



# Lengtekracht, groeistof en groei bij het coleoptiel van *Avena sativa*

<https://hdl.handle.net/1874/319369>

*Avena 192. 1934*

**LENGTEKRACHT, GROEISTOF  
EN GROEI BIJ HET COLEOPTIEL  
BIJ AVENA SATIVA**

**J. W. PFAELTZER**

BIBLIOTHEEK DER  
RIJKSUNIVERSITEIT  
UTRECHT.











LENGTEKRACHT, GROEISTOF EN GROEI BIJ HET  
COLEOPTIEL VAN AVENA SATIVA



THE UNIVERSITY OF CHICAGO  
LIBRARY

1954  
UNIVERSITY OF CHICAGO  
LIBRARY

*Diss. Utrecht 1934*

# LENGTEKRACHT, GROEISTOF EN GROEI BIJ HET COLEOPTIEL VAN AVENA SATIVA

## PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD  
VAN DOCTOR IN DE WIS- EN NATUUR-  
KUNDE AAN DE RIJKSUNIVERSI-  
TEIT TE UTRECHT, OP GEZAG VAN  
DEN RECTOR MAGNIFICUS DR. C. W.  
STAR BUSMANN, HOOGLEERAAR IN  
DE FACULTEIT DER RECHTSGELEERD-  
HEID, VOLGENS BESLUIT VAN DEN  
SENAAT DER UNIVERSITEIT TEGEN  
DE BEDENKINGEN VAN DE FACUL-  
TEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE TE  
VERDEDIGEN OP MAANDAG 14 MEI,  
DES NAMIDDAGS TE 4 UUR,

DOOR

JOHAN WILLEM PFAELTZER,  
GEBOREN TE AMSTERDAM.

*1934*

Gedrukt bij de N.V. Techn. Boekhandel en Drukkerij J. WALTMAN JR. te Delft.

BIBLIOTHEEK DER  
RIJKSUNIVERSITEIT  
UTRECHT.





*AAN MIJN OUDERS.*





Bij het beëindigen van mijn academische studietijd sluit ik een reeks van zeer gelukkige jaren af. Ik wil daarom de gelegenheid niet voorbij laten gaan te dezer plaatse mijn welgemeende dank uit te spreken aan allen, die tot mijn wetenschappelijke vorming hebben bijgedragen en die deze levensperiode voor mij tot een zoo aangenaam tijdperk hebben gemaakt.

Hooggeleerde WENT, hooggeachte leermeester en promotor, Uw onderwijs en leiding vormden voor mij de kern van mijn studie. Uw bekende welwillendheid en de toewijding, waarmee gij U van Uw taak kwijt, hebben mij steeds met diepe bewondering voor Uw persoon vervuld. Voor de vele blijken van belangstelling, die ik niet alleen in het laboratorium, maar ook in Uw familiekring, heb mogen ondervinden, zal ik U blijvend dankbaar zijn.

Hooggeleerde WESTERDIJK, JORDAN, PULLE en NIERSTRASZ, Uw colleges en Uw practica toonden mij ieder op hun beurt hoe veelzijdig en hoe belangwekkend de problemen der biologie zijn en welk een bezieling en voldoening van haar bestudeering uit kan gaan. Ik acht het een bijzonder voorrecht tot Uw leerlingen behoord te hebben.

Hooggeleerde VAN DAM, door Uw enthousiasme en Uw onvermoeide energie, hebben Uw colleges bij mij een hechte grondslag voor de studie van het Spaansch gevormd. Hiervoor betuig ik U mijn oprechte dank.

Naast degenen, die mij tot steun zijn geweest bij de bewerking van mijn dissertatie, wil ik voor alles mijn dank betuigen aan U, mijn jaargenoten en andere goede vrienden. Gij hebt mij door Uw omgang een zonnige herinnering meegegeven aan mijn studietijd.





## INHOUDSOPGAVE.

---

HOOFDSTUK I.	Blz.
<b>Historisch overzicht, doel van het onderzoek en materiaal.</b>	
§ 1. Overzicht van de literatuur . . . . .	11
§ 2. Doel van het onderzoek . . . . .	22
§ 3. Materiaal . . . . .	27
HOOFDSTUK II.	
<b>Lengtekracht en geotropische gevoeligheid.</b>	
§ 1. Methodiek en inleiding . . . . .	29
§ 2. Lengtekracht en transport van de groeistof. . . . .	32
§ 3. Lengtekracht en verbruik van de groeistof. . . . .	41
§ 4. Lengtekracht en werking van de groeistof op de celwand . . . . .	41
§ 5. Het Bremekampeffect.	
A. Inleiding . . . . .	49
B. Nieuwe prikkels . . . . .	60
C. Nieuwe groeiomstandigheden . . . . .	68
D. Proeven met <i>Vicia Faba minor</i> . . . . .	74
§ 6. Samenvatting . . . . .	75
HOOFDSTUK III.	
<b>Lengtekracht en polariteit.</b>	
§ 1. Inleiding en methodiek . . . . .	77
§ 2. Voorloopige proeven . . . . .	83
§ 3. Verloop van het transport . . . . .	86
§ 4. Karakter van het transport.	
A. Transport bij verschillend hooge uitgangskoncentratie . . . . .	92
B. Verbruik van de groeistof . . . . .	95

C. Vergelijking met het normale transport . . . . .	98
§ 5. Samenvatting . . . . .	101

## HOOFDSTUK IV.

<b>Bepaling van de groei bij planten in inverse stand.</b>	102
--	-----

## HOOFDSTUK V.

<b>Proeven over de invloed van verwondingen.</b>	106
Samenvatting van de belangrijkste resultaten . . . . .	113
Literatuur-opgave . . . . .	115

## HOOFDSTUK I.

### Historisch overzicht, doel van het onderzoek en materiaal.

#### § 1. Overzicht van de literatuur.

Bezien wij de literatuur, die bij orthotrope plantendeelen de werking van de zwaartekracht beschrijft, dan blijkt, dat deze aanvankelijk slechts handelt over de reactie van de *dwaars aangrijpende* zwaartekracht, dus over de geotropische kromming. Eerst later kwam men tot de vraag of aan de zwaartekracht ook een invloed moet worden toegeschreven, wanneer haar *richting samenvalt met de lengte-as* van de plant.

In het hier volgend overzicht zullen enkele voorbeelden vermeld worden van de invloed, die deze „*lengtekracht*” uitoefent

- 1°. op het groeiproces en
- 2°. op de verdeeling van de groei, anders gezegd op de kromming.

Een beschrijving van dergelijke reacties treffen wij in talrijke publicaties aan, waarbij echter herhaaldelijk blijkt, dat de mededeeling gefundeerd is op een enkele incidenteele waarneming. In dit geval is de naam van de auteur *klein* gedrukt. Wordt de naam van de onderzoeker in *grootte* letters weergegeven, dan wil dit zeggen, dat zijn uitspraak op een meer uitgebreid onderzoek berust.

De resultaten van vele onderzoekingen pleiten voor een afzonderlijke behandeling van de geotropische reacties van *knoopen*. (SACHS 1872, BARTH 1894, JOST 1924, LUXBURG 1905). Waarschijnlijk zijn deze abnormaliteiten uit de groei-stofprocessen te verklaren (H. SCHMIDT 1933). De waarnemingen bij *gelede deelen* zijn in dit verslag daarom niet opgenomen.



De literatuur is ingedeeld volgens de methoden, die door de verschillende onderzoekers gebruikt werden. Dit zijn:

1°. *rotatie* om de horizontale as van de klinostaat, waarbij de plant dus geen druk in de lengterichting ondervindt. Zie blz. 12.

2°. plaatsing in de *inverse stand*, waarbij de van de top naar de basis gerichte positieve kracht plaats maakt voor een negatieve kracht, die van de basis naar de top werkt. Zie blz. 13.

3°. *centrifugeeren*, waarbij de grootte van de lengtekracht naar willekeur gewijzigd kan worden. Zie blz. 16.

4°. onderzoek van krachten, welke bij de theoretische beschouwing in een component *dwaars* op de lengte-as van het orgaan en een *evenwijdig* aan de lengte-as van het orgaan ontbonden kunnen worden. Indien de invloed van de lengtecomponent met de werking van een lengtekracht vergeleken mag worden, dan beschikken wij hier over een tweede methode om de grootte van de lengtekracht naar willekeur te wijzigen. Voor gegevens over de invloed van een gelijktijdig werkende lengte- en dwarskracht op de groei zie blz. 16; voor id. op de kromming zie blz. 18.

### **Rotatie om de horizontale as van de clinostaat.**

TALTS (1932) vindt, dat de snelheid van deze rotatie van invloed is op de kromming. *Vrij* van een geotropische prikkeling is de plant gedurende de rotatie dus stellig niet. [v. CZAPEK (1898), Koningsberger (1922)].

a. Een invloed van de lengtekracht wordt waarschijnlijk gemaakt door de volgende gegevens:

JULIEN RAY (1897) vindt, dat de groei van de hyphen van *Sterigmatocystis alba* van Tieghem bij deze rotatie in hooge mate bevorderd wordt.

BREMEKAMP (1912) beschrijft bij windende planten (*Pharbitis hispida* Ch.) een groeivermindering tot op de helft

van de oorspronkelijke waarde. In zijn artikel van 1915 geeft hij aan, dat door rotatie de geotropische gevoeligheid van coleoptielen van *Avena sativa* verhoogd wordt. Mej. ZOLLIKOFER (1921) constateerde bij hetzelfde object een versnelling van de groei; KONINGSBERGER (1922) een vertraging. Mej. STOPPEL (1923) herhaalt en bevestigt BREMEKAMP's proeven van 1915 bij coleoptielen van *Hordeum vulgare*.

b. Tegen een werking van de lengtekracht pleiten de waarnemingen van ELFVING (1880).

Volgens deze auteur wijzigen de wortels van *Lupinus* en *Pisum sativum* hun groei niet gedurende de rotatie; een uitspraak, die bevestigd wordt door:

SCHWARZ (1881) bij wortels van *Vicia Faba*, *Pisum sativum* en hypocotylen van *Helianthus annuus*,

KLEM (1893) bij *Caulerpa prolifera*,

HERING (1904) bij kiemplanten van *Avena sativa*, *Hordeum vulgare*, *Secale cereale*,

KONINGSBERGER (1924) bij het coleoptiel van *Avena sativa*,

DOLK (1930) en BEYER (1932) bij id.

In zijn publicatie van 1921 (bldz. 411) verklaart BREMEKAMP zonder proefnemingen te vermelden, dat de remmende invloed van de longitudinale kracht van geen beteekenis is voor de groei.

### Plaatsing in de inverse stand.

a. Onder de auteurs, die een invloed van de lengtekracht in deze stand opmerken, noem ik als eerste ELFVING (1880), die bij *Phycomyces nitens* een groeivertraging beschrijft. Ten onrechte worden herhaaldelijk in dit verband VOECHTING's

proeven uit 1882 met de bloemstelen van *Papaver* aangehaald. Vochting immers fixeerte de naar beneden gerichte bloemknop. Bij de torsies en krommingen, die de bloemsteel nu uitvoert, vermindert tenslotte de lengtegroei, terwijl de diktegroei abnormaal toeneemt. Het lijkt mij onjuist deze reactie's enkel aan de *lengtekracht* toe te schrijven. Wel dienen hier de proeven met twijgen van treurboomen genoemd te worden (VOECHTING 1884), die in inverse stand hun groei staken en afsterven. RICHTER (1894) beschrijft een *vertraging* in de groei bij stengels van *Chara fragilis*. Gelijke reactie werd waargenomen door:

- CZAPEK (1898) bij de coleoptielen van *Avena sativa*,  
 RACIBORSKI (1900) bij twijgen van tropische lianen (*Smilax*, *Gnetum*, *Dioscorea spec.*),  
 HERING (1904) bij kiemplanten, wortels en twijgen,  
 BISCHOF (1912) bij rhizoiden van *Marchantia polymorpha* en *Lunularia*,  
 BREMEKAMP (1912) bij de stengel van *Pharbitis hispida Ch.*

Hier tegenover kunnen wij de auteurs plaatsen, die een *groeiversnelling* in de inverse stand beschrijven. Ik noem:

- HERING (1904) bij *Phycomyces nitens*,  
 Mej. ZOLLIKOFER (1921) bij coleoptielen van *Avena sativa*,  
 ZIMMERMANN (1924) bij wortels van *Lepidium sativum*.

Het onderzoek van planten in de *inverse* stand is zeer bezwaarlijk, daar geotropisch gevoelige deelen zich dan in een labiel evenwicht bevinden. Het ontstaan van een kromming heeft men in de meeste gevallen trachten te voorkomen door



de plant slechts gedurende korten tijd in deze stand te houden. Indien men de invloed van een inverse stand gedurende langere tijd wenschte te onderzoeken, moest men tot hulpmiddelen overgaan. Zoo trachtte HERING (1904) bij positief phototropische organen een geotropische kromming te onderdrukken door de plant in de inverse stand te *belichten*. Wanneer de kromming toch te voorschijn kwam, bracht hij een *gewicht* van 23 gr. aan, waardoor het orgaan steeds de gewenschte richting behield. Voor de bevestiging van het gewicht moest de top doorboord worden. Het is onnoodig te zeggen, dat dergelijke methoden te grof zijn om een uitspraak over de werking van de lengtekracht toe te staan.

Afzonderlijk dient BREMEKAMP (1915) genoemd te worden, die na inverse stand een verhoogde *gevoeligheid* voor geotropische prikkels bij coleoptielen van *Avena sativa* waarneemt. Voordat geotropisch geprikkeld werd volgens de dwarse as, verving hij bij de eene groep planten de normale stand door de inverse; een tweede groep, die de normale stand behield, werd als contrôle gebruikt. Uit zijn getallen blijkt, dat de planten, die te voren invers hadden gestaan, zich bij een evenlange horizontale expositie sterker kromden dan de contrôle.

b. *Geen groeiverandering* in inverse stand ondergaat *Caulerpa prolifera* (KLEMM 1893). Hetzelfde constateert RICOME (1903) bij wortels van *Vicia Faba*. Hij bevestigt deze in inverse stand aan een slinger. Door de slinger een ellips te laten beschrijven, verkrijgt men een beweging, waarbij alle zijden een even groote dwarsprikkel ondervinden, terwijl in de lengte-as een negatieve kracht werkt, die weinig van  $1g$ <sup>1)</sup> verschilt. RICÔME kon onder deze omstandigheden niet de minste groeiverandering waarnemen.

---

<sup>1)</sup>  $g$  = gravitatie.



### Invloed van een centrifugale kracht.

a. Een invloed van een *centrifugale kracht* beschrijft N. J. C. MUELLER (1871, 1880) bij wortels van *Vicia Faba*. Als reactie op verschillend sterke krachten, vindt hij steeds een ongeveer even groote versnelling. In tegenstelling met MUELLER constateert ANDREWS (1903) steeds een geringe remming tijdens de langdurige inwerking van een positieve kracht. Proefobjecten zijn: spruiten en wortels van *Cucurbita*, *Helianthus* en *Pisum*. In zijn publicatie van 1921 verklaart ANDREWS echter, dat de groeiremming de dood ten gevolge heeft. Een dergelijke reactie nemen ook JOST en WISSMANN (1924) bij hypocotylen van *Vicia Faba* en *Helianthus annuus* waar. Na een kortstondige groeiversnelling volgt een sterke vertraging, waarop onder injectie van de intercellulairen het orgaan afsterft.

b. Aan een centrifugale kracht wordt *geen* invloed toegeschreven door:

ELFVING (1880) tot 50 g bij wortels van *Lupinus* en van *Pisum sativum*,

SCHWARZ (1881) tot 30 g bij wortels van *Vicia Faba*, *Pisum sativum* en hypocotylen van *Helianthus annuus*,

MOTTIER (1899) tot 1800 kilodynes bij wortels van *Zea mais*.

### Invloed van een gelijktijdig werkende lengte- en dwarskracht.

#### Invloed op de groei.

a. Waarnemingen, die de werking van de lengtekracht onder deze omstandigheden waarschijnlijk maken, treffen wij reeds aan bij SACHS (1887). Hij vindt in horizontale stand een vertraging van de groei. Als object gebruikte hij de wortels van *Vicia Faba* en van *Aesculus Hippocastanum*. Onder deze omstandigheden merkt NOLL (1888) bij stengels van

*Hippuris vulgaris* een versnelling van de gemiddelde groei op. Bij epi- en hypocotylen van *Helianthus*, *Lupinus*, *Cucurbita*, *Pisum* en *Phaseolus* stelt COPELAND (1900) steeds een versnelling van de groei vast, terwijl GIESENHAGEN (1901) bij rhizoïden van *Chara fragilis* en SCHTSCHERBAK (1910) bij hypocotylen van *Lupinus albus* (in dwangtoestand) een vertraging konden constateeren. NEMECEK (1922) gaat de groei na van stengels en wortels, die uit hun normale stand worden gebracht. (Stengels van *Phaseolus coccineus* en *Helianthus annuus*, wortels van *Zea mais* en *Pisum sativum*). Hij komt tot de uitspraak, dat de lengtekracht remt bij *negatief* geotropische organen, wanneer de kracht in de richting van de groei werkt; bij *positief* geotropische organen, wanneer de kracht tegengesteld aan de groei gericht is. LOEFFLER (1923) vindt een verminderde groei bij kiemplanten van *Phaseolus*, die uit de vertikaal worden gebracht; hetgeen door RAWITSCHER wordt bevestigd (1924). Een versnelling vinden Mej. ZOLLIKOFER (1921) en WEBER (1926) bij het coleoptiel van *Avena sativa* in dwangtoestand. Volgens BEYER (1932) wordt in horizontale stand bij uitgegroeide plantendeelen de celstrekking hervat. Als proefobject koos hij de bloemsteel van *Taraxacum*, en de hypocotylen van *Impatiens* en *Cucurbita*.

b. Hiertegenover stel ik de mededeelingen, die *tegen* een werking van de lengtekracht pleiten, b.v. die van VON LUXBURG (1905). Hij kon gedurende de reactietijd van de geotropische opwaartsche kromming geen groeistoring vaststellen. (Objecten waren wortels van *Lupinus albus* en *Vicia Faba*; spruiten van *Hippuris vulgaris*; coleoptielen van *Avena* en *Triticum*; de sporangiumdrager van *Phycomyces nitens*). Bij hypocotylen van *Helianthus* en van *Lupinus* bepaalt CHOLODNY (1929) met zijn micropotometer de irreversibele volumevermeerdering (groei) in normale en in horizontale houding. Hij neemt niet het minste verschil waar. Hiermee in overeenstemming vinden NAVEZ en ROBIN-

SON (1932), dat ten opzichte van de normale groei bij de geotropische kromming de relatieve verlenging van de convexe zijde even groot is als de relatieve verkorting van de concave zijde. ROBINSON en NAVEZ gebruikten bij hun proeven het coleoptiel van *Avena sativa*. De groei van de neutrale as (de lijn, die even ver van de concave als van de convexe zijde verwijderd is) wijzigt zich niet gedurende een geotropische kromming [volgens NAVEZ (1933) bij wortels van *Lupinus* en van *Zea mais*].

### **Invloed van de gelijktijdig werkende lengte- en dwarskracht.**

#### **Invloed op de kromming.**

a. Een invloed van de lengtekracht onder deze omstandigheden toont ons het onderzoek van Mej. RISS (1914). Zij stelt zich de vraag of er een geotropische *stemming* bestaat. In het eerste deel van haar publicatie beantwoordt zij deze vraag ontkennend ten opzichte van de zwaartekracht, die loodrecht op de plant werkt. Zij vindt namelijk, dat de gevoeligheid voor een éézijdige dwarskracht niet verandert onder invloed van een gelijktijdige alzijdige dwarsprikkeling.

Het tweede deel van haar mededeeling heeft betrekking op de lengtekracht. Zij plaatst wortels van lupine horizontaal en vergelijkt deze met exemplaren, die in horizontale stand in de lengte-as een centrifugale kracht van 2 tot 100 g onder vinden. Hierbij blijkt de reactie op de dwars werkende zwaartekracht geringer te worden, wanneer gelijktijdig met deze kracht een positief of negatief gerichte centrifugale kracht werkt. Zij stelt zich voor, dat de werking van de resultante van lengte- en dwarskracht verdeeld kan worden in een verandering van de „tonus” door de component in de lengte-as en een tropistische reactie op de dwarscomponent. Voor het begrip „tonus” verwijst zij naar PFEFFER (1904) en MIEHE (1902), die de tonus omschrijven als „specifieke toestand van de prikkeling”, als „spanning”, als „de



door uit- en inwendige prikkels bepaalde evenwichtstoestand, die op ieder oogenblik de manier van reageeren bepaalt".

Een jaar later kan BREMEKAMP (1915) met een zelfde methodiek bij coleoptielen van *Avena sativa* de remming van de *positieve* kracht bevestigen, voor de *negatieve* lengtekracht vindt hij echter een kromming bevorderende invloed. Dit toont hij aan met behulp van een centrifugale kracht van 1g. Een gelijksoortige invloed van plus 1g en min 1g bestaat echter ook, wanneer de lengtekracht vóór of ná de dwarskracht toegediend wordt. Dit bewijst hij door de plant, die vóór of ná de dwarsprikkeling korten tijd invers geplaatst werd, te vergelijken met de plant, die behoudens de horizontale prikkeling steeds normaal is blijven staan.

LUNDEGARDH (1917) bepaalt de presentatietijden voor wortels van *Pisum sativum* en *Cucurbita Pepo*. Bij een rotatie, loodrecht op de horizontale as, is de reactie eerder zichtbaar, dan in de normale stand. De *remmende* werking van de *positieve* lengtekracht in de *bovenste* quadranten van het rotatievlak moet in dit geval dus zijn opgeheven door een *versnelling* van de reactie veroorzaakt door de *negatieve* lengtekrachten in de *onderste* quadranten.

In de *rotatiekrommingen* van ZIMMERMANN (1924, 1926, 1927) vinden wij een duidelijk beeld van de reactie *versterkende* werking van de *inverse* stand en de reactie *verzwakende* werking van de *normale* stand. Objecten zijn wortels van *Lepidium sativum*, *Vicia Faba* en van *Lupinus albus*. Bij de rotatie, loodrecht op de horizontale as van de klinostaat, onderscheiden zich de twee horizontale standen, die de plant telkens na 180° draaien inneemt;

1°. door de richting, die de dwars werkende zwaartekracht ten opzichte van het orgaan bezit;

2°. door het feit, dat bij de rotatie op de ééne horizontale de normale stand volgt, op de andere horizontale stand de inverse.

Volgens BREMEKAMP (1915) en LUNDEGARDH (1917) is de reactie op een dwarsprikkel geringer, wanneer hierop de



normale stand volgt, dan wanneer hierop de inverse stand volgt. De reacties op de twee horizontale standen van één omwenteling zullen elkaar dus niet volkomen opheffen. Bij rotatie kunnen de verschillen van de opeenvolgende omwentelingen zich summeeren tot een kromming. De richting van deze „rotatiekromming” komt overeen met de kromming, welke de plant zou uitvoeren, indien zij *die* horizontale prikkelstand behield, die aan de inverse stand voorafgaat.

Naast deze rotatiekromming toont ZIMMERMANN ons tevens de lengtekrachtwerking op een *enkele* geotropische dwarsprikkeling. Evenals BREMEKAMP (1915) plaatst hij na horizontale prikkeling de ééne groep planten invers, de ándere groep normaal. Vervolgens worden beide groepen zoolang evenwijdig aan de horizontale as geklinostateerd tot de reactie op de horizontale stand als een duidelijke kromming te zien is. De groep, die invers gestaan had, vertoonde een sterker kromming dan de andere.

Tenslotte bewijst hij de invloed van de lengtekracht door bepaling van de optimale prikkelstand in dwanghouding en door intermitterende prikkeling in standen  $60^\circ$  *boven* en  $60^\circ$  *onder* de horizontaal. (In de optimale prikkelstand is de lengtecomponent invers gericht; bij de intermitterende prikkeling is steeds de prikkel sterker, die door de kracht met een inverse lengtecomponent veroorzaakt wordt.)

PORODKO (1924) merkt op, dat de hoofdwortels van *mais* bij hun ontwikkeling nooit volkomen verticaal groeien. Hetzelfde werd ook reeds door SACHS (1874) vermeld.

Mej. VON UBISCH (1925, 1927, 1928, 1933) ziet in dit feit een voorbeeld van een dwarse prikkeling, welke reactie door de lengtekracht onderdrukt wordt. Met behulp van centrifugale krachten onderzoekt zij bij welke lengtecomponent de reactie op de dwars-component juist niet meer tot uiting komt. Zij stelt een formule op, die aan de eene zijde van het teeken de *krommingsdrang*, aan de andere zijde de *remming* weergeeft. Aangezien de dwarscomponent van een kracht evenredig is met de *krommingsdrang*, veronderstelt

zij, dat de lengtecomponent evenredig zal zijn met de remming. In het geval, dat de krommingsdrang juist wordt onderdrukt door de lengtecomponent, kan tusschen beide deelen van de formule het gelijkteeken geplaatst worden. Aangezien de grootte van lengte- en dwarscomponent bekend zijn, is het mogelijk de waarde te bepalen van de „lengtekrachtcoëfficiënt”, die een maat voor de remming vormt.

METZNER (1929) vindt  $120^\circ$  als optimale prikkelstand voor de wortels van *Lupinus albus*. Hij tracht eveneens het verband tusschen krommingsdrang en remming in een formule weer te geven. Hierin is de remming niet slechts afhankelijk van de grootte van de lengtecomponent (evenredig met de *cosinus* van de uitwijkingshoek), doch ook van de prikkel, die in de *dwarse* richting werkt (evenredig met de *sinus* van de uitwijkingshoek).

De wiskundige formulering van de remming komt bij dit onderzoek verder niet ter sprake. Ik laat de gedachtenwisseling en de onderlinge kritiek van VON UBISCH—RAWITSCHER (1926) — ZIMMERMANN (1927) — METZNER (1929) en DOLK (1930) over deze kwestie dus buiten beschouwing.

DOLK (1930) herhaalt met coleoptielen van *Avena sativa* de proef van ZIMMERMANN, waarbij de horizontaal geprikkelde plant in het eene geval *normaal*, in het andere geval *invers* geplaatst wordt. De kromming voert de plant in beide gevallen op de klinostaat uit. Zijn resultaten zijn gelijkloidend aan die van ZIMMERMANN, namelijk: Een inverse stand bevordert de reactie op een voorafgaande dwarsprikkel, de normale stand remt een dergelijke reactie.

b. Zonder *eenige* invloed van de lengtecomponent op te merken, bewijst GILTAY (1910), dat orthotrope deelen (wortels van de erwt) zich steeds volgens de *resultante* van de zwaartekracht en een centrifugale kracht van 1g instellen. BUDER (1919) spreekt de veronderstelling uit, dat deze resultante wet ook wel voor krachten grooter dan 1g zal gelden.

## § 2. Doel van het onderzoek.

Uit het overzicht van de literatuur is gebleken, hoe verschillend de waarde beoordeeld wordt van de lengtekracht voor het groei- en krommingsproces. Ik heb mij ten doel gesteld, de invloed van de lengtekracht na te gaan zoowel op de groei en de kromming, als op de daar mee verbonden *groei-stofprocessen*.

In de publicaties over de werking van de lengtekracht op het krommingsvermogen wordt steeds de uitdrukking „*tonus van de plant*” gebezigd. Deze term is door PFEFFER (1892) overgenomen uit de dierlijke physiologie. Aangezien voor de uitdrukking „*tonus*” noch in de botanie, noch in de zoölogie<sup>1)</sup> een vaste definitie bestaat, is men dit woord gaan gebruiken voor begrippen, die elkaar niet meer dekken. Op botanisch gebied geloof ik, dat het gebruik van dit woord volkomen overbodig is, daar het steeds vervangen kan worden door „*het reactievermogen van de plant*”.

Voor een invloed van de lengtekracht op het *reactievermogen* pleiten de gegevens uit de publicatie van BREMEKAMP (1915) en die uit het laatste hoofdstuk van DOLK's dissertatie (1930). Hier vinden wij vermeld een invloed van de lengtekracht, die:

- a. gedurende de werking van de dwarskracht optreedt,
- b. de werking van de dwarskracht volgt,
- c. aan de werking van de dwarskracht voorafgaat.

In de onder a genoemde proefopstelling vormt de kracht, die in de lengte-as van het coleoptiel werkt tezamen met de kracht, loodrecht op de lengte-as van het coleoptiel, een resultante.

<sup>1)</sup> BAYLISS gaat niet verder dan te zeggen: "This word implies a state of persistent excitation".



Voor de hypothese, dat de reactie op deze resultante ontstaat door samenwerking van de afzonderlijke reacties op de loodrecht ontbondenen <sup>1)</sup>, ontbreekt ieder bewijs. De proefopstelling onder a genoemd, is daarom in dit onderzoek niet gebruikt.

Volgens de hedendaagsche opvattingen wordt de stroom groeistof, die uit de top van het coleoptiel neerdaalt, door een dwars gerichte zwaartekracht uit haar oorspronkelijke richting afgebogen. De eene zijde van het orgaan ontvangt hierdoor meer groeistof dan de andere en aangezien de groeistof een van de factoren is, die de celstrekking bepaalt, zal deze celstrekking aan *die* zijde het grootst zijn, waar de meeste groeistof aanwezig is.

Bij b wordt het coleoptiel na de dwarsprikkeling invers gezet en vervolgens geroteerd om de lengte-as; de contrôle komt na de dwarse prikkeling normaal te staan om daarna evenzoo zijn kromming op de klinostaat uit te voeren.

Uit fig. 1 kunnen wij nu zien, dat de uitkomsten van deze proefopstelling ons niet noodzaken een gevoeligheid voor inverse of normale stand te veronderstellen. Immers in de dwars-component van de zwaartekracht, die de afgebogen stroom groeistof bezit, is de verklaring vervat van de *reactie-remmende* werking van de normale stand (dwarscomponent trekt de stroom naar de verticaal terug, fig. 1A) en van de *reactie-versnellende* werking van de inverse stand (dwarscomponent bevordert de afbuiging uit de lengte-as, fig. 1B). Bij deze proeven ligt dus het zwaartepunt *eerder* in de vraag, waarom de groeistofstroom op een dwarskracht met een richtingsverandering reageert, dan in het onderscheid, dat tusschen de normaal of invers geplaatste cel bestaat.

<sup>1)</sup> In casu de component in de lengte-as en die in de dwarse as van het coleoptiel.



Om deze redenen gaf ik de voorkeur aan het onderzoek van de onder c (p. 22) genoemde proefopstelling. Nu toch is in de eerste plaats een prikkel volgens *lengte-as* noodig; een prikkel, waarop de plant niet met een kromming antwoordt. Hierna kan een *tweede* prikkelstand volgen uit welke reactie de nawerking van de voorafgegaane lengteprikkeling moet blijken. Voor deze tweede prikkel en zijn reactie koos ik de geotropische kromming van het horizontaal geplaatste coleoptiel. Zie hoofdstuk II, p. 29.

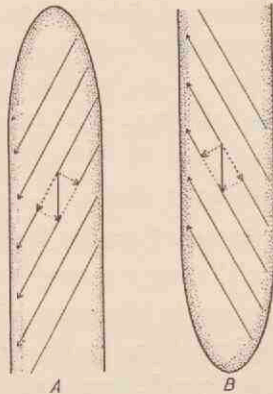


Fig. 1. Coleoptielen, die tevoren horizontaal hebben gestaan, worden vervolgens normaal (A) of invers (B) gezet. Bij A bezit de afgebogen groeistofstroom een dwarscomponent, die de stroom in de verticaal terugtrekt; in B bevordert de dwarscomponent de afbuiging. De dun getrokken lijnen geven de richting van de afgebogen groeistofstroom aan.

Het vraagstuk of de plant gevoelig is voor een kracht, waarvan de richting samenvalt met de *lengte-as*, heeft ook zijn waarde voor het probleem van de *polariteit*. De aanwezigheid van een geotropische reactie in de ruststand veronderstelt immers het voortdurend bestaan van een geoelectrisch potentiaalverschil. Dit phenomeen zal volgens de theorie van F. W. WENT (1932)<sup>1)</sup> op zijn beurt van invloed zijn voor de polariteitsverschijnselen.

<sup>1)</sup> Volgens F. W. WENT (1932) berust de polariteit op de aanwezigheid van een potentiaalverschil.

A. Denken wij ons ten eerste de normale stand vrij van iedere geotropische prikkelwerking, dan is de eerste consequentie, die uit deze veronderstelling voortvloeit, de volgende:

I. Elke kracht, die van de top naar de basis of omgekeerd werkt, heeft geen invloed op eenig proces. Zoowel in normale als in inverse stand wordt de stroom groeistof enkel door de polaire potentiaal gericht.

II. Zoodra de plant echter uit de verticaal wordt gebracht, treedt het geo-electrisch phenomeen op. Dit oefent naast de polaire potentiaal zijn richtende werking uit op de groeistof-deeltjes. De stroom groeistof stelt zich in volgens de resultante van beide electriche krachten.

III. Hoe meer de plant de horizontaal nadert, des te sterker komt het electriche phenomeen tot uiting, des te grooter is de afwijking van verticaal en resultante.

IV. Aan de zijwanden moeten wij dus de geotropische gevoeligheid toeschrijven, een gevoeligheid, die de dwarse wanden missen.

B. I. Nemen wij in de normale stand een geotropische werking aan, dan zullen wij steeds naast de eigen potentiaal met de geo-potentiaal rekening moeten houden.

II. In scheeve stand valt de resultante van beide electriche krachten buiten de lengte-as van de plant, waardoor als uiteindelijk gevolg een ongelijke groei van beide lengtezijden ontstaat.

III. Naarmate de plant verder uit de verticaal wordt gebracht, zal de resultante van eigen potentiaal en geo-potentiaal de stroom groeistof over een grooter hoek afbuigen.

IV. Tusschen de wanden van de cel behoeven wij ons geen physiologische verschillen te denken.

V. In inverse stand is de loop van het geo-potentiaalverschil juist omgekeerd als in normale stand. Al naar grootte en richting van de in de lengte-as werkende geotropie zal dus de som van eigen potentiaal en geo-potentiaal, anders gezegd, zal de kracht van de polariteit in sterkte wisselen.

Volgens opvatting A behoudt de polariteit onder alle omstandigheden een zelfde richting en intensiteit; volgens opvatting B kan de polariteit door een lengtekracht verzwakt en zelfs omgekeerd worden. De keuze tusschen A en B bracht mij tot het onderzoek naar de invloed van centrifugale krachten op de polariteit van het transport. Zie hoofdstuk III, p. 77.

De vraag of de lengtekracht door zijn aanwezigheid of door wijziging van zijn grootte een groeireactie veroorzaakt, is herhaaldelijk aanleiding geweest voor uitgebreide onderzoekingen. De conclusies, waartoe deze leidden, waren vooral in vroeger jaren zeer uiteenlopend. Thans pleiten echter een reeks van moderne onderzoekingen voor een onveranderde totale groei, welke stand de plant ook inneemt.

Bezien wij de onderzoekingen, die bij het coleoptiel van *Avena sativa* zich ten gunste van een geogroeireactie uitspreken, dan zijn dit ten eerste de groeiingen van Mej. ZOLLIKOFER (1921), en KONINGSBERGER (1922), die door de kritiek van BREMEKAMP (1925) en DOLK (1930) veel van hun waarde verloren hebben. De methodiek van Zollikofer sluit namelijk niet de aanwezigheid van „Manipulationsreaktionen” of verschuivingen van het object uit. Bij de zelfde auteur, bij Koningsberger en bij Stoppel (1923) vormen de dorsiventraliteitskrommingen een bron van onnauwkeurigheden voor de bepaling van de verticale lengtevermeerdering en van het krommingsvermogen na rotatie. Bij WEBER (1926) verbleven de proefobjecten in zeer nauwe glazen buisjes. Volgens Dolk (1930) verkeert het coleoptiel in dit geval onder dusdanig abnormale omstandigheden, dat

de uitkomsten niet op een zich vrij krommende plant mogen worden overgedragen.

Zoo rest ons slechts een aantal bewijzen tegen de geogroei-reactie. [DOLK (1930); BEYER (1932); NAVEZ en ROBINSON (1932)]. Bij deze proeven vormde zoowel groeimeting op de klinostaat als groeimeting gedurende de kromming het onderwerp van een nauwkeurig onderzoek. Het leek mij daarom niet overbodig ook de lengtevermeerdering in de *inverse stand*, die slechts zelden het onderwerp van een onderzoek vormde, met een moderne apparatuur na te gaan. Zie hoofdstuk IV, p. 102.

Het werkprogram kan dus samengevat worden in de volgende drie punten:

1. Bepaling van de gevoeligheid van het geotropisch krommingsproces voor de lengtekracht.
2. Onderzoek naar de invloed van sterke lengtekrachten op de polariteit.
3. Groeibepaling in inverse stand.

### § 3. Materiaal.

De haverplanten, in dit onderzoek gebruikt, behooren tot de zoogenaamde *Siegeshaver*. Voor de welwillende toezending spreek ik mijn dank uit aan dr. E. A. ÅKERMANN te Svalöv. De kweekmethode van deze planten en de methodiek van de groeistofanalyse vindt men uitvoerig beschreven in VAN DER WEY (1931); KOSTYTSCHEW—WENT (1931), p. 285; DU BUY en NUERNBERGK (1932), p. 476; F. A. F. C. WENT (1933).

Voor het verstrekken van groeistofpraeparaten (a-auxine uit urine) wil ik hier mijn erkentelijkheid betuigen jegens de heeren Prof. dr. F. KÖGL en dr. A. J. HAAGEN SMIT.



Het zaad van *Vicia Faba minor* is geleverd door de firma MANSHOLT, Westpolder (prov. Groningen).

Alle proeven voor 1 Januari 1933 zijn met in aarde gekweekte planten gedaan; na 1 Januari 1933 werden in water gekweekte planten als proefobject gebruikt.

## HOOFDSTUK II.

### Lengtekracht en geotropische gevoeligheid.

#### § 1. Methodiek en inleiding.

Het meten van de *geotropische* kromming van de intacte plant levert eigenaardige moeilijkheden op, daar de beide zijden van het gebogen coleoptiel geen concentrische cirkels vormen. NAVEZ en ROBINSON (1932, p. 136) beschrijven eveneens dit euvel, op grond waarvan zij de bepaling van de geotropische kromming met het gradenboogje volgens F. W. WENT (1928) verwerpen. Ik heb getracht bij de meting minder op de buiging van de zijwanden te letten, dan wel acht te slaan op de grootte van de zwarte vlakken (in fig. 2 voorgesteld door witte vlakken) ter weerszijden van de top gelegen. Op de wijzer van het gradenboogje was een rechthoekje aangebracht, waarvan de breedte ongeveer overeenkwam met de dikte van het cilindervormig deel van het coleoptiel. Wanneer ik dus de top van het schaduwbeeld tegen de bovenste korte rechthoekzijde schoof, kreeg ik een beeld, dat met fig. 2 overeenkwam. De wijzer van het gradenboogje moest  $\approx 00$  geplaatst worden, dat de vlakken, omsloten door de zijkanten van het schaduwbeeld en de omlijning van de rechthoek, even groot waren. Herhaalde metingen geven geen absoluut gelijke waarden, maar de relatieve bepaling schommelt binnen vrij enge grenzen.

Hier volgen enkele voorbeelden:

Eerste meting:

$6.60 \pm 7\%$  en  $7.32 \pm 10\%$ , verschil:  $+ 0.72 = + 10\%$ .

Tweede meting:

$4.44 \pm 8\%$  en  $4.87 \pm 6\%$ , verschil:  $+ 0.43 = + 9\%$ .

Derde meting:

$5.30 \pm 7\%$  en  $5.88 \pm 8\%$ , verschil:  $+ 0.58 = + 10\%$ .

Vierde meting:

$6.01 \pm 5\%$  en  $6.66 \pm 6\%$ , verschil:  $+ 0.65 = + 10\%$ .

Het verschil is hier uitgedrukt in percenten van de kleinste hoek.

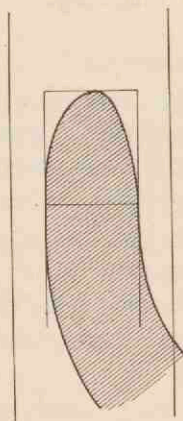


Fig. 2. Een rechthoek is gekrast in de wijzer van het gradenboogje, waarvan hier de zijkanten te zien zijn. Onder het gradenboogje ligt de photographie van een geotropisch gekromd coleoptiel. De wijzer wordt zoover gedraaid tot de vlakjes, ingesloten door de zijkanten van het schaduwbeeld en de omlijning van de rechthoek, even groot zijn.

Om de planten in staat te stellen in inverse stand of op de klinostaat water te kunnen opnemen, werd het coleoptiel aan de basis met de decapitatieschaar volgens VAN DER WEY afgesneden. Hierbij moet de schaar zóó gebruikt worden, dat de metalen plaatjes, die anders de top tusschen zich inklemmen, thans het deel van het coleoptiel insluiten, dat met de wortel in contact blijft. Men kan nu het coleoptiel van het primaire blad afschuiven, waarna het op een naald wordt geplaatst, die door een laag natte watten heensteekt. Bij een juiste keuze van dikte en grootte geeft de naald het coleoptiel voldoende steun om onwrikbaar onder alle omstan-

digheden de zelfde houding te blijven innemen. <sup>1)</sup> De plant wordt bij deze behandeling zooveel mogelijk aan de basis vastgehouden, daar deze voor contactprikkels veel minder gevoelig is, dan het apicale deel van het coleoptiel. Op deze wijze kunnen krommingen als gevolg van manipulaties vermeden worden.

Een groot voordeel van deze methode, bij het gebruik van agar en gedecapiteerde planten, is, dat men de proef in een ruimte van 100 % vochtigheid kan laten verlopen; door het verlies van de wortels is immers het vermogen om te druppelen verdwenen. In de donkere kamer is het zeer moeilijk de schommelingen van de vochtigheid te houden binnen het percentage, waar de plant nog juist niet druppelt en *dat*, waarbij de agar begint uit te drogen. De oorzaak hiervan schuilt niet zoozeer in de traagheid van de reactie van de hydroregulator [zie F. W. WENT (1928) p. 11 en DIJKMAN (1934) p. 402] als wel in de geringe capaciteit van de tot nu toe (November, 1933) gebezigde stoomvormers. Wanneer verscheidene mensen in de kamer werken is het noodzakelijk, terwille van een goede ventilatie, een vrije communicatie met de buitenlucht te laten bestaan. Bij koud, droog weer kon de vochtigheid slechts door hulpmiddelen hoog genoeg (boven de 85%) gehouden worden. De steenen vloer werd daartoe met kokend water overgoten.

Voor het onderzoek naar de invloed van de lengtekracht op de geotropische gevoeligheid is het allereerst noodzakelijk de plant aan de werking van de normaal gerichte zwaartekracht te onttrekken. Hiertoe kunnen wij het coleoptiel invers plaatsen of het laten roteeren om de lengte-as.

Deze proeven wil ik eerst in § 5 beschrijven tezamen met een uitgebreider onderzoek naar de geotropische gevoeligheid.

<sup>1)</sup> Later maakte ik van een principieel gelijke methode gebruik, waarbij echter het coleoptiel aan de buitenzijde gestut werd. Voor de beschrijving zie p. 68.



Daaruit zal blijken, dat onder de gegeven omstandigheden de waarde van de grootte van geotropische krommingen veel betrekkelijker is, dan ik aanvankelijk meende. Voor een goed begrip van de komende analyse dient hier echter wel het resultaat vermeld te worden. Dit luidde: Zoowel na klinostateeren als na inverse stand neemt het geotropisch krommingsvermogen bij intacte planten of bij gedecapiteerde coleoptielen toe. Een bevestiging van deze waarneming vond ik in BREMEKAMP's publicatie van 1915. De versterking van het krommingsvermogen door wijziging van de lengtekracht heb ik daarom „*Bremekampeffect*” genoemd.

Het was mijn bedoeling voor dit verschijnsel een verklaring te zoeken, die in het kader van de moderne inzichten over groeistof en de tropistische kromming past. Bij de analyse onderscheidde ik dus: productie-, transport-, verbruik-, en werking van de groeistof. Aangezien coleoptielen met een kunstmatige groeistofbron zich gelijk gedroegen als intacte coleoptielen, viel de productie verder buiten beschouwing. Ik kon dus direct met het transport beginnen.

## § 2. Lengtekracht en transport van de groeistof.

In het transport hoopte ik aanwijzingen te vinden voor een verdere analyse van het Bremekampeffect. Veronderstellen wij, dat bij de geotropische prikkeling de groeistofstroom een afbuiging ondergaat, die in normale stand of op de klinostaat weer verdwijnt, dan zal de hoeveelheid groeistof, die aan de eene zijde meer aangevoerd wordt dan aan de andere, afhangen van de snelheid van deze stroom. Verandert nu deze snelheid onder invloed van de lengtekracht, dan is het ook te verwachten, dat als nawerking van de rotatie of van de inverse stand, het verschil in de aangevoerde hoeveelheid groeistof aan weerszijden van het coleoptiel zich wijzigt.

Een verandering van de snelheid van de groeistofstroom behoeft nog geen wijziging in de totale groei van het coleoptiel te veroorzaken. De snelheid van het transport bepaalt

immers alleen de verdeeling van de groeistof resp. van de groei over het coleoptiel en niet de groei zelve.

Als zoodanig was bovenstaande hypothese niet in tegenpraak met de resultaten van DOLK e.a. over de ongewijzigde groei van het coleoptiel van *Avena* in normale stand en op de klinostaat.

Bij het onderzoek naar het transport werd in groote lijnen de methodiek van VAN DER WEY gevolgd. De opstelling van de proef was altijd zoo, dat het apicale deel van de cylinder met het groeistof-houdende blokje in contact stond. Wanneer er over invers transport wordt gesproken, wil dit dus *tevens* zeggen, dat de voorziening van de groeistof aan het apicale uiteinde plaats bleef vinden. De begrippen groeistofbevat- tend- of groeistofvrij blokje, evenals bovenste- of onderste blokje werden vervangen door resp. *donor* en *receptor*.

Een enkele opmerking over de analyse van de groeistof. Indien het maar even mogelijk was, verdunde ik een deel van de receptor. Het aantal planten, dat voor de analyse van het  $x^\circ$  bevattende blokje moest dienen, werd dus voor de helft voorzien van  $\frac{1}{2} x^\circ$ , voor de andere helft met  $x^\circ$ . Wij bepalen zodoende  $x$  op twee verschillende wijzen. Uit het resultaat van de proef bleek, dat de waarde van  $x$ , berekend uit beide uitkomsten, de werkelijkheid meer benaderde, dan het gemiddelde van een tweemaal zoo groote reeks met onderling gelijke blokjes.

Het resultaat van dit onderzoek kwam overeen met hetgeen VAN DER WEY (1932) over de invloed van de zwaartekracht op het transport schrijft. Nu eens waren de waarden voor het transport in inverse stand hooger, dan weer lager dan die in normale stand. Als voorbeeld vermeld ik hier de volgende uitkomsten:

#### TABEL I.

(De opgevangen hoeveelheid wordt steeds in procenten van de uitgangconcentratie uitgedrukt.)

- A. cylinders: 3 mm. lang; afkomstig uit het deel van het coleoptiel, dat 3—9 mm. onder de top ligt.  
oorspronkelijke concentratie van de donor: 260 graden.  
duur van het transport: 75 minuten.  
de receptor bevat in normale stand: 2.7 %.  
in inverse stand: 3.4 %.
- B. cylinders 2 mm. lang; 3—7 mm. onder de top gesneden.  
oorspronkelijke concentratie van de donor: 125 graden.  
duur van het transport: 60 minuten.  
de receptor bevat in normale stand: 10.0 %.  
in inverse stand: 9.4 %.
- C. cylinders: 1 mm. lang; 3—5 mm. van de top gesneden.  
oorspronkelijke concentratie van de donor: 100 graden.  
de receptor bevat in normale stand: in inverse stand:
- |               |         |         |
|---------------|---------|---------|
| na 30 minuten | 7.83 %  | 11.00 % |
| na 60 minuten | 14.66 % | 16.42 % |
- D. cylinders: 2 mm. lang; 3—7 mm. van de top gesneden.  
oorspronkelijke concentratie van de donor: 40 graden.  
de receptor bevat in normale stand: in inverse stand:
- |               |        |        |
|---------------|--------|--------|
| na 15 minuten | 7.6 %  | 6.7 %  |
| na 30 minuten | 11.2 % | 11.3 % |
| na 60 minuten | 19.4 % | 16.3 % |

zie fig. 3a.

Om de negatief gerichte zwaartekracht in staat te stellen gedurende langere tijd haar invloed uit te oefenen werden de cylinders gesneden uit planten, die een uur tevoren invers waren gezet.

De contrôle, bevatte cylinders uit planten, die steeds de normale stand behouden hadden.

Aanvankelijk scheen nu het transport tegen de zwaartekracht in met grooter snelheid en met grooter intensiteit te

verloopen. Fig. 3b en c laten zien, dat in inverse stand de eerste hoeveelheden groeistof eerder het ontvangende agar-blokje bereiken en dat tevens het verschil tusschen de opgevangen hoeveelheden met de tijd toeneemt: de lijnen divergeeren van de nulwaarde af.

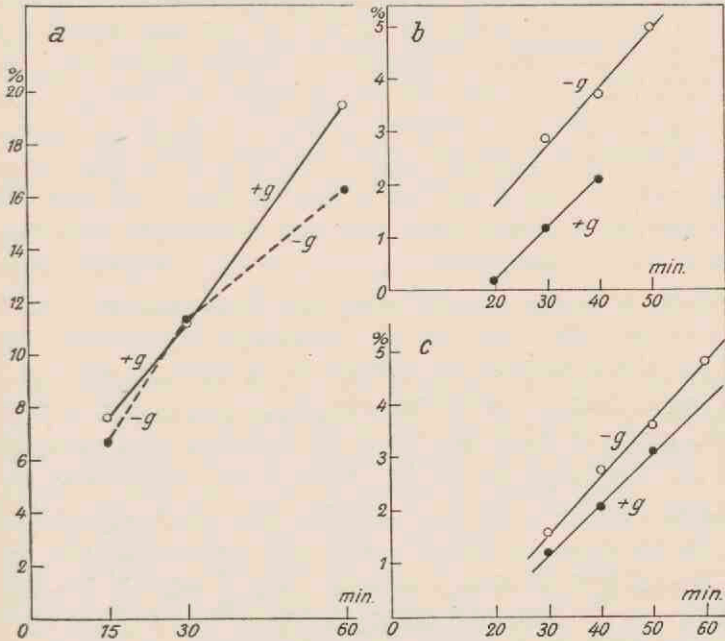


Fig. 3. Het transport van groeistof in normale en in inverse stand door cylinders van 2 mm. Abscis: tijd; ordinaat: hoeveelheid groeistof, opgevangen in de receptor, uitgedrukt in percenten van de uitgangconcentratie.

a. Cylinders gesneden uit planten, die steeds normaal zijn blijven staan. Uitgangconcentratie: 40 graden.

b en c. Cylinders voor het inverse transport zijn gesneden uit planten, die 1 uur tevoren invers zijn gezet; de andere cylinders als bij a. Uitgangconcentratie: 200 graden.

De tijden bij transportproeven werden liefst zoo gekozen, dat de opgevangen hoeveelheden groeistof direct of na een enkele verdunning te analyseeren zijn, d.w.z. dat de hoeveelheid per blokje in graden uitgedrukt niet boven de „grens-



hoek" ligt. Op de tijdlijn waren de punten van waarneming dus steeds binnen een bepaald interval samengedrongen. Thans beoogde ik echter een onderzoek van het transport over een *grootere* tijdsverloop. Hiertoe werd ten eerste ieder cilindertje afzonderlijk op zijn transport getoetst; elk agarblokje droeg niet meer twaalf cylinders zoo als tot nu toe het geval was, maar ieder twaalfde deel van een agarplaatje diende als groeistofbron en als groeistofontvanger voor één cylinder. Daarenboven werden receptor en donor bij het transport telkens ververscht. Voor het interval, waarmee de wisseling van de agar plaats had, koos ik de tijd, waarin het onderste blokje een hoeveelheid groeistof ontving, die direct voor de analyse geschikt was. De wijze van opstelling, zooals boven beschreven, veroorzaakte een transport, waarvan de omstandigheden in menig opzicht verschilden van die, welke gebonden zijn aan de opstelling volgens VAN DER WEY. Het cilindertje zal evenals bij de normale proef plotseling in contact komen met een abnormaal groote hoeveelheid groeistof. Door het transport daalt dus de concentratie in het blokje agar en wel het snelst in de onmiddellijke omgeving van het cilindertje. Binnen het blokje agar zal de groeistof zich verplaatsen naar het aanrakingsvlak tusschen cylinder en agar. Het is de vraag of snelheid en intensiteit van dit transport groot genoeg zijn, om de cylinder voortdurend een practisch constante concentratie van groeistof te verstrekken. In de receptor zal zich een gelijksoortig proces, maar nu in omgekeerde richting, voltrekken; hier vindt de verspreiding van het aanrakingsvlak naar de uit hoeken van het cubusje agar plaats.

VAN DER WEY vermeldt, dat een hooge concentratie van de groeistof nooit een hinderpaal voor snelheid of intensiteit van het normale transport behoeft te zijn. Gedurende de proef zal het transport zich dus van deze mogelijke groeistofstuwning niets behoeven aan te trekken. In de proeven, die nu volgen, komt het cilindertje na telkens gelijke tijden

met een nieuwe groeistof-bron van constante grootte in aanraking.

Mogelijke complicaties, veroorzaakt door de traagheid der diffusie in de agar, voltrekken zich hier dus binnen korter termijn en zouden daarom in mindere mate het beeld van het groeistof transport vertroebelen. In hoeverre proefjes met telkens vernieuwde groeistofbronnen meer met het verloop van het transport in de intacte plant overeenstemmen, dan de proeven volgens de opstelling van VAN DER WEY, wil ik hier buiten beschouwing laten.

Over de prikkeling evenwijdig aan de lengte-as het volgende. Twee opstellingen werden gebruikt.

A. Het transport verloopt direct tegengesteld aan de zwaartekracht.

B. Aanvankelijk is de richting normaal om eerst na eeningen tijd invers te verlopen.

De uitkomst van de proeven droeg er niet toe bij het beeld van de zwaartekrachtwerking op het transport te verhelderen. In tegendeel! De lijnen, die het verband tusschen de tijd en de som van de getransporteerde hoeveelheden in normale en in inverse stand moesten weergeven, kruisten elkaar. De verschillen waren vaak gering, zoodat een duidelijk resultaat niet uit deze getallen te lezen viel. Zie fig. 4a en b.

De receptor, die het eerst met het cilindertje in aanraking komt, ontvangt altijd minder groeistof dan de receptoren, die gedurende het tweede of derde half-uur met de cylinder in contact staan. Dit is verklaarbaar uit het feit, dat de hoeveelheid groeistof, die het cilindertje in de intacte plant bevat, veel geringer is, dan de hoeveelheden, die gedurende de transportproef uit de donor worden aangevoerd. Om deze moeilijkheid te ontloopen en eveneens om de fout van het individueele verschil tusschen de cylinders te ontgaan, werd nu de volgende proefopstelling gekozen: Na een *inverse* voorprikkeling van 1 uur werd het zelfde cilindertje gedurende  $\frac{1}{2}$  uur op zijn transportvermogen onderzocht.

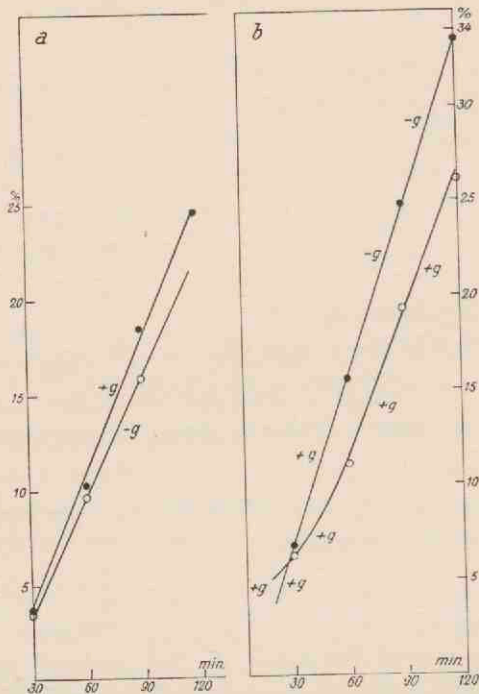


Fig. 4. Het transport van groeistof in normale en in inverse stand door cylinders van 3 mm. Abscis: tijd; ordinaat: hoeveelheid groeistof, opgevangen in de receptor, uitgedrukt in percenten van de uitgangconcentratie. Uitgangconcentratie: 125 graden. Ieder half uur worden donor en receptor ververscht. Bij *b* wordt een zelfde cylinder *eerst* op het transport in normale, *vervolgens* op het transport in inverse stand onderzocht.

Daarna kwam het cilindertje gedurende 1 uur *normaal* te staan als inleiding voor het daaropvolgende transport in normale stand. Dit laatste transport werd nu met het inverse vergeleken. Een tweede cylinder liet ik eerst 1 uur in *normale* stand transporteeren om daarna de hoeveelheid na te gaan, die gedurende  $\frac{1}{2}$  uur werd vervoerd. Dan volgde een voorprikkeling in *inverse* stand gedurende 1 uur, waar een transport van  $\frac{1}{2}$  uur in inverse stand op aansloot. De zelfde cylinder werd dus onderzocht in normale en in inverse stand; in beide gevallen was de cylinder met groeistof verzadigd en

in beide gevallen gaf ik de plant gedurende even lange tijd gelegenheid zich aan de gewijzigde prikkelomstandigheden aan te passen.

Het was natuurlijk nog de vraag of het onderzochte transport op de sterkte verliep, die bij de ingenomen stand behoorde.

Indien er geen verschil bestaat tusschen de intensiteit van het transport in normale en in inverse stand, dan kan het verband tusschen de som van de opgevangen hoeveelheden groeistof en de duur van het transport worden voorgesteld als een rechte, door het nulpunt loopende lijn.

Uit fig. 5 I en II ziet men, dat dit inderdaad behoudens geringe schommelingen het geval is. Omgerekend op een transporttijd van 45 min. bleken de getransporteerde hoeveelheden in normale en in inverse stand volkomen gelijk te zijn, namelijk  $20^{\circ}.12$  en  $20^{\circ}.06$ .

Deze proef bewijst dus ten duidelijkste, dat de zwaartekracht ook na langere inwerking geen invloed op het transport heeft.

Ondergaat de intensiteit een verandering, wanneer op de inverse de normale stand volgt? Ik verkreeg hierover onderstaande gegevens. Na inverse voorprikkeling wordt opgevangen:

in 2 opeenvolgende tijden van 20 min.:

in inverse stand 13.5 %

in normale stand 11.4 %

zie fig. 5 III, a

in 4 opeenvolgende halve uren:

in inverse stand 11.6 %, 11.8 %, 14.8 %

in normale stand 14.0 %

zie fig. 5 III, b

in 3 opeenvolgende uren:

in inverse stand 16.4 %, 19.5 %

in normale stand 18.4 %

zie fig. 5 III, c



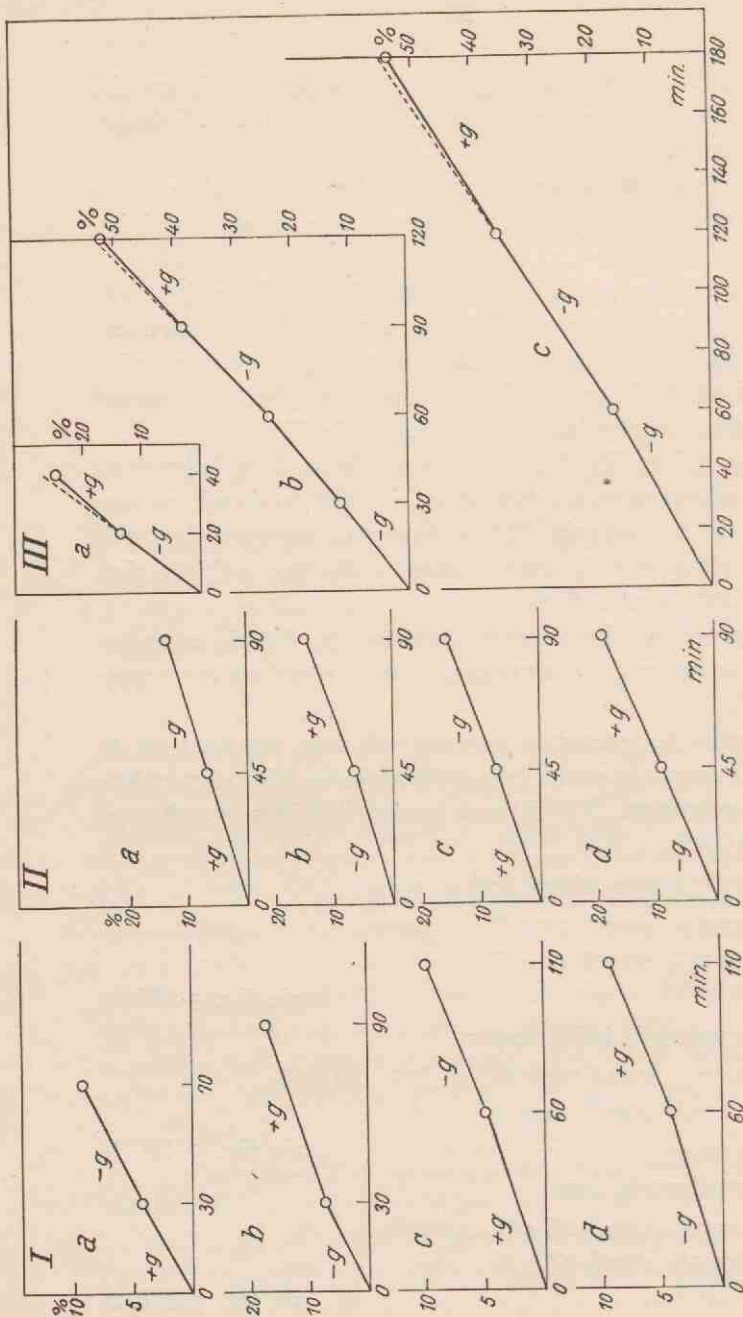


Fig. 5. Het transport van groeistof in normale en in inverse stand door cylinders van 3 mm. Abscis: tijd; ordinaat: opgevangen hoeveelheid in procenten van de uitgangskonzentratie. Het normale en het inverse transport worden vergeleken bij de zelfde cylinders. Tijdens de voorprickeling staan de cylinders met een evengroote hoeveelheid groeistof in contact als gedurende de transportproef.  
 I en II: Uitgangskonzentratie 250 graden; III: Uitgangskonzentratie 125 graden.

Wij zien, dat de receptor van het normale transport steeds een geringere hoeveelheid groeistof bevat, dan de receptor van het *laatste* proefje in de inverse stand. Wanneer deze daling een reactie zou zijn van het transport op de wijziging van de lengteprikkeling, dan zouden wij moeten verwachten, dat bij kleine intervallen de vermindering *duidelijker* tot uiting zou komen. Dit is geenszins het geval. De oorzaak van de daling geloof ik eerder te moeten zoeken in het tijdsverlies, dat de omkeering van de cylinders met zich mee brengt.

### § 3. Lengtekracht en verbruik van de groeistof.

Thans was het verbruik aan de beurt. De proefopstelling bleef gelijk, alleen zorgde ik ervoor, dat de donor een concentratie aan groeistof bevatte, die na een enkele of dubbele verdunning analyseerbaar was. De cylinders werden gesneden uit planten, die twee maal gedecapiteerd waren. Vooraf bevonden zich de cylinders gedurende minstens 1 uur in de stand, die onderzocht zou worden. Tijdens de voorprikkeling stond de cylinder aan beide uiteinden in contact met een plaatje agar om uitdrogen van het wondvlak tegen te gaan.

Met het aantal cellen stijgt de hoeveelheid verbruikte groeistof. Voor een eventueel verschil in het verbruik was het dus geraden, dit bij een zoo *groot* mogelijk aantal cellen na te gaan. Ik bezigde daarom cylinders van 6 of 8 mm. lengte. Langere cylinders leenen zich niet voor dit onderzoek, omdat het gewicht van het blokje agar de cylinder topzwaar maakt. Uit fig. 6a en b blijkt, dat de verschillen gering en wisselend van teeken zijn.

### § 4. Lengtekracht en werking van de groeistof op de celwand.

Aangezien *noch* de productie van de groeistof, de snelheid of intensiteit van het transport, *noch* het verbruik in normale

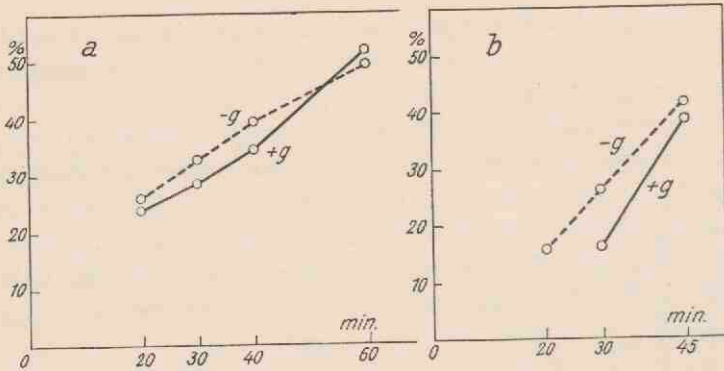


Fig. 6. Het verbruik van de groeistof in normale en in inverse stand. Cylinders zijn afkomstig uit twee maal gedecapiteerde planten. Door analyse van de donor kan het percentage groeistof berekend worden, dat door transport en verbruik verdwenen is.

a. Cylinderlengte: 8 mm; uitgangskoncentratie: 30 graden.

b. Cylinderlengte: 6 mm; uitgangskoncentratie: 45 graden.

of in inverse stand een verschil vertoonden, dat als verklaring voor het Bremekampeffect kon dienen, hoopte ik in het *reactievermogen* van iedere cel op een gelijke hoeveelheid groeistof een aanwijzing te vinden voor de analyse van dit vraagstuk.

De proefopstelling was zoo, dat na een inverse prikkeling de plant onderzocht werd op haar krommingsvermogen door *éénzijdig* groeistof toe te dienen. Deze „groeistofkromming” moest dan plaats vinden in een voor de lengtekracht onzijdig milieu, dus óf kromming op de klinostaat óf kromming in horizontale stand. In horizontale stand is door de dwarse geotropische prikkeling het dwarse transport mede van invloed op het tot stand komen van de kromming. Nu bezit iedere reactie, waarbij het geotropische dwarstransport optreedt, een groote variabiliteit. In plaats van de kromming in horizontale stand was het dus te verkiezen de werking van de eenzijdige groeistofoetoevoer op de klinostaat na te gaan.

Ik heb ook getracht het krommingsvermogen van gerooteerde planten te vergelijken met dat van planten, die normaal

waren blijven staan. Op de klinostaat ontstonden echter vaak dorsiventraliteitskrommingen. Wanneer wij nu de kromming op het photographisch papier projecteeren, dan zal de stand van het krommingsvlak ten opzichte van het projectievlak de buiging grooter of kleiner doen schijnen. Deze fout is niet te ontgaan. Hierom liet ik verder onderzoek naar de voorprikkeling op de klinostaat achterwege.

Aangezien bij deze proeven een nawerking onderzocht werd, moest de inverse stand zoo lang mogelijk, de kromming echter zoo kort mogelijk duren. Hier volgt een lijstje van de hoeken, die op verschillende tijden na het einde van de inverse prikkeling zijn waargenomen.

TABEL 2.

tijd, die de éézijdig van groeistof voorziene plant op de klinostaat doorbrengt:	kromming:	contrôle:	verschil, uitgedrukt in procenten van de contrôle:
120 min.	$9.13 \pm 5\%$	$9.42 \pm 6\%$	$-0.29 = -3\%$
90 min.	$7.60 \pm 6\%$	$7.23 \pm 6\%$	$+0.37 = +5\%$
60 min.	$6.96 \pm 5\%$	$7.85 \pm 5\%$	$-0.89 = -11\%$
60 min.	$4.40 \pm 7\%$	$4.05 \pm 7\%$	$+0.35 = +8\%$
tezamen:	28.09	28.55	$-0.46 = -1\%$

Wij lezen uit deze getallen:

A. dat het verschil zeer gering is. Bij de afzonderlijke bepaling is het verschil nooit reëel d.w.z. het is steeds kleiner dan 3 maal de grootste middelbare fout.

B. dat het verschil nu eens positief, dan weer negatief uitvalt.

C. dat indien van een eenzijdig gericht verschil sprake is, dit niet als nawerking van de inverse stand in de loop van het tweede uur van de rotatie verdwijnt.



Om het eventueele onderscheid te kunnen constateeren, was ik door het wisselend teeken en de kleine waarde van het verschil gedwongen mijn proef met een groot aantal planten te herhalen.

Aangezien de groeistofkromming afhangt van de relatieve verhouding tusschen de hoeveelheden groeistof aan weerszijden van het coleoptiel, zal na kortere tijd een zelfde hoeveelheid groeistof een meetbare kromming veroorzaken in een „leeg” coleoptiel dan in een „vol”. Daar het mij te doen was om duidelijke krommingen na een klein tijdsinterval, moesten dus leege d.w.z. dubbel gedecapiteerde planten gebruikt worden. Hiermee was ook de mogelijkheid geschapen de cellen 1 uur of langer invers te prikkelen, onder uitsluiting van geotropische krommingen. Om vooral de topzônes tevens in dit onderzoek te betrekken, werd bij de decapitatie zoo weinig mogelijk weggesneden. Du Buy vermeldt, dat het uiteinde van de holle cylinder ongeveer 3 mm. onder de top van het coleoptiel ligt. De eerste decapitatie had dus plaats over een afstand van  $\frac{1}{2}$ —1 mm. van de top. Het tweede decapitatievlak lag dubbel zoover van de top. De opening, die zoo ontstond, was nog in het conische deel van het coleoptiel gelegen. Haar diameter was zeer klein en vele planten werden onbruikbaar, doordat het groeiende primaire blad de zijwand van de afgeknotte topkegel uitscheurde. Er was dus geen sprake van, dat het dikke primaire blad door deze opening los getrokken zou kunnen worden, om als steun voor het blokje agar te dienen. Wanneer het gedecapiteerde coleoptiel op de naald stond, kon ik uitgedroogde en nog opgerolde primaire bladen door de opening aan de top werken. In de vochtige atmosfeer van de kamer zwollen de primaire bladen op en werden daardoor vastgeklemd in het toeloopende uiteinde van het coleoptiel. Het blokje agar moest zeer voorzichtig eenzijdig bevestigd worden; het bleek echter van groot belang tijdens het klinostateeren nog eens na te gaan of agar plus primair blad wel met het coleoptiel regelmatig meedraaiden en niet tengevolge van het gewicht de agar steeds

naar beneden gekeerd bleef. De decapitatie kon op zeer nauwkeurige wijze geschieden met het toestel, dat door DOLK (1930, p. 48) beschreven is. De voorprikkeling duurde aanvankelijk 45 min., daarna 60 min.; na 1 uur eenzijdig inwerken van groeistof werd de kromming gefotografeerd. Bij de tabel is de middelbare fout niet aangegeven, omdat de oplossing van de groeistof gedurende de verschillende dagen zeer wisselende hoeken veroorzaakte. De middelbare fout, voor het gemiddelde berekend, zou dus geen goede maatstaf vormen voor de juistheid van het resultaat. KÖGL (1933) vermeldt ook deze dagelijksche en maandelijksche schommelingen. Misschien werd het uiteenloopen van de reacties bij mij nog bevorderd door niet te voorkomen bacterieële-infecties in de standaard-oplossing. Hierdoor daalde langzaam, met iederen dag, de absolute hoeveelheid groeistof, die de blokjes agar uit de oplossing opnamen. De proef is vrij bewerkelijk, zoodat het niet mogelijk was een groot aantal planten op 1 dag te onderzoeken.

TABEL 3.

duur van de inverse stand	kromming	contrôle
30 min.	202 : 29	212 : 27
30 "	110 : 25	113½ : 28
40 "	214½ : 20	161 : 17
40 "	201 : 22	179 : 19
45 "	102 : 13	102 : 13
45 "	68 : 8	68 : 8
45 "	86 : 12	74 : 15
45 "	52 : 7	65 : 8
45 "	74 : 12	68 : 11
45 "	81 : 9	65 : 7
60 "	32 : 5	93 : 6
60 "	31 : 5	54 : 4
60 "	32 : 9	30 : 10
60 "	78 : 7	57 : 5

duur van de inverte stand	kromming	contrôle
60 „	77 : 7	60 : 6
60 „	88 : 10	100 : 9
60 „	77 : 9	65 : 8
60 „	66 : 8	63 : 7
60 „	31 : 6	18 : 4
60 „	71 : 6	59 : 6
60 „	50 : 8	43 : 8
60 „	107 : 10	99 : 7
60 „	80 : 9	87 : 8
60 „	47 : 7	39 : 7
60 „	61 : 10	66 : 10
60 „	105 : 9	177 : 10
60 „	65 : 7	73 : 8
60 „	46 : 8	65 : 10
60 „	182½ : 24	202½ : 28

$$2472 : 317 = 7.79 \quad 2498 : 314 = 7.95$$

verschil: — 0.16 = — 2 %.

Het resultaat was sprekend; een verschil van — 2 %, gelegen aan de zijde, waar wij het niet verwachtten, bewees dat de inverte stand zeker geen *ná*werking op het strekkingsvermogen van de cel bezat. Ik heb daarna getracht de inverte prikkeling *gedurende* de strekking van de cel toe te dienen, namelijk groeistofkrommingen in normale en in inverte stand met elkaar te vergelijken. In deze opstelling schuilt een fout. Bij iedere afwijking van de verticaal zal immers in normale stand de kromming door een geotropisch dwarstransport *geremd* worden, terwijl in inverte stand de zwaartekracht juist een opwaartsche buiging zal *bevorderen*. (Zie fig. 7). Ik werkte met leege coleoptielen op de bovenbeschreven wijze gedecapiteerd en van primair blad en groeistof voorzien. De zekerheid van het resultaat heb ik hier ook zoo groot mogelijk trachten te maken, door veel planten te gebruiken.

Iedere hoek is het resultaat van een grootere strekking van de cellen aan de zijde, waar de groeistof binnendringt, dan aan de tegenover liggende zijde. Het is dus onverschillig of de concentratie van de groeistof, in de omstandigheden waaronder de kromming plaats vindt, *boven* of *onder* de grenshoek ligt.

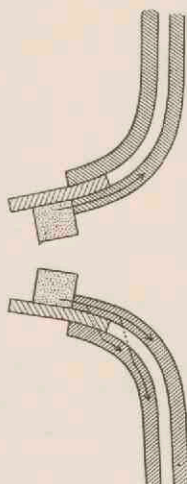


Fig. 7. „Groeistofkrommingen” in normale en in inverse stand. In normale stand zal bij een sterke afwijking uit de verticaal een geotropisch dwarstransport optreden. Dit heeft een vermindering van de kromming ten gevolge. In inverse stand zal het geotropisch dwarstransport de kromming slechts kunnen versterken.

TABEL 4.

normale stand		inverse stand	
aantal planten:	som van de hoeken:	aantal planten:	som van de hoeken:
10	89	9	62
10	91	8	41
11	111	10	170
9	56	10	124
10	249	8	164
10	156	10	252
10	232	9	120
10	142	10	275



normale stand		inverse stand	
aantal planten:	som van de hoeken:	aantal planten:	som van de hoeken:
9	196 $\frac{1}{2}$	10	282 $\frac{1}{2}$
9	181	10	145 $\frac{1}{2}$
8	120	8	130
10	128 $\frac{1}{2}$	9	75
10	67	9	162
10	92	9	203
9	120	10	211
10	189	9	156
10	176	10	74 $\frac{1}{2}$
10	126	8	177
9	133	9	130
9	118 $\frac{1}{2}$	7	169
10	91	10	90 $\frac{1}{2}$
8	97	9	161
10	69	8	156
10	135	6	105
9	96	9	181
8	86	7	138
10	155	10	145 $\frac{1}{2}$
9	96	7	35
10	135 $\frac{1}{2}$	8	55
8	42	10	98
7	31	8	79
9	48	10	127
9	73	7	52
4	51	6	24 $\frac{1}{2}$
7	18	9	86
7	20 $\frac{1}{2}$	9	70
9	66	8	26
5	60	8	113
7	46	10	97
10	119	9	129 $\frac{1}{2}$

normale stand		inverse stand	
aantal planten:	som van de hoeken:	aantal planten:	som van de hoeken:
10	92	3	33½
7	112½	8	168½
6	83½	10	196½
10	109½	10	177½
7	188	8	73½
10	189	—	—
8	78½	389	5742
—	—	—	—
417	6261½		

het gemiddelde bedraagt:  $14^{\circ}.75$

het gemiddelde bedraagt:  $15^{\circ}.01$

het verschil bedraagt:  $-0^{\circ}.26 = -1.8\%$ .

Het verschil bedroeg nog *minder*, dan het verschil bij inverse voorprikkeling; de richting was zóó, dat de normale plant zich sterker kromde dan inverse. Voor het onderzoek van de lengtecomponent kon ik hiermede dus besluiten: Het strekkingsvermogen van de cel wordt *niet* door de richting van de in de lengte-as werkende zwaartekracht beïnvloed. Over het feit, dat het *dwarste* transport als gevolg van de werking van de zwaartekracht bij deze proefopstelling niet tot uiting komt, hoop ik later nog iets te vermelden. (Zie pag. 107).

## § 5. Het Bremekampeffect.

### A. Inleiding.

De tot nu toe beschreven proeven bewijzen, dat de lengtekracht geen invloed heeft op het transport, op het verbruik, of op de werking van de groeistof. Thans wil ik terugkomen op de behandeling van het geotropisch *krommingsvermogen*. Bij het onderzoek naar de nawerking van de lengtekracht op het reactievermogen kunnen twee methodes gevolgd worden.

Voordat geotropisch geprikkeld wordt volgens de dwarse-as, vervangt men:

- a. de normale stand (lengtekracht =  $+g$ , dwarskracht =  $o$ ) door de *inverse* (lengtekracht =  $-g$ , dwarskracht =  $o$ ).
- b. de normale stand door *rotatie* om de lengte-as (lengtekracht =  $o$ , dwarskracht alzijdig werkend =  $g$ ).

Vervolgens wordt in beide gevallen het geotropisch krommingsvermogen vergeleken met dat van planten, die altijd de normale stand behouden hebben (contrôle).

Bij de kromming vinden wij naast de reeds behandelde groeistofprocessen, nog het vervoer *dwars* op de lengte-as van de plant. Indien het bewijs geleverd was, dat de lengtekracht een invloed uitoefent op het reactievermogen van het coleoptiel, zou men dienen rekening te houden met de mogelijkheid, dat voor *dit* proces andere regels gelden dan voor het transport in de *lengterichting*.

Het verschil aan groeistof tusschen beide zijden van het coleoptiel hangt, binnen een gelijk tijdsverloop en bij een zelfde afbuiging van de stroom groeistof, af van de snelheid en intensiteit van het *vervoer dwars op de lengte-as*. Indien dit transport gevoelig is voor de nawerking van de lengtekracht, zal de grootte van de kromming dus wisselen al naar de plant uit de *normale* of uit de *inverse* stand horizontaal komt te staan.

Eveneens wordt de grootte van de kromming bepaald door de *snelheid, waarmee de afbuiging van de groeistofstroom tot stand komt*. Zoo kan een wijziging in het krommingsvermogen in de tweede plaats geweten worden aan een verandering van de sterkte van de kracht, die de groeistofstroom in het coleoptiel van top naar basis gericht houdt.

Het was mijn voornemen de verandering in het krommingsvermogen te toetsen aan de reacties van het transport *dwars op de lengtekracht*. Uit het onderstaande zal blijken, waarom ik aan het onderzoek van deze schakel van het krommingsproces niet ben toegekomen.

Het geotropisch krommingsvermogen van het coleoptiel van *Avena sativa* blijft, ook wanneer de schommelingen van temperatuur, vochtigheid en belichting tot een minimum terug gebracht zijn, een individueel sterk wisselende eigenschap. Aan het verschil tusschen twee krommingen mag, zooals bekend is, alleen *dan* een reële waarde toegekend worden, wanneer dit verschil *meer* bedraagt dan drie maal de middelbare fout. Nu was het bij het onderzoek van de geotropische gevoeligheid voor mij slechts van belang te weten, of de reactie uit een *verhooging* of uit een *verlaging* van het krommingsvermogen bestond. Daarom heb ik alleen acht geslagen op het *teeken* van de verandering; op het *teeken van het Bremekampeffect*. Ik kende aan dit teeken een reële waarde toe, wanneer het verschil bij herhaalde waarneming in een zelfde richting lag. In de loop van het onderzoek is gebleken, dat bovengenoemde regel niet de juiste maatstaf vormt voor de bepaling van het Bremekampeffect. Toen ik namelijk, na verloop van eenige maanden, proeven herhaalde, die betrekking hadden op de verandering van het krommingsvermogen, was niet alleen het verschil met de contrôle soms veel kleiner geworden, maar in enkele gevallen wisselde zelfs het verschil van *teeken*. De resultaten verkreeg ik uit een steeds gelijk aantal krommingen (60), zoodat de middelbare fout binnen de zelfde grenzen bleef schommelen ( $\pm 4 - \pm 7\%$ ).

TABEL 5.

Intacte planten:

	10 min. invers;	90 min. horizontaal:	contrôle:	verschil:
3. VI. '33 :	$16.18 \pm 7\%$ ,		$19.07 \pm 7\%$ ,	$- 2.89 = - 15\%$ <sup>1)</sup>
12. VIII. '33 :	$19.92 \pm 6\%$ ,		$21.12 \pm 6\%$ ,	$- 1.20 = - 5\%$

<sup>1)</sup> Uitgedrukt in percenten van de contrôle.



5 min. invers;		90 min. horizontaal:		contrôle:	verschil:
26.	VI. '33	: 24.20 ± 6%		20.79 ± 7%	+ 3.41 = + 16%
28.	VI. '33	: 19.67 ± 10%		14.50 ± 12%	+ 5.17 = + 28%
1.	VII. '33	: 20.03 ± 5%		16.61 ± 14%	+ 3.42 = + 20%
3.	VII. '33	: 16.19 ± 16%		13.55 ± 17%	+ 2.64 = + 19%
5.	VII. '33	: 7.05 ± 7%		5.87 ± 7%	+ 1.18 = + 20%
7.	VIII. '33	: 9.94 ± 12%		11.94 ± 9%	- 2.00 = - 17%

## Gedecapiteerde planten:

5 min. invers;		90 min. horizontaal:		contrôle:	verschil:
7.	VIII. '33	: 9.48 ± 7%		7.31 ± 8%	+ 2.17 = + 29%
21.	V. '33	: 7.69 ± 6%		10.61 ± 7%	- 2.92 = - 27%

Uit het lijstje blijkt, dat de onregelmatigheden in geen verband staan met de grootte van de hoek; evenmin mag de oorzaak gezocht worden in de variabiliteit van de opmeting (zie pag. 29). De fout schuilt zeker in de reactie zelve.

De proeven binnen enkele opeenvolgende dagen verricht, geven fraai overeenstemmende uitkomsten. Het lijkt mij daarom het meest bevredigend, de discordantie te wijten aan veranderingen, die na afloop van een grootere termijn onder de uitwendige, niet controleerbare omstandigheden, optreden.

Wanneer herhaling van een waarneming de zekerheid van een uitspraak verhoogt, dan is dat dus hier niet alleen te danken aan de *vermeerdering van het aantal reactie's*, doch ook aan de *verlenging van het tijdsinterval* tusschen de eerste en de laatste waarneming.

Onder de waarnemingen van *één* dag treffen wij verschillen aan, die meer bedragen, dan drie maal de middelbare fout. Wil men zich absolute zekerheid verschaffen over grootte en teken van dit verschil, dan moet ook *hier* de proef in de loop van de volgende maanden herhaald worden.

De voorwaarde voor het al dan niet bestaan van een Bre-

mekampeffect luidt dus: Na rotatie of inverse stand moet een verschil met de contrôle optreden, dat zoowel

- a. bij herhaalde waarneming in de loop van een *dag*, als
- b. bij herhaalde waarneming in de loop van het *jaar* in een zelfde richting ligt.

Bij de afzonderlijke waarneming zal eerst *dan* het verschil een zelfde richting behouden, indien de reactie op de lengtekracht meer bedraagt, dan de som van de maximale strooiingen der krommingen van proefobject en contrôle.

Op pag. 32 heb ik gesproken over de versterking van het krommingsvermogen, die na rotatie of in vers plaatsing optreedt. Ik wil hier naast elkaar vermelden de getallen, waarop ik deze uitspraak fundeerde, en de getallen, die bij langdurige herhaling van deze proeven voor den dag komen.

Waarnemingen, die binnen een kort tijdsverloop (in opeenvolgende dagen) verricht zijn.

TABEL 6. Proeven uit April '32.

10 min. horizontaal; 50 min. klinostateeren voorafgegaan door	de normale stand: $5.44 \pm 8\%$	verschil: $+ 0.26 = + 4\%$ .
15 min. rotatie: $5.70 \pm 9\%$	$5.68 \pm 6\%$	$+ 1.85 = + 32\%$ .
30 " " $7.53 \pm 6\%$	" "	" "
45 " " $9.90 \pm 7\%$	$5.44 \pm 7\%$	$+ 4.46 = + 81\%$ .
60 " " $7.78 \pm 9\%$	" "	" "
90 " " $8.28 \pm 5\%$	$5.63 \pm 5\%$	$+ 2.15 = + 38\%$ .
105 " " $8.70 \pm 11\%$	$6.16 \pm 5\%$	$+ 2.12 = + 34\%$ .
" "	" "	" "
" "	$5.44 \pm 6\%$	$+ 3.26 = + 59\%$ .

TABEL 7.

10 min. horizontaal; 55 min. klinostateeren voorafgegaan door	normale stand: $6.20 \pm 5\%$	normale stand: $5.66 \pm 4\%$	verschil: $+ 0.54 = + 9\%$ .
15 min. rotatie en 10 min. inverse stand: 10	$9.00 \pm 5\%$	$6.92 \pm 3\%$	$+ 2.08 = + 30\%$ .
60 " " 10	" "	" "	" "
120 " " 15	$8.95 \pm 6\%$	$7.57 \pm 6\%$	$+ 1.38 = + 18\%$ .
0 " " 15	$6.67 \pm 8\%$	$6.13 \pm 7\%$	$+ 0.54 = + 8\%$ .
30 " " 15	$10.11 \pm 6\%$	$7.28 \pm 5\%$	$+ 2.83 = + 38\%$ .
75 " " 20	$11.94 \pm 10\%$	$8.50 \pm 8\%$	$+ 3.44 = + 40\%$ .

TABEL 8. Proeven uit Maart en April '33.

20 min. horizontaal; 40 min. klinostateeren voorafgegaan door.			
30 min. inverse stand: 8.33 ± 3%; de normale stand: 6.67 ± 2%; verschil: + 1.56 = + 23%			
30 min. horizontaal voorafgegaan door			
30 min. inverse stand: 4.86 ± 4%; de normale stand: 3.73 ± 5%; verschil: + 1.13 = + 30%			
30 min. horizontaal; 30 min. klinostateeren voorafgegaan door			
30 min. inverse stand: 12.71 ± 7%; de normale stand: 7.92 ± 10%; verschil: + 4.79 = + 64%			
20 min. horizontaal; 40 min. klinostateeren voorafgegaan door			
30 min. inverse stand: 8.23 ± 3%; de normale stand: 6.67 ± 2%; verschil: + 1.56 = + 23%			
20 min. inverse stand: 6.37 ± 14%; de normale stand: 5.43 ± 5%; verschil: + 0.94 = + 17%			
30 min. horizontaal; 30 min. klinostateeren voorafgegaan door			
10 min. inverse stand: 3.06 ± 13%; de normale stand: 2.69 ± 14%; verschil: + 0.37 = + 14%			
10 min. inverse stand: 10.88 ± 4%; de normale stand: 9.44 ± 4%; verschil: + 1.44 = + 15%			

Waarnemingen, die om de 14 dagen herhaald werden.

Proeven uit Augustus, September en October '33.

Iedere regel bevat de resultaten van 1 dag; deze zijn uitgedrukt in procenten van de controle. Het gemiddelde van de percentage's vormt de uiteindelijke uitkomst, die op deze wijze berekend wordt uit de reactie's van 100 tot 150 planten.



TABEL. 9.

20 min. horizontaal; 40 min. klinostateeren voorafgegaan door

30 min. klin.	15 min. klin.	de normale stand (contrôle)	
$7.91 \pm 6\% = 74\%$	$6.02 \pm 10\% = 56\%$	$10.61 \pm 8\% = 100\%$	
$4.08 \pm 4\% = 86\%$	$4.91 \pm 3\% = 104\%$	$4.70 \pm 4\% = 100\%$	
$7.40 \pm 4\% = 103\%$	$10.60 \pm 4\% = 148\%$	$7.15 \pm 7\% = 100\%$	
$5.35 \pm 7\% = 47\%$	$9.50 \pm 7\% = 84\%$	$11.25 \pm 8\% = 100\%$	
$310\% : 4 = 77\%$		$382\% : 4 = 95\%$	100%

TABEL 10.

10 min. horizontaal; 50 min. klinostateeren voorafgegaan door

30 min. klin.	15 min. klin.	de normale stand	
$3.67 \pm 8\% = 65\%$	$3.50 \pm 12\% = 62\%$	$5.73 \pm 8\% = 100\%$	
$2.41 \pm 20\% = 66\%$		$3.64 \pm 11\% = 100\%$	
$2.69 \pm 11\% = 182\%$	$3.39 \pm 11\% = 230\%$	$1.47 \pm 9\% = 100\%$	
$4.63 \pm 10\% = 83\%$	$3.81 \pm 10\% = 69\%$	$5.52 \pm 14\% = 100\%$	
$396\% : 4 = 99\%$		$361\% : 3 = 120\%$	100%

TABEL 11.

20 min. horizontaal; 40 min. klinostateeren voorafgegaan door

120 min. klin.	15 min. klin.	de normale stand	
$5.58 \pm 13\% = 125\%$	$3.59 \pm 17\% = 80\%$	$4.44 \pm 12\% = 100\%$	
$3.06 \pm 12\% = 65\%$	$5.34 \pm 11\% = 114\%$	$4.66 \pm 7\% = 100\%$	
$190\% : 2 = 95\%$		$194\% : 2 = 97\%$	100%

Vergelijkt men de waarnemingen, die over *langere* tijd verspreid zijn, met de waarnemingen in *korter* tijdsverloop verricht, dan blijkt het, dat met behulp van al deze data geen zekerheid verkregen is omtrent de invloed van de lengtekracht.

Bij de waarnemingen, die om de 14 dagen herhaald werden, wisselden de uitkomsten van iederen dag sterk; de verschillen, die tusschen de gemiddelden van de percentages optraden, vertoonden geen duidelijk verband met de duur van de rotatie.

Bij deze bepaling zijn *alle* hoeken naar hun absolute uitwijking mee geteld d.w.z. *negatief gekromde* en *ongekromde* exemplaren hadden even groote invloed op het gemiddelde als positief gekromde coleoptielen. Nemen wij eerst genoemde *niet* in onze berekening op, dan heeft dit weinig invloed op het uiteindelijke resultaat.

20 min. horizontaal; 40 min. klinostateeren voorafgegaan door 30 min. klinostateeren: 89%,  
door 15 min. klinostateeren: 98% van de contrôle.

10 min. horizontaal; 50 min. klinostateeren voorafgegaan door 30 min. klinostateeren: 103%,  
door 15 min. klinostateeren: 105% van de contrôle.

20 min. horizontaal; 40 min. klinostateeren voorafgegaan door 120 min. klinostateeren: 113%,  
door 15 min. klinostateeren: 112% van de contrôle.

Het is niet enkel de kromming van de uiterste top, die hier de wisselende reacties veroorzaakt. Meten wij de hoeken 4 mm. van de top verwijderd, dan blijft de verhouding tusschen de reacties vrijwel gelijk:

20 min. hor.; 40 min. klin.			
voorafgegaan door 30 min. klin., door 15 min. klin.			door de
opgemeten 4 mm.			norm. stand
van de top:	106% (2.04)	146% ( 3.30)	100% (2.25)
opmeting van			
het coleoptiel			
de top inclus:	103% (7.40)	148% (10.60)	100% (7.15)
gemiddelde van enkel positief gekromde coleoptielen:			

20 min. hor.; 40 min. klin.			
voorafgegaan door 30 min. klin., door 15 min. klin.			door de
kromming 4 mm.			norm. stand
onder de top:	106% (3.00)	117% ( 3.30)	100% (2,81)
kromming van			
het geheele			
coleoptiel:	118% 9.62)	130% (10.60)	100% (8.11)

De opmeting van de kromming 4 mm. onder de top kon zeer eenvoudig geschieden door een reepje papier van 4 mm. te vouwen om de beweegbare wijzer van het gradenboogje. Wordt dit steeds *zoo* verschoven, dat de top van het coleoptiel er juist door bedekt blijft, dan behoeft verder slechts de vroeger omschreven methode gevolgd te worden (zie fig. 2).

Een invloed van de inverse stand is duidelijk merkbaar uit de waarnemingen, binnen *korten* tijdsduur verricht. Hier volgt een tabel, waarin de nawerking van dezen stand, al dan niet voorafgegaan door rotatie, bij waarnemingen is onderzocht, die over *langeren* tijd verspreid zijn.

De rechtsche groep omvat de positieve krommingen; bij de linksche groep zijn ongekromde en negatief gekromde exemplaren meegerekend.

TABEL 12.

10 min. horizontaal; 50 min. klinostateeren voorafgegaan door

30 min. klinostateeren en 20 min. inverse stand		20 min. normale stand	
2.27 = 100 %	2.79 = 111 %	2.27 = 100 %	2.51 = 100 %
3.68 = 143 ..	3.93 = 110 ..	2.57 = 100 ..	3.56 = 100 ..
1.37 = 45 ..	3.55 = 78 ..	3.10 = 100 ..	4.61 = 100 ..
5.59 = 134 ..	6.25 = 137 ..	3.95 = 100 ..	4.76 = 100 ..
<hr/>		<hr/>	
422 % : 4 = 105½ %		436 % : 4 = 109 %	100 %
			100 %

evenzoo 20 min. horizontaal; 40 min. klinostateeren voorafgegaan door

20 min. inverse stand		20 min. normale stand	
6.25 = 246 %	7.14 = 192 %	2.64 = 100 %	3.70 = 100 %
12.67 = 89 ..	13.61 = 91 ..	14.35 = 100 ..	14.82 = 100 ..
10.75 = 113 ..	12.18 = 118 ..	9.41 = 100 ..	10.29 = 100 ..
6.92 = 118 ..	7.42 = 96 ..	5.88 = 100 ..	7.77 = 100 ..
<hr/>		<hr/>	
566 % : 4 = 141 %		497 % : 4 = 124 %	100 %
			100 %

en 10 min. horizontaal; 50 min. klinostateeren voorafgegaan door

20 min. inverse stand		20 min. normale stand	
7.62 = 119 %	9.09 = 119 %	6.40 = 100 %	7.63 = 100 %
7.76 = 130 ..	8.67 = 112 ..	5.88 = 100 ..	7.71 = 100 ..
3.92 = 64 ..	7.38 = 99 ..	6.20 = 100 ..	7.51 = 100 ..
<hr/>		<hr/>	
313 % : 3 = 104 %		330 % : 3 = 110 %	100 %
			100 %

Al zouden de data van deze proeven in overeenstemming zijn met de vroeger verkregen resultaten, toch schuilt er een groot gevaar in, een conclusie te trekken uit dergelijk schommelende uitkomsten. Uit bovenstaande getallen valt immers niet op te maken, of bij voortgezet onderzoek het verschil de o-waarde nadert of dat het onderscheid zich in één richting handhaaft.

Nu gebleken is, hoe wisselend het krommingsvermogen op de lengtekracht reageert, heeft het geen zin, hier nog iets te vermelden over de analyse van dit verschijnsel of over het onderzoek naar het dwarse transport van de groeistof bij wijziging van de lengtekracht.



### B. Nieuwe prikkels.

Op de voorafgaande pagina's is aangetoond, dat aan het onderzoek naar de lengtekracht bezwaren zijn verbonden

a. indien de grootte van de lengtekracht varieert tus-  
schen  $+ 1g$  en  $- 1g$ .

b. indien de gevoeligheid voor de lengtekracht getoetst  
wordt aan het geotropisch krommingsvermogen.

Stellen wij voorop, dat de lengtekracht een invloed  
uitoefent op het reactievermogen van de plant, dan ligt de  
vermoedelijke oorzaak van de mislukking van het onderzoek  
in

a. de variabiliteit van de geotropische kromming. <sup>1)</sup>

b. de geringe invloed, die een lengtekracht van  $1g$  op het  
reactievermogen bezit.

c. in de variabiliteit van de reactie op de lengtekracht.

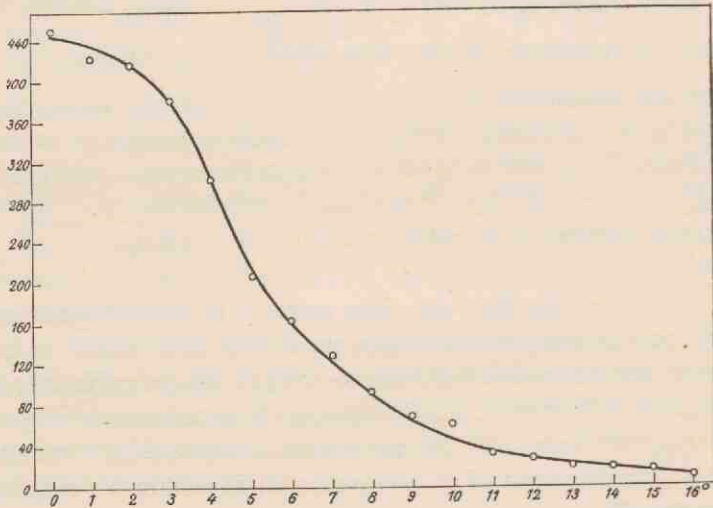


Fig. 8. Waarschijnlijkheidskromme van de geotropische reactie. Abscis: afwijking van het gemiddelde in graden; ordinaat: aantallen krommingen. In de figuur zijn de aantallen van een evengroote positieve en negatieve afwijking telkens samengenomen.

<sup>1)</sup> De geotropische reactie geeft een waarschijnlijkheidskromme met een weinig uitgesproken top. Zie fig. 8, die samengesteld is uit 3000 reactie's, in de loop van 4 maanden verzameld.

Toen ik inzag, dat bij de vermelde proefopstellingen de omstandigheden niet gunstig waren voor het optreden van een duidelijk effect, ben ik overgegaan tot het onderzoek van andere krommingsreacties en grotere lengtekrachten, in de hoop een geringere variabiliteit van de kromming en een sterkere invloed van de lengtekracht te vinden.

Zoo onderzocht ik in de eerste plaats het *phototropische krommingsvermogen* na inverse stand, in vergelijking met het krommingsvermogen na normale stand. Belicht werd met polychromatisch booglamplicht en wel een hoeveelheid van 600 erg, toegediend in 3 sec. Deze prikkel veroorzaakte dus een eerste positieve kromming (zie DU BUY '33); de reactie vond op de klinostaat plaats.

10 min. inv.; 3 min. belicht; 60 min. klin.:	contrôle:	verschil:
$8^{\circ}.35 \pm 7\%$	$7^{\circ}.64 \pm 7\%$	$+ 0^{\circ}.71 = + 9\%$
$12^{\circ}.98 \pm 6\%$	$11^{\circ}.42 \pm 7\%$	$+ 1^{\circ}.56 = + 13\%$

Uit het bovenstaande blijkt, dat bij de phototropische reactie *variabiliteit* en *grootte van het verschil* door gelijke waarden vertegenwoordigd worden als bij de geotropische krommingen. Het onderzoek van het *photo-Bremekampeffect* was dus niet te verkiezen boven dat van het *geo-Bremekampeffect*.

Nu wilde ik mijn geluk beproeven met lengtekrachten grooter dan 1g: dus prikkeling van het intacte coleoptiel op de centrifuge. Een groep planten werd zoo geplaatst, dat de centrifugale kracht werkte van de top naar de basis (*positieve prikkeling*); bij de andere groep was de kracht van de basis naar de top gericht. (*negatieve prikkeling*)

De afstand van de as der centrifuge tot de top van het coleoptiel bedroeg bij positief geprikkelde planten 3 cm., bij negatief geprikkelde planten 8 cm. Volgens de formule voor

de centrifugale kracht <sup>1)</sup> waren de krachten, die de top in deze twee gevallen ondervond: plus  $0.03 \times \frac{4.024}{t^2}$  en min  $0.08 \times \frac{4.024}{t^2}$ . Het verschil tusschen de prikkels was dus  $(0.03 + 0.08) \times \frac{4.024}{t^2}$ . Van de basis naar de top gaande, wordt bij de positief geprikkelde groep planten de afstand tot de as steeds grooter, bij de negatief geprikkelde wordt deze afstand in gelijke mate kleiner. Het absolute verschil in centrifugale kracht blijft dus over de geheele lengte van het coleoptiel gelijk. Bij de proeven werd steeds gerekend met dit *absolute* verschil. Bij deze berekening is de veronderstelling gemaakt, dat de reacties op de positief en negatief gerichte lengtekrachten over de geheele lengte van het coleoptiel evenredig zijn met de grootte van deze krachten en tevens, dat de reactie op de positief gerichte lengtekracht even sterk een verandering naar de *één*e zijde veroorzaakt, als de negatief gerichte kracht een verandering naar de *andere* zijde teweegbrengt. Gegevens over dit vraagstuk te verzamelen, zou een eerste vereischte zijn, wanneer met de centrifuge inderdaad een zeer *duidelijk* Bremekampeffect veroorzaakt werd. De resultaten beantwoordden echter in het minst niet aan de verwachtingen.

TABEL 13.

verschil in centrifugale prikkeling: 2.2 g (+ 0.6 en — 1.6 g)

10 min. gecentrifugeerd; 60 min. horizontaal.

pos. geprikkel	neg. geprikkel	verschil
13.48 ± 7%	14.09 ± 7%	— 0.61 = — 4%

10 min. gecentrifugeerd; 50 min. horizontaal.

pos. geprikkel	neg. geprikkel	verschil
7.55 ± 10%	8.52 ± 7%	— 0.97 = — 13%

<sup>1)</sup>  $r \times \frac{4.024}{t^2}$  = aantal malen g; r = radius in meters; t = duur van 1 toer in sec.

verschil in centrifugale prikkeling: 4.1 g (+ 1.1 en - 3.0 g)

10 min. gecentrifugeerd; 60 min. horizontaal.

pos. geprikkeld	neg. geprikkeld	verschil
$16.40 \pm 7\%$	$13.56 \pm 6\%$	+ 2.84 = + 21%

10 min. gecentrifugeerd; 120 min. horizontaal.

pos. geprikkeld	neg. geprikkeld	verschil
$27.62 \pm 6\%$	$30.33 \pm 9\%$	- 2.71 = - 9%

verschil in centrifugale prikkeling: 8 g (+ 2.2 g en - 5.8 g)

10 min. gecentrifugeerd; 15 min. horizontaal;

		45 min. klinostateeren.
pos. geprikkeld	neg. geprikkeld	verschil
$5.86 \pm 11\%$	$6.20 \pm 9\%$	- 0.34 = - 5%

10 min. gecentrifugeerd; 25 min. horizontaal;

		35 min. klinostateeren.
pos. geprikkeld	neg. geprikkeld	verschil
$12.40 \pm 4\%$	$11.18 \pm 5\%$	+ 1.22 = + 9%

10 min. gecentrifugeerd; 40 min. horizontaal.

pos. geprikkeld	neg. geprikkeld	verschil
$6.03 \pm 8\%$	$6.16 \pm 10\%$	- 0.13 = - 2%

10 min. gecentrifugeerd; 60 min. horizontaal.

pos. geprikkeld	neg. geprikkeld	verschil
$13.53 \pm 8\%$	$8.15 \pm 9\%$	+ 5.38 = + 39%

De drie verschillende snelheden van de centrifuge veroorzaakten krachten, die zich verhielden als 1, 2 en 4. Wij zien uit de reacties, die op de horizontale stand van 60 min. volgen, dat er niet de minste evenredigheid bestaat tusschen de grootten van de resp. Bremekampeffecten. Bij een zelfde centrifugale kracht en verschillende prikkeltijden loopen de uitkomsten volkomen regelloos door elkaar. De *middelbare fout* en de *grootte van het verschil* waren dus geen motieven, om aan het onderzoek met de centrifuge de voorkeur te geven boven de proeven met prikkelingen van 1g.



BREMEKAMP (1915) is het gelukt, met de centrifuge geweldige verschillen te verkrijgen. Hij prikkelt daartoe de plant op een toestel, waarvan de as verticaal staat. Het is nu de vraag, of bij een dergelijke proefstelling de plant een lengte-kracht, *gescheiden* van een dwarskracht, percipieert, of dat de krachten zich als een resultante laten gelden, die in het eene geval scheef naar onderen en naar de top is gericht, in het andere geval scheef naar onderen en naar de basis. (G. VON UBISCH v. F. RAWITSCHER 1927).

TABEL 14.

	positief gerichte lengtekracht:	negatief gerichte lengtekracht:	verschil:
prikkeling 40 min. lang met 8g verschil,	$4.50 \pm 9\%$	$6.03 \pm 11\%$	$-1.53 = -34\%$
prikkeling 60 min. lang met 8g verschil,	$6.63 \pm 7\%$	$5.31 \pm 15\%$	$+1.32 = +20\%$
	$3.61 \pm 11\%$	$5.36 \pm 7\%$	$-1.75 = -48\%$
prikkeling 150 min. lang met 8g verschil,	$3.50 \pm 11\%$	$3.78 \pm 10\%$	$+0.28 = +8\%$
	$5.56 \pm 10\%$	$4.87 \pm 16\%$	$-0.69 = -12\%$

De proef werd herhaald bij gedecapiteerde planten.

TABEL 15.

Coleoptielen met een geregenereerde top.

	positief gerichte lengtekracht:	negatief gerichte lengtekracht:	verschil:
prikkeling 60 min. lang met 8g verschil,	$2.73 \pm 14\%$	$2.66 \pm 22\%$	$-0.07 = -2\%$
	$2.73 \pm 18\%$	$2.37 \pm 12\%$	$-0.36 = -13\%$

In deze tabellen merken wij ten eerste op, dat de middelbare fout zoo hoog is, dat uit de gemiddelden niet de minste conclusie getrokken mag worden. Waarschijnlijk tengevolge daarvan, wisselt het *Bremekampeffect* sterk van grootte en van teeken. Tenslotte viel het mij op, dat, in vergelijking met de reactie's op even lange horizontale prikkeling zonder lengtecomponent, de hoeken sterk *verminderd* waren.

In de volgende proef zijn opgenomen de krommingen op de centrifuge naast de krommingen zonder lengteprikkeling. De voorstelling van een gescheiden perceptie van mej. VON UBISCH volgend, kunnen wij de prikkels op deze wijze omschrijven:

TABEL 16.

lengtecomponent 0; dwarscomponent g; gedurende	
	60 min. $12^{\circ}.82 \pm 16\%$ , $10^{\circ}.43 \pm 23\%$
lengtecomponent — 4g; dwarscomponent g; gedurende	
	60 min. $6^{\circ}.25 \pm 17\%$ , $4^{\circ}.87 \pm 16\%$
lengtecomponent + 4g; dwarscomponent g; gedurende	
	60 min. $5^{\circ}.56 \pm 10\%$

Volgens BREMEKAMP (1915) zou de lengtekracht, afhankelijk van de richting, *vertragend* of *versnellend* werken op het reactievermogen.

Bovenstaande uitkomst is echter niet in overeenstemming te brengen met zijn opvatting. Hier lijkt het mij het meest bevredigend, aan te nemen, dat de plant zwakker reageert op de *resultante*, dan op de *enkele dwarskracht*.

Te dezer plaatse wil ik ook de uitslag vermelden van de proef, waarbij een prikkeling in de lengte-as met een centrifugale kracht aan de dwarsprikkeling *voorafging*. Van drie groepen van 30 planten werd de eerste *positief* op de centrifuge geprikkeld, de tweede *negatief*, de derde kwam gedurende den zelfden tijd op de *klinostaat*. Deze laatste was

dus de groep met een lengtecomponent 0, die in analogie met de zienswijze van Bremekamp een intermediaire uitslag moest vertoonen tusschen groep I en groep II in.

TABEL 17.

- I. positief met 4g gedurende 30 min. voorgeprikkeld;  
daarna 60 min. hor.:  $3.98 \pm 12\%$
- II. negatief met 4g gedurende 30 min. voorgeprikkeld;  
daarna 60 min. hor.:  $5.85 \pm 10\%$
- III. geklinostateerd gedurende 30 min.;  
daarna 60 min. hor.:  $6.05 \pm 8\%$

In de gevallen I en II, waar een nawerking van een lengtekracht optrad, was de kromming geringer dan in III, waar de nawerking van de normale stand met behulp van de klinostaat zooveel mogelijk onderdrukt werd.

Bij de proeven op de centrifuge neemt BREMEKAMP als maatstaf voor de reactie de *afwijking* van de top uit de verticaal. Als eenheid dient 0.1 mm.

Hier volgen de door hem gevonden uitslagen: (BREMEKAMP 1915, pag. 1254).

reactie op — mg:	+ mg:	verschil:
2.9	0.2	$2.7 = 1300\%$ van de reactie op + mg.
3.4	0.3	$3.1 = 1030\%$ „ „ „ „ „
3.9	0.9	$3.0 = 300\%$ „ „ „ „ „

Deze verschillen verkreeg hij bij 30 min. prikkeling op de centrifuge, gevolgd door 40 min. normale stand. Ik heb getracht de proef zoo nauwkeurig mogelijk na te doen. Wat de centrifugale krachten betreft, kon ik slechts de proefomstandigheden van BREMEKAMP *benaderen*. De toppen onderonden bij mij — 1.5 mg en + 0.5 mg; de coleoptielbases — 0.4 mg en + 1.6 mg. Tijden: 30 min. op de centrifuge, 40 min. normale stand.

positief geprikkeld:	negatief geprikkeld:	verschil:
$7.48 \pm 8\%$	$9.67 \pm 5\%$	$+ 2.19 = + 28\%$

Onder omstandigheden, waarbij BREMEKAMP op zijn minst een verschil van 300% verkrijgt, vind ik slechts een 10 maal zoo *klein* effect, nam. 28%.

Wanneer ik dezelfde maatstaf voor de kromming gebruik, behoud ik een gelijksoortige uitkomst.

positief geprikkeld:	negatief geprikkeld:	verschil:
$(12.38 \pm 8\%) \times 0.1 \text{ mm}$	$(15.82 \pm 7\%) \times 0.1 \text{ mm}$	$+ 3.44 = + 21\%$

BREMEKAMP deed zijn proeven *boven* de begane grond. Ik heb daarom de proef herhaald in een bovengrondsche kamer van gelijke temperatuur en vochtigheid als de kelder. Ik zorgde er voor, dat geen directe verbinding tusschen deze werkruimte en de rest van het laboratorium bestond. Voor een invloed van lichtgas of chemische verontreinigingen in de lucht behoefde ik hier dus niet te vreezen. Prikkeltijden en grootte van de centrifugale kracht als boven.

#### TABEL 18.

positief geprikkeld:	negatief geprikkeld:	verschil:
6.93 $\pm$ 6%	7.37 $\pm$ 8%	+ 0.44 = + 6%
5.15 $\pm$ 6%	4.77 $\pm$ 5%	- 0.38 = - 5%

*Boven* de grond is het verschil dus evenzoo klein en wisselend.

Het leek mij nog loonend, na te gaan, of een voortdurend wisselende prikkeling van + g en - g het reactievermogen veranderde. Hiertoe liet ik de centrifuge 200 langzaam draaien, dat de snelheid met die van de klinostaat overeen kwam. De centrifugale kracht bedroeg nu minder dan 0.1 g, kon dus verwaarloosd worden. De planten stonden loodrecht op de horizontale as van de klinostaat.



TABEL 19.

20 min. horizontaal; 40 min. klinostateeren voorafgegaan door

30 min. roteeren om de breedte-as	de normale stand
$5.50 \pm 9\% = 117\%$	$4.62 \pm 7\% = 100\%$
$5.75 \pm 8\% = 114\%$	$5.01 \pm 5\% = 100\%$

Het verschil scheen mij niet overtuigend genoeg, om te kunnen dienen als basis voor verder onderzoek.

### C. Nieuwe groei-omstandigheden.

Door wijziging van de prikkels gelukte het niet, een duidelijk *Bremekampeffect* te verkrijgen, d.w.z. onder de gekozen omstandigheden trad noch een vermindering van de *variabiliteit*, noch een versterking van de *gevoeligheid voor de lengtekracht* op.

De mogelijkheid diende onder oogen gezien te worden, dat zoowel variabiliteit als gevoeligheid voor de lengtekracht onder invloed staan van de *groei* van het coleoptiel. Deze groei was echter in bovenstaande proeven niet volkomen normaal te noemen. Het coleoptiel werd immers aan de basis

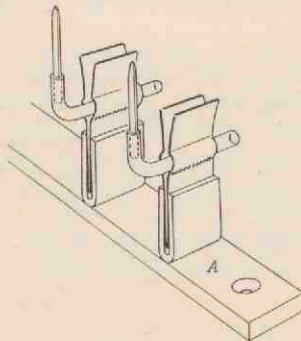


Fig. 9. Standaardjes voor afgesneden coleoptielen. In het rechthoekig gebogen buisje wordt water (resp. een voedingsoplossing) capillair vastgehouden.

even boven het mesocotiel afgesneden en daarna werd het in een rechthoekig gebogen buisje, dat water bevatte, geplaatst. (Zie fig. 9). De diameter van de opening van dit buisje kwam overeen met de dikte van het coleoptiel. Aan de rand van de opening zorgde een druppel gelatine er voor, dat het coleoptiel niet in het buisje kon draaien.

In menig opzicht is het werk met coleoptielen, die onder deze omstandigheden opgroeien, te verkiezen boven de arbeid met gewone water- of aardplanten.

Van de talrijke voordeelen noem ik in de eerste plaats de *bevestiging*, die zoo hecht was, dat zelfs de sterkste centrifugale krachten niet in staat waren, het coleoptiel ook maar over de geringste afstand van zijn plaats te bewegen. Dit was na te gaan met behulp van de *vaatbundels*. De coleoptielen werden namelijk steeds zoo gedraaid, dat het vlak van de vaatbundels parallel liep met de lengte-as van de seriedrager A. (Zie fig. 9). Een geringe verplaatsing kon dus met het bloote oog onmiddellijk worden waargenomen.

Een tweede voordeel komt na de decapitatie tot uiting. Door het afsnijden van de wortels is het druppel-gevaar namelijk bezworen, zoodat alle reacties in een atmosfeer van 100% vochtigheid kunnen plaats hebben.

Ten derde is het niet meer noodig, het *primaire blad los te trekken*, aangezien voor de groeiende basis een uitweg naar onderen vrij gekomen is. Nu blijft het apicale einde van het blad op zijn plaats, daar het basale einde aan de onderzijde van het coleoptiel naar buiten kan schuiven.

Het is echter de vraag, of onder deze omstandigheden, waarbij zaad en wortel van het coleoptiel gescheiden zijn, den cellen van het onderzochte deel nog wel voldoende groei-materiaal geboden wordt. Wanneer men namelijk coleoptielen aan de basis afsnijdt en in het water laat staan, blijkt het krommingsvermogen geleidelijk achteruit te gaan. Terwijl *direct* na de basale afsnijding 60 minuten horizontale prikkeling een kromming van 10.43 graden veroorzaakt, daalt de gevoeligheid voor de zelfde prikkel 3 uur na de

afsnijding tot 4.50 gr.; 5 uur na id. is deze waarde tot 2.88 gr. verminderd. Daarom heb ik het krommingsvermogen nagegaan van afgesneden coleoptielen, die in verschillende groeistofoplossingen stonden. Hiertoe koos ik:

- I. de oplossing volgens KNOP;
  - II. een extract van haverkorrels;
  - III. een voedingsoplossing volgens NIELSEN, die onder meer *bios* bevatte;
  - IV. een glucose-oplossing.
- Alle in verschillende verdunningen onderzocht.

Het onderzoek beogde, na te gaan in hoeverre de voedingsoplossing de plaats kan innemen van de stroom, die bij de intacte plant het coleoptiel van bouwstoffen voorziet. De planten bleven daarom steeds 5 uur in de oplossing staan, waarna hun reactie werd vergeleken met exemplaren, die wortel en zaad behouden hadden. Voor het *Avena*-extract werden haverkorrels tot poeder fijn gemalen en met water van 30 graden gedurende 2 uur uitgetrokken. Na een filtratie was de oplossing voor het gebruik gereed. De voedingsoplossing volgens NIELSEN heeft de volgende samenstelling:  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ,  $\frac{1}{2}$  gr.;  $\text{MgSO}_4$ ,  $\frac{1}{2}$  gr.;  $\text{NH}_4$  tartraat, 5 gr.; een spoor  $\text{FeCl}_3$ ; plus i.c.c. *bios* (filtraat 3 C)<sup>1)</sup> plus 1000 cc water. Aan de oplossing werd zooveel glucose toegevoegd, dat het geheele mengsel 4% glucose bevatte. De Heer E. C. WASSINK was zoo vriendelijk mij, deze voedingsoplossing te verstrekken, waarvoor ik hem hier mijn hartelijke dank betuig.

Coleoptielen staan sinds 5 uur in:	na 60 min. horizontale stand:
de oplossing volgens KNOP;	geen kromming.
een extract van haverkorrels;	geen kromming.
Intacte planten, zonder watervoorziening	
in de horizontale stand;	een kromming van 20—30 graden

<sup>1)</sup> De behandeling volgens NARAYANAN (*Biochem. Journ.* 24, 1930, p. 6) wordt op 1 K.G bakkersgist toegepast tot en met de toevoeging van lood-acetaat. Het filtraat wordt loodvrij gemaakt en tot 100 cc. verdund. Deze loodvrije vloeistof is hier aangegeven als „filtraat 3 C”.

Worden de coleoptielen direct na hun basale afsnijding met intacte planten vergeleken, dan is het reactievermogen nog niet zoo sterk verminderd.

TABEL 20.

Reactie op 60 min. horizontale stand van afgesneden coleoptielen		van intacte planten, zonder watervoorziening, in de horizontale stand:
I. in <i>avena</i> -extract	II. in water:	
6.12	5.93	9.68
8.40	4.75	
6.55	5.08	7.50
9.81	11.44	

De intacte planten, die in horizontale stand geen water kunnen opnemen, vormen echter geen gelukkige standaard. Zoo was in enkele gevallen het krommingsvermogen zelfs *minder* dan dat van coleoptielen, die direct na hun basale afsnijding in met water gevulde buisjes horizontaal waren geplaatst.

120 min. hor.; coleoptielen in water:  $20^{\circ}.00 = 100\%$ ;  
intacte planten zonder  $H_2O$  voorziening:  $9^{\circ}.77 = 48\%$ .

60 min. hor.: coleoptielen in *avena*pap:  $9^{\circ}.68 = 100\%$ ;  
intacte planten zonder  $H_2O$  voorziening:  $8^{\circ}.12 = 83\%$ .

Dat deze vermindering enkel en alleen op watergebrek berust, bewijst de proef, waarbij de plant na een *korte* horizontale expositie weer normaal in water komt te staan. Bovenstaande verschillen zijn nu verdwenen.

20 min. hor.; 40 min. norm.;  
coleoptielen in water:  $7^{\circ}.93 = 100\%$ ;  
intacte planten als boven:  $8^{\circ}.89 = 112\%$ .

Als standaardplanten gebruikte ik daarom bij de verdere proeven *afgesneden coleoptielen in water*.



TABEL 21.

De reactie van afgesneden coleoptielen op 60 min. horizontale stand.

De coleoptielen staan in:

water :	voedingsoplossing van NIELSEN:	id. 4 × verdund:	8 ‰ glucose-opl.:	2 ‰ glucose-opl.:
7°.07 = 100 ‰	14°.51 = 205 ‰			
9°.17 = 100 ..	1°.28 = 14 ..		2°.16 = 23 ‰	
32°.42 = 100 ..	23°.21 = 71 ..		24°.36 = 85 ..	
36°.54 = 100 ..	7°.28 = 21 ..		10°.81 = 29 ..	
12°.45 = 100 ..	2°.60 = 20 ..	3°.20 = 25 ‰		6°.16 = 49 ‰

Door de toegevoegde stoffen worden een enkele keer de krommingen vergroot, meestal echter verlaagd. Dit wisselend gedrag staat niet in nader verband met de schommelingen van de geotropische gevoeligheid van de plant. De uitzonderingen daargelaten, geloof ik, dat wij uit de proeven van dit hoofdstuk mogen concluderen, dat de *stoffen, die in het water zijn opgelost, het krommingsvermogen vermindere*n. Het lijkt mij het meest waarschijnlijk, de werking van de opgeloste stoffen te verklaren uit een vermindering van de zuigkracht van de cel.

De veronderstelling is zeker gerechtvaardigd, dat op het moment van de afsnijding *lucht* in de vaatbundels dringt of dat binnen het buisje een luchtlaagje op het vlak van de snede het contact tusschen de coleoptielcellen en de oplossing verhindert. Dit kan voorkomen worden door de plant onder water af te snijden en onder water in de buisjes te plaatsen.

Onder water afgesneden coleoptielen:	intacte planten:
20 min. hor.; 40 min. norm.: 7°.43 = 100 ‰,	id.: 11°.95 = 160 ‰.

De daling van het krommingsvermogen blijft *in de zelfde mate* bestaan. Het maakt dus geen verschil uit, of wij de coleoptielen boven- of onder water afsnijden.

De schadelijke invloed van een basale afsnijding berust waarschijnlijk niet op een gewone *shock*-werking, d.w.z. op een tijdelijke verstoring van processen.<sup>1)</sup> Hier tegen pleit reeds de abnormale daling van het krommingsvermogen van coleoptielen, die vijf uur voor het begin van het onderzoek waren afgesneden. Planten, die gedurende 24 uur in een voedingsoplossing stonden en waarbij wij dus zouden mogen veronderstellen, dat een invloed van de eigenlijke verwonding verdwenen was, konden zich in het geheel niet meer krommen. Des te meer verwonderde mij dit, daar de groei in vergelijking met normale planten dezelfde was gebleven.

Hier wil ik ook melding maken van een vergelijking tusschen met *gelatine* behandelde (zie p. 66) planten en losse planten. De *gelatine* hield ik vloeibaar op een electrisch oventje. Het was noodzakelijk te controleeren, of de warme *gelatine*, die met het coleoptiel in contact kwam, ook eenigerlei invloed op het krommingsvermogen uitoefende.

60 min. hor.; planten met *gelatine* vastgeplakt:  $7^{\circ}.34 = 100\%$ ,  
60 min. hor.; losse planten:  $6^{\circ}.89 = 94\%$ .

Een nadeelige invloed gaat dus *niet* van de *gelatine* uit.

Ik wil dit hoofdstuk besluiten met het verslag over eenige waarnemingen bij *intacte* planten, waarbij de wortels door natte watten werden omgeven. In hoeverre de watervoorziening onder deze omstandigheden met de normale gelijk gesteld mag worden, kan ik niet zeggen. De reactie's zijn *regelmatiger*, dan bij de afgesneden coleoptielen. Onderstaande gemiddelden bezitten een middelbare fout, die vrijwel even groot is als de middelbare fout van afgesneden coleoptielen. Hier werden 12 reactie's samengenomen, terwijl bij de afgesneden coleoptielen minstens 30 reactie's noodig werden geacht om voor de bepaling van 1 gemiddelde te dienen.

<sup>1)</sup> Zie BAYLISS 1927, p. 416 Shock = "a state of diminished excitability; this state of shock is gradually recovered from".

TABEL 22.

30 min. horizontale stand voorafgegaan	
door 20 min. inverse stand:	$6.19 \pm 6\%$ (90%)
door de normale stand:	$6.81 \pm 4\%$ (100%)
20 min. hor.; 40 min. klinostateeren voorafgegaan	
door 30 min. klinostateeren:	$14.45 \pm 5\%$ (110%)
door de normale stand:	$13.04 \pm 5\%$ (100%)
20 min. hor.; 40 min. klinostateeren voorafgegaan	
door 60 min. klinostateeren:	$12.95 \pm 7\%$ (107%)
door de normale stand:	$12.00 \pm 9\%$ (100%)
10 min. hor.; 50 min. klinostateeren voorafgegaan	
door 60 min. klinostateeren:	$6.55 \pm 9\%$ (75%)
door de normale stand:	$8.65 \pm 6\%$ (100%)
5 min. hor.; 55 min. klinostateeren voorafgegaan	
door 30 min. klinostateeren:	$4.45 \pm 8\%$ (108%)
door de normale stand:	$4.11 \pm 9\%$ (100%)

De tabel toont ons, dat de plant, zelfs onder de meest natuurlijke groeiconditie's, op de wijziging van de lengtekracht *zwak* en *wisselend* reageert. Bovenstaande verschillen mogen niet als bewijs gelden voor het bestaan van een invloed van de lengtekracht op het geotropisch krommingsvermogen; deze „reactie's” kunnen namelijk met evenveel recht aan de variabiliteit van de kromming toegeschreven worden.

#### D. Proeven met *Vicia Faba minor*.

Een enkele proef heb ik gedaan met een ander object, te weten de stengel van *Vicia Faba minor*. *Vicia* werd opgekweekt in nat zaagsel. Dit is zoo weinig samenhangend, dat voor een prikkeling in de inverse stand de plant evenals de *Avena* afgesneden moest worden. *Vicia* bleek geen geschikt proefobject te zijn; de krommingen varieeren zeer sterk. Onderstaande cijfers vormen een gemiddelde uit 150 reacties; toch is de middelbare fout nog 4 en 5%! De opmeting van



de kromming is *niet* nauwkeurig. Het schaduwbeeld van de stengel eindigt namelijk niet als een gladde afgeronde kegel, maar vertoont een kromming in het deel, waar zich de bladen ontwikkelen. Ik plaatste de planten nu steeds zoo, dat het vlak van de reactie loodrecht op het vlak van de „*topkromming*” lag. Al was de stengel met gelatine in de buis gefixeerd, toch draaide herhaaldelijk de plant tijdens het klinostateeren ten gevolge van het gewicht van de omgebogen top. Tenslotte liep de stengel reeds zoo ver van de top conisch toe, dat het niet mogelijk was, de meetmethode voor coleoptielen van *AVENA* (zie p. 29) in principe te volgen. *Een* van de gekromde zijden, hier de convexe, werd voor bepaling van de kromming gekozen.

2 uur horizontale stand voorafgegaan

door 1 uur klinostateeren:	$22.15 \pm 4\%$	( 83%)
door de normale stand:	$26.55 \pm 5\%$	(100%)

Evenals bij de coleoptielen van *AVENA* is het verschil niet zeer overtuigend. Op grond van bovenstaande overwegingen heb ik het onderzoek met de stengel van *Vicia Faba minor* niet verder voortgezet.

## § 6. Samenvatting.

Het transport, het verbruik of de werking van de groeistof op de celwand worden niet beïnvloed door de richting van de lengtekracht.

Het geotropisch krommingsvermogen is onderhevig aan een variabiliteit, waarvan de grootte eerst duidelijk voor den dag treedt, wanneer de waarnemingen over verscheidene maanden verdeeld worden.

Het is mogelijk, dat tengevolge van deze variabiliteit een duidelijke reactie uitblijft op de nawerking van een inverse stand, op de nawerking van een rotatie om de lengte- of om de dwars-as, op de nawerking van een positief of negatief gerichte centrifugale kracht (max. 8g). Het is mij dus niet



gelukt, een invloed van de lengtekracht op het reactievermogen aan te toonen.

Bij gebruik van centrifugale krachten is de variabiliteit van het geotropisch krommingsvermogen extra groot (zoo wel bij de centrifugale kracht als voorprikkeling, als bij gelijktijdige werking van een centrifugale kracht en een dwarskracht).

Het verschil in het phototropisch krommingsvermogen van een in vers geïrriteerd coleoptiel en van het coleoptiel, dat altijd de normale stand behouden heeft, is kleiner dan drie maal de middelbare fout van de kromming.

De uitspraak van Bremekamp (1915), dat een lengtekracht van 1g een sterk remmende resp. versnellende invloed bezit op de geotropische kromming van het horizontaal geplaatste coleoptiel, kon niet bevestigd worden.

Intacte planten, die geregeld van water voorzien worden, bezitten een sterker geotropisch krommingsvermogen en een kleinere variabiliteit dan basaal afgesneden coleoptielen, die aan het vlak van de snede water opnemen. De vermindering van het krommingsvermogen na de basale afsnijding wordt versterkt, door stoffen in het water op te lossen. (Krommingsvermogen in zout-oplossing volgens KNOP, in een extract van haverkorrels, in een voedingsoplossing volgens NIELSEN, in glucose-oplossingen).

---

## HOOFDSTUK III.

### Lengtekracht en polariteit.

#### § 1. Inleiding en methodiek.

F. W. WENT's publicatie van 1931 bevat een verhandeling over het polariteitsprobleem bij planten. De auteur beschrijft hierin onder meer proeven, die een verband aantoonen tusschen *zwaartekracht* en *polariteit*. Aangezien mijn resultaten niet de minste aanwijzing gaven voor eenige samenhang tusschen deze twee factoren, was dit voor mij aanleiding om te onderzoeken, of misschien *grootere* lengtekrachten dan plus 1 g en min 1 g, een werking op de intensiteit of op de snelheid van het polaire transport van de groeistof uitoefenen.

Een centrifuge, zooals die in de dissertatie van Mevrouw RUTTEN—PEKELHARING (1910) beschreven is, stond mij voor dit doel ter beschikking (zie fig. 10). Op de draaischijf A van het toestel werd diagonaalsgewijze een koperen rail B aangebracht, waarlangs het toestel C verplaatsbaar was. De gleuf van de koperen reep C had juist *die* afmetingen, dat de toestelletjes voor het transport, zooals VAN DER WEY (1932) die gebruikte, er gemakkelijk ingeschoven konden worden. De stand van het coleoptiel-cylindertje, dat donor en receptor verbond, was nu *zóó*, dat het loodrecht op de as van de centrifuge stond. Om een goed contact tusschen het bovenste plaatje en de cylinders te verzekeren, bracht ik klemmetjes D aan, die om de achterzijde van C heengrepen en waarvan het verbindingsstuk door een schroef E doorboord was. Het vrije uiteinde van de schroef bevatte een vleugeltje, zoodat de schroef met de hand kon worden aangedraaid. Aan het andere einde was een los cirkelvormig plaatje bevestigd, dat met zijn oppervlak het middendeel van het bovenplaatje van

het transporttoestelletje bedekte. De schroef moest nu *zoover* worden aangedraaid, dat het bovenplaatje juist met alle 12 cilindertjes van het onderste plaatje contact maakte. Dit is moeilijk op het oog te zien. Ik heb getracht een merkteeken

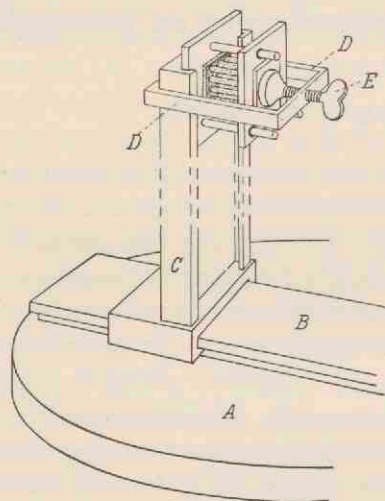


Fig. 10. A: draaischijf van de centrifuge.

B: een diagonaalsgewijs loopende rails, waarlangs C verschuifbaar is.

In de gleuf van C past juist een „onderplaatje” van het transporttoestel volgens VAN DER WEY (*Rec. Tr. bot. néerl. 1932*). Het „bovenplaatje” wordt bij het centrifugeeren met de klem D en de schroef E op de cilindrs gedrukt.

op de schroefdraad aan te brengen, maar ondanks deze voorzorg kwam het toch herhaaldelijk voor, dat aan het einde van het transport niet alle cilindertjes zich als cirkeltjes op de donor afteekenden. In dat geval was de proef natuurlijk niet te gebruiken. Wordt de schroef te sterk aangedraaid, dan verschuiven de cilindrs, of worden onder invloed van de druk gebogen. Wanneer *grootte* centrifugale krachten werden gebruikt, was het klemmetje overbodig. Ik moest alleen maar zorgen, dat de centrifuge-as *rechts* lag van het toestelletje, zooals dat in de figuur is afgebeeld. Indien het bovenplaatje makkelijk over de pennetjes van de onderplaat schoof, was reeds een centrifugale kracht van 3 g voldoende om het bovenplaatje met zijn agar tegen de 12 cilindrs te

duwen, zoodat een innig contact tusschen beide tot stand kwam.

Worden de centrifugale krachten zeer groot (boven de 20g), dan doet het geval zich voor, dat de cylinders de agarplaatjes doorstanzen. Dit euvel kan direct verholpen worden door agar van hoogere concentratie te gebruiken. De heer H. G. DU BUY was zoo vriendelijk mij aan agar van verschillende concentratie te helpen. Door uitdrogen van agar van gering percentage is het mogelijk plaatjes te verkrijgen, die meer dan 6% agar bevatten. Bij de analyse trad nu echter de moeilijkheid op, dat de afgifte van de groeistof van de agar aan het coleoptiel in sterke mate afhangt van de concentratie van de agar in het blokje. Zoo kon ik geen kromming verkrijgen met blokjes van 12% agar, die toch meer dan 10° groeistof<sup>1)</sup> bevatten. Ook is het moeilijk met agar van hooge concentratie te werken, aangezien de blokjes stug zijn, gauw weg springen en met hun hard droog oppervlak zich veel minder goed leenen voor een innig contact met de wondvlakte van het coleoptiel dan agar van lage concentratie (3%). Wanneer de transporttijden zoo gekozen worden, dat elke donor na verdunning nog analyseerbaar is, dan valt de agar van hooge concentratie bij de analyse geheel buiten beschouwing. Indien nu iedere donor van 6 of 12% met een plaatje van 3% verdund werd, kon dit laatste voor de analyse gebruikt worden. De verdeling van de groeistof over agar van verschillende concentratie bleek echter niet volkomen gelijk te zijn.

TABEL 23.

Door verdunningen uit 3% agar verkregen:

som van de krommingen	aantal planten
28 × 3 = 84	7
28½ × 6 = 171	12
82 × 2 = 164	10
419	29 = 14.44 ± 2%

<sup>1)</sup> Het gehalte aan groeistof kan in dit geval bij benadering bepaald worden door de analyse van een verdunningsplaatje van 3% agar.



door verdunning uit 12% agar verkregen:

som van de krommingen	aantal planten
$50 \times 2 = 100$	9
$65 \times 3 = 195$	11
$31 \times 4 = 124$	10
419	$30 = 13.96 \pm 3\%$

verschil:  $0.48 = 3.4\%$  van de kleinste hoek.

Het verschil zou voor een verder onderzoek geen bezwaar vormen, indien wij wisten, dat iedere hoeveelheid groeistof steeds in een zelfde verhouding over beide blokjes verdeeld wordt. De hedendaagsche quantitative analyse van groeistof lijkt mij nog te grof om dergelijke problemen op te lossen. Daarom heb ik de centrifugale krachten steeds 200 gekozen, dat het gebruik van agar van hooge concentratie onnoodig was; anders gezegd, dat mijn agar door de cilindrs niet ernstig beschadigd werd.

De oppervlakte van het coleoptiel van *Avena* is vetzig. Waterdruppels blijven er niet gemakkelijk aan hangen. Toch is de mogelijkheid van lekkage bij kleine cilindrs van 2—1 mm. langs de buitenzijde of langs de oppervlakte van de omsloten holle cylinder niet uitgesloten. Het transport op de centrifuge werd daarom onderzocht bij cilindrs van minstens 4 mm. lengte.

De lekkage door de open vaatbundels vormt een niet te vermijden bron van fouten. Wanneer de receptor het dichtst bij de as van de centrifuge ligt, zal van de receptor naar de donor door de vaatbundels hoofdzakelijk water geperst worden. In de donor daalt dus, door stijging van het gehalte aan water, de concentratie van de groeistof. Dit heeft een vermindering van de intensiteit van het transport ten gevolge.

Staan donor en receptor omgekeerd ten opzichte van de centrifuge-as, dan is een gelijke redeneering, maar nu in omgekeerde richting, mogelijk.

Wanneer wij de onomkeerbaarheid van de polariteit voor-

opstellen, kan de lekkage onderzocht worden door het apicale deel van de cylinder tegen de receptor te plaatsen. Het geheele parenchym is door de polariteit geblokkeerd; de resteerende toegangswegen tot de receptor kunnen nu nooit via de banen van het normale transport gaan.

TABEL 24.

Het groeistof bevattende blokje staat aan het basale uiteinde.

Centrifugale kracht: 8.6g. Uitgangskoncentratie van de donor: 556°.

Polariteit en centrifugale kracht zijn gelijk gericht.

Receptor bevat na 70 min.  $40^\circ : 36 = 1^\circ.11 = 0.1\%$

Polariteit en centrifugale kracht tegengesteld gericht.

Receptor bevat na 70 min.  $47^\circ : 36 = 1^\circ.30 = 0.2\%$

De hoeveelheid groeistof, die na 70 minuten tengevolge van lekkage in de receptor belandt, bedraagt slechts 0.2%.

Zelfs bij deze zeer hoge uitgangskoncentratie is dus de fout zoo gering, dat zij zeker te verwaarlozen is.

Het koperstuk C, dat op fig. 10 p. 78 afgebeeld staat, is zoo hoog, dat het 6 toestelletjes volgens VAN DER WEY kan bevatten. Op gelijke afstand van het middelpunt van de draaischijf bevond zich op de diametrale rail, een gelijkvormig apparaat, eveneens met 6 transporttoestellen. Over beide kwam een zinken trommel, die aan alle zijden en op de axiale inwendige schotten met vochtig filtreerpapier bekleed was. Het gevaar van uitdrogen van de agar is namelijk bij deze centrifuge-proeven zeer groot. Binnen de trommel droogt de agar niet meer uit. Een blokje, dat volgens de verdunning  $10^\circ$  moest bevatten, gaf als gemiddelde van 10 hoeken na 50 min. centrifugeeren  $9^\circ.9$ , na 60 min. centrifugeeren  $9^\circ.6$ , na 70 min. centrifugeeren  $10^\circ.1$ . De trommel werd aan de rand van de draaischijf met behulp van vleugelmoertjes bevestigd. Hierdoor was het mogelijk binnen  $1\frac{1}{2}$  min. de centrifuge stil te zetten, de trommel op te lichten, 2 transporttoestelletjes uit de gleuven te schuiven, de trommel van

binnen opnieuw te bevochtigen, weer op de draaischijf te zetten en de motor weer op de centrifuge over te schakelen. Met 10 min. tijdsverschil werd dit 6 maal herhaald, waardoor ik 6 maal twee punten verkreeg, die afwisselend dienden voor de kromme, waarbij centrifugale kracht en polariteit *gelijk* gericht waren en voor de kromme, waarbij de richtingen van deze krachten onderling *tegengesteld* waren.

Ieder toestelletje bevatte 12—10 cilindertjes. Aangezien de centrifugeproef voor alle cilindervormen op een gelijk moment moest beginnen, was het noodzakelijk eerst alle cilindertjes te snijden. Van de reeks transporttoestelletjes ontving iedere donor op zijn beurt 1 versch cilindertje. De tijd noodig voor het snijden van de cilindervormen bedroeg zeker 1 uur. Gedurende deze periode waren de cilindervormen dus in staat de groeistof, die ze uit de intacte plant hadden meegenomen, aan de receptor af te geven. Dit was een niet te voorkomen fout. Wanneer ik de cilindervormen, in plaats van op de receptor, in omgekeerde stand op de donor zou hebben gezet, dan zouden bij het begin van het centrifugeeren de cilindervormen ongelijk met groeistof gevuld zijn: een fout, die even zwaar weegt als de vorige. Tevens zouden dan de cilindervormen op de snijmachine moeten worden omgekeerd. Ik gaf er dus de voorkeur aan, de cilindervormen vooraf op de receptor proefklaar te rangschikken. Het spreekt vanzelf, dat gedurende deze voorbehandeling het uitdrogen van de agar zooveel mogelijk moest worden voorkomen. Met alle ventilatieluiken dicht steeg de vochtigheid tot 100%; zoo was dit gevaar dus bezworen.

De centrifugale kracht werd berekend volgens de formule  $\frac{r \times 4.024}{t^2} = \text{aantal malen } g$ ;  $r = \text{radius in meters}$ ;  $t = \text{duur van 1 toer in sec.}$  De cilindervormen staan tijdens de proef ongeveer radiaal. De krachten aan de centripetale en aan het centrifugale uiteinde zullen dus verschillen. De langste cilindervormen, die ik gebruikte, hadden een lengte van 6 mm. Bij een straal van 3 cm., die ik bij het onderzoek van kleine centrifugale krachten gebruikte, bedroeg de fout dus 20%. De absolute



fout was dan ten hoogste  $\frac{1}{2}$ g. Deze opstelling wordt echter gevaarlijk, wanneer de rotatiesnelheid toeneemt. Bij 780 toeren in de minuut zou in dit geval het apicale cylinderdeel een kracht van 3g meer ondervinden, dan het basale deel. Een groote rotatiesnelheid werd daarom steeds gecombineerd met een plaatsing van het schuifstuk op het uiteinde van de rail (straal: 6 cm., zie fig. 10 op p. 78) en met het gebruik van cylinders van 4mm. lengte. Het grootste absolute verschil bedroeg nu 1g.

## § 2. Voorloopige proeven.

De eerste proeven werden gedaan met een kracht, die weinig van 1g verschilde. Onvolledig contact van een van de 12 cylinders was herhaaldelijk oorzaak, dat een punt van de kromme uitviel. De constructie van een kromme uit (tijdelijk) ver van elkaar verwijderde punten getrokken, is uiterst onzeker. Ik trachtte dit euvel te verhelpen door vele waarnemingen samen te nemen. De figuren 11a, b en c zijn zoo samengesteld uit 3, 4 en 6 proeven. Fig 11a en b geven de transporten aan, die onder invloed staan van 0.9 en 1.5g; *positief* werkend bij de voltrokken lijnen, *negatief* gericht bij de gestippelde. In fig. 11c is de centrifugale kracht 8g; zoo-

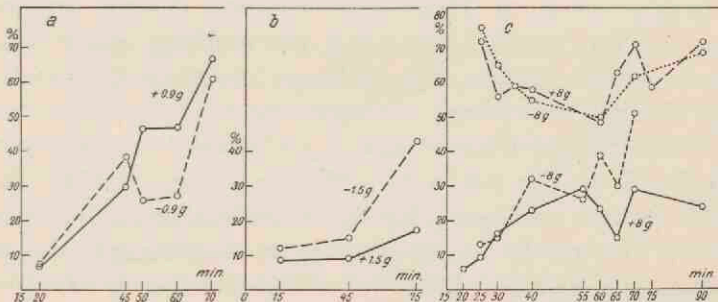


Fig. 11. Het transport van de groeistof onder invloed van verschillend grootte centrifugale krachten, door cylinders van 4 mm. Abscis: tijd; ordinaat: hoeveelheid groeistof in procenten van de uitgangconcentratie. Uitgangconcentratie: 70 graden. In fig. C zijn naast de receptoren ook de donoren geanalyseerd (de langgestreepte kromme voor plus 8g; de gestippelde kromme voor min 8g).

a is uit 3, b is uit 4, c is uit 6 proeven geconstrueerd.



wel donoren als receptoren werden geanalyseerd; de gestippelde en de kortgestreepte lijnen beelden het verloop uit bij negatief geprikkelde cylinders, de andere het verloop bij positief geprikkelde cylinders. De punten liggen te onregelmatig om ook maar de minste conclusie toe te staan. (Aanvankelijk meende ik, met sterke positieve krachten een antipolair transport te kunnen veroorzaken. In fig. 11c bevat immers de receptor na 90 min. minder groeistof, dan na 55 min., terwijl het gehalte aan groeistof van de donor juist daalt tot 1 uur na het begin van de proef, om daarna weer te stijgen.)

De onregelmatige plaatsing zou wellicht haar verklaring kunnen vinden in de *groeistofvernietigende werking van bacteriën*. Geen uitgespoeld, alcohol vrij, blokje agar blijft of in de oplossing of tijdens de proef steriel. Het was onmogelijk op denzelfden dag een transportproef en een analyse te verrichten, zoodat de receptoren en de donoren, steeds met hun micro-organismen besmet, minstens 12 uur in de koelkast verbleven. In de vochtige atmosfeer van de glazen doos hadden deze de gelegenheid van de enkele graden groeistof (max. 12°) een merkbare hoeveelheid te inactiveren. Het restant werd bij de berekening uitgedrukt in procenten van de uitgangskoncentratie. Deze laatste verkreeg ik door verdunning van een standaard-oplossing van minstens enkele honderden graden, waarin door de hooge zuurgraad de bacterie zich niet kon ontwikkelen. De oplossing voor de analyse van de uitgangskoncentratie maakte ik nu telkens versch uit deze standaard, die dus steeds een gelijk percentage groeistof behield. De agar zal de *eene* dag sterker geïnfecteerd zijn dan de *andere*. Het gehalte aan groeistof in de receptor daalt dus al naarmate de infectie intenser is; wijzigt zich dus bij ieder onderzoek ten opzichte van de constante waarde van de uitgangskoncentratie. <sup>1)</sup> Later werd gelijktijdig met iedere proef

<sup>1)</sup> Volgens KOEGL '33 zal ieder groeistofpraeparaat, onder welke omstandigheden ook bewaard, in de loop der tijden van zijn activiteit inboeten. Dit proces verloopt echter zoo langzaam, dat het bij deze verklaring buiten beschouwing kan blijven.

een verdunning van de standaard vervaardigd en verbleef de agar, die voor de analyse van de uitgangskonzentratie moest dienen, onder de zelfde omstandigheden als de receptor of de donor. Thans was het mogelijk de waarden van de verschillende dagen met elkaar te vergelijken; de gemiddelden vormden dan *te zamen* een even fraaie kromme als de uitkomst van *één* analyse deed vermoeden.

Als tweede oorzaak van het weinig geleidelijk verloop van de krommen in fig. 11, wil ik hier noemen de *onvolledige werking van de klemmetjes*. Juiste conclusies kunnen slechts getrokken worden uit proeven, waarbij noch de cylinder, noch de agar door hun onderling contact beschadigd worden. Onder de twaalf cylinders kwamen herhaaldelijk exemplaren voor,

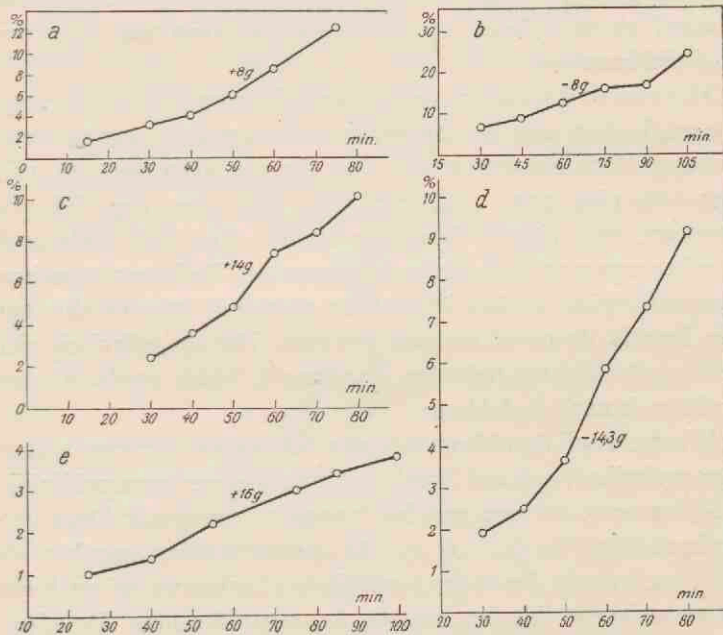


Fig. 12. Het transport van de groeistof onder invloed van verschillend grootte en verschillend gerichte lengtekrachten. Cylinderlengte: 4 mm. Abscis: tijd; ordinaat: hoeveelheid groeistof in procenten van de uitgangskonzentratie. Uitgangskonzentratie bij a 275 graden, bij b 60 graden, bij c 250 graden, bij d 300 graden, bij e 75 graden.

die zich *of* onregelmatig *of* te diep in de agar afteekenden. Bovengenoemde proeven heb ik daarom als orienteerende waarnemingen willen beschouwen.

### § 3. Verloop van het transport.

Wij gaan thans over tot de proeven *zonder* klemmen, waarbij het losse plaatje door de centrifugale kracht op de cilindrs gedrukt wordt. Hiervan zijn de uitkomsten veel beter, dank zij het ideale contact, dat zich nu tusschen de glad gesneden cylinder en de agar kan vormen. Ieder analyse, als kromme uitgezet, toont ons steeds een vrijwel gelijkvormig beeld. Oppervlakkig bekeken, schijnt zoowel de *positief* als de *negatief* gerichte lengtekracht van welke grootte ook, geenerlei invloed uit te oefenen op de algemeene vorm van de groeistof-tijd kromme.

Het verband tusschen de hoeveelheid groeistof in de receptor en de duur van het transport kan ongeveer worden weergegeven door een rechte lijn. Zie fig 12a, plus 8g; 12b, min 8g; 12c, plus 14g; 12d, min 14g; 12e, plus 16g. Bij *nog* grootere centrifugale krachten treden voor het onderzoek van het transport technische bezwaren op. De boven omschreven ombuiging en het antipolaire transport moeten dus aan een fout in de proef worden geweten. Dat de polariteit zich onder alle omstandigheden handhaaft, bleek reeds uit het onderzoek naar de lekkage.

Wanneer wij de uitkomsten van vele dagen tezamen vatten, dan verkrijgen wij een beeld, dat met grooter waarschijnlijkheid het ware verloop van het transport weergeeft. Deze veronderstelling fundeer ik op de overeenkomst tusschen de fig. 13a en 13b, die respectievelijk het transport bij positieve en negatieve prikkeling met 8g en 14g uitbeelden. De afwijking van het lineaire transport bezit in beide gevallen een zelfde karakter. Bij het negatieve transport stijgt de intensiteit geleidelijk, totdat na ongeveer één uur een constante waarde bereikt is. De kromme van het positieve transport



toont ons na  $\frac{1}{2}$  uur een abnormale vermeerdering van de intensiteit ten opzichte van het transport met een negatief gerichte kracht — de krommen divergeeren. Na 40 tot 50 min. daalt weer de intensiteit ten opzichte van het transport met een negatief gerichte kracht — de krommen convergeeren — maar er blijft een verschil bestaan. Gedurende het verdere verloop behoudt dit verschil een zelfde waarde. Wanneer wij in beide figuren, 80 min. na het begin van de proef, de voorsprong van de positieve kromme op de negatieve vergelijken, blijkt, dat de uiteindelijke invloed van de lengtekracht ongeveer evenredig is met haar grootte. Na 80 min. bedraagt het percentage in de donor bij

plus 8.6g	12.31%		plus 14.3g	9.52%	
min 8.6g	11.03%	fig. 13a	min 14.3g	7.48%	fig. 13b
verschil: 17.2g	1.28%		verschil: 28.6g	2.04%	
quotient: 0.74			quotient: 0.71		

De afwijking tusschen beide quotienten bedraagt minder dan 5% van de kleinste waarde.

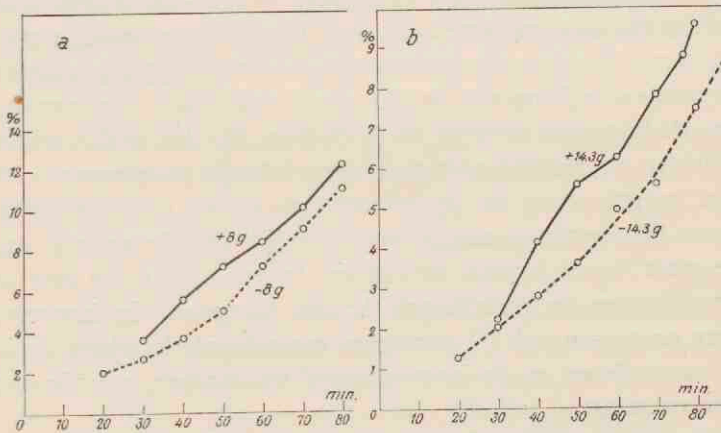


Fig. 13. Het transport van de groeistof onder invloed van lengtekrachten van 6 of van 14g, positief of negatief gericht. Cylinderlengte: 4 mm. Abscis tijd; ordinaat: hoeveelheid groeistof in procenten van de uitgangconcentratie.

a. Uitgangconcentratie: 450 graden.

b. Uitgangconcentratie: 250 graden.



Er zijn onderzoekers, die de prikkelwerking van een positief gerichte lengtekracht verwerpen. Wanneer wij echter in dit voorbeeld met elkaar zouden vergelijken  $\frac{1.28}{8.6}$  en  $\frac{2.04}{14.3}$ , dan komen de quotienten vanzelfsprekend evengoed met elkaar overeen als in het vorige geval. Over de vraag of de plant al dan niet door een positief gerichte lengtekracht geprikkeld wordt, geeft deze proef dus geen uitsluitsel. Hiertoe zouden de positieve en negatieve krachten in grootte moeten verschillen, b.v. wanneer op het cylindertje zouden inwerken plus 7g en min 2g, tegenover plus 2g en min 7g.

Wij gaan nu de uitbuiging tusschen de 30 en de 60 min.-lijn na. Wat stelt het vlak tusschen de plus- en de min-lijn feitelijk voor? Het oppervlak, begrensd door beide, geeft aan de som der verschillen per tijdseenheid tusschen de receptoren van de plus- en de min-lijn; anders gezegd dit oppervlak is een maat voor de *totale* reactie van het transportproces. Binnen bovengenoemde tijdgrenzen bedraagt deze som bij 8.6g positieve en 8.6g negatieve prikkeling 483 percenten van de uitgangskoncentratie; bij 14.3g positieve en 14.3g negatieve prikkeling 405 percenten. Er valt dus geen verband te constateeren tusschen de grootte van de centrifugale kracht en de totale afwijking van de plus en de min lijnen. Het verloop van de krommen voor en na de 60 min. lijn zou ik dus willen scheiden als reacties van twee *verschillende* processen; beide zijn typisch voor de inwerking van sterke lengtekrachten, maar het eerste proces is *onafhankelijk* van de grootte van de centrifugale kracht, terwijl het tweede evenredig met de grootte van de centrifugale kracht toeneemt. In hoeverre deze processen ook bij geringere centrifugale krachten en in de normale en in de inverse stand voorkomen, zou ik niet durven zeggen.

De vraag was gerechtigd, of de processen, die gedurende het centrifugeeren plaats vinden, nog wel vergeleken mogen worden met de reacties onder meer natuurlijke voorwaarden. De grootste lengteprikkel, die ik in de hier genoemde proeven

gebruikte, bedroeg 14g. De mogelijkheid diende onder oogen gezien te worden, dat een dergelijke kracht de inwendige structuur van de cel vernietigt; m.a.w., dat de plant een irreversibele verandering door het centrifugeeren ondergaat.

Op deze gronden heb ik gecentrifugeerde cylinders onderzocht op hun transportvermogen onder meer normale omstandigheden; dit zijn bij vooraf positief geprikkelde cylinders een transport in normale stand (plus 1g), bij vooraf negatief geprikkelde een transport in inversen stand (min 1g). De voorprikkeling bestond uit centrifugeeren gedurende 60 min. met 14g, resp. positief en negatief gericht. De uitgangskoncentratie werd hier steeds onder de 50 graden gekozen. Figuur 14 geeft de krommen weer van het transport bij te voren positief geprikkelde en negatief geprikkelde cylinders. Beide verlopen normaal d.w.z. er bestaat voor beide processen een lineair verband tusschen de tijd en de getransporteerde hoeveelheid groeistof. Gedurende de voorprikkeling hebben de cylinders zich met groeistof kunnen verzadigen; de afgifte van de groeistof aan de receptor is dus direct bij het begin van de proef op volle kracht — de lijnen zijn naar het o punt gericht. Verder zien wij uit de figuur, dat de krommen elkaar vrijwel bedekken.

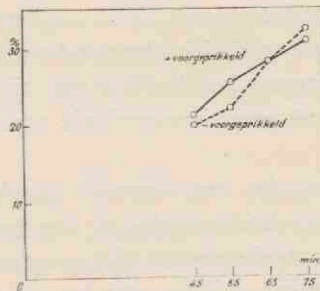


Fig. 14. Het transport van de groeistof na een *voorprikkeling* met een lengtekracht van 14g, positief of negatief gericht. De positief voorgeprikkelde cylinders worden in de normale stand onderzocht, de negatief voorgeprikkelden in de inverse. Cylinderlengte: 4 mm. Abscis: tijd; ordinaat: hoeveelheid groeistof in percenten van de uitgangskoncentratie. Uitgangskoncentratie: 35 graden. De kromme is geconstrueerd uit de uitkomsten van twee proeven.

De reactie van het transport op negatieve of positieve voorprikkeling is dus gelijk van grootte en richting; *na negatieve of positieve prikkeling op de centrifuge vervoeren de cellen met een zelfde snelheid en intensiteit*. Wanneer wij het transport over langer tijd vervolgen, blijven deze regels gelden. 150 min. na afloop van de voorprikkeling werden door positief vooraf gecentrifugeerde cylinders  $13^{\circ}$ .1 vervoerd, door de negatief vooraf gecentrifugeerde  $13^{\circ}$ .4.

In vergelijking met het transport van cylinders, die geen voorprikkeling ondergingen, was het vervoer van de groeistof door het centrifugeeren niet sterk veranderd.

TABEL 25.

Uitgangconcentratie  $75^{\circ}$ .

Na 40 min. centrifugeeren	transporteerden de cylinders in 20 min.	8.83 graden.
" 55 " "	" " " " 20 "	<u>10.18</u> "
	transport met voorprikkeling in 40 min.	19.01 graden of 25 <sup>0</sup> / <sub>0</sub> .
Na 40 min. vervoer in normale stand	bedroeg het transp. in 20 min.	9.00 graden.
" 55 " "	" " " " 20 "	<u>9.10</u> "
	transport zonder voorprikkeling in 40 min.	18.10 graden of 24 <sup>0</sup> / <sub>0</sub> .

Wat het transport betreft, bestaat er dus voor de reactie op de centrifugale kracht geen nawerking. Bovenstaande regel mag ik nu als volgt uitbreiden: *Na negatieve of positieve prikkeling op de centrifuge vervoeren de cellen met even groote snelheid en intensiteit als de cellen, die geen verandering van de lengteprikkel hebben ondergaan*. Als antwoord op de vraag van uitgang houdt dit in, dat tijdens het centrifugeeren binnen de cel geen irreversibele processen plaats vinden.

Het is opvallend, dat het verschil tusschen de krommen van het positief gecentrifugeerde- en van het negatief gecentrifugeerde transport niet met de tijd grooter wordt. Men zou geneigd zijn, te veronderstellen, dat het verschil in het begin (gedurende het eerste uur) van de centrifugale werking ontstaat en dat daarna de cylinders met gelijke intensiteit en snelheid de groeistof transporteerden. Een dergelijke eenvoudige voorstelling is echter niet juist, wanneer men de resul-



taten van proeven met te voren geprikkelde cylinders in aanmerking neemt. Bij het transport na een voorprikkeling zou men op grond van bovenstaande zienswijze moeten veronderstellen, dat beide krommen elkaar volkomen dekken. Dit is niet het geval. Een verschil, evengroot als bij de proeven zonder voorprikkeling, blijft bestaan.

De opstelling was als volgt: Na  $1\frac{1}{2}$  uur vooraf gecentrifugeerd te hebben met 14.7g, volgt een nieuwe transportproef op de centrifuge met versche donor en receptor. De omstandigheden voor het transport blijven de zelfde. De overplaatsing van de 12 cylinders op de nieuwe donor vergde  $3\frac{1}{2}$  min., gedurende welke tijd het transport aan de invloed van de centrifugale kracht onttrokken was. Dit overplaatsen kon alleen zoo snel gebeuren met behulp van een kunstgreep. Wordt een normaal transportproefje beëindigd, dan blijven de cylinders bij het uit elkaar schuiven van het apparaat van VAN DER WEY (1932) gedeeltelijk aan de donor, gedeeltelijk aan de receptor plakken. Er zijn dus steeds exemplaren, die bij het overplaatsen omgedraaid moeten worden. Dit kost veel tijd en hierbij gaan veel cylinders te loor, doordat ze omrollen. Plaatste ik echter bij de voorprikkeling de cylinders tusschen agar van verschillende concentratie, dan bleven bij het oplichten van het verschuifbare plaatje alle cylinders hangen aan de agar met het grootste plakvermogen. Zoo kwamen de cylinders bij het demonteeren van de voorprikkelingsproef alle gelijk gericht op het zelfde agarblokje te staan.

#### TABEL 26

Cylinders 4 mm. lang; 4—24 mm. onder de top gesneden. Uitgangconcentratie: 150 graden. Centrifugale kracht: 14g. Bij de voorprikkeling wordt gebruikt agar van 3 en 6%, bij de naprikkeling agar van 3%. Bij de tweede transportproef bevat de receptor

Na 50 min. (negatief gerichte centr. kr.)	4.8 ‰; na 60 min. (pos. gerichte centr. kr.)	9.1 ‰
.. 70 ..	5.1 .. .. 80 ..	9.1 ..
.. 90 ..	6.5 .. .. 100 ..	9.1 ..



Ook hier behoudt het transport met de positieve lengtekracht dus de voorsprong op het transport met de negatieve lengtekracht. Deze plaatsing van de plus kromme boven de min kromme is dus op ieder moment een *essentieel* onderdeel van de reactie op sterke lengteprikkels. De vorm van een dergelijk antwoord van het transport der groeistof past niet in het kader van een gewijzigde intensiteit of snelheid. Bij de eerste behoort een divergentie van de krommen; de tweede bestaat uit parallele lijnen, die op de verschillende punten van de abcis ontspringen; bij het gebruik van gevulde cylinders beginnen echter alle krommen op het o-punt en zijn de verschillen in de snelheden niet meer uit het verloop van de lijnen te lezen. Dit klopt niet met bovenstaande proef, waar het verschil ook bij reeds gebruikte cylinders bestaan bleef.

Aangezien intensiteit en snelheid van het vervoer karakteristiek zijn voor de polaire kracht, die het transport van de groeistof veroorzaakt, mogen wij zeggen, dat die kracht, anders gezegd de *polariteit, ongevoelig is voor een inwerking gedurende twee uur van een lengtekracht van 14g.*

De boven beschreven afwijking van het normale verloop kan het beste vergeleken worden met de krommen voor het transport via cylinders van verschillende lengten. De kromme van de positieve prikkeling komt dan overeen met het kortste traject, de kromme voor de negatieve prikkeling met het langste. Deze overeenkomst noem ik hier slechts om de reactie te omschrijven; de gegevens over het transport bij sterke lengteprikkeling lijken mij nog niet genoeg gefundeerd om deze vorm van uitbeelding te kunnen toetsen.

#### § 4. Karakter van het transport.

##### *A. Transport bij verschillend hooge uitgangconcentratie.*

Een groote centrifugale kracht verandert het wezen van het transport niet. Gedurende de prikkeling blijft b.v. de regel gelden, dat met verhooging van de uitgangconcentratie de

sterkte van het transport in relatieve mate vermindert. Zie in fig. 15a en b, het transport gedurende de prikkeling met plus of min 8g bij verschillende uitgangskonzentraties en in fig. 15c en d, id. met een positieve en negatieve prikkeling van 14g.

Aangezien het verband tusschen de tijd en de opgevangen hoeveelheid groeistof niet door een rechte lijn voorgesteld

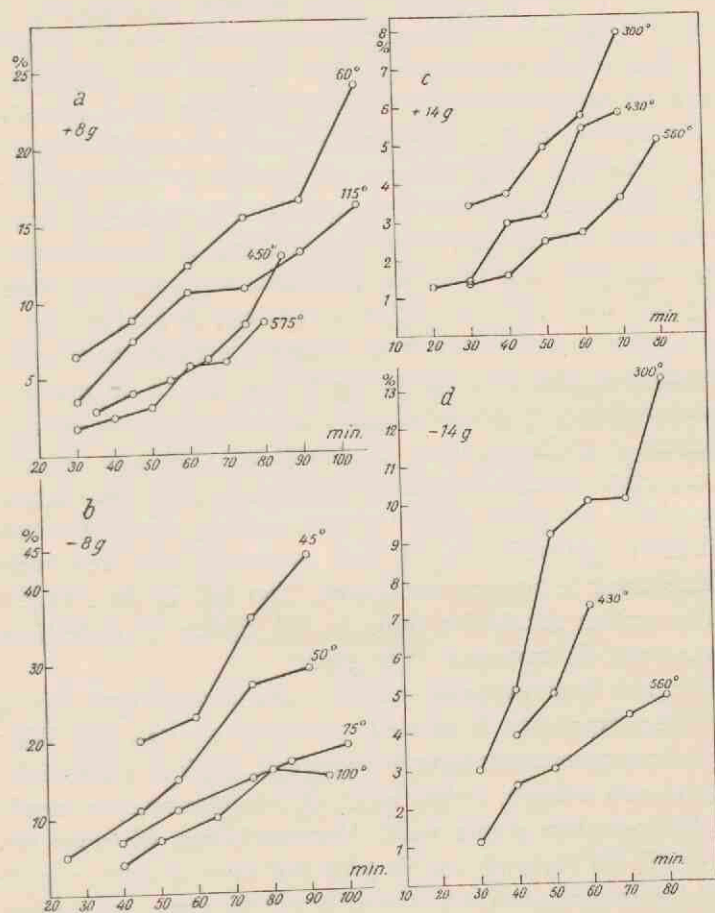


Fig. 15. Invloed van de uitgangskonzentratie op het transport van een volgens de lengte-as geprikkelde plant. Cylinderlengte: bij a, c, d 4 mm; bij b 6 mm. Abscis: tijd; ordinaat: hoeveelheid groeistof in percenten van de uitgangskonzentratie.

kan worden, leek het mij doelloos de grof bepaalde krommen uit fig. 15 te vervolgen tot hun waarschijnlijk snijpunt met de abscis. Hierdoor was mij de mogelijkheid ontnomen de snelheden van de transporten na te gaan.

Bezien wij thans in de dissertatie van VAN DER WEY (1932) de afbeeldingen 19, 20, 22, 23 en 25. In al deze figuren valt telkens op, welk een groote waarde gehecht wordt aan de ligging van het niet proefondervindelijk vastgestelde snijpunt van de kromme met de abscis. Dit is steeds het middelpunt, waar alle hypothetische krommen van uitstralen — hypothetische krommen, die de gegevens vormen voor de bepaling van snelheid en intensiteit van het transport. In de gevallen, waar wij een sterk verbruik van groeistof door de cylindercellen verwachten, is het verloop van de ideale transportkromme nog moeilijker vast te stellen [VAN DER WEY (1932) afbeelding 10], want nu zullen de resultaten van de analyse met de tijdsduur in steeds sterker mate van de hypothetische waarden moeten afwijken. Met deze mededeeling heb ik de aandacht willen vestigen op het gevaar, dat aan een uitspraak over intensiteit en snelheid van het transport verbonden is. De relatieve sterkte van het transport is daarom op p. 93 van dit verslag niet in een getal, dat het geheele verloop van de kromme definieert, gepreciseerd. Ik heb gemeend mijn resultaten slechts vaag te mogen weergeven. Zoo heb ik de relatieve sterkte willen aanduiden door in één figuur de onderlinge ligging van de krommen na te gaan.

Hier zou ik er tevens de aandacht op willen vestigen, dat bij de transportproeven de ideale kromme, zooals VAN DER WEY die in bovengenoemde figuren weergeeft, sterk in waarschijnlijkheid zou winnen, indien naast de *receptor*-analyse steeds de *donor*-analyse plaats vond. Verwaarloozen wij voor een oogenblik het verbruik van de groeistof door de cellen van de cylinder, dan zal de vorm van de donor-kromme, omgekeerd in de transportgraphiek geplaatst, volkomen moeten passen op de begrenzing van het receptorvlak. De beginpunten van de receptor-kromme komen niet voor een analyse in aan-



merking, aangezien de getransporteerde hoeveelheden te gering zijn. Wel te bepalen is de aanvang van de donorkromme, waardoor wij het omgekeerde beeld verkrijgen van het verloop van de eerste groeistofstijging in de receptor. Zoo kan de analyse van de donor ons inlichten omtrent dit belangrijkste onderdeel van de transportgraphiek. De tijdelijke ligging van de donorpunten in de figuur vinden wij dan uit de aansluiting met de eerste bepaling van de receptor. Het verbruik is oorzaak van een te geringe stijging van de receptor-kromme. Deze afwijking treedt eerst later duidelijk op den voorgrond en valt dus buiten beschouwing bij het onderzoek van de eerste momenten van het transport. De lijn, die de eerste bepalingen van de donor en receptor verbindt, geeft nu ten naaste bij ligging en plaats aan van de ideale transport-kromme en van haar snijpunt met de abscis.

### B. Het verbruik van de groeistof.

In enkele gevallen heb ik ook de donor geanalyseerd om te zien of de opname en het verbruik van de groeistof een afwijking vertoonden tengevolge van de werking van een prikkeling met de lengtekracht. Ik heb hiertoe in mijn eerste

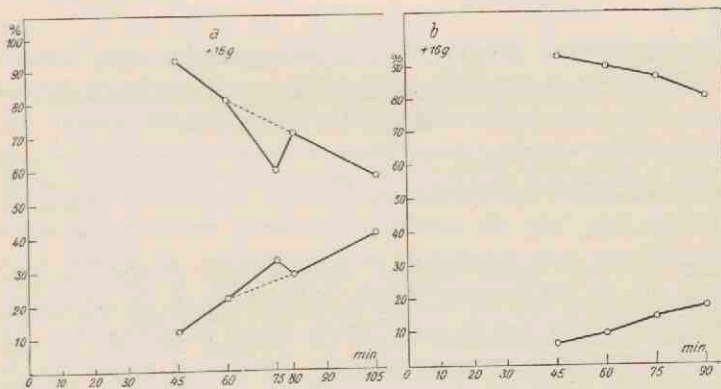


Fig. 16. Verbruik en transport van groeistof onder invloed van een lengtekracht van 16g. Cylinderlengte: 4 mm. Abscis: tijd; ordinaat: hoeveelheid groeistof in procenten van de uitgangconcentratie. Uitgangconcentratie bij a 90 graden; bij b 75 graden.



proeven een sterke centrifugale kracht aangewend. De figuren 16a en b geven een beeld van het transport onder invloed van 16g, positief gericht. Het verband tusschen de stijgende hoeveelheden in de receptoren en de verminderende quanta in de donoren is in beide gevallen duidelijk te zien.

Gaan wij uit de krommen de hoeveelheden na, die donor en receptor op de verschillende momenten bevatten, dan vinden wij als som het volgend percentage:

TABEL 26.

	fig. 16a.					
na	50 min.	60 min.	70 min.	70 min. <sup>1)</sup>	80 min.	90 min. bevat de
donor:	89%	81%	76%	67%	71%	66%
receptor:	15%	22%	25%	29%	29%	34%
tezamen:	104%	103%	101%	96%	100%	100%

	fig. 16b.					
na	50 min.	60 min.	70 min.	80 min.	90 min. bevat de	
donor:	92%	90%	88%	85%	81%	
receptor:	8%	10%	13%	16%	18%	
te zamen:	100%	100%	101%	101%	99%	

Het materiaal, waaruit de cylinders gesneden zijn, bestond in beide proeven uit oude planten. Een sterk verbruik behoef ik hier dus niet te verwachten. De mogelijkheid bestaat, dat bij dergelijke planten de cellen een voorraad niet gebruikte groeistof bevatten. Op het eind van het transport kan dus de vermindering van de totale hoeveelheid, veroorzaakt door achterblijven van groeistof in de cylinder, ongeveer even groot zijn als de vermeerdering, ontstaan door de groeistof, die bij het begin van de proef reeds hierin aanwezig was. In dit geval zou ik moeten verwachten, dat de ontvangst van de groeistof in de receptor direct plaats vond m.a.w. de kromme zou naar het nulpunt gericht moeten zijn. Dit nu is geens-

<sup>1)</sup> Volgens de stippellijn van fig. 16a.

zins het geval. Het lijkt er veel meer op, dat zoowel de stijging in de receptorlijn als de daling van de donorlijn

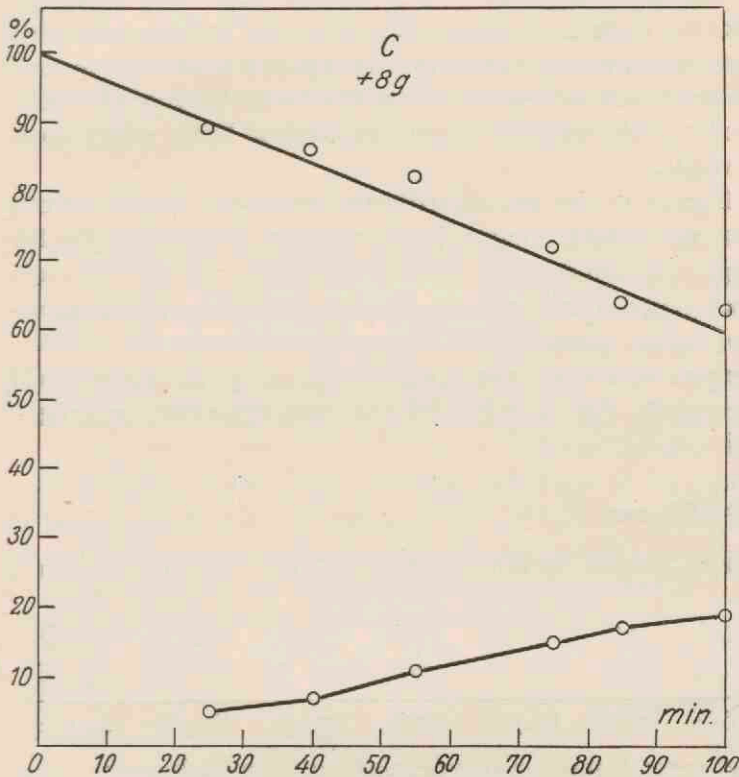


Fig. 17. Verbruik en transport van groeistof onder invloed van een lengtekracht van 8g, positief gericht. Cylinderlengte: 6 mm. Abscis: tijd; ordinaat: hoeveelheid groeistof in procenten van de uitgangconcentratie. Uitgangconcentratie: 75 graden.

eenigen tijd na het inzetten van de proef (20—30 min.) plotseling beginnen. Daarom geloof ik, dat onder invloed van de groote snelheid in beide proeven het contact bij het begin schoksgewijze verbroken is. Later is evenzoo op het zelfde oogenblik dit contact weer hersteld. Een zelfde verklaring lijkt mij wenschelijk voor de punten, die in fig. 16a na 75 min. de hoeveelheden in receptor en donor voorstellen.

Bij deze groep cylinders heeft het herstel van het contact eerder plaats gevonden, waardoor de receptor *meer*, de donor *minder* bevat dan de respectievelijke krommen aanwijzen. Het lijkt mij onaannemelijk, in het abnormale verloop van beide figuren een reactie van de cylinder op de lengtekracht te zien. Bij een kracht van 8g zouden wij dan toch iets dergelijks, maar dan in zwakkere mate mogen verwachten. Dit is echter nooit gevonden.

Figuur 17 met een centrifugale kracht van 8.5g toont ons een regelmatige stijging in de receptor. De punten, die het leeglopen van de donor moeten weergeven, vormen niet zoo'n goed geheel. Uitgaande van de veronderstelling, dat de groei-stof-afgifte direct begint, kunnen wij echter een lijn trekken, die met de meeste waarschijnlijkheid het juiste analysebeeld weergeeft. Met de donoruittkomst samengenomen verkrijgen wij volgend totaal:

TABEL 27.

Na	30 min.	40 min.	50 min.	60 min.	70 min.	80 min.	90 min.	100 min.
bevat de								
donor:	4.6%	7%	9.5%	12%	13.9%	15.9%	17.5%	19%
rec.:	88 %	84%	80 %	76%	72 %	68 %	64 %	60%
som:	92.6%	91%	89.5%	88%	85.9%	83.9%	81.5%	79%

Het verschil met het oorspronkelijke totaal bedraagt:

7.4% 9% 10.5% 12% 14.1% 16.1% 18.5% 21%

Het verbruik van de 12 cylinders van 6 mm. lengte, dat gedeeltelijk in het verschil met 100% vervat is (naast de constante hoeveelheid, die bezig is de cylinder te doorstroomen), neemt dus ook normaal met de tijd toe.

### C. Vergelijking met het normale transport.

Vergelijken wij thans de intensiteit van het transport op de centrifuge (8g, positief gericht) met de intensiteit van het

transport onder invloed van 1g. Ik heb hiertoe de waarden gekozen van afbeelding 23, proef 137 van VAN DER WEY's dissertatie. Mijn uitgangskoncentratie bevatte  $57^{\circ}.6$ ; VAN DER WEY gebruikte  $60^{\circ}$ . De temperatuur van de donkere kamer, waarbij al mijn waarnemingen verricht zijn, bedroeg  $23^{\circ}$ . In de bijbehorende proef 137 geeft VAN DER WEY het transport bij deze temperatuur aan.

TABEL 28.

Na 27 min. bevat de receptor volgens VAN DER WEY	5.6%	
	volgens fig. 18	5.3%
Na 40 min. bevat de receptor volgens VAN DER WEY	10.5%	
	volgens fig. 18	9.9%
Na 53 min. bevat de receptor volgens VAN DER WEY	14.3%	
	volgens fig. 18	14.1%

De overeenkomst is, zeker ook dank zij het toeval, frappant. Ze bewijst echter niet, dat het ware verloop van het transport juist weergegeven wordt door fig. 18, die uit één proef, dan door fig. 13, p. 87, die uit vijf proeven geconstrueerd is.

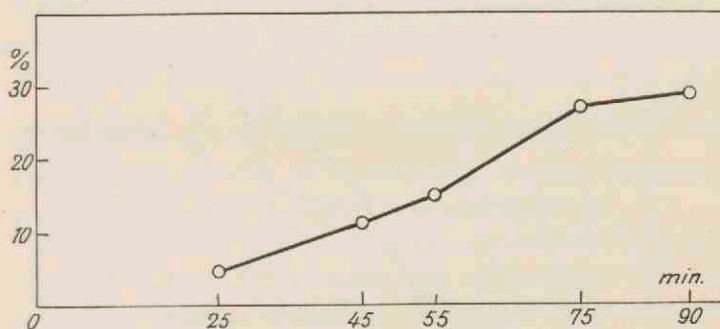


Fig. 18. Transport van de groeistof onder invloed van een lengtekracht van 8g, positief gericht. Cylinderlengte: 4 mm. Uitgangskoncentratie:  $60^{\circ}$  graden. Absciss: tijd. Ordinaat: hoeveelheid groeistof in procenten van de uitgangskoncentratie.

Zoolang factoren, als uitdrogen van de agar en bacterieele infectie, welke niet te bepalen en moeilijk te voorkomen zijn, hun invloed doen gelden op het eindresultaat, mag een al te



hooge waarschijnlijkheid van de uitkomsten van een enkele proef niet verwacht worden. (Bij de analyse is de middelbare fout in doorsnee 3%; zie de variabiliteit van de gemiddelden, waaruit fig. 12a, p. 85 is samengesteld. De receptor bevat na

15 minuten	$3.8 \pm 0.2$ graden of	$1.3\% \pm 5\%$
30 "	$8.7 \pm 0.4$ " "	$3.1\% \pm 4\%$
40 "	$11.4 \pm 0.3$ " "	$4.1\% \pm 2\%$
50 "	$16.8 \pm 0.3$ " "	$6.0\% \pm 1\%$
60 "	$24.0 \pm 0.5$ " "	$8.7\% \pm 2\%$
75 "	$34.8 \pm 0.4$ " "	$12.5\% \pm 1\%$

De intensiteit verandert dus niet bij de wijziging van de sterkte der lengtekracht.

Tevens heb ik dit bewezen door dezelfde cylinders te gebruiken voor het transport beurtelings in normale stand, en op de centrifuge. De centrifugale kracht bedroeg 8.6g. De receptoren bevatten na

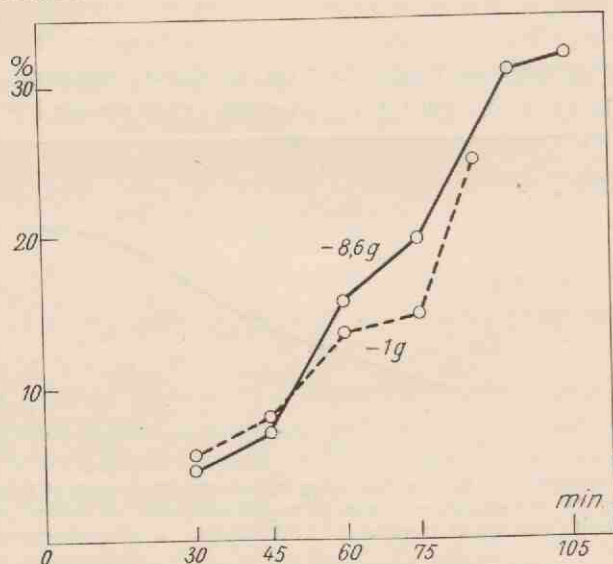


Fig. 10. Transport van de groeistof onder invloed van 1g, negatief gericht, vergeleken met id. onder invloed van 8g, negatief gericht. Cylinderlengte: 4 mm. Uitgangskonzentratie: 85 graden. Abscis: tijd. Ordinaat: hoeveelheid groeistof in procenten van de uitgangskonzentratie.

TABEL 29.

40 min. transp. in norm. stand 6.83%,	transp. op de centrifuge 7.09%.
50 min. transp. in norm. stand 9.22%,	transp. op de centrifuge 9.40%.
tezamen: 16.05%	tezamen: 16.49%.

De hoeveelheden, door dezelfde cylinders vervoerd, zijn dus onder beide omstandigheden gelijk.

Tenslotte werd vergeleken het transport op de centrifuge met een negatief gerichte kracht van 8.6g en het transport in inverse stand ( $-1g$ ). In fig. 19 zien wij, dat beide transportkrommen ongeveer over elkaar heen liggen; een duidelijk verschil valt in ieder geval niet op te merken.

### § 5. **Samenvatting.**

Resumeerende kunnen wij dus zeggen, dat het transport van de groeistof in principe niet door een lengtekracht beïnvloed wordt. Als reactie op groote lengtekrachten valt waar te nemen een verhooging van het gehalte aan groeistof in de receptor van positief geprikkelde cylinders ten opzichte van negatief geprikkelde, welke onafhankelijk is van de duur der proef. Deze verhooging is evenredig met de grootte van de lengtekracht.  $\frac{a}{b} = 0.7$ ;  $a$  = verschil in percenten van de uitgangskoncentratie;  $b$  = absoluut verschil tusschen de positieve en negatieve prikkel in aantal malen  $g$ .

De polariteit is ongevoelig voor een volgens de lengte-as werkende kracht. (Hier onderzocht tot krachten van 14.5g, positief of negatief gericht en gedurende twee uur inwerkend.)

## HOOFDSTUK IV.

### **Bepaling van de groei bij planten in inverse stand.**

Uitermate fraaie resultaten heeft DOLK (1930) kunnen boeken met zijn filmproeven. Met behulp van vergrootte cinematographische opnamen kon hij de geotropische kromming in bijzonderheden nagaan. Voor de bepaling van de groei gaf hij echter de voorkeur aan de auxanometer van KONINGSBERGER (1922). Met de apparatuur en de opstelling volgens NUERNBERGK en DU BUY (1930) is ook de film een zeer geschikt middel voor de meting van de groei. Dank zij de welwillendheid van deze heeren was ik in staat eenige metingen te verrichten volgens de methode, beschreven in de dissertatie van DU BUY (1933).

DOLK heeft uitvoerig de groei onderzocht van de roterende plant. Deze groei is in totale sterkte volkomen gelijk aan de groei in normale stand. Aangezien de analyse van de verschillende groeistofprocessen bij de verwonde plant mij geen verklaring hadden gegeven voor de verhooging van het krommingsvermogen na inverse stand of na rotatie, leek het mij gewenscht bij de intacte plant de zonale groei na te gaan. Voor het onderzoek van de groei van de zônes is de film het aangewezen apparaat en hiermee heb ik dan ook de groei in normale stand vergeleken met de groei in inverse stand.

DOLK verkrijgt met de auxanometer prachtig glad verloopende krommen. Uit een willekeurig gekozen proefje (p. 110, N. 12) noem ik als uitersten van 40 waarnemingen 25.8 en 34.0 $\mu$ . Een verschil van 8.2 $\mu$  of 30% van de kleinste waarde bij een waarneming gedurende 40 maal 6 min. = 4 uur is bij deze proeven alleszins bevredigend te noemen. De regelmaat mag wel vooral worden toegeschreven aan de verbetering van

F. W. WENT, beschreven door VAN DILLEWIJN (1927), te weten een geparaffineerd ringetje, dat de top steeds op een zelfde plaats gefixeerd houdt en waardoor dus de storende nutaties voorkomen worden.

Bij het onderzoek in de inverse stand waren echter ernstige bezwaren verbonden aan een registratie met gefixeerde top. Men weet immers nooit in hoeverre het ringetje een *groei in dwangtoestand* veroorzaakt. Is in de inverse stand de prikkeling uit de verticaal *zóó* sterk, dat een geotropische opkromming het gevolg ervan is, dan zal het ringetje deze reactie kunnen verhinderen. De omstandigheden voor de groei van een dergelijke plant zijn abnormaal; het beeld van de registratie van de groei verraadt echter niet deze dwangtoestand.

Zonder ringetje gaat de opkromming verder en aan het eind van de film kunnen de gegevens over *die* plant geschrapt worden waarbij de zichtbare kromming een geotropische dwarsprikkeling verraadt.

Wat de fout van de nutaties in het vlak van de vaatbundels betreft, deze kunnen volgens de nieuwe meetmethode van DU BUY (1933 p. 815) uitgeschakeld worden. Met behulp van de z.g. *nutatiekromme* (terzelfder plaatse vermeld) zijn wij in staat de schommelingen in de registratie, veroorzaakt door nutaties in het vlak loodrecht op de vaatbundels, als zoodanig te onderscheiden van werkelijke groeireacties.

In fig. 20 is weergegeven de lengtevermeerdering van een *zône*, die bij den aanvang 3—18 mm. onder de top gelegen was. De vergrooting van het voor de uitmeting geprojecteerde beeld bedroeg 225 maal. De groei vond plaats bij 22 graden Celsius en 75% vochtigheid. Om de 12 min. werd een opname gemaakt. Op een registratie van drie uur in normale stand (16 beelden), volgde een waarneming gedurende 2½ uur in inverse stand (13 beelden). Daarna werd gedurende 2 uur opnieuw de groei in de normale stand onderzocht (11 beelden). In de figuur komen naast elkaar voor



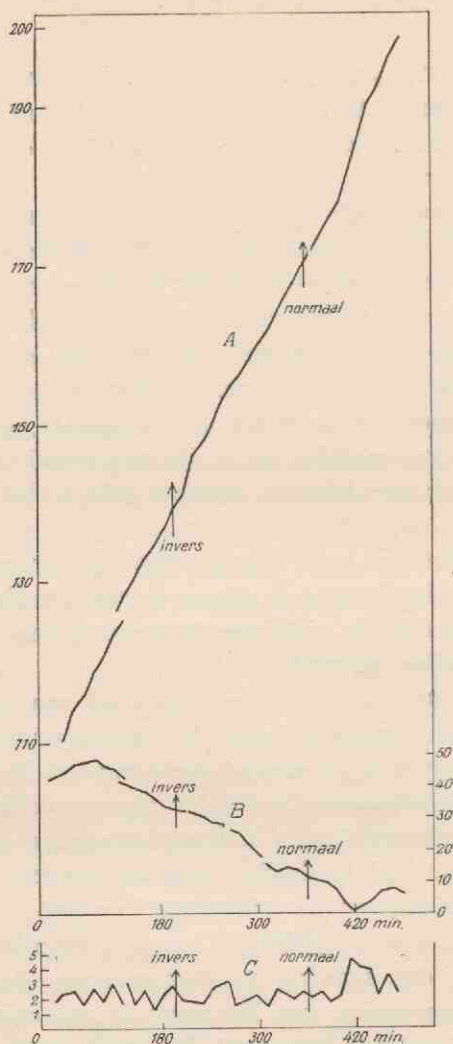


Fig. 20. Bepaling van de groei van een zône, die bij de aanvang 3—18 mm. onder de top gelegen is. Vergrooting 225 maal. Op de abscissen is de tijd in minuten afgezet.

Kromme A geeft de toenemende lengte weer. Op de ordinaat is in aantallen centimeters afgezet de lengte van de zône vermeerderd met de afstand tot een vast punt onder het neuterend deel van het coleoptiel.

Kromme B geeft weer de mutaties in het vlak, loodrecht op de as van het phototoestel. Op de ordinaat is in aantallen mm. afgezet de afstand van de top tot een lijn, die met de lengte-as van het coleoptiel samen in een vlak loodrecht op de as van het phototoestel ligt.

Kromme C: lengtevermeerdering binnen 12 min., berekend uit de kromme A. Op de ordinaat zijn de aantallen cm.'s afgezet.

A. de lengte gemeten vanuit een vast punt onder het nuteerend deel van het coleoptiel;

B. de nutaties in het vlak loodrecht op de as van het phototoestel;

C. de lengtevermeerdering binnen 12 min., berekend uit kromme A.

Uit *geen* van de 3 krommen valt een duidelijke reactie te lezen op de overgang van de normale in de inverse stand, op de inverse stand zelve of op de overgang van de inverse in de normale stand.

---

## HOOFDSTUK V.

### Proeven over de invloed van verwondingen.

In hoofdstuk II, § 5 C van deze publicatie werd gesproken over de vermindering, die het krommingsvermogen ondergaat, wanneer het coleoptiel gescheiden wordt van wortel en zaad. Tevergeefs heb ik getracht het reactievermogen op zijn oorspronkelijke sterkte terug te brengen door de cellen van het coleoptiel allerhand voedingsoplossingen ter beschikking te stellen. Deze mislukking zou verklaard kunnen worden door aan te nemen, dat:

- 1°. de voedingsoplossing niet of slechts gedeeltelijk de stoffen bevat, die bij de intacte plant in het coleoptiel opstijgen;
- 2°. het transport van de voedingsstoffen onderbroken of verminderd is;
- 3°. de verwonding een invloed op het reactievermogen uitoefent.

Aangezien ik vermoedde, dat aan het onderzoek van de eerste twee mogelijkheden groote moeilijkheden verbonden zouden zijn, stelde ik mij tot taak na te gaan of een mogelijke invloed van een verwonding ook in andere gevallen te bespeuren viel. Dit trok mij te meer aan, daar het onderzoek van de groeistofprocessen steeds met verwonde planten geschiedt.

Ik laat hier enkele aanhalingen uit de literatuur volgen, die mij in dit verband van belang schijnen.

In „KARSTENS FESTSCHRIFT”, Flora '33 vermeldt NUERNBERGK proeven, waaruit een shockwerking (zie p. 73) op het dwarstransport van de groeistof duidelijk blijkt. Vergelijkt hij namelijk „groeistofkrommingen” van *horizontaal* gestelde planten met het groeistof blokje aan de *boven-* of aan de *onder* zijde, dan zijn beide gelijk aan de groeistofkromming in nor-

male stand. Eertijds heb ik vergeleken de groeistofkrommingen van normaal en invers geplaatste coleoptielen. De krommingen bleken onderling volkomen gelijk te zijn (p. 49). In deze gevallen zouden wij echter volgens DOLK verschillen moeten verwachten. De dwarswerkende zwaartekracht is toch altijd *zoo* gericht, dat de groeistof vervoerd wordt van de bovenzijde naar de onderzijde. Het blokje, dat dusdanig geplaatst is, dat de bovenzijde het eerst de groeistof ontvangt, moet dus theoretisch een veel *geringere* kromming veroorzaken, dan het blokje, dat aan de onderzijde geplaatst is. Wanneer wij de *ver gevorderde* kromming van het normaal of invers geplaatste coleoptiel beschouwen, kunnen wij hier een gelijke werking veronderstellen als bij het coleoptiel, dat uit de horizontale stand zijn groeistofkromming (zie fig. 7, p. 47) verricht. Dit voorbehoud betreffende de sterkte van de kromming ontnemt echter de proef met het normaal en invers geplaatste coleoptiel iedere bewijskracht ten gunste van het shock idee. De uitwijking bedraagt in de beide gevallen van p. 49 slechts  $15^\circ$ . De invloed van de zwaartekracht kan men zich hier nog *zoo* gering denken, dat het te verwachten verschil binnen de waarnemingsfout valt. (Vergelijk de theorie van de grenshoek bij hoofdwortels, VON UBISCH 1933) Bij de groeistofkrommingen uit de horizontale stand, zooals NUERNBERGK die beschrijft, moeten wij zeker een werking van de zwaartekracht verwachten. Aangezien hij deze *niet* vindt, is zijn veronderstelling dus gewettigd, dat tengevolge van de decapitatie het *dwarste* transport vernietigd is. De geotropische krommingen van gedecapiteerde planten bewijzen echter, dat dit dwarstransport later weer hersteld wordt.

Vervolgens wil ik de aandacht vestigen op tabel IX p. 51 van de dissertatie van DOLK 1930. Hierin toont hij ons de invloed van een ruststand *na* decapitatie op de kromming. Hoe later de proef na de decapitatie begint, des te geringer is het reactievermogen.



Interval van de decapitatie	}	10 min. kromming: 14.0 graden
en het begin van de		20 min. 11.3
horizontale expositie.		45 min. 7.0
(de expositie duurt 60 min.)		50 min. 5.4

DOLK laat hierop volgen: „Van een shockwerking is hierbij dus geen sprake.” Wat *wel* de oorzaak van het verminderde reactievermogen zou mogen zijn, laat hij in het midden. DOLK gebruikt hier basaal afgesneden planten. Vroeger (p. 69) heb ik reeds gegevens verstrekt over de krommingen van planten, die eenigen tijd tevoren waren afgesneden. Was de reactie op 60 minuten horizontale stand bij *direct* gebruikte planten  $10^{\circ}.43$  (100%), dan daalde het krommingsvermogen bij 3 uur te voren afgesneden planten tot  $4^{\circ}.50$  (43%), bij 5 uur tevoren afgesneden planten tot  $2^{\circ}.88$  (27%). Wanneer ik veronderstel, dat bij DOLK basale afsnijding en decapitatie gelijktijdig plaats vinden, dan kunnen wij zijn waarnemingen in percenten uitdrukken van de reactie bij oogenblikkelijke horizontale expositie (op  $15^{\circ}$  gesteld bij 60 min. horizontaal expositie; op  $10^{\circ}$  bij 45 min. horizontaal expositie).

TABEL 30.

## Eigen waarnemingen.

Vermindering van het reactievermogen van basaal afgesneden coleoptielen.

interval:	30 min.;	reactie:	104%	van de contr.
..	60	..	92%	.. ..
..	180	..	43%	.. ..
..	300	..	27%	.. ..

## Waarnemingen van DOLK.

Invloed van de *decapitatie* op de vermindering van het reactievermogen van basaal afgesneden coleoptielen.

interval:	10 min.,	reactie:	96%	van de contr.
..	20	..	75%	.. ..
..	30	..	70%	.. ..
..	45	..	46% resp. 32%	.. ..
..	50	..	36%	.. ..

Een vergelijking tusschen beide tabellen leert ons, dat decapitatie de vermindering van het reactievermogen versnelt. Het is mogelijk, dat het topblokje niet in staat is het coleoptiel voldoende van groeistof te voorzien. DOLK schrijft op p. 50, dat groeistof uit *maïs* in overmaat ter beschikking stond „d.w.z. *zooveel*, dat de coleoptielen hiermede een sterke geotropische kromming konden uitvoeren”.

Ik geloof niet, dat het uit de *grootte* van de kromming te zien is of de groeistof in overmaat aanwezig is. Ik heb steeds 50° gebruikt. In de uiterste gevallen behoefde deze hoeveelheid nog geen 3 uur als groeistofbron voor het coleoptiel te dienen.

Een derde verschijnsel, dat hier vermeld dient te worden, zijn de proeven over de doorbuiging. In HEYN's dissertatie (1932) komt op p. 209 de volgende zinsnede voor: „Nach einigen Stunden ist die Durchbeugung der Koleoptilen, welchen kuenstlich Wuchsstoff zu gefuehrt worden war, sehr stark zugenommen, die der Koleoptilen ohne Spitze hingegen viel weniger”. De coleoptielen, waarover hier gesproken wordt, zijn gedecapiteerd en basaal afgesneden; één van de twee groepen krijgt groeistof. Na 1 uur wordt de agar verwijderd en bij beide groepen het primaire blad uitgetrokken. Dan vangt de doorbuigingsproef aan. Deze doorbuiging ontstaat volgens HEYN door uitrekken van de bovenzijde. Nu is bij de uitgesneden coleoptiel-cylinder dwars- en lengtetransport waargenomen, zoodat gedurende de „einigen Stunden” de groeistof uit de bovenste cellagen grootendeels zal verdwijnen. In dit deel van het coleoptiel bestaat dus, wat het gehalte aan groeistof betreft, geen verschil tusschen het exemplaar, dat eens groeistof werd toegediend en de contrôle, die steeds groeistof-vrij bleef. Zoo zou het onderscheid in de doorbuiging alleen door de nawerking van de groeistof verklaard moeten worden. Nemen wij aan, dat een shock het dwarstransport heeft vernietigd, dan is bovenstaande veronderstelling overbodig.

De drie in dit hoofdstuk genoemde gevallen kunnen voor

hun verklaring het shock-idee gebruiken. De shock zou ik me kunnen voorstellen, als „een golf, die van ieder wondvlak uitgaat en die het dwarstransport van de groeistof opheft. Krommingen, die *direct* na de decapitatie te zien zijn, liggen in het gebied, dat door de golf nog niet bereikt is. Wacht ik na de decapitatie met de horizontale prikkeling, dan geef ik de golf gelegenheid zich uit te breiden”.

Voor mijn proeven gebruikte ik planten, die zaad en wortels behielden. Hierbij vervielen dus *alle* verwickelingen, die door gebrek aan voedingsstoffen mogelijk waren.

Het trof mij in de eerste plaats, dat na de decapitatie steeds de groei van het coleoptiel vermindert, *welke* concentratie aan groeistof den cellen ook geboden wordt. Een blokje agar kan dus nooit de top van een intacte plant *volkomen* vervangen. Deze vermindering van de groei <sup>1)</sup> is *naast* de decapitatie oorzaak van het verdwijnen van de voorsprong, die de coleoptieltop op het uiteinde van het primaire blad bezit. Zoodra het primaire blad het plaatje agar raakt en optilt, is de aanvoer van groeistof naar het coleoptiel verbroken. Het is dus *noodzakelijk* na de decapitatie het primaire blad los te trekken. In het geheel werd van het coleoptiel voor de decapitatie en voor het verkrijgen van een gladde snede 7 mm. afgesneden.

TABEL 31.

60 min. hor. voorafgegaan door	120 min. hor. voorafgegaan door	90 min. hor. voorafgegaan door
10 min. norm. st.: 3°.45 = 100 0/0, 4°.41 = 100 0/0	8°.79 = 100 0/0	3°.27 = 100 0/0, 3°.44 = 100 0/0
20 min. norm. st.: 3°.08 = 89 0/0, 4°.11 = 93 ..	10°.29 = 117 ..	2°.22 = 67 .., 3°.50 = 101 ..
30 min. norm. st.: 4°.16 = 120 0/0, 5°.95 = 134 ..	11°.00 = 125 .. 11°.91 = 135 ..	4°.00 = 122 .., 4°.36 = 126 .. 3°.08 = 94 .., 4°.62 = 134 ..
40 min. norm. st.:	12°.79 = 145 ..	4°.44 = 134 .., 4°.44 = 129 ..
50 min. norm. st.:		

<sup>1)</sup> Deze vermindering is begrijpelijk, wanneer wij bedenken, dat door de verwonding *minstens één* laag cellen sterft. In deze cellen heeft het transport van de groeistof langzamer plaats, dan in levende cellen.



De uitkomsten waren juist in tegenspraak met DOLK's tabel IX. Er schuilt echter een fout in de opstelling. Hooge glazen cylinders dienden bij deze proeven als vochtige kamers. Gedurende de horizontale expositie werden zij over de planten geplaatst. Tijdens de normale stand was de gedecapiteerde plant echter omgeven door de atmosfeer van de donkere kamer, die een relatieve vochtigheid van ongeveer 90% bezat. Hoe langer de normale stand duurde, des te grooter werd de hoeveelheid water, die de agar aan de omringende luchtlagen afstond. Zoo kan de stijging, die wij in de tabel aantreffen, aan het *uitdrogen* van de agar geweten worden. Blijft de plant voortdurend in een atmosfeer van 100% vochtigheid, dan is het verband tusschen het interval en de krommingen verdwenen.

TABEL 32.

Vochtigheid = 100%.

120 min. hor. stand voorafgegaan door

10 min. norm. stand:  $8^{\circ}.44 = 100\%$

20 min. norm. stand:  $7^{\circ}.70 = 91\%$

30 min. norm. stand:  $7^{\circ}.63 = 90\%$

40 min. norm. stand:  $9^{\circ}.37 = 111\%$

120 min. hor. stand voorafgegaan door

20 min. norm. stand:  $10^{\circ}.45 = 150\%$

10 min. norm. stand:  $6^{\circ}.95 = 100\%$

40 min. norm. stand:  $6^{\circ}.72 = 97\%$

90 min. hor. stand voorafgegaan door

10 min. norm. stand:  $5^{\circ}.60 = 100\%$

25 min. norm. stand:  $5^{\circ}.18 = 92\%$

45 min. norm. stand:  $5^{\circ}.59 = 99\%$

*In geen enkel opzicht blijkt uit deze gegevens het bestaan van een shock.* <sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Wel getuigt deze uitkomst van de groote beteekenis van de vochtigheid van de lucht. Het is mogelijk, dat naast de agar ook het *wondvlak* een invloed ondervindt van het gehalte aan waterdamp van de atmosfeer.



Tenslotte heb ik nog de proeven van NUERNBERGK (1933) herhaald. Wanneer door verwonding een shockwerking plaats vond, dan zou *direct* na de decapitatie de groeistof in de horizontale plant op een zelfde wijze verdeeld worden als in de verticale plant. Binnen een bepaalde tijd na de laatste verwonding moet dus de toevoer van de groeistof aan boven- of aan onderzijde gelijke krommingen veroorzaken. Deze tijdsbeperving houdt in, dat negatieve resultaten niet als bewijs kunnen worden aangevoerd tegen de hypothese van de shockwerking. Wel kan bepaald worden of deze proefopstelling mogelijkheden voor het shockonderzoek opwerpt. Weer werd gewerkt met planten, die in contact met zaad en wortel stonden. Natte watten zorgden voor de watervoorziening.

TABEL 33.

Bij het interval van 135 min. en 75 min was 25 graden, eenzijdig opgezet, voldoende om een duidelijke kromming te veroorzaken; bij het interval van 60 min. en 45 min. gebruikte ik hiertoe 80 graden.

	bovenzijde	onderzijde	verschil in procenten van de grootste kromming
krommingen 135 min. na de laatste dec.:	0°.16 ± 300 %	18°.43 ± 10 %	18°.27 = 99 %
75	4°.31 ± 18 ..	6°.35 ± 12 ..	2°.04 = 32 ..
60	4°.80 ± 17 ..	8°.61 ± 8 ..	3°.81 = 44 ..
45	1°.08 ± 37 ..	3°.87 ± 10 ..	2°.79 = 72 ..

Zowel na 135 min. als na 75, 60 of 45 min. is de kromming van de planten, die de groeistof aan de bovenzijde toegevoerd kregen, minstens  $\frac{1}{3}$  maal zoo zwak als de krommingen van de planten, die de groeistof aan de onderzijde ontvingen. In al deze gevallen had dus een transport in dwarse richting plaats. Of dit dwarstransport in het basale deel van het coleoptiel gelocaliseerd was, kon ik uit de photographiën niet beoordeelen. Uit deze proef mag dus *niet* tot het bestaan van een shock besloten worden.

De resultaten van dit hoofdstuk kan ik samenvatten in de volgende zin: *Een verwonding oefent geen aantoonbare invloed uit op het transport van de groeistof in dwarse richting.*

## Samenvatting van de belangrijkste resultaten.

---

De hier volgende conclusies hebben betrekking op het coleoptiel van *Avena sativa*:

Er wordt geen invloed uitgeoefend door de richting van de lengtekracht <sup>1)</sup> op het transport, op het verbruik, of op de werking van de groeistof.

Het is niet mogelijk een positieve uitspraak te doen omtrent de invloed van de lengtekracht op de gevoeligheid voor geotropische prikkels, aangezien de geotropische krommingsreactie in de loop van het jaar aan een te groote variabiliteit onderhevig is.

Intacte planten, die voortdurend van water voorzien worden, bezitten een sterker geotropisch krommingsvermogen en een kleinere variabiliteit, dan basaal afgesneden coleoptielen, waarvan de toevoer van water en plastische stoffen via het vlak van de snede moet plaats hebben.

De kracht, die het polaire transport van de groeistof veroorzaakt, is ongevoelig voor een volgens de lengtekracht werkende kracht. (Hier onderzocht tot een maximum van 14.5g. van basis naar top of omgekeerd gericht en gedurende twee uur inwerkend.)

De groei vertoont geen reactie op de overgang van de normale in de inverse stand, op de inverse stand zelve, op de overgang van de inverse in de normale stand.

Een verwonding oefent geen aantoonbare invloed uit op het transport van de groeistof in dwarse richting.

---

<sup>1)</sup> Dit is de zwaartekracht, die evenwijdig aan de lengte-as van de plant werkt.

## Résumé des résultats les plus importants.

---

Les conclusions suivantes se rapportent aux coléoptiles d'*Avena sativa*:

La direction de la gravitation longitudinale n'a aucune influence sur le transport longitudinal, sur la consommation ni non plus sur l'action de la substance de croissance.

La variabilité de la réponse géotropique est trop grande au cours de l'année pour qu'il soit possible d'aboutir à des conclusions concernant l'influence de la gravitation longitudinale sur la sensibilité d'excitations géotropiques transversales.

Les plantes intactes, qui sont continuellement pourvues d'eau, possèdent un pouvoir de courbure géotropique plus grand et une variabilité plus petite que les coléoptiles coupées à la base. (Chez ces derniers la provision d'eau et de substances plastiques s'effectuent par la tranche).

La force longitudinale dirigée soit de la base au sommet, soit en sens inverse (étudiée dans cette thèse jusqu'au maximum de 14.5g<sup>1)</sup> et pendant la durée de deux heures) n'exerce aucune influence importante sur la force, qui provoque le transport polaire de la substance de croissance.

La croissance n'est pas influencée au cours de la transition entre position normale et position inverse, pas plus que par la position inverse elle-même, ni par la transition entre cette dernière et la position normale.

Une blessure n'exerce aucune influence démontrable sur le transport transversal de la substance de croissance.

---

<sup>1)</sup> g = gravitation.

## LITERATUUROPGAVE.

- ANDREWS, F. M. (1903) Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 38.
- (1920) The effect of centrifugal force on plants. *Proc. of Indiana Acad. of Sciences*, 143.
- BART, R. (1894) Die geotropische Wachstumskruemmungen der Knoten. *Diss. Leipzig*.
- BAYLISS, W. M. (1927) *Principles of General Physiology*. Fourth Edition. London.
- BEYER, A. (1932) Untersuchungen zur Theorie der pflanzlichen Tropismen. Die Beziehungen zwischen geotropischer Kruemmung und Wachstum. *Planta*, 18.
- BISCHOFF, H. (1912) Untersuchungen ueber den Geotropismus der Rhizoiden. *Beihefte z. bot. Cbl.* 28, I, 94.
- BOTTELIER, H. P. (1934) Ueber den Einfluss auesserer Faktoren auf die Protoplasmastroemung in der Avenakoleoptile. *Rec. d. tr. bot. néerl.* 31.
- BRAUNER, L. (1927) Untersuchungen ueber das geo-elektrische Phaenomen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 66, 781.
- (1928) Untersuchungen ueber das geo-elektrische Phaenomen. II. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 68, 711.
- BREMEKAMP, C. E. B. (1912) Die rotierende Nutation und der Geotropismus der Windepflanzen. *Rec. d. tr. bot. néerl.* 9, 281.
- (1915) On the mutual influence of phototropic and geotropic reactions in plants. *Proc. Kon. Acad. v. Wetensch. A'dam.*, 23, p. 1241.
- (1921) Ueber den Einfluss des Lichtes auf die geotropische Reaktion. *Proc. Kon. Acad. v. Wetensch. A'dam.*, 18, p. 373.



- (1925) Das Verhalten der Graskeimlinge auf dem Klinostaten. Ber. d. d. bot. Ges. 43, 271.
- BUDER, J. (1919) Zur Kenntniss der phototaktischen Richtungsbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 58, p. 177.
- BUY, H. G. DU (1933) Ueber Wachstum und Phototropismus von *Avena sativa*. Rec. d. tr. bot. néerl. 33, p. 798.
- en E. NUERNBERGK (1932) Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. Erg. d. Biol., 9, p. 358.
- CHOLODNY, N. (1929) Ueber das Wachstum des vertikal und horizontal orientierten Stengels etc. Planta 7, p. 702.
- COELINGH, W. (1927) Over den vertragenden invloed van den lengtecomponent van de zwaartekracht op de geotropische reactie bij wortels van *Pisum sativum*. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. A'dam, 36, p. 925.
- COPELAND, E. B. (1900) Studies on the geotropism of stems. Bot. Gaz., 29, p. 185.
- CZAPEK, FR. (1895) Die plagiotrope Stellung der Seitenwurzeln. Ber. d. d. bot. Ges. 13, p. 301.
- (1898) Weitere Beitræge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot., 43, p. 145.
- DOLK, H. E. (1930) Geotropie en Groeistof. Diss. Utrecht.
- DILLEWYN, C. VAN (1927) Die Lichtwachstumsreaktionen von *Avena*. Rec. d. tr. bot. néerl. 24, p. 407.
- DYKMAN, M. J. (1934) Wuchsstoff und geotropische Kruemmung bei *Lupinus*. Rec. d. trav. néerl. 31, p. 391.
- ELFVING, F. (1880) Beitrag zur Kenntnis der physiologischen Einwirkung der Schwerkraft auf die Pflanzen. Acta Soc. scient. Fennica 12, p. 23.

- GIESENHAGEN, K. (1901) Ueber innere Vorgaenge bei der geotropischen Kruemmung der Wurzeln von Chara. Ber. d. d. bot. Ges. 19, p. 277.
- GILTAY, E. (1910) Einige Betrachtungen und Versuche ueber Grundfragen beim Geotropismus der Wurzeln. Zeitschr. f. Bot. 2, p. 305.
- HERING, G. (1904) Untersuchungen ueber das Wachstum invers gestellter Pflanzenorgane. Jahrb. f. wiss. Bot. 40, p. 499.
- HEYN, A. N. J. (1931) Der Mechanismus der Zellstreckung. Rec. d. trav. bot. néerl. 28, p. 113.
- JOST, L. (1924) Ueber den Geotropismus der Grasknoten. Ber. d. d. bot. Ges. 42, p. 338.
- JOST, L. en H. WISSMANN (1924) Ueber die negativ geotropische Reaktion der Wurzeln. Zeitschr. f. Bot. 16, p. 177.
- KEEBLE F., M. G. NELSON en R. SNOW (1931) The Integration of Plant Behaviour. IV Geotropism and Growth-Substance. Proc. R. Soc. London, B, Vol. 108, p. 537.
- KLEMM, P. (1893) Ueber Caulerpa prolifera. Flora oder Allgem. Bot. Zeit. 77, p. 460.
- KOEGL, F. (1933) Ueber Auxine. Zeitschr. Angew. Chem., H. 46, p. 469.
- KONINGSBERGER, V. J. (1922) Tropismus und Wachstum. Rec. d. tr. bot. néerl. 19, p. 1.
- KOSTYTSCHEW, F. en F. A. F. C. WENT (1931) Lehrbuch der Pflanzenphysiologie 2 Berlin.
- KUESTER, E. (1904) Beitrage zur Kenntniss der Wurzel- und Sprossbildung. Jahrb. f. wiss. Bot. 40, p. 287.
- LOEFFLER, L. (1923) Ueber den Kletttervorgang und die Entwicklung von Winde- und Rankenpflanzen. Biol. C. Bl. 43, p. 462.

- LUNDEGARDH, H. (1917) Die Ursachen der Plagiotropie und die Reizbewegungen der Nebenwurzeln. I, II.  
Lunds Univ. Årskr. 13, p. 1 en 15, p. 1.
- LUXBURG, H. VON (1905) Untersuchungen ueber den Wachstumsverlauf bei der geotropischen Bewegung.  
Jahrb. f. wiss. Bot. 41, p. 399.
- METZNER, P. (1929) Ueber die Wirkung der Laengskraft beim Geotropismus.  
Jahrb. f. wiss. Bot. 71, p. 325.
- MIEHE, H. (1902) Ueber korrelative Be-einflussung des Geotropismus.  
Jahrb. f. wiss. Bot. 37, p. 527.
- MOTTIER, A. (1899) The effect of centrifugal force upon the cell.  
Ann. of bot. 13, p. 325.
- MUELLER, N. J. C. (1871) Die Wachstumserscheinungen der Wurzel.  
Bot. Zeit., p. 716.
- MUELLER, N. J. C. (1880) Handbuch der Botanik. I, p. 234.
- NAVEZ, A. E. (1933) The „geogrowth” reaction of roots of *Lupinus*.  
The Botanical Gazette XCIV, p. 616.
- NAVEZ, A. E. en T. W. ROBINSON (1932) Geotropic curvature of *Avena coleoptiles*.  
Journ. Gen. Phys., 16, p. 133.
- NEMECEK, R. (1922) Ueber die Abhaengigkeit des Laengwachstums der Wurzel und des Stengels von ihrer Lage.  
Oesterr. bot. Zeitschr. 71, p. 255.
- NOLL, F. (1888) Beitrag zur Kenntniss der physiologischen Vorgaenge, welche den Reizkruemmungen zugrunde liegen.  
Arb. d. bot. Inst. Wuerzburg III, p. 507.

- NUERNBERGK, E. (1933) Ueber den Auxinquertransport und den Geotropismus der Avena Koleoptile: Einfluss der Dekapitation.  
Flora oder Allg. bot. Zeit., 28, p. 99.
- NUERNBERGK, E. en H. G. DU BUY (1930) Ueber Methoden zur Analyse von Wachstumserscheinungen.  
Rec. d. tr. bot. néerl. 27, p. 417.
- PFEFFER, W. (1893) Die Reizbarkeit der Pflanzen.  
Verh. d. Ges. d. Naturf. u. Aerzte 65, I, p. 68.
- (1904) Pflanzenphysiologie.  
2 Aufl. Leipzig, II, p. 361, § 77.
- PORODKO, TH. M. (1924) Ueber den Diageotropismus der Hauptwurzeln bei Maiskeimlingen. I, II.  
Ber. d. d. bot. Ges., 42.
- RACIBORSKI, M. (1900) Morphogenetische Versuche.  
Flora 87, p. 35.
- RAWITSCHER, F. (1924) Beiträge zum Windeproblem.  
Zeitschr. f. Bot. 16, p. 1.
- (1932) Der Geotropismus der Pflanzen. Jena.
- RAY, J. (1897) Variations des champignons inférieurs sous l'influence du milieu.  
Revue Générale de Botanique 9, p. 254.
- RICHTER, J. (1894) Ueber Reaktionen der Characeen auf äussere Einflüsse.  
Flora oder Bot. Zeit., 78, p. 399.
- RICÔME, H. (1903) Sur des racines dressées de bas en haut, obtenues expérimentalement.  
Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences de Paris. 20 juillet, 137, p. 204.
- RISS, M. M. (1914) Ueber den Einfluss allseitig und in der Laengsrichtung angreifender Schwerkraft auf Wurzeln.  
Jahrb. f. wiss. Bot. 53, p. 157.



- RUTTEN-PEKELHARING, C. J. (1910) Untersuchungen ueber die Perzeption des Schwerkraftreizes.  
Rec. d tr. bot. néerl. 7, p. 241.
- SACHS, J. (1872) Laengenwachstum der Ober- und Unterseite horizontal gelegter, sich aufwaertskruemmender Sprosse. Arb. d. bot. Inst. Wuerzburg I, p. 193.
- (1873) Ueber das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. d. bot. Inst. Wuerzburg I, p. 385.
- (1879) Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzen. Arb. d. bot. Inst. Wuerzburg II, p. 226.
- (1887) Vorlesungen ueber Pflanzenphysiologie. Leipzig p. 730.
- SCHMITZ, H. (1933) Ueber Wuchsstoff und Geotropismus bei Graesern.  
Planta 9, h. 13.
- SCHITSCHERBAK, J. (1910) Die geotropische Reaktion in gespaltenen Stengeln. Beih. z. bot. C. Blatt 25, I, p. 358.
- SCHWARZ, FR. (1881) Der Einfluss der Schwerkraft auf das Laengenwachstum. Arb. bot. Inst. Tuebingen I, p. 53.
- STOPPEL, R. (1923) Beitrag zum Problem der Perzeption von Licht- und Schwerereiz durch die Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 62, p. 563.
- TALTS, J. (1932) Zur Kenntniss der Klinostatenwirkung I, II. Planta 18, p. 179 en 591.
- UBISCH, G. VON (1925) Die Wirkung der Schwerkraft auf Haupt- und Nebenwurzeln. I. Jahrb. f. wiss. Bot. 64, p. 651.
- (1927) Die Wirkung der Schwerkraft auf Haupt- und Nebenwurzeln. II. Jahrb. f. wiss. Bot. 66, p. 321.
- (1928) Betrachtungen und Versuche zur Statolythenhypothese. Biol. Z. Blatt 48, p. 172.
- (1933) Die Georeaktionen der Haupt- und Nebenwurzeln. Biol. Z. Blatt 53, p. 382.

- UBISCH, G. VON v. F. RAWITSCHER (1927) Die Wirkungen der Schwerkraft auf Haupt- und Nebenwurzeln. Aussprache zwischen v. U. und R. Zeitschr. f. Bot. 19, p. 171.
- VOECHTING, H. (1878/84) Ueber Organbildung im Pflanzenreich. Bonn. I, II.  
— (1882) Die Bewegungen der Blueten und Fruechte. Bonn.
- WEBER, U. (1926) Ueber Wachstum und Kruemmung unverletzter und halbirter Koleoptilen nach geotropischer Reizung. Jahrb. f. wiss. Bot. 66, p. 35.
- WENT, F. A. F. C. (1933) Die Bedeutung des Wuchsstoffes (Auxin) fuer Wachstum, photo- und geotropische Kruemmungen. Die Naturwissenschaften. p. 1.
- WENT, F. W. (1932) Eine botanische Polaritaetstheorie. Jahrb. f. wiss. Bot. 76, p. 528.
- WENT, F. W. (1928) Wuchsstoff und Wachstum. Rec. d. tr. bot. néerl, 25, p. 1.
- WEY, H. G. VAN DER (1931) Die quantitative Arbeitsmethode mit Wuchsstoff. Proc. Kon. Akad. Wet. Amst. 34, p. 875.  
— (1932) Der Mechanismus des Wuchsstofftransportes. Rec. d. trav. bot. néerl. 29, p. 379.
- ZIMMERMANN, W. (1924) Ueber die laengsangreifende Schwerkraft und das Sinusgesetz. Ber. d. d. Bot. Ges. 42, p. 39.  
— (1926) Beitrage zur Kenntnis Georeaktionen I, II. Jahrb. f. wiss. Bot. 66, p. 631.  
— (1927) Die Georeaktionen der Pflanzen. Ergebn. d. Biol. 2, p. 116.
- ZOLLIKOFER, CL. (1921) Ueber den Einfluss des Schwereizes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Rec. d. trav. bot. néerl. 18, p. 237.
-



Jaellner

## STELLINGEN.

### I.

De polariteit van het transport der groeistof in het coleoptiel van *Avena sativa* verandert niet van richting onder invloed van de zwaartekracht.

### II.

Een wijziging van het reactievermogen der plant onder invloed van de lengtekracht mag niet uit de proeven van DOLK (1930) geconcludeerd worden.

### III.

Bij *Tradescantia fluminensis* Vell. en *Zebrina pendula* Schmitzl. kan de epinastie verklaard worden door een autonome polarisatie van de groeistofstroom.

UYLDERT I. E., diss. Utrecht 1931.

### IV.

De theorie van CZAPEK omtrent de perceptie van de zwaartekracht is onjuist.

### V.

De proeven van COLLANDER en BAERLUND hebben de theoretische bezwaren opgeheven, die tegen de bepaling der permeabiliteit volgens de osmotische methode bestonden.

### VI.

Het is waarschijnlijk, dat de virussoorten, die tot de tabakmozaiekgroep behoren, op twee wijzen verspreid worden; ten eerste langzaam door de plasmodesmen, ten tweede snel door de vaatbundels.

SAMUEL G., Ann. App. Biol. 21, 1934.

### VII.

Dat oude aardappelplanten sterker door *Phytophthora infestans* worden aangetast dan jonge, mag niet alleen aan de



verandering van de gevoeligheid geweten worden, maar vindt eerder zijn oorzaak in het verschil van de „epidemic potentiality”.

BEAUMONT A., Ann. App. Biol. 21, 1934.

#### VIII.

De flora van de Alpen vormt, wat haar ontstaan betreft, niet één geheel, maar bezit minstens vier centra, waaruit zij zich ontwikkeld heeft.

#### IX.

Ook gedurende het tijdperk van de maximale ijsvorming was het klimaat in de vlakte niet geschikt, om een uitwisseling van de oreophyten der verschillende euraziatische hooggebergten mogelijk te maken.

#### X.

De variaties in bloemmeristemen kunnen het best verklaard worden door de opvatting van EICHLER betreffende de „originäre Variabilität”.

SCHOUTE J. C., Rec. tr. bot. néerl. 19, 1932.

#### XI.

De opvatting, dat de wet van VON UEXKULL verklaard kan worden door de verminderde tonus van de gerekte spier, is onjuist.

#### XII.

Ten onrechte wordt *Ascaris* door WEINLAND en KRUMACHER tot de obligatoire anoxybionten gerekend.

#### XIII.

De opvatting van HEIM, dat de uitbuiging der ketens als oorzaak van het optreden der transversale verschuivingen in het Jura-gebergte beschouwd moet worden, is onjuist.

RAVEN TH., Eclogae geol. Helv. 26, 1933.















Ut

19