming teweeg dan in stand 0°. Wanneer in een contrôle-proef in stand 0° een geotropische kromming uitblijft, wil dit niet zeggen, dat de groei stilstaat; over het algemeen is er nog een geringe groei aanwezig, die echter niet in een kromming tot uiting komt, doordat de epinastie de geotropie tegenwerkt.

Om de invloed van de belichting op de epinastie na te gaan werd de volgende proef gedaan.

Proef 34. *T. fluminensis*

A: 8 gedecapiteerde internodia II werden gedurende één dag voorbehandeld in water bij helder daglicht.

B: 8 gedecapiteerde internodia II werden in het donker voorbehandeld in water.

Deze werden alle, met de ventrale zijde boven, horizontaal gelegd.

Na 48 uur bedroeg de dorsaalconvexe geotropische kromming voor A: gem. $23^{\circ},4$ (32° , 30° , 26° , 25° , 25° , 23° , 16° , 10°)
voor B: gem. $17^{\circ},1$ (28° , 27° , 22° , 19° , 16° , 11° , 10° , 4°)

De temperatuur tijdens de voorbehandeling was gelijk, dus ligt het verschil aan de belichting. Op voorafgegane dagen met verschillende belichting kon het materiaal dan ook zeer verschillend reageren.

Zooals ik reeds in hoofdstuk I § 3 vermeldde, voerde het gedecapiteerde internodium zonder groeistof zoo goed als geen epinastische of geotropische kromming uit, indien gedurende 1 à 2 uur in diffuus licht werd voorbehandeld. Dit bleek dus voor de voorbehandeling het beste licht te zijn.

§ 3. *Samenwerking en tegenwerking van laterale nastie en geotropie.*

Bij de laterale nastie moet zich hetzelfde voordoen als bij de epinastie, d.w.z. als spruitstukken op een flank horizontaal worden gelegd, moet de geotropische kromming van een internodium II, waarbij blad III naar beneden is gericht, in hetzelfde tijdsverloop groter zijn, dan de geotropische kromming van een internodium II, waarbij blad III naar boven gericht is. In het eerste geval werkt de geotropie met de nastie mee, in het laatste geval werken zij elkaar tegen.

Om dit na te gaan werden gedecapiteerde internodia gebruikt, die van groeistof voorzien werden.

Proef 35, 36 en 37. *T. fluminensis*

A: 12 internodia II werden horizontaal gelegd, met blad III naar beneden gekeerd.

B: 12 internodia II werden horizontaal gelegd, met blad III naar boven gekeerd.

Na 23 uur bedroeg de geotropische kromming
 voor A: gem. $37^{\circ},6$ en voor B gem. $15^{\circ},7$ (proef 35)
 voor A: gem. $35^{\circ},5$ en voor B gem. $18^{\circ},0$ na 24 uur (proef 36)
 voor A: gem. $49^{\circ},0$ en voor B gem. $27^{\circ},0$ na $22\frac{1}{2}$ uur (proef 37)

TABEL XVII

Geotropische kromming in graden.

	Proef 35 na 23 uur		Proef 36 na 24 uur		Proef 37 na $22\frac{1}{2}$ uur	
	A.	B.	A.	B.	A.	B.
I	24	17	44	10	66	30
2	31	16	35	32	32	24
3	11	32	36	21	35	6
4	73	20	32	22	58	29
5	58	5	39	8	60	46
6	20	12		17	43	
7	20	14				
8	38	20				
9	28	21				
10	47	12				
11	24	14				
12	78	5				
gem.	37,6	15,7	35,5	18,0	49,0	27,0

Hier is de kromming dus altijd $2 \times$ sterker, indien de nastie meewerkt, dan wanneer zij tegenwerkt.

Voor de laterale nastie geldt het schema van RAWITSCHER echter niet, omdat deze nastie niet onafhankelijk is van de richting, waarin de zwaartekracht op het internodium werkt.

Waarschijnlijk zal de laterale nastie het grootste zijn, wanneer het internodium op een flank ligt in horizontale stand. Dit heb ik echter verder niet onderzocht.

Vervolgens doet zich de vraag voor, of het misschien blad III

of okselknop III zijn, die op de laterale nastie van internodium II invloed uitoefenen, omdat de nastie altijd van de lager gelegen okselknop en het lager gelegen blad af gericht is.

Daar blad III eigenlijk geen contact heeft met knoop III — de vaatbundels uit blad III dringen onder knoop III internodium III binnen, buigen naar beneden en treden in knoop IV pas met de stengelvaatbundels in contact — en de invloed zich apicaalwaarts zou moeten doen gelden, is het niet zeer waarschijnlijk, dat blad III invloed heeft op internodium II.

Proef 38. *T. fluminensis*

A: gedecapiteerde internodia II, die van groeistof-agar voorzien waren, werden horizontaal gelegd, zoodat blad III naar boven gekeerd was.

B: gedecapiteerde internodia II, met groeistof-agar, werden van blad (de bladscheede werd niet verwijderd) ontdaan en horizontaal gelegd, met de wond naar boven gekeerd.

C: gedecapiteerde internodia II, die van zuivere agar voorzien waren, werden horizontaal gelegd, met blad III naar boven gekeerd.

Na $23\frac{1}{2}$ uur bedroeg de geotropische kromming

voor A: gem. $28^{\circ},8$ (10° , 24° , 25° , 30° , 34° , 50°)

voor B: gem. $28^{\circ},3$ (17° , 21° , 24° , 29° , 29° , 50°)

voor C: gem. $1^{\circ},7$ (-3° , -2° , 0° , 0° , 0° , 1° , 14°)

Na $23\frac{1}{2}$ uur is er dus nog geen verschil in grootte van de kromming te bemerken bij internodia II, waarvan blad III al of niet is verwijderd.

Daar na 24 uur de invloed van de afwezigheid van blad II nog niet altijd te bemerken is bij een geotropische kromming van internodium II maar na de tweede 24 uur wel, (proef 20), werd de volgende proef gedaan, op dezelfde wijze als proef 38; alleen werden de stengels aan de plant van blad III ontdaan en 24 uur daarna afgesneden en voor de proef gebruikt.

Proef 39. *T. fluminensis*. A en B als in proef 38

Na 24 uur bedroeg de geotropische kromming

voor A: gem. $30^{\circ},4$ (15° , 24° , 28° , 30° , 30° , 31° , 32° , 35° , 35° , 35° , 39°)

voor B: gem. $29^{\circ},5$ (11° , 16° , 21° , 21° , 26° , 32° , 34° , 36° , 39° , 41° , 47°)

Hieruit blijkt wel, dat blad III geen enkele invloed op het reactievermogen van internodium II uitoefent.

Vervolgens werd de invloed van okselknop III op internodium II nagegaan.

Proef 40. *T. fluminensis*

60 internodia II werden gedecapiteerd en van groeistof-agar voorzien.

A: 10 internodia met blad III en okselknop III werden horizontaal gelegd, met blad III naar boven gekeerd.

B: 10 internodia zonder blad III en met okselknop III werden horizontaal gelegd; de plaats, waar het blad had gezeten, was naar boven gekeerd. De bladscheede werd niet weggenomen.

C: 10 internodia, zonder blad III en zonder okselknop III werden horizontaal gelegd; de plaats, waar het blad had gezeten, was naar boven gekeerd. De scheede werd door het wegnemen van de okselknop beschadigd, maar de scheede is niet van invloed, zooals ik reeds eerder heb opgemerkt.

A', B', C', telkens 10 internodia, werden behandeld als A, B en C, maar werden zoo neergelegd, dat het blad III of de plaats waar dit gezeten had naar beneden gekeerd kwam te liggen.

24 uur voor het inzetten van de proef waren de stengels, aan de plant, van blad of okselknop ontdaan.

Na 42 uur bedroeg de geotropische kromming

voor A: gem. $18^{\circ},9$ (11° , 14° , 19° , 24° , 34° , 28° , 23° , 6° , 10° , 20°)

voor B: gem. $15^{\circ},5$ (14° , 13° , 20° , 18° , 20° , 13° , 14° , 9° , 3° , 31°)

voor C: gem. $18^{\circ},0$ (13° , 20° , 3° , 14° , 14° , 35° , 11° , 3° , 35° , 32°)

voor A': gem. $7^{\circ},8$ (22° , 17° , 3° , 18° , 14° , 8° , 0° , 10° , 2° , -18°)

voor B': gem. $7^{\circ},3$ (0° , 1° , -3° , 4° , 8° , 5° , 28° , 12° , 10° , 8°)

voor C': gem. $6^{\circ},7$ (2° , 1° , 1° , 2° , 4° , 0° , 13° , 19° , 0° , 9°)

Hieruit blijkt, dat okselknop III noch blad III invloed heeft op de nastie van internodium II.

§ 4. *Conclusies.*

Het verschil in intensiteit van kromming, dat zich voordoet bij

een dorsaalconcave en een dorsaalconvexe, komt ook tot uiting bij gedecapiteerde internodia, waarop alzijdig groeistof wordt gezet.

Ook een laterale nastie komt bij gedecapiteerde internodia mét groeistof duidelijk te voorschijn.

De aanwezigheid van blad en okselknop is niet van invloed op de laterale nastie en geotropische kromming van het internodium, dat hoger is gelegen.

Deze nastie moet berusten op een ongelijke verdeling van de groeistof in het basale gedeelte van het internodium, hetgeen ook blijkt uit het vorige hoofdstuk.

Indien de epinastie het gevolg is van een bepaalde groeistofverdeling en constant gelijk aan $\frac{1}{3}G$ is, wil dit zeggen, dat er, wanneer de spruit zich in stand 0° (horizontaal, met dorsale zijde boven) bevindt, driemaal zooveel groeistof naar de ventrale zijde als naar de dorsale zijde gevoerd wordt. In stand 180° (horizontaal, met de ventrale zijde boven) wordt de totale hoeveelheid groeistof naar de dorsale zijde verschoven. In het eerste geval wordt de kromming teweeg gebracht, doordat aan de dorsale zijde $\frac{1}{4}$ van de totale hoeveelheid groeistof zal zijn en aan de ventrale zijde $3 \times \frac{1}{4}$, dus $\frac{2}{4}$ meer dan aan de dorsale zijde. In het tweede geval zal er tusschen dorsale en ventrale zijde een verschil van $\frac{4}{4}$ bestaan en kan de kromming dus $2 \times$ zoo intensief verlopen als in het eerste geval.

Deze verklaring is in overeenstemming met de theorie van WENT-CHOLODNY.

Hierbij hoeft men niet aan te nemen, dat een geotropo-hormoon ontstaat (BEYER, 1928; STARK, 1927; GRADMANN, 1925) noch, dat twee groeistoffen A en B, zooals GRADMANN (1930) aanneemt, een rol spelen.

B. *Proeven met andere planten met intercalaire groei.*

HOOFDSTUK VII

DE INVLOED VAN GROEISTOF OP DIANTHUS PLUMARIUS EN GALEOPSIS TETRAHIT.

§ 1. *Dianthus plumarius.*

De internodia van *Dianthus plumarius* L. hebben aan de basis een zône van intercalaire groei. Dit gedeelte, dat eenigszins verdikt is en dat geotropische krommingen kan uitvoeren, wordt gewoonlijk ten onrechte bij de knoop gerekend.

Gedecapiteerde internodia van *Dianthus plumarius* L. gedragen zich eenigszins anders dan gedecapiteerde internodia van *Tradescantia fluminensis*, want zij kunnen nog aanzienlijke krommingen uitvoeren, ook verscheidene dagen nadat de decapitatie heeft plaats gehad. Er werden eenige proeven gedaan met groeistof op gedecapiteerde internodia, zooals dit bij *T. fluminensis* gebeurde.

De stengels van *Dianthus plumarius* werden onderaan internodium V afgesneden en in de fleschjes met water bevestigd.

Op het 4de internodium, van de bloem af gerekend, werd nadat het gedecapiteerd was, groeistof gezet.

Proef 41. *Dianthus plumarius*

A: op 6 gedecapiteerde internodia IV werd groeistof-agar gezet.

B: ter contrôle werden 6 gedecapiteerde internodia IV van zuivere agar voorzien.

De internodia werden horizontaal gelegd.

Na 27½ uur bedroeg de geotropische kromming
voor serie A: gem. 29°,8 (37°, 31°, 37°, 37°, 24°, 13°)
voor serie B: gem. 16°,7 (20°, 16°, 15°, 10°, 21°, 18°)

Met groeistof-agar is de geotropische kromming dus grooter dan met zuivere agar.

Proef 42. *Dianthus plumarius*

A: gedecapiteerde internodia IV werden van groeistof-agar voorzien en horizontaal gelegd.

B: ter contrôle werden internodia IV, waarop zuivere agar was gezet, gebruikt.

TABEL XVIII

Geotropische kromming in graden.

180° gedraaid			
A.	hoek na 3 dagen	afneming na 1 dag	afneming volgende 24 uur
	+ groeistof-agar	+ groeistof-agar	+ zuivere agar
1	+ 46	21	15
2	+ 31	20	6
3	+ 32	12	6
4	+ 36	9	6
5	+ 35	6	1
6	+ 35	0	0
gemiddeld	+ 35,8	11,3	5,7
B.	+ zuivere agar	+ zuivere agar	+ groeistof-agar
1	+ 35	8	15
2	+ 32	0	12
3	+ 18	— 7	8
4	+ 26	— 3	6
5	+ 24	1	3
6	+ 25	2	5
gemiddeld	+ 26,6	0,27	8,2

Na 3 dagen was A gem. 35°,8 geotropisch gekromd en B. gem 26°,6.

Hierna werden de internodia 180° om hun lengte-as gedraaid, zoodat onder invloed van de zwaartekracht de gevormde hoek weer af moest nemen.

A werd opnieuw van groeistof-agar voorzien, B wederom van zuivere agar. De hoek van kromming nam nu in 24 uur af; bij A: gem. $11^{\circ},3$, bij B: gem. $0^{\circ},27$. Serie B had dus haar reactievermogen na 4 dagen geheel verloren. Door serie B nu van groeistof te voorzien, kreeg deze serie het reactievermogen eenigermate terug. A werd tegelijkertijd van zuivere agar voorzien. In de volgende 24 uur nam de hoek bij A gem. $5^{\circ},7$ af en bij B gem. $8^{\circ},2$. Bij serie A bevatten de internodia blijkbaar nog groeistof.

Uit proef 41 en 42 blijkt, dat groeistof uit coleoptielen van maïs werkt op gedecapiteerde internodia van *Dianthus plumarius*.

Het is wel opvallend, dat bij gedecapiteerde internodia de lengte van de internodiumstomp van invloed is op de grootte van de kromming. Was de lengte 1 cm., dan reageerde dit internodium minder goed, dan een, waarvan de stomp 3 cm. lang was. In het laatste geval was de hoek van geotropische kromming na eenige dagen bijv. 30° , terwijl hij in het eerste geval in hetzelfde tijdsverloop niet meer dan 20° bedroeg.

Bij *Tradescantia* is de lengte van de internodiumstomp niet van beteekenis voor de kromming. Of deze 1 of 2 cm. lang is, maakt geen verschil, zoodra de hooger gelegen knoop afgesneden is.

Werden intacte internodia bij *Dianthus plumarius* eenzijdig ingesneden en verticaal gezet, dan trad soms een traumatotropische kromming op, maar niet altijd. Er is hier geen duidelijk groeistoftransport van de knoop uit dóór het internodium naar de basis, zooals dit bij soorten van *Tradescantia* het geval is.

Deze proeven werden in Juni gedaan. In September zijn de meeste internodia van *Dianthus plumarius* niet meer in staat tot het uitvoeren van een kromming.

Het opzetten van groeistof kon hierin geen verandering brengen. Bij uitgegroeide internodia van *Tradescantia fluminensis* (hoofdstuk III § 2) deed zich hetzelfde voor.

§ 2. *Galeopsis Tetrahit*.

Galeopsis Tetrahit L. vertoont intercalaire groei bovenin de inter-

nodia. In zijn monographie over *Galeopsis* noemt BRIQUET (1892) het bovenste gedeelte van het internodium, dat verdikt is: „renflement moteur”, omdat de stengel alleen op die plaats in staat is een kromming uit te voeren. Als men de structuur onderzoekt, vindt men op de plaats van verdikking weinig sklerenchym en veel collenchym.

BRIQUET beschrijft eenige physiologische proeven, waarbij hij het collenchym op die plaats wegneemt. De geotropische kromming van een internodium zonder collenchym is dan na 24 uur 50 % geringer dan bij een intact internodium. Ik heb onderzocht, of de kromming van het internodium zich door toevoegen van groeistof laat wijzigen. Het tweede en derde internodium, van de top van de spruit af gerekend, werd hiervoor gebruikt, want het eerste internodium is altijd onvolwassen, en het vijfde dikwijls al uitgegroeid.

De verdikte gedeelten van de stengel danken hun stevigheid aan turgescentie, want aan een stengel in verwelkte toestand zijn deze gedeelten, in tegenstelling met het overige gedeelte van de stengel, juist zeer buigzaam (DE VRIES, 1880).

De proeven werden in de kas bij daglicht gedaan. Er werden stengelstukken, uit één lid bestaande, gebruikt, waarbij het internodium aan de basis werd afgesneden. Bij intacte internodia bleef de aanhechtingsplaats der bladeren erboven, aanwezig; bij gedecapiteerde internodia werd ook deze verwijderd.

Proef 43. *Galeopsis Tetrahit*

Intacte internodia III

A: internodia, waarboven bladeren en zijspruiten zaten, en

B: internodia, die van bladeren en zijspruiten ontdaan waren, werden in de fleschjes bevestigd en horizontaal gelegd.

Na 5 dagen waren de internodia van serie A ongeveer 80° geotropisch gekromd, terwijl die van serie B slechts 40° gekromd waren.

Werd groeistof aangebracht op de stengel, waar deze doorgesneden was, dus boven de plaats, waar de bladeren hadden gezeten, dan werd de geotropische kromming niet grooter.

Proef 44. *Galeopsis Tetrahit*

A: 6 internodia werden van groeistof-agar voorzien en horizontaal gelegd.

B: 6 internodia, van zuivere agar voorzien, werden horizontaal gelegd.

Op elk internodium werd een hoeveelheid agar gezet, waarop gedurende 2 uur 12 maïstoppen hadden gestaan.

Na 24 uur was de geotropische kromming bij serie A: gem. $20^{\circ},5$ (16° , 20° , 16° , 22° , 20° , 29°) en bij serie B: gem. $26^{\circ},0$ (30° , 33° , 15° , 32° , 26° , 20°). Hier heeft het aanbrengen van groeistof dus geen invloed.

Een andere maal werd te werk gegaan zooals bij *Bryophyllum* (hoofdstuk IV, § 3) en werd groeistof aangebracht op de bladstelen, waarvan de bladeren waren afgesneden, en op de stempen van afgesneden zijspruiten. Dit had evenmin resultaat.

Bij een overlansche doorsnede door de stengel valt het op, dat het verdikte gedeelte van het internodium met merg gevuld is, terwijl het internodium overigens hol is. Verdeelt men het verdikte gedeelte van de plaats van aanhechting der bladeren af, in 4 gelijke zônes (zie fig. 4), dan bevindt zich in zône I en II merg, terwijl zône III en IV meestal reeds hol zijn. De kromming heeft dikwijls plaats in zône II, het gedeelte, dat een zwakke insnoering vertoont, ook wel in zône III.



Fig. 4.

Proef 45. *Galeopsis Tetrahit*

Wanneer ik het internodium decapiteerde vlak onder de aanhechtingsplaats der bladeren, reageerde het niet meer op de zwaartekracht.

Met een fijn mesje holde ik de opening van boven af uit, waardoor het merg er voor een gedeelte uit werd genomen; deze ruimte vulde ik op met groeistof-agar. Nu kromden de internodia met groeistof (A) wel, terwijl de internodia, die met zuivere agar waren opgevuld (B) geen kromming vertoonden. Figuur 5 geeft hiervan een voorbeeld.

Internodia 1—3 waren intact, met bladeren; 4—6 gedecapiteerd, met groeistof-agar; 7—10 gedecapiteerd, met zuivere agar.

De geotropische kromming bedroeg na 24 uur
 voor A: gem. $20^{\circ},05$ (20° , 21° , 24° , 12° , 16° , 25° , 21° , 25°)
 voor B: gem. $5^{\circ},25$ (4° , 10° , 7° , 0° , 2° , 5° , 6° , 8°)

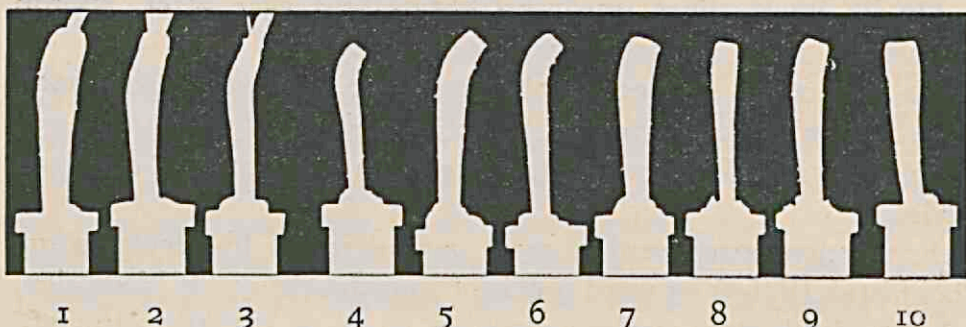


Fig. 5. Geotropische kromming bij internodia van *Galeopsis Tetrahit*, nadat zij 24 uur horizontaal gelegen hebben.

Op A was per internodium een hoeveelheid agar toegevoegd, waarop gedurende 2 uur 18 maïstoppen hadden gestaan.

Uit proef 45 blijkt dat het merg op zichzelf geen groeistofwerking heeft; maar waarschijnlijk wordt in het intacte internodium wel groeistof van boven af naar het merg gevoerd.

Volgens BRIQUET (1892) en LUXBURG (1905) neemt ook bij *G. Tetrahit* de gemiddelde groei van de groeiende zônes toe bij het horizontaal leggen.

Nadat ik enkele groeimetingen verricht had aan internodia, die op de klinostaat met horizontale as, parallel aan de as geroteerd werden, kreeg ik niet de indruk, dat er versnelling van de groei optrad; ik heb echter geen uitvoerige metingen kunnen doen.

Daar het reeds laat in het seizoen was, kon ik de proeven met *G. Tetrahit* niet voortzetten.

§ 3. Conclusies.

Het aanbrengen van groeistof heeft invloed op het geotropisch

reactievermogen van gedecapiteerde internodia van *Dianthus plumarius* en *Galeopsis Tetrahit*. In hoofdstuk III en IV werd hetzelfde aangetoond voor verschillende *Commelinaceae* en werd ook invloed van groeistof op *Bryophyllum calycinum* gevonden.

CHOLODNY (1926) vond, dat groeistof uit maïscoleoptielen op *Lupinus* werkt; NIELSEN (1928, 1930) vond een groeiversnellende werking van *Rhizopine* op *Avena* en *Bellis perennis*; terwijl ikzelf een invloed van groeistof op de groei van *Bellis perennis* aantoonde (1927).

Mijn boven beschreven proeven brengen opnieuw materiaal, naast dat uit deze publicaties, voor de opvatting, dat de werking van groeistof niet specifiek is.

Bij *Galeopsis Tetrahit* is het blad, dat boven het internodium zit, van invloed op het reactievermogen van dat internodium. Een invloed van het blad op de stengelgroei vond Mej. BERNHEIM (1930) bij *Dahlia variabilis*, *Helianthus annuus* en *Ricinus communis*. Deze invloed zou misschien aan groeistofoetoevoer te wijten kunnen zijn. Voor *Galeopsis Tetrahit* kon dit niet aangetoond worden, terwijl het voor *Bryophyllum calycinum* waarschijnlijk is gemaakt (proef 22).

SAMENVATTING

Nadat men bij *Tradescantia fluminensis*, door decapiteeren van het internodium, de groei en het geotropisch reactievermogen zoo goed als geheel heeft opgeheven, treden beide na toevoegen van groeistof weer op.

Hetzelfde kon aangetoond worden voor eenige andere *Commelinaceae*.

Een geogroei-reactie kon bij *T. fluminensis* niet aangetoond worden.

Perceptie en reactie zijn niet verdeeld over knoop en internodium.

Volwassen internodia krijgen na het toevoegen van groeistof geen hernieuwd reactievermogen.

Het knoopweefsel en het blad hebben invloed op de grootte van het reactievermogen van het eronder liggende internodium. De okselknop heeft geen invloed.

Knoopweefsel, blad of okselknop hebben geen invloed op het reactievermogen van het internodium, dat er naar boven aan grenst.

Stengels van *Bryophyllum calycinum*, die, ontdaan van hun bladeren, hun geotropisch reactievermogen verloren hebben, reageeren weer op de zwaartekracht, als groeistof op de bladstelen gezet wordt.

In de verticale stand heeft bij *Tradescantia fluminensis*, in het volwassen gedeelte van een onvolgroeid internodium, alleen groeistoftransport plaats aan de dorsale zijde; in de horizontale stand heeft alzijdig groeistoftransport plaats.

Elk internodium vertoont naast de epinastie een laterale nastie, waarvan de richting tegengesteld is aan die van de nastie in het voorafgaand of opvolgend internodium.

Ook bij toevoegen van groeistof doet zich het verschijnsel voor, dat een dorsaalconvexe kromming intensiever verloopt, dan een dorsaalconcave.

Groeistof werkt op *Dianthus plumarius* en *Galeopsis Tetrahit*.

Hiermede zijn eenige voorbeelden gegeven, waaruit blijkt, dat de werking van groeistof niet specifiek is.

LITTERATUUR-OPGAVE

- BARTH, R., (1894), Die geotropischen Wachstumskrümmungen der Knoten. Diss. Leipzig.
- BERNHEIM, K., (1930), Beitrag zur Kenntnis des Internodialwachstums. Beih. Bot. Centr. bl. Bd. 46.
- BEYER, A., (1928), Beiträge zum Problem der Reizleitung. Zeitschr. f. Bot. Bd. 20.
- BRIQUET, J., (1893), Monographie du genre Galeopsis. T. 52 des Mém. cour. et Mém. d. Sav. étrangers publ. p. l'acad. royale de Bruxelles.
- BURKOM, J. VAN, (1913), Het verband tusschen den bladstand en de verdeeling van de groeisnelheid over den stengel. Diss. Utrecht.
- CHOLODNY, N., (1926), Beitrag zur Analyse der geotropischen Reaktion. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 65.
- , (1927), Wuchshormone und Tropismen bei den Pflanzen. Biol. Zentr. bl. Bd. 47.
- , (1928), Beiträge zur hormonalen Theorie von Tropismen. Planta. Bd. 6.
- , (1929), Wachstum des vertikal und horizontal orientierten Stengels. Planta. Bd. 7.
- CLARKE, C. B., (1881), Commelinaceae. Monographiae Phanerogamorum. A. & C. DE CANDOLLE. Vol. III.
- DARWIN, FR., (1899), On geotropism and the localisation of the sensitive region. Ann. Bot. Vol. 13.
- DOBROWOLSKI, J. M., (1917), Ueber den Einfluss der Blätter auf die Richtung der Internodien. Anz. d. Akad. d. Wissensch. Krakau Math. nat. wiss. Kl. Reihe B.
- DOLK, H. E., (1930), Geotropie en groeistof. Diss. Utrecht.
- ELFVING, F., (1884), Ueber das Verhalten der Grasknoten am Klinostaten. Oefversigt of Finska Vetensk. Soc. Förhandl. 26.
- GRADMANN, H., (1925), Untersuchungen über geotropische Reizstoffe. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 64.
- , (1930), Die tropistischen Krümmungen als Auswirkungen eines gestörten Gleichgewichts. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 72.
- GRAVIS, A., (1898), Recherches anatomiques et physiologiques sur le Tradescantia virginica L. Bruxelles.
- HEYN, A. N. J., (1931), Der Mechanismus der Zellstreckung. Rec. d. Trav. bot. Néerl. T. 28.

- JOST, L., (1923), BENECKE-JOST Pflanzenphysiologie. Jena.
- , (1924), Ueber den Geotropismus der Grasknoten. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 42.
- KNIEP, H., (1910), Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Bewegungen der Laubblätter und die Frage der Epinastie. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 48.
- KOHL, F. G., (1894), Die Mechanik der Reizkrümmungen. Marburg 1894.
- , (1900), Die paratonischen Wachstumskrümmungen der Gelenkpflanzen. Bot. Zeit. Bd. 58.
- LOEB, J., (1917), Influence of the leaf upon root formation and geotropic curvature in the stem of *Bryophyllum calycinum* and the possibility of a hormone theory of these processes.
- LUXBURG, H. GRAF, (1905), Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropischen Bewegung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 41.
- MIEHE, H., (1902), Ueber korrelative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 37.
- NIELSEN, N., (1928), Untersuchungen über Stoffe, die das Wachstum der *Avena Koeoptile* beschleunigen. Planta. Bd. 6.
- , (1930), Untersuchungen über einen neuen Wachstumsregulierenden Stoff: Rhizopin. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 73.
- NOLL, F., (1888), Beitrag zur Kenntnis der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen. Arb. d. bot. Inst. Würzburg 3.
- NUERNBERGK, E. und BUY, H. G. DU, (1930), Ueber Methoden zur Analyse von Wachstumserscheinungen. Rec. d. Trav. bot. Néerl. T. 27.
- OOSTERHUIS, J., (1931), Der Einfluss der Knospen auf das Stengelwachstum von *Asparagus plumosus* und *A. Sprengeri*. Rec. d. Trav. bot. Néerl. T. 28.
- PAAL, A., (1919), Ueber phototropische Reizleitung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 58.
- PFEFFER, W., (1893), Druck und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Abh. d. Sachs. Ges. d. Wiss., Math. nat. wiss. kl. 21.
- RAWITSCHER, F., (1923), Epinastie und Geotropismus. Zeitschr. f. Bot. Bd. 15.
- , (1925), Beiträge zur Theorie des Plagiogeotropismus. Zeitschr. f. Bot. Bd. 17.
- RENTSCHLER, H., (1929), Beiträge zur Kenntnis der Wachstumskrümmungen von Blattpolstern und Stengelknoten. Bot. Arch. Bd. 25.
- SACHS, J., (1872), Längenwachstum der Ober- und Unterseite horizontal gelegter sich aufwärts krümmender Sprosse. Arb. d. bot. Inst. Würzburg 1.
- SCHREITER, R., (1909), Ueber Heliotropismus der Stengelknoten. Diss. Leipzig.
- SCHUMACHER, M., (1923), Dekapitation und geotropische Krümmungsfähigkeit von Sprossen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 62.
- SEUBERT, E., (1925), Ueber Wachstumsregulatoren in der Koeoptile. Zeitschr. f. Bot. Bd. 17.
- STARK, P., (1927), Das Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuerer Erfahrungen. Ergebn. d. Biol. Bd. 2.

- UYLDERT, I. E., (1927), De invloed van groeistoffen uit coleoptielen van *Avena* op den groei van gedecapiteerde bloemstengels van *Bellis perennis*. Versl. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam. Bd. 36.
- VRIES, H. DE, (1880), Ueber die Aufrichtung des gelagerten Getreides. Landw. Jahrb. IX.
- WENT, F. A. F. C., (1930), Ueber wurzelbildende Substanzen bei *Bryophyllum calycinum* Salisb. Zeitschrift f. Bot. Bd. 23.
- WENT, F. W., (1928), Wuchsstoff und Wachstum. Rec. d. Trav. bot. Néerl. T. 25.
- ZIMMERMANN, W., (1927a), Die Georeaktionen der Pflanzen. Ergebn. d. Biol. Bd. 2.
- , (1927b), Beiträge zur Kenntnis der Georeaktionen I und II. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 66.

STELLINGEN

I

Bij *Tradescantia fluminensis* VELL. heeft groeistoftransport plaats.

II

Uit de proeven van Mej. NICOLAI blijkt, dat de groeivertraging, die gepaard gaat met opzwellingen, door CHOLODNY bij wortels van *Zea Mays* waargenomen, niet aan de werking van groeistof behoeft te worden toegeschreven.

CHOLODNY, N., *Planta* 14, 1931.

NICOLAI, E. F. M., Over veranderingen van de permeabiliteit in wortelcellen. Diss. Leiden 1929.

III

Het is niet waarschijnlijk, dat het primaire infiltratie-product bij doorschoten stengels van tulpen suikerhoudend is.

IV

De opvatting, dat bij Vertebraten de vetzuren in den vorm van zeepen geresorbeerd worden, is niet langer houdbaar.

V

Bij dierlijke organismen komen alleen α -amylasen (volgens de nomenclatuur van VAN KLINKENBERG) voor.

KLINKENBERG, G. A. VAN, Over de scheiding en de werking der beide moutamylasen. Diss. Utrecht 1931.

VI

SCHUSSNIG heeft niet aangetoond, dat bij de Chlorophyceëen verband ontbreekt tusschen de ontwikkeling van de fasewisseling en die der voortplantingsorganen.

SCHUSSNIG, B., Oesterr. Bot. Zeitschr. 79, 1930.

VII

Er bestaat geen phylogenetisch verband tusschen Rhodophyceëen en Ascomyceten.

VIII

De bestaande meening, dat *Rhizoglyphus echinopus* Fum. et Rob. onschadelijk is voor gezonde bloembollen (HODSON, BUCKHURST) wordt niet weerlegd door HAHMANN.

HAHMANN, C., Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten u. Pflanzenschutz 41, 1931.

IX

De meening van BRENCHEY en WARINGTON dat B in verband zou staan met Ca-opname is niet voldoende gegrond.

BRENCHEY, W. E. and WARINGTON, K., Ann. Bot. 41, 1927.

X

Het is wenschelijk de toepassing van vivisectie bij demonstraties te beperken, door gebruik te maken van filmopnamen.

