

OVER DE BEWEGINGEN DER RANKEN VAN SICYOS.

DOOR

HUGO DE VRIES.

Groeiende plantendeelen kunnen zich, gelijk bekend is, onder den invloed van verschillende krachten buigen. Deze krachten zijn ten deele inwendige, en berusten dan meestal op een verschillende organisatie van verschillende zijden van het orgaan; ten deele zijn zij uitwendige, in welk geval zij als prikkels werken, die in de plant voorhandene spankrachten in levende kracht omzetten. Als zulke prikkels kent men vooral de zwaartekracht, het licht, en de aanraking met vaste lichamen. De eerste veroorzaakt de geotropische, de tweede de heliotropische, de laatste de eigenlijke prikkelbewegingen. De door inwendige krachten veroorzaakte buigingen dragen den naam van nutatiën, en worden bij bilaterale organen in epinastische en hyponastische onderscheiden.

Al deze bewegingen zijn verschijnselen van groei, gelijk het eerste voor de geotropische en heliotropische door SACHS in zijn *Handbuch der Experimental-physiologie* bewezen werd. Deze geleerde toonde aan, dat niet, gelijk men toenmaals meende, een eenvoudige verandering der weefselspanning de oorzaak der kromming is, maar dat daarbij steeds de convex wordende zijde sterker in de lengte groeit dan de tegenoverliggende. Uitgaande van deze waarnemingen, beschouwde hij ook de overige, hierboven genoemde bewegingen, zoover ze in groeiende organen plaats vinden, als door verschillende groeisnelheid aan de verschillende zijden veroorzaakt.

Later stelde SACHS zijne bekende theorie omtrent den groei

van plantencellen op, volgens welke de snelheid, waarmede nieuwe moleculen celstof tusschen de reeds bestaande afgezet worden, in de eerste plaats afhangt van de uitrekking, die de celwand door den inhoud ondervindt. De inhoud neemt door osmose water uit zijne omgeving op en zet zich daardoor uit; tengevolge hiervan wordt de celwand uitgerekt en gespannen. Deze spanning tusschen wand en inhoud draagt den naam van turgor. De belangrijkheid van dezen turgor voor den groei blijkt o. a. uit zijn algemeen voorkomen in groeiende organen en cellen en uit het feit, dat snelgroeiende plantendeelen in den regel een aanzienlijker turgoruitrekking vertoonen dan langzaam groeiende.

Uit deze theorie mocht met waarschijnlijkheid het vermoeden afgeleid worden, dat ook bij de groeikrommingen de turgoreen belangrijke rol zou spelen. Reeds vroeger had DUTROCHET de meening geuit, dat de osmotische spanning der cellen een der voornaamste factoren der bedoelde verschijnselen was, maar zijne beschouwingen waren door verschillende omstandigheden langzamerhand op den achtergrond geraakt.

Een vernieuwd onderzoek omtrent de rol van den turgor bij de groeikrommingen was dus noodzakelijk, vooral ook, omdat uit de theorie van SACHS geenszins met zekerheid kon worden afgeleid, of de uitwendige krommingsoorzaken rechtstreeks, dan wel indirect, door bemiddeling van den turgor, op den groei inwerken *).

Voor zulk een onderzoek ontbrak echter eene methode, daar het niet mogelijk was, het aandeel van den turgor en dat van den groei aan eene kromming experimenteel van elkander te onderscheiden. Vandaar dat men trachtte langs omwegen, door vergelijking met andere bewegingsverschijnselen, het doel te bereiken. Men heeft getracht, de krommingen van veelcellige groeiende organen (want alleen van dezulken is hier sprake), uit de overeenkomstige verschijnselen te verklaren, die bij eencellige organen waren waargenomen. Anderen hebben gemeend, een beter punt van vergelijking in veelcellige, volwassen blad-

*) Vergelijk SACHS *Lehrbuch der Botanik*, 4 Ed. p. 815.

gewrichten te vinden, daar deze door dezelfde uitwendige krachten tot overeenkomstige bewegingen geprikkeld worden. In het eerste dezer beide gevallen berusten de buigingen alleen op ongelijk sterken groei, in het laatste alleen op een verschil in turgor van de beide tegenoverliggende zijden. In ons geval echter, de bewegingen van veelcellige groeiende organen, mag men aannemen, dat zoowel de groei als de turgor een aandeel aan de kromming hebben. Welk echter dit aandeel is, kon vooralsnog langs experimenteelen weg niet worden uitgemaakt.

Ten einde deze belangrijke vraag tot een beslissing te brengen, heb ik allereerst een methode uitgewerkt, die aan den zooveen gestelden eisch voldeed en een empirische bepaling van het aandeel van turgor en groei aan een groeiverschijnsel mogelijk maakte. Deze methode berust op de rol van het protoplasma bij den turgor, en bestaat in hoofdzaak in de aanwending van zoutoplossingen van zoodanige concentratie, dat het protoplasma der cellen daarin, ten minste plaatselijk, den celwand loslaat. In dit geval toch kan in een cel geen spanning tusschen wand en inhoud meer bestaan. Daarom heb ik deze methode met den naam van plasmolytische methode bestempeld.

Volgens haar heb ik nu in den afgelopen zomer verschillende bewegingen van groeiende, veelcellige organen onderzocht, en nagegaan welk aandeel daarbij aan den turgor, en welk aan den groei moest worden toegeschreven. De uitkomsten van dit onderzoek wensch ik in dit opstel mede te deelen.

Onder de bewegingen van groeiende plantendeelen behooren ongetwijfeld die der ranken tot de snelsten, en geen andere overtreft die der ranken van *Sicyos angulatus*, van welke ASA GRAY reeds vóór bijna twintig jaren mededeelde, dat men de krommingen met het oog kan volgen. Het is daarom dat ik voornamelijk deze ranken voor mijn onderzoek gebruikt heb. Volgens de beschouwingen van SACHS toch, mocht ik verwachten, dat bij zulke snelle bewegingen, die met een snellen groei gepaard gaan, ook de turgor zeer aanzienlijk is, en dat het dus hier, gemakkelijker dan in andere gevallen, zou gelukken, het aandeel van turgor en groei aan de bewegingen experimenteel te scheiden. Dit vermoeden heeft zich dan ook volkomen bevestigd. En toen eenmaal een inzicht in de rol van turgor

en groei bij deze bewegingen verkregen was, was het niet moeilijk, de genomen proeven ook met andere plantendeelen, en met door andere prikkels veroorzaakte bewegingen te herhalen; het bleek, dat bij al de in het begin genoemde verschijnselen het aandeel van turgor en groei aan de kromming door dezelfde wet beheerscht wordt.

Overeenkomstig met dezen gang van mijn onderzoek, wensch ik in dit opstel achtereenvolgens de volgende punten te behandelen:

- 1^o. de vroegere onderzoekingen over groeikrommingen,
- 2^o. de plasmolytische methode,
- 3^o. de bewegingen der ranken van *Sicyos angulatus*,
- 4^o. de bewegingen van andere ranken,
- 5^o. sommige geotropische, heliotropische, nuteerende en epinastische bewegingen.

Ik mag deze inleiding niet sluiten, zonder een woord van oprechten dank te richten tot de Heeren CH. DARWIN en ASA GRAY. Toen DARWIN de tweede editie zijner „Climbing plants” uitgaf, maakte hij mij op de snelle bewegingen van sommige ranken, en op de bijzondere geschiktheid van deze voor eene beantwoording der reeds meermaals genoemde vraag opmerkzaam, en beval mij aan, vooral zulke ranken voor mijn onderzoek te gebruiken. ASA GRAY had de goedheid, mij zaden van *Sicyos angulatus* te zenden, daar deze, volgens zijne vroegere waarnemingen, de snelste bewegingen van ranken vertoonen; de planten, uit zijne zaden gewonnen, leverden mij het geheele materiaal voor het eerste gedeelte mijner onderzoeking. De lezer moge uit de lectuur van mijn opstel zelf beoordeelen, welke redenen tot dankbaarheid ik voor den raad en de hulp der beide genoemde geleerden heb.

I. *De vroegere onderzoekingen over groeikrommingen.*

Het is geenszins mijn voornemen, hier een uitvoerig historisch overzicht over alle onderzoekingen te geven, die tot onze kennis der groeikrommingen hebben bijgedragen.

Veel minder is het mijn plan, de theoretische beschouwingen over de oorzaken dezer krommingen kritisch te behandelen; deze beschouwingen toch, door tal van onderzoekers, en dikwerf met een zeer onvoldoend materiaal van empirische feiten aangesteld, loopen zóó zeer uiteen, en zijn in den regel zoodanig met elkander in tegenspraak, dat slechts een zeer uitvoerige behandeling van het vóór en tegen van alle meeningen eenig nut zou kunnen hebben. Al deze beschouwingen hebben zoo goed als geen invloed op mijn experimenteele onderzoekingen gehad, daar ik van den beginne af een geheel anderen weg heb ingeslagen. Ik beperk mij daarom tot de bespreking van proeven en ervaringen, en behandel onder deze alleen diegene, die tot de door mij te behandelen vraag naar het aandeel van turgor en groei in een meer rechtstreeksch verband staan. Ik begin met DUTROCHET, wiens ontdekking der osmose hem de aanleiding gaf om te onderzoeken, in hoeverre ook bij deze verschijnselen osmotische werkingen in het spel zijn *). Hij vond, dat in organen, die het vermogen bezitten, zich onder den invloed van zwaartekracht of licht te krommen, steeds een spanning tusschen de verschillende weefsels bestaat, en dat deze spanning op de osmotische werking van de cellen van het parenchym berust. Splitste hij een jongen stengel overlans in twee helften, dan kromde deze zich terstond met de epidermis concaaf. Door openeming van water werd deze kromming aanzienlijk versterkt, door den invloed van suikerwater echter verminderd of zelfs in de tegenovergestelde overgevoerd; de weefselspanning berustte dus op „osmose implétive” der parenchymcellen.

Om nu na te gaan, of bij de krommingen onder den invloed van de zwaartekracht deze weefselspanning veranderde, liet hij jonge stengels zich buigen, en splitste ze daarna in twee helften. De concave helft kromde zich sterker, de convexe ont-kromde zich min of meer, en werd zelfs in vele gevallen weer recht. DUTROCHET vatte de beteekenis dezer waarneming zoo op, dat de concave zijde haar normale streven om zich te krommen behield, terwijl de convex wordende zijde dit streven ver-

*) DUTROCHET, *Mémoires*, Edition Bruxelles 1837, p. 296 et 324.

loor; tengevolge daarvan werd zij „courbée en dedans malgré elle.”

Opheffing of vermindering der spanning in de onderhelft was dus de werking van de zwaartekracht, en deze verandering kon slechts door een vermindering van de osmotische kracht der parenchymcellen bewerkt worden. DUTROCHET nam daarom aan, dat de „sève lymphatique extérieure aux cellules” in de onderzijde in dichtheid toenam; dit zou natuurlijk een geringere osmose implétive aan die zijde tengevolge hebben, en zodoende het verschijnsel geheel kunnen verklaren.

Volgens dezelfde beginselen trachtte DUTROCHET ook de heliotropische bewegingen van stengels, alsmede beide soorten van bewegingen bij wortels, te verklaren. Bij wortels, in welke de wefelspanning juist omgekeerd is als in stengels, is de convex wordende bovenkant de actieve; zij volgt haar normale streven, terwijl de onderkant, resp. de schaduwzijde, passief gebogen wordt.

De ontdekking van het verband tusschen de uitzetting der parenchymcellen door opneming van water, de wefelspanning en de krommingen van jeugdige plantendeelen, was een belangrijke en blijvende aanwinst voor de wetenschap. Maar de bizonderheden van DUTROCHET's theorie waren niet boven alle kritiek verheven, en van daar dat zijn leer nooit dien invloed verkregen heeft, dien zij verdiende. In twee opzichten vooral was zijn voorstelling gebrekkig. Hij nam aan, dat steeds slechts de eene zijde actief de kromming bewerkte, terwijl de andere passief werd medege trokken; deze meening werd later door SACHS experimenteel weerlegd, toen hij aantoonde, dat beide helften, elk voor zich, zich onder den invloed van de zwaartekracht opwaarts trachten te buigen *). In de tweede plaats nam hij een vermindering van de osmotische werkzaamheid van de cellen der convex wordende zijde aan; wij zullen in het experimenteele gedeelte van dit onderzoek zien, dat de uitzettende kracht der parenchymcellen aan deze zijde juist toeneemt, en dat juist daardoor de kromming veroorzaakt wordt.

De resultaten van DUTROCHET vonden bij HOFMEISTER ten

*) SACHS *Flora*, 1873, N^o. 21.

deele erkenning, ten deele tegenspraak *). Deze onderzoeker bevestigde, hetgeen DUTROCHET omtrent de betrekking tusschen de buigingen van jonge plantendeelen en de weefselspanning geleerd had, maar verklaarde zich tegen zijne meening dat de oorzaak der spanning in een osmotische werking der celinhouden moet gezocht worden. Hij meende deze oorzaak in veranderingen van den imbibitie-toestand der celwanden te vinden. Dit laatste punt kan geheel onafhankelijk van HOFMEISTER's werkelijke verdiensten omtrent de leer der groeikrommingen behandeld worden; wij zullen dit duidelijkheidshalve doen, en HOFMEISTER's imbibitie-leer tot het einde van onze bespreking uitstellen.

HOFMEISTER onderwierp de spanningen tusschen de verschillende weefsels van een orgaan aan een uitvoerig onderzoek, en hetgeen hij daaromtrent vaststelde vormt nog steeds de basis van onze kennis op dit gebied. Hij toonde aan, dat in jeugdige plantendeelen een spanning tusschen het parenchym eenerzijds, de vaatbundels en het huidweefsel anderzijds bestaat. Het parenchym tracht zich uit te zetten, de vaatbundel en het huidweefsel niet, of slechts weinig; de laatsten worden dus door het eerste passief uitgerekt. Door hunne elastische spanning, werken zij echter de uitzetting van het parenchym tegen. Deze spanning ontwikkelt zich in de jeugd van een orgaan slechts langzaam, en verdwijnt weer, als het den volwassen toestand bereikt.

Omtrent de geotropische en heliotropische bewegingen leerde HOFMEISTER, dat zij aan de aanwezigheid van een krachtige weefselspanning gebonden zijn. Ten minste de negatief-geotropische en de positief-heliotropische. De positief-geotropische krommingen daarentegen vinden volgens HOFMEISTER in organen zonder of met zeer geringe weefselspanning plaats; doch zijne beschouwingen omtrent deze waren in vele opzichten onvoldoende.

Verder toonde HOFMEISTER aan, dat de geotropische en heliotropische bewegingen van stengels en bladstelen met een aanzienlijke krachtsontwikkeling gepaard gaan, en dat daarbij zoowel de convexe, als ook de concave zijde in lengte toenemen.

*) HOFMEISTER. *Ueber die durch Schwerkraft bewirkten Richtungen von Pflanzentheilen*, Berichte der k. Sächs. Ges. d. Wiss. 1860.

Minder gelukkig was hij in zijn pogingen, om de mechanica der opwaartskromming aan het licht te brengen. Hij meende, dat slechts twee oorzaken daarvoor denkbaar waren, n.l. een toeneming van het uitzettingsstreven van het parenchym der onderzijde, of een vermindering der elasticiteit, verbonden met toeneming der rekbaarheid van de passieve weefsels dier zijde. Zijne proeven leidden hem er toe, de laatstgenoemde mogelijkheid voor de ware oorzaak aan te zien.

Het gestelde alternatief omvatte niet alle mogelijke oorzaken, en zijne proeven waren niet vrij van bedenkingen. Wat het eerste betreft, was het evengoed denkbaar, dat de kromming door een toeneming van de groeisnelheid aan de onderzijde werd veroorzaakt, een omstandigheid waarop wij weldra terugkomen. Van zijne weinig talrijke proeven citeer ik de volgende *). „Entfernt man Epidermis, Rinde und Holz von einem aufwärtsgekrümmten Spross mit geringer Rindenenwicklung, so richtet sich der entblösste Markeylinder grade.” Hierin ziet HOFMEISTER het bewijs, dat het merg, hetwelk het voornaamste deel van het zich uitzettende weefsel is, geen actief aandeel aan de kromming neemt. Deze conclusie is later door proeven van SACHS bevestigd, die aantoonde dat rechte, van de omgevende weefsels bevrijde merg-cylinders zich niet opwaarts krommen, als men ze horizontaal legt. Maar de verdere conclusie van HOFMEISTER, dat dus de vaatbundels en de epidermis der onderzijde rekbaarder geworden moeten zijn, is om vele redenen niet gerechtvaardigd, o. a. omdat de weggenomen schorsstrooken ook het buitenste gedeelte van het actief zich uitzettende parenchym bevatten.

Dat in het merg de oorzaak der kromming niet moet gezocht worden, daarvoor pleiten, behalve de genoemde proeven van HOFMEISTER en SACHS, nog verschillende andere feiten. Ten eerste de omstandigheid, dat het merg het centrum van den zich krommenden tak inneemt; de lengte-verandering van het merg zal dus bij een passieve buiging veel geringer zijn dan die van de schors der concave en der convexe zijde; omgekeerd, zullen krommende krachten nergens ongunstiger kunnen worden aangebracht dan juist in het merg. Daarom mag het reeds a priori als waar-

*) l. c. p. 256.

schijnlijk beschouwd worden, dat de oorzaak der kromming in de peripherische weefsels zetelt. Hiervoor pleit hetgeen wij omtrent den zetel der geotropische kracht in de knoopen der grassen en in wortels weten. Bij de eersten toch is alleen de peripherie, de bladscheede, actief: de stengel, die het centrum van het gewricht inneemt, is geheel, of zoo goed als geheel passief. Evenzoo is bij de wortels de vaatbundel, die zich bij de geotropische kromming passief gedraagt, in het midden gelegen, het parenchym, dat daarbij een actieve rol speelt, aan den omtrek. Het zou niet moeilijk zijn, dezen regel door meer voorbeelden te staven.

Men kan zich door een zeer eenvoudige proef gemakkelijk overtuigen, dat ook bij stengeldeelen het centrale merg voor de geotropische krommingen niet noodig is. Hiertoe neemt men dikke jonge stengels van *Nicotiana Tabacum* of *Helianthus annuus* en boort met een kurkboor voorzichtig het centrale merg er uit. Dit verlengt zich daarbij zeer fraai. De uitgeholde stengelstukken worden nu in een zinken bak op nat zand gelegd, en de onder-einden met nat zand bedekt, waarop de bak gesloten wordt om de ruimte vochtig en donker te houden. Den volgenden dag ziet men de uitgeholde stengels alle geotropisch gekromd, sommige sterker, andere zwakker. Zoo toebereide stengels gedragen zich dus als holle stengels van andere planten.

In elk geval zal men dus de oorzaak der geotropische kromming in de peripherische weefsels moeten zoeken. Daar deze nu zoowel actief parenchym, als passief gespannen vaatbundels en huidweefsel bevatten, voert HOFMEISTER's proef niet tot een beslissend antwoord op de door hem gestelde vraag.

Ik heb de behandeling van het boven aangehaalde verschilpunt tusschen HOFMEISTER en DUTROCHET tot nu toe verschoven, daar het, hoewel een zeer belangrijk punt in HOFMEISTER's theorie, toch feitelijk van zijn overige waarnemingen min of meer onafhankelijk is.

HOFMEISTER sneed uit jeugdige organen overlangsche sneden, die zoo dun waren, dat alle of bijna alle cellen er in door het mes geopend waren, en nam waar, dat ook in zulke fijne sneden nog spanningen tusschen de ongelijknamige weefsels bestonden. Hij scheurde den buitenwand der epidermis van bladen af; deze

rolt zich daarbij met den buitenkant concaaf op, ofschoon alle cellen geopend zijn. Het feit dat ook de celwanden, onafhankelijk van den turgorspanningen vertoonen, was dus onloochenbaar. Maar de conclusie, die HOFMEISTER hieruit afleidde, dat de weefselspanning alleen op deze spanningen zou berusten, en dat de osmotische wateropneming der parenchymcellen daarbij geen rol zou spelen, was, gelijk men thans gemakkelijk inziet, onge-rechtvaardigd. De identiteit der celwandspanningen met de weefselspanning was niet bewezen, en vooral was het een willekeurige aanneming, dat de intensiteit van beide spanningen gelijk zou zijn.

De door HOFMEISTER aangewende methode der fijne doorsneden laat niet toe, deze vragen met zekerheid te beantwoorden; door middel van de plasmolytische methode is dit echter zeer gemakkelijk. Splits men jonge, snelgroeïende stengeltoppen overlans in vier deelen, zoodat deze uitéénwijken, en brengt men ze nu b.v. in een keukenzout-oplossing van 20 pCt., dan ziet men terstond de krommingen geringer worden. Ja, in het jongste gedeelte keeren zij om; de eerst concave epidermis wordt convex. In het oudere gedeelte blijft de epidermis aan de concave, het merg aan de convexe zijde. Deze waarnemingen, die ik o. a. met jonge bloemstelen van *Cephalaria leucantha* deed, toonen aan dat er, als de spanning tusschen wand en inhoud in alle cellen opgeheven is, nog spanningen tusschen verschillende weefsels bestaan. Deze spanningen zijn in het jongste deel tegengesteld, in het oudere, nog groeiende deel in denzelfden zin als in de turgescente plant *). Beslissender nog dan deze feiten is de omstandigheid, dat groeiende organen door de aanwending van zoutoplossingen merkbaar slapper worden, iets, wat met volwassen organen niet meer het geval is. Dit gemakkelijk waarneembare feit bewijst volkomen, dat in jeugdige planten-

*) Uit deze proeven volgt tevens de volgende, voor een juist inzicht in de oorzaken van den lengtegroei belangrijke conclusie, dat n.l. in het jongere, het snelste zich verlengende deel van een groeienden stengeltop, het merg niet sneller groeit dan de vaatbundels en de schors, maar zich alleen door wateropneming sterker tracht te verlengen. Het groeit daarbij zelfs langzamer. Eerst na de overschrijding van het maximum der groote periode, wordt de groei in het merg sneller dan in de overige weefsels. Onder groei versta ik hier natuurlijk slechts zulke veranderingen, die niet door plasmolyse opgeheven kunnen worden. Het komt mij voor, dat een nader onderzoek dezer quaestie belangrijke resultaten voor de leer van den groei belooft.

deelen de turgor een belangrijk aandeel aan de stijfheid en dus ook aan de weefselspanning heeft, terwijl dit in oudere deelen, die, gelijk men weet, gewoonlijk geen weefselspanning bezitten, niet meer het geval is.

Ten opzichte van de rol van den turgor bij de weefselspanning, had dus DUTROCHET gelijk, en HOFMEISTER ongelijk.

Weinige jaren na het bekend worden van HOFMEISTER's onderzoekingen, gaf SACHS van deze in zijn *Handbuch der Experimental-physiologie* een overzicht, dat in helderheid alle vroegere behandelingen van dit thema verre overtrof. Hierbij kwam hij op het denkbeeld, dat niet een toeneming in rekbaarheid, maar een eenzijdige versnelling van den groei der passief uitgerekte weefsels de oorzaak der geotropische en heliotropische krommingen mocht zijn. Een reeks van proeven, door hem genomen, toonde aan, dat werkelijk, bij geotropische en heliotropische buigingen van stengeldeelen, de weefsels der convexe zijde zich blijvend sterker verlengen dan die der concave zijde, en dus sneller in de lengte groeien dan deze.

SACHS begreep terstond het belang van dit feit, en trok er de algemeene conclusie uit, dat niet alleen de geotropische en heliotropische krommingen, maar ook de bewegingen der ranken, de nutatiën van vele stengels, het slingeren, en de bewegingen door welke jonge bladen en zijtakken hun normale richting innemen, op dezelfde oorzaak berusten moesten. Allen zijn volgens hem verschijnselen van groei; bij allen groeit de convex wordende zijde sneller dan de tegenovergestelde. In dit verschil in groeisnelheid ziet SACHS de oorzaak der kromming.

Het spreekt van zelf, dat hierdoor nog geenszins de vraag beslist was, of de prikkels, die de kromming bewerken, rechtstreeks, dan wel indirect op den groei door intussusceptie inwerken. Deze vraag kon zich bij de toenmaals heerschende beschouwingen nog ternauwernood aan den onderzoeker voordoen; zij ontstond eerst vele jaren later, toen SACHS' theorie van den groei een helder inzicht in de betrekking tusschen turgor en intussusceptie bij den groei der plantendeelen had gegeven *).

*) Zie b.v. SACHS *Lehrbuch d. Bot.* p. 813, 2 Alin., laatste zin.

Hetgeen SACHS later voor de kennis van het aandeel van turgor en groei bij de krommingen van groeiende plantendeelen gedaan heeft, bestaat eensdeels in de nauwkeurige studie van de veranderingen van den groei bij deze krommingen, anderdeels in zijne studiën omtrent de rol van den turgor bij den groei in het algemeen. Deze beide richtingen van zijn onderzoek wensch ik achtereenvolgens te behandelen.

Allereerst toonde SACHS aan *), dat bij takken, die horizontaal gelegd zijn en zich onder de inwerking der zwaartekracht omhoog krommen, de convexe zijde sterker en de concave zijde minder sterk groeit dan bij takken, die onder overigens gelijke omstandigheden in vertikalen stand onderzocht worden. Bij de knopen van grassen is dit verschil zeer aanzienlijk; bij normalen stand is de groei aan alle zijden zeer gering, bij horizontalen stand is de verlenging aan de onderzijde uiterst sterk, terwijl de bovenzijde zich in den regel verkort. De toeneming in groeisnelheid aan de onderzijde geschiedt dan in beide gevallen, ten minste voor een deel, ten koste van de bovenzijde. Geheel overeenkomstige verschijnselen ontdekte ik korten tijd daarna bij de krommingen der ranken †).

Daarna onderzocht SACHS de geotropische krommingen der wortels, en leerde de veranderingen van de groeisnelheid der verschillende zijden bij deze verschijnselen in een uitvoerige monographie nauwkeurig kennen §).

Eenzoo onderzocht hij den vorm der kromming van geotropisch zich oprichtende stengels, en de veranderingen die de groei der concave en convexe zijde daarbij ondergaat **).

Een uitvoerige en kritische behandeling van alle groei-krommingen gaf SACHS in de 3^{de} Editie van zijn Lehrbuch der Botanik (1873), ten deele volgens de onderzoekingen van anderen, grootendeels volgens eigen waarnemingen. Hierbij bleek vooral de groote overeenkomst en innige samenhang, die

*) SACHS, *Längenwachstum der Ober- und Unterseite horizontalgelegter sich aufwärtskrümmender Sprosse*, Arb. d. Würzb. Instit. 1872 Heft II, d. 103.

†) Arb. der bot. Instit. in Würzb. Heft III 1873, p. 302.

§) Ibid Heft III, p. p. 385 en Heft IV, 1871, p. 584.

***) SACHS, *Flora* 1873, N^o. 21.

er tusschen al deze verschijnselen bestaat: een overeenkomst, die op een afhankelijkheid van al deze zoo zeer uiteenlopende verschijnselen van dezelfde algemeene wetten wijst. De kennis van dezen samenhang meen ik als het belangrijkste algemeene resultaat van SACHS' onderzoekingen op dit gebied te mogen beschouwen; in het laatste hoofdstuk van dit opstel zal men zien, dat deze kennis van groot belang voor mijn eigen onderzoekingen geweest is.

Het uitvoerigst werd deze overeenkomst door SACHS in zijn reeds genoemde verhandelingen voor de negatief geotropische kromming van stengels en de positief geotropische beweging van wortels bestudeerd. SACHS zegt daaromtrent: „Als hoofddresultaat van mijne onderzoekingen beschouw ik vooral dit, dat de verschijnselen bij de geotropische opwaartskromming in alle hoofdzaken dezelfde zijn, maar in tegenovergestelde richting optreden als bij de geotropische afwaartskromming, en dat dus de mechanische verklaring voor beiden noodzakelijk dezelfde zijn moet.” Hiermede vervielen terstond de oudere verklaringen van HOFMEISTER en KNIGHT *).

Dat deze overeenkomst ook voor de heliotropische krommingen goldt, bleek uit een uitvoerige studie dezer verschijnselen, van welker resultaten H. MÜLLER THURGAU in *Flora* 1876 N^o. 59 een kort overzicht gaf.

Het zou mij te ver voeren, wilde ik al de détails der onderzoekingen van SACHS en MÜLLER, alsmede die van anderen, die de medegedeelde conclusie voor andere gevallen bevestigen, uitvoerig mededeelen; dit is echter ook geenszins voor mijn doel noodzakelijk.

Liever ga ik over tot SACHS' theorie van den groei. Deze werd door den beroemden onderzoeker in 1873 in de derde editie van zijn leerboek ontwikkeld. Steunende op een rijken schat van ervaringen, deels door een kritische studie, aan de oudere literatuur ontleend, deels door tal van nieuwe onderzoekingen, door hemzelf en zijne leerlingen verkregen, wees SACHS op de rol, die de turgor bij de verschijnselen van groei speelt. De betrekking tusschen de osmotische wateropneming der cellen

*) SACHS, *Lehrbuch d. Botanik*, 4e Aufl. S. 825.

en den groei was sedert DUTROCHET's publicatiën geheel vergeeten geraakt; thans herleefde zij, om een der hechtste grondslagen van de theorie van den groei te vormen.

SACHS toonde aan, dat in groeiende weefsels de celwanden door den inhoud der cellen gespannen en uitgerekt zijn, en dat deze uitrekking in de oudere, volwassen deelen ophoudt. In snel groeiende organen is deze uitrekking aanzienlijk, in langzaam groeiende is zij geringer. Deze uitrekking der celwanden moet noodzakelijk de afzetting van nieuwe celstofmoleculen tusschen de reeds bestaande versnellen, en dus den groei door intussusceptie doen toenemen. Als een sprekend bewijs voor zijne leer, voerde SACHS aan, dat verwelkte plantendeelen niet groeien, voor en aler de turgor weer door opneming van water hersteld is. Als verdere bewijzen moge nog aangevoerd worden, dat in de partiaalzones van een groeienden stengeltop de groeisnelheid met de turgoruitrekking gelijken tred houdt, en evenals deze eerst toeneemt, dan een maximum bereikt, om daarna allengs af te nemen, terwijl beiden eindelijk tegelijkertijd ophouden *); verder, dat door verdunde zoutoplossingen zoowel de turgoruitrekking als ook de groeisnelheid verminderd wordt, terwijl sterkere zoutoplossingen beiden opheffen †. Tal van andere feiten kunnen nog als bewijzen voor de theorie van SACHS aangevoerd worden.

Deze theorie deed nu als van zelf de vraag ontstaan, of de snellere groei aan de convexe zijde van zich krommende organen op dezelfde wijze van den turgor zou afhangen, als de groei dier organen in het algemeen. Het lag voor de hand, deze vraag bevestigend te beantwoorden, en aan te nemen dat de turgor aan den convexen kant onder den invloed der prikkels zou toenemen, en zodoende aldaar een versnelling van den groei zou bewerken.

Doch, hoe waarschijnlijk deze conclusie ook was, men bezat geen middel om de vraag empirisch te beantwoorden, en de vergelijking met andere, overeenkomstige bewegingsverschijnselen

*) Zie mijn opstel *Ueber die Dehnbarkeit wachsender Sprosse*. Arb. d. Bot. Inst. in Würzb. 1874, Heft IV, p. 519 en *Ursachen der Zellstreckung* 1877, p. 104.

†) Zie mijn opstel *Ursachen der Zellstreckung* 1877, p. 52—58.

kon slechts tot zeer onvolledige vergelijkingen, en volstrekt niet tot eenige zekerheid leiden.

Als punten van vergelijking kozen verschillende onderzoekers geheel verschillende verschijnselen. Onder deze verdienen vooral de geotropische krommingen der eencellige organen eenerzijds, en de periodische bewegingen van volwassen bladgewrichten anderzijds vermeld te worden. Het zou mij te ver voeren, alle schrijvers te citeeren, die hun meening in deze quaestie hebben uitgesproken; het zal voldoende zijn, mij tot de twee voornaamste vertegenwoordigers der aangegeven standpunten te beperken.

SACHS koos als punt van vergelijking de geotropische en heliotropische bewegingen van eencellige organen. In deze is de spanning tusschen inhoud en wand klaarblijkelijk overal dezelfde, een verandering van den turgor kan dus nooit kromming veroorzaken. Deze kan slechts door verandering van de rekbaarheid of van den groei van een der beide zijden tot stand komen. Daar nu SACHS aangetoond had, dat de geotropische kromming van stengels niet op een verandering der rekbaarheid, maar op een toeneming van den groei der onderzijde berust, zoo nam hij aan, dat ook bij eencellige organen de groeisnelheid van den convex wordenden kant toenam. Niet de turgor, maar de groei werd dus door de krommingsoorzaak veranderd. Deze voorstelling droeg SACHS op de geotropische bewegingen van stengels en wortels over. Ook hier werkt volgens hem de prikkel niet op den turgor, maar op den groei.

Tegen de uitbreiding zijner zienswijze op veelcellige organen is echter in te brengen, dat, terwijl bij eencellige organen de turgor noodzakelijk overal dezelfde is en noodzakelijk gelijktijdig overal dezelfde veranderingen ondergaat, dit bij veelcellige plantendeelen geenszins het geval is. De turgor is hier in de verschillende ongelijknamige weefsels volstrekt niet even groot; zij kan in het eene weefsel zeer goed onafhankelijk van het andere veranderen.

De periodieke bewegingen van volwassen bladgewrichten leverden aan PFEFFER het steunpunt voor zijn beschouwingwijze. In zijn opstel over periodieke bewegingen van bladachtige organen *)

*) PFEFFER, *Die periodischen Bewegungen der Blattorgane*, Leipzig 1875.

onderzocht hij zoowel de bewegingen van volwassen, als die van nog groeiende organen. Het onderscheid tusschen deze beide bewegingen was nog kort te voren door SACHS in zijn *Lehrbuch der Botanik* *) op heldere wijze uiteengezet, de argumenten welke de noodzakelijkheid van deze onderscheiding aantoonde uitvoerig besproken en in het licht gesteld, dat de reeds bekende verschijnselen tusschen beide groepen van bewegingen zulke ingrijpende verschillen hadden leeren kennen, dat een afzonderlijke behandeling van beiden volstrekt noodzakelijk was om tot een juist inzicht te geraken in de processen die in de cellen plaats vinden, en de uitwendig zichtbare bewegingen veroorzaken. Niet ten voordeele van de helderheid zijner verhandeling, verwarde PFEFFER deze beide groepen weer met elkander en beschouwde ze als tot hetzelfde type te behooren, en slechts in ondergeschikte opzichten te verschillen. Voor zijne zienswijze voert hij aan, dat bladgewrichten dezelfde bewegingen, die zij in volwassen toestand volvoeren, ook reeds maken als ze nog groeien, en dat dezelfde prikkels dikwerf in groeiende en in volwassen organen overeenkomstige bewegingen veroorzaken. Het eerste feit pleit hoogstens tegen de door SACHS gekozen benamingen, niet tegen de juistheid der onderscheiding; maar SACHS zelf had er reeds op gewezen, dat niet alle bewegingen van volwassen organen tot deze categorie behooren †); omgekeerd spreekt het van zelf, dat deze bewegingen niet volstrekt tot den volwassen toestand van de organen die ze uitvoeren beperkt behoeven te zijn. Het tweede feit constateert slechts een uitwendige overeenkomst; het is niet in te zien, waarom verschillende planten niet door zeer verschillende processen onder dezelfde uitwendige omstandigheden hetzelfde doel zouden kunnen bereiken. De door PFEFFER aangevoerde argumenten wettigen dus zijne meening omtrent de groote overeenkomst van beide soorten van verschijnselen geenszins §).

*) 4 Ed. 1874, p. 846, 850 vlg.

†) Zoo bijv. de geotropische kromming der bladgewrichten van *Phaseolus* (SACHS *Lehrbuch*, p. 823), waarop ik weldra terugkom.

§) De in dit opstel te beschrijven resultaten, en een zorgvuldige studie van PFEFFER'S verhandeling maken het mij zeer waarschijnlijk, dat de verandering in de cellen, waarop beide groepen van verschijnselen berusten, ten eenenmale verschillend zijn.

De aangenomen overeenkomst nu leidde PFEFFER van zelf tot een bepaalde voorstelling over de oorzaak dier periodische bewegingen, welke als verschijnselen van groei bekend waren. In de volwassen organen toch berust de beweging, gelijk uit de onderzoekingen van SACHS en anderen bekend was, op verandering van den turgor; volgens de theorie van SACHS moet een toeneming van den turgor den groei eener cel versnellen en PFEFFER nam dus aan, dat ook bij de groeiende organen de oorzaak der periodische bewegingen in veranderingen van den turgor moest gezocht worden, en dat deze veranderingen eerst secundair een invloed op den groei uitoefenden, en wel zoo, dat daardoor telkens ten minste een deel der ontstane lengteveranderingen door den groei gefixeerd werd.

Rechtstreeksche proeven, om het aandeel van den turgor en van den groei aan deze proeven experimenteel te scheiden, werden door PFEFFER niet genomen, en zoo bleef zijne hypothese wat zij was *).

In één geval meent PFEFFER een direct bewijs voor zijn meening gevonden te hebben. Ik bedoel de geotropische bewegingen van de volwassen bladkussens van *Phaseolus*. SACHS had aangetoond †) dat de bladgewrichten van *Phaseolus* periodische bewegingen maken, die op veranderingen van den turgor van het parenchym der gewrichten berusten, en dus tot de groep der „bewegingen van volwassen organen” behooren, en dat dezelfde gewrichten, ook in volwassen toestand, geotropische bewegingen kunnen uitvoeren, die in alle bekende opzichten met de geotropische bewegingen van de knoppen der grassen overeenkomen, en dus groeikrommingen zijn §). Overeenkomstig daarmede, gelukte het PFEFFER dan ook, zich van den groei van het parenchym der onderzijde bij deze bewegingen te overtuigen, doch alleen dan, wanneer de beweging zeer aanzienlijk of van langen duur geweest was; zijn methode liet echter niet toe, bij zwakkere bewegingen geringere sporen van groei te ontdekken. Hij concludeerde nu, dat in deze gevallen de geotropische be-

*) Zie PFEFFER, l. c. p. 117—119.

†) *Bot. Ztg.* 1857, p. 809, en *Handbuch d. Experim.-Phys.* p. 490 en volgende.

§) Zie SACHS, *Lehrb. d. Botanik*, 4e Ed. p. 823.

weging niet met groei gepaard ging, en dus op toeneming van den turgor berustte; in dat geval kon de bij sterkere kromming waargenomen groei als een, volgens de theorie van SACHS noodzakelijk, gevolg van de toeneming van den turgor beschouwd worden. Maar het bewijs, dat de geotropische beweging aanvankelijk niet met groei gepaard gaat, werd door PFEFFER niet geleverd, en zoo pleitte ook deze waarneming slechts in schijn voor zijne meening.

PFEFFER's meening verkreeg door zijne argumenten geen grootere waarschijnlijkheid dan de opinie van SACHS, en zoo bleef men omtrent de gestelde vraag nog geheel in het onzekere.

Vatten wij nu, aan het slot van dit overzicht, den tegenwoordigen toestand onzer quaestie in korte woorden samen.

1^o. De onderzoekingen van SACHS en anderen hebben geleerd, dat de krommingen, die groeiende organen onder de inwerking van in- of uitwendige oorzaken maken, gepaard gaan met een ongelijke groeisnelheid der convexe en concave zijde.

2^o. Al deze verschijnselen komen in de belangrijkste opzichten zoodanig met elkander overeen, dat men mag aannemen, dat zij door dezelfde algemeene wetten beheerscht worden.

3^o. Volgens de theorie van SACHS, hangt de groeisnelheid van een orgaan in de eerste plaats af van de uitrekking, die de celwanden door den inhoud ondergaan.

Uit deze gegevens volgt als van zelve de vraag, wier beantwoording het doel van dit opstel is, n.l.:

Welk aandeel nemen de turgor en de groei aan de groeikrommingen van veelcellige plantendeelen?

Omtrent het antwoord op deze vraag bleek ons:

1^o. een antwoord, steunende op rechtstreeksche proeven, met groeiende veelcellige plantendeelen genomen, is tot nu toe niet gegeven.

2^o. door vergelijking van deze organen met eencellige groeiende organen kwam SACHS tot de hypothese, dat de verandering van den groei de bewegingen veroorzaakt; door vergelijking met veelcellige volwassen organen kwam PFEFFER tot de veronderstelling, dat de verandering van den turgor de eerste oorzaak der kromming is. Geen van beide meeningen is door

voldoende argumenten zoodanig gestaafd, dat aan haar, zonder nader onderzoek, een grootere waarschijnlijkheid mag worden toegekend dan aan de andere.

Slechts een empirische behandeling der quaestie en een rechtstreeksch onderzoek der te verklaren verschijnselen zelven kunnen ons dus tot het doel leiden; theoretische beschouwingen blijken steeds eenzijdig te zijn, en niet tot zekerheid en definitieve beslissing te voeren.

In de volgende hoofdstukken gaan wij dit empirisch onderzoek instellen.

II. *De plasmolytische methode.*

Om langs empirischen weg te kunnen uitmaken, welk aandeel de turgor en de groei aan groeikrommingen hebben, is het noodig, eene methode te bezitten om den turgor in plantendeelen geheel op te heffen, zonder tegelijk andere veranderingen te veroorzaken, die de waarneming onzeker zouden kunnen maken. Zulk een methode heb ik in het gebruik van sterke zoutoplossingen gevonden. Zij berust op het beginsel, dat in eene cel slechts zoolang turgor mogelijk is, als het protoplasma overal tegen den celwand aanligt, en op de waarneming, dat sterke zoutoplossingen het protoplasma noopen, zich plaatselijk of ook wel geheel van den celwand terug te trekken. Is dit in alle cellen van een orgaan geschied, dan is de turgor daarin natuurlijk volkomen opgeheven. Men behoeft dus niet anders te doen, dan de te onderzoeken organen in een zoutoplossing van de vereischte concentratie te brengen, b.v. in een oplossing van chloornatrium van 10 pCt. Na eenigen tijd is de turgor verdwenen, en kan men ze dus in turgorloozen toestand onderzoeken.

Organen met lengtegroei verkorten zich bij deze behandeling; de mate dezer verkorting is klaarblijkelijk een maat voor de turgoruitrekking. Passen wij dit op onze vraag toe.

Een groeiend deel, zonder kromming, in de genoemde zoutoplossing gebracht, blijft daarin recht; dit bewijst dat én de door groei verkregen lengte, én de turgoruitrekking aan alle kanten even groot zijn. Nu laat ik zulk een deel een groeikromming

maken, en breng het eerst daarna in de zoutoplossing. Is bij de kromming alleen de turgoruitrekking veranderd, dan zal het in de oplossing geheel recht worden. Is echter de turgoruitrekking overal dezelfde gebleven, en alleen de groei aan de convexe zijde sterker geworden dan aan de concave, dan zal het gekromde deel zich in het zout aan beide zijden even sterk verkorten, en dus zijn kromming bijna onveranderd behouden *), of zich hoogstens iets sterker krommen. Is eindelijk zoowel de groei als de turgoruitrekking aan de convexe zijde grooter geworden dan aan de concave, dan zal het orgaan zijn kromming voor een grooter of kleiner deel verliezen. Omgekeerd, zal men uit de verandering, die de kromming van zulk een orgaan in de zoutoplossing ondergaat, met zekerheid mogen besluiten, of deze kromming alleen op groei, alleen op turgoruitzetting, of eindelijk op beiden te zamen berustte.

Uit deze redeneering blijkt, dat men de door mij gestelde vraag op een hoogst eenvoudige wijze met behulp der plasmolytische methode kan beantwoorden.

Het zij mij daarom vergund, hier mijne methode nog eenigszins uitvoeriger te beschrijven, en uiteen te zetten op welke gronden men mag aannemen, dat de verkorting van groeiende organen in sterke zoutoplossingen uitsluitend op het verlies van den turgor berust †).

Sedert NÄGELI'S baanbrekende onderzoekingen §) weet iedereen, dat het levend protoplasma voor kleurstoffen ondoordringbaar is; het laat diegenen, welke in het celvocht opgelost zijn, niet naar buiten diffundeeren, en weigert aan kunstmatige kleurstoffen, die men met zijn buitenvlakte in aanraking brengt, eveneens den doorgang. Doch niet alleen voor kleurstoffen, ook voor tal van andere, in water oplosbare, stoffen is het levend protoplasma niet, of slechts in zeer geringen graad permeabel, gelijk ik voor eenige jaren aantoonde **). Tot deze stoffen

*) Het is goed te bedenken, dat voor deze proeven slechts dunne organen gebruikt kunnen worden.

†) Uitvoerige bewijzen voor deze stelling vindt men in mijne verhandeling *Ueber die mechanischen Ursachen der Zellstreckung*, Leipzig 1877.

§) NÄGELI, *Pflanzenphysiol. Untersuchungen*, Heft 1.

**) Sur la perméabilité du protoplasma des betteraves rouges, *Archiv. Néerl.* 1871 p. 117.

behooren o. a. ook eenige zouten en zuren, die in geringe concentratie met groote kracht water aantrekken, en die er dus zonder twijfel toe bijdragen om aan het celvocht der jonge cellen zijn zoo karakteristiek wateraantrekkend vermogen te geven.

Bij gelegenheid dezer onderzoeking wees ik op het verband, dat er tusschen het door mij bestudeerde verschijnsel en de spanning tusschen celwand en celinhoud bestaat, en toonde aan, dat deze spanning, zonder de bedoelde geringe mate van permeabiliteit van het protoplasma, niet tot stand zou kunnen komen. Want de celwand laat al deze stoffen gemakkelijk door; de geringste drukking, die zij door haar elastische spanning op den inhoud uitoefent, zou terstond een uittreden van het celvocht tengevolge hebben, zoo de geringe permeabiliteit van het protoplasma dit niet belette.

Hieruit blijkt, dat slechts zoolang als het protoplasma overal tegen den wand aanligt, een spanning tusschen inhoud en wand mogelijk is. Zoodra dus deze continuïteit ook maar plaatselijk is opgeheven, moet de turgor nul zijn geworden. En verder ziet men nu gemakkelijk in, dat turgescence cellen onder de inwerking van sterke zoutoplossingen zoolang kleiner zullen moeten worden, tot de turgor volkomen verdwenen, de celwand geheel zonder spanning is. M. a. w.: in een plasmolytische cel is geen turgor mogelijk; en wat voor een afzonderlijke cel geldt, geldt natuurlijk ook voor geheele plantendeelen.

Bij mijne proeven gebruik ik zoutoplossingen, terwijl door anderen meestal glycerine of suikeroplossing gebruikt wordt, als men het protoplasma levend van den celwand wil verwijderen. Voor ik verder ga, wil ik daarom kortelijk uiteenzetten, welke redenen mij aan zoutoplossingen de voorkeur doen geven.

De voornaamste reden is de groote diffusiesnelheid van de door mij gebruikte zouten. Wil men een tak in suikerwater plasmolytisch maken, zoo kan het meer dan een dag duren, vóór de turgor geheel verdwenen en de lengte volkomen constant geworden is; in oplossingen van chloornatrium of salpeter geschiedt dit reeds binnen weinige uren. De proeven duren dus korter, iets wat om vele redenen van belang is. Daaren-

boven behoeft men de genoemde zouten in veel geringer concentratie te nemen dan suiker; zoo werkt b. v. een 25-percentage suikeroplossing even sterk als een chloornatriumoplossing van 4 pCt. Ook is het osmotisch aequivalent van suiker in celwanden veel grooter dan van de gebruikte zouten, waardoor licht de osmotische werking een invloed op het resultaat zou kunnen verkrijgen.

Voor mijne proeven gebruik ik zoo goed als uitsluitend chloornatrium en kalisalpeter, daar deze zeer gemakkelijk door celwanden dringen, en onder de mij in dit opzicht bekende zouten de sterkste aantrekking voor water bezitten, dus in de geringste concentratie gebruikt kunnen worden, en het snelste werken.

Wat de concentratie betreft, waarin deze zouten gebruikt behooren te worden, zoo leerden mijne proeven daarover het volgende. In oplossingen van weinige percenten worden de cellen nog niet plasmolytisch; dit begint in de meeste cellen meestal eerst bij 4 en 5 pCt., en eerst bij 5—7 pCt. geraken gewoonlijk alle cellen in dien toestand. Veiligheidshalve gebruik ik daarom steeds oplossingen van minstens 10 pCt., tenzij voorafgaande proeven voor een bepaalde plant bewezen hebben, dat zwakkere oplossingen voldoende zijn. Sterkere oplossingen, b. v. van 20 pCt., werken eenigszins sneller, doch overigens geheel gelijk. Voor chloornatrium en kalisalpeter zijn de concentratiën dezelfde, daar deze zouten ongeveer met dezelfde kracht water uit de cellen aantrekken.

De verkortingen, die groeiende plantendeelen in deze zoutoplossingen vertoonen, zijn zeer aanzienlijk. Zij bedragen gewoonlijk 4—5 percent der oorspronkelijke lengte, dikwerf zelfs 8—10 pCt., en zoo men de sterkst groeiende deelen alleen bestudeert, of wel afzonderlijke cellen daaruit onderzoekt, bereikt de verkorting niet zelden 15 pCt. en meer. Men ziet dus, dat de turgoruitrekking ook met betrekkelijk grove middelen gemakkelijk te meten is.

Deze verkorting berust nu uitsluitend op het verlies van den turgor; geen andere oorzaken oefenen daarop een meetbaren invloed uit. Plooien in den celwand, gelijk die bij het verwelken ontstaan, ontstaan in zoutoplossingen nooit. Zeer en-

kele malen worden de cellen een weinig ingestulpt, doordat er minder zout in de cellen dringt dan er water uittreedt. Dit geschiedt echter nooit in die mate, dat het de lengte der cellen merkbaar verandert, en bij de door mij gekozen zoutoplossingen komt dit geval bijna nooit voor. Ook de imbibitie der celwanden met de zoutoplossing verandert hunne lengte niet.

De plantendeelen blijven in de zoutoplossingen levend, als ten minste de proeven niet ongeoorloofd lang duren. Na een verblijf van enkele uren, kan men de zoutoplossing weer door water uitwasschen; dan herneemt de tak zijn vorigen turgor, en daarmede het vermogen om weer te groeien: het beste bewijs voor de onschadelijkheid der operatie. Bij langer verblijf gaat dit vermogen om zonder schade uitgewasschen te worden allengs verloren, doch men kan zich door mikroskopisch onderzoek ook dan nog overtuigen, dat de protoplasma-lichamen der plasmolytische cellen nog langen tijd in leven blijven.

Ten slotte wensch ik hier een enkel woord in te lasschen over de beteekenis van de lengteveranderingen, die men bij deze onderzoekingen aan groeiende plantendeelen waarneemt. Ik acht een juiste opvatting van dit punt van zeer hoog belang, omdat daarvan grootendeels de interpretatie der in de volgende hoofdstukken te beschrijven verschijnselen afhangt. Ten einde mij helder uit te drukken, kies ik een denkbeeldig geval, namelijk een cilindrische cel uit het snelst groeiende deel van het merg van eenigen tak.

In de plant heeft deze cel een bepaalde lengte. Nu breng ik haar in een zoutoplossing van 10 pCt. waar zij plasmolytisch wordt. Zij neemt daarbij een andere, geringere lengte aan. De oorspronkelijke lengte bestond dus uit twee factoren: het blijvende en het verloren deel der lengte. Het is duidelijk, dat de eerste factor door den groei verkregen is, en dat de tweede slechts het gevolg der mechanische uitrekking was. Ik wensch daarom den eersten factor *de ware lengte*, den tweeden *de turgoruitrekking* te noemen, en aan de som van beiden den naam van *feitelijke lengte* te geven.

Thans breng ik deze cel in water; het zout diffundeert uit de ruimte tusschen celwand en protoplasma, en het protoplasma

kan dus weer water opnemen en zich vergrooten. Weldra heeft het zich tegen den wand aangelegd, en, terwijl het steeds meer water opneemt, rekt het den celwand tot de oorspronkelijke grootte uit. Doch hiermede houdt de verlenging niet op; integendeel, de inhoud zuigt nog begeerig water op en verlengt zich daardoor zoo lang, totdat eindelijk de elastische spanning van den celwand met de uittrekkende kracht, *de turgorkracht*, evenwicht maakt. Is de uitrekking, die de celwand hierbij ondergaat, geheel elastisch, of is bij deze uitrekking de elasticiteitsgrens overschreden, en een blijvende verlenging van den wand veroorzaakt? Om op deze vraag het antwoord te vinden, brengen wij onze cel nu opnieuw in de zoutoplossing van 10 pCt. Hier verkort zij zich zeer aanzienlijk, maar wordt niet weer zoo kort als zij te voren in dezelfde zoutoplossing geweest was. Daaruit blijkt, dat werkelijk de elasticiteitsgrens overschreden was, en dat de uitrekking door wateropneming dus uit twee factoren bestond: een elastische of herstelbare, en een blijvende, onherstelbare verlenging. De grootte der eerste wordt gemeten door het verschil in lengte der cel in water en daarna in plasmolytischen toestand; de grootte der tweede verlenging door het verschil in lengte der cel in den plasmolytischen toestand vóór en ná de uitrekking in water.

Uit deze beschouwing volgen twee conclusiën:

1^o. dat de turgoruitrekking nooit de maat is van de geheele uitrekking door den turgor, maar steeds alleen van het elastische deel daarvan.

2^o. dat de lengte van een cel in plasmolytischen toestand kan bestaan uit twee factoren, n.l. de door groei verkregen lengte, en de door vroegere werking van den turgor reeds verkregen blijvende verlenging.

Wanneer ik dus een willekeurige cel of een willekeurig plantendeel aan de plasmolyse onderwerp, dan leer ik daardoor, behalve de feitelijke lengte van het vooraf gemeten voorwerp, kennen: 1^o. het elastische deel van de uitrekking door turgor, 2^o. de som van de door den groei en door het onherstelbare deel der uitrekking door den turgor verkregen lengten. De eerste grootheid noem ik *de turgoruitrekking*, de som der beide laatsten de ware lengte. Welk aandeel elk dezer beide factoren

aan de ware lengte heeft, kan vooralsnog op geenerlei wijze worden uitgemaakt.

Uit deze beschouwingen volgt, dat niet elke verandering in de ware lengte van een groeiend orgaan zonder meer als een verschijnsel van groei mag worden beschouwd. Met name geldt dit van al die veranderingen, die na snelle wateropneming en aanzienlijke verlenging in zeer korten tijd, bij de plasmolyse overblijven. Een dergelijke toeneming in lengte zal ik daarom voorzichtigheidshalve bij voorkeur eenvoudig „blijvende verlenging” noemen, en in het midden laten, in hoeverre zij op een onherstelbare uitrekking, en in hoeverre op groei berust.

Zeker is het echter, dat de groei gedurende een proef nooit grooter kan zijn dan de blijvende verlenging in dien tijd; en dit is voor een volle bewijskracht mijner onderzoekingen over het aandeel van groei en turgoruitrekking aan groeikrommingen voldoende.

Volgens de theorie van SACHS, heeft overschrijding der elasticiteitsgrens in een groeienden celwand ten gevolge, dat nieuwe moleculen tusschen de reeds bestaande afgezet worden *), zoodat volgens hem een blijvende verlenging door uitrekking, na korten tijd, zich in geen enkel opzicht meer van een verlenging door groei onderscheidt. Deze beschouwingswijze komt mij geheel gerechtvaardigd voor, en geeft mij, naar ik meen, het recht om blijvende veranderingen in de ware lengte van een orgaan, zoo ze niet plotseling of zeer snel plaats gevonden hebben, en zulke, die reeds voor geruimen tijd tot stand gekomen zijn, eenvoudig als verschijnselen van groei door intussusceptie te behandelen. Ik wensch daarmede echter geenszins, ook voor later, een beslissing omtrent het aandeel van groei en blijvende uitrekking aan zulke „blijvende verlengingen” te nemen; dit punt behoeft nader onderzoek, doch de methoden daartoe ontbreken vooralsnog.

*) SACHS, *Lehrbuch d. Botanik*, 4e Ed. p. 762.

III. *Anatomische en physiologische beschrijving der ranken van Sicyos angulatus.*

ASA GRAY maakte het eerst op de verwonderlijke prikkelbaarheid der ranken van *Sicyos angulatus* opmerkzaam en deelde mede, dat men de beweging met het oog kan volgen, ja de beweging is zelfs sneller dan volstrekt noodig is om haar als zoodanig te zien *). De volgende proef geeft een denkbeeld van deze snelheid der beweging. Een rank, die, met uitzondering van een kleine haakvormige kromming aan den top, recht was, werd een- of tweemaal voorzichtig met een houten voorwerpje aangeraakt, en krulde zich toen tot $2\frac{1}{2}$ —3 spiraalwindingen in anderhalve minuut op. De beweging begon eenige seconden na de aanraking, en ruim de helft der beweging was snel genoeg om gezien te worden. Nadat iets meer dan een half uur voorbij was gegaan, was de rank weer recht geworden, en in staat opnieuw dezelfde beweging uit te voeren.

Dit vindt op de schoonste wijze plaats, zoo men de ranken, in plaats van ze alleen even aan te raken, voorzichtig langs den onderkant wrijft. Ik streek met een koperen staafje 15-maal achtereen langs de onderzijde van een krachtige rank, telkens gelijkmatig van de basis naar den top gaande. Zoodra ik opgehouden had, begon de rank een beweging te maken; men zag den top voortgaan en in omstreeks één minuut had de geheele rank zich tot iets meer dan twee wijde spiraalwindingen opgerold.

Om steunsels maken krachtige ranken in weinige minuten reeds zichtbare krommingen; in $\frac{1}{2}$ —1 uur kunnen zij meer dan een geheele winding maken. Zij reageeren op de minste aanraking. Drukt men ze even op een prikkelbare plaats tusschen twee vingers, dan volgt weldra een beweging. Om spinwebdraden krullen ze zich in scherpe windingen; eveneens om elkander, hetgeen, zooals men weet, de meeste andere soorten van ranken niet doen.

Snijdt men een geheele rank af en plaatst men haar in water,

*) *Proceed. Americ. Acad. of Science*, Vol. IV, 1858, p. 98.

zoo is zij bijna even gevoelig als aan de plant maakt bij prikkeling de schoonste bewegingen en rolt zich aan het einde van haar groei epinastisch geheel op.

Met deze groote prikkelbaarheid gaat een snelle groei gepaard. In weinige uren is de verlenging door den groei, ook onder nadeelige omstandigheden, meetbaar; in weinige dagen is het geheele leven der ranken, van het oogenblik dat ze tusschen de bladen van den knop te voorschijn treden, tot op het tijdstip, waarop ze geheel en al opgerold en volwassen zijn, afgelopen. Ook de takken der plant groeien snel, en vormen dus bijna dagelijks nieuwe ranken. Een enkele plant, met hare talrijke vertakkingen, zou bijna genoeg materiaal voor een geheele onderzoeking leveren.

De ranken van *Sicyos* zijn op dezelfde wijze gevormd als die van *Cucurbita*; op een korten steel zijn een lange krachtige hoofdrank en 1—3 zwakkere zijrankingen ingeplant. Bij zeer krachtige ranken, wordt de hoofdrank soms 20 c.M. en meer lang, in de meeste gevallen is zij 10—15 c.M. lang. In den knop zijn de hoofd- en zijrankingen hyponastisch in een vlakke spiraal met dicht aanéénliggende windingen opgerold; als de ranken uit den knop treden, strekt zich eerst de hoofdrank; de zijrankingen volgen in deze beweging langzaam, zoodat men de hoofdrank meest reeds geheel recht vindt, als er nog één of meer zijrankingen hyponastisch gekromd zijn. Men heeft hierin steeds een gemakkelijk kenmerk om den ouderdom van een rank ongeveer te bepalen. De periode der strekking duurde b. v. bij één rank, van het oogenblik dat zij uit den knop te voorschijn kwam af gerekend, 3 à 4 dagen (bij 17^o C.); toen bleef de rank (bij 18—19^o C.) ruim één dag recht en begon daarna hare epinastische beweging. Andere ranken bleven bij de genoemde temperatuur 2—3 dagen recht; bij hooger temperatuur is de duur dezer periode korter.

De epinastische beweging begint niet, gelijk bij vele andere ranken, aan den top *), maar in de onderste of basale helft der rank; dit deel kromt zich in zijn geheel in een wijden

*) Zie mijn opstel: *Längenwachstum der Ober- und Unterseite sich krümmender Ranken*, *Arbeiten der Bot. Inst. in Würzb.* Heft III, p. 303.

bocht, die al enger en enger wordt. Daarbij plant zich de beweging allengs naar boven toe voort; de top blijft echter nog geruimen tijd recht. Aan een rank, die reeds drie volle epinastische windingen gemaakt had, was de top over 3 cM. lengte geheel recht, hij kwam op 1 cM. afstand van het uiteinde met een steunsel in aanraking en boog zich hierom in een scherpen hoek, overeenkomende met $\frac{3}{8}$ van een winding. Hieruit blijkt, dat nog tijdens den aanvang der epinastische bewegingen de top zijn prikkelbaarheid behoudt.

Terwijl nu de epinastische windingen enger en enger worden, en zich op hoogere deelen voortplanten, wordt het rechte deel van den top steeds kleiner en kleiner, en eindelijk vindt men den top in bijna even enge windingen opgerold als het geheel.

Dezen gang van zaken heb ik bij ranken in den tuin slechts zelden kunnen waarnemen; bijna elke rank bereikt, vooral bij winderig weder, een steunsel. Bij afgesneden ranken uit den tuin daarentegen, die in water in de kamer geplaatst waren, en bij ranken van potplanten in de kamer, was het verschijnsel steeds zeer fraai te zien. Bij 17—18° C. duurt deze beweging meestal 2—3 dagen, bij hoogere temperaturen (21—22° C.) was zij soms in één nacht zoo goed als voltooid.

De epinastische windingen eener rank vertoonen gewoonlijk allen dezelfde richting. Doch wanneer de top een hindernis bij de beweging ontmoette, zag ik niet zelden een omkeering der windingsrichting, ook dan wanneer de top zich niet om dit voorwerp kromde.

Bereikt een rank tijdens hare nuteerende beweging een steunsel, zoo krult zij zich met haar top daaromheen, als het niet te dik is, en het lagere deel der rank rolt zich nu epinastisch op de bekende wijze tot zeer enge schroefwindingen op. Aan dikke steunsels maakt de top soms naast het steunsel eenige vrije enge windingen.

In een vroegere verhandeling over de bewegingen der ranken heb ik aangetoond, dat de bewegingen der ranken niet terstond

*) l. c. p. 307. Dit verschijnsel is geheel overeenkomstig met de door Deutsche plantenphysiologen beschreven „Nachwirkung“ bij geotropische krommingen van stengels.

ophouden, als men het steunsel waarom ze zich winden verwijderd. Dit zelfde verschijnsel heb ik herhaaldelijk bij de ranken van *Sicyos* waargenomen. Ik kweekte de planten tot dit doel in potten, en plaatste ze tijdens de proef in de kamer. Zoo maakte b. v. een rechte rank, om een steunsel dat ik haar gaf, in $1\frac{1}{4}$ uur $1\frac{1}{2}$ winding; toen nam ik voorzichtig het steunsel weg, en na 10 minuten had de rank twee volle windingen gemaakt. Daarna keerde zij weer terug en ontwond zich.

Het ontwinden van ranken, wier steunsel men wegneemt, is een verschijnsel, dat door DARWIN in zijn beroemde verhandeling „On the movement and habit of climbing plants” het eerst uitvoerig beschreven is. De ranken van *Sicyos* zijn wegens hare merkwaardig snelle bewegingen uiterst geschikt om zijne waarneming te herhalen. Daarbij is het in het oog loopend, dat de teruggaande beweging steeds veel langzamer geschiedt dan de prikkelbeweging. Zoo maakte een rank, die ik eenige malen voorzichtig langs den onderkant wreef, tengevolge daarvan in ruim ééne minuut meer dan twee volle spiraalwindingen. Nog eenigen tijd duurde de nawerking, en in omstreeks $1\frac{1}{4}$ uur had de rank in 't geheel $2\frac{1}{2}$ windingen gemaakt. Toen ging zij langzaam terug, en had na ruim twee uren nog altijd een zeer aanzienlijke kromming (van omstreeks $\frac{3}{4}$ winding). Dit bewijst, dat het teruggaan een verschijnsel van anderen aard is dan de prikkelbeweging.

Het is hier de plaats, een verschijnsel te vermelden, dat in het vervolg herhaaldelijk ter sprake zal komen. In mijne vroegere verhandeling (l. c. p. 303) beschreef ik de kromming die ranken maken, als men herhaaldelijk tegen hare onderzijde aanklopt. Zij krommen zich dan allengs van den top af spiraalsgewijze op, waarbij de bovenzijde convex wordt; na eenigen tijd van rust worden zij weer recht. Ook als ik op de bovenzijde tikte, trad dit verschijnsel op en ook dan werd de bovenzijde convex.

De ranken van *Sicyos* zijn zoo uiterst gevoelig, dat bij de minste stooten deze „topkrulling” in meerdere of mindere mate bij hen wordt waargenomen. Op winderige dagen vindt men in den tuin soms geen enkele rank, wier top niet min of meer opgerold, of tenminste gebogen is; zelfs jonge ranken, die

zich eerst pas gestrekt hebben, vertoonen dit. Elke ruwe behandeling der ranken doet deze topkrulling ontstaan; vandaar, dat men bij proeven met deze ranken steeds uiterst voorzichtig te werk moet gaan. Ranken, in den tuin afgesneden en naar het laboratorium gebracht, maken tengevolge daarvan veelal reeds topkrullingen. Ranken van kamerplanten, die men om ze te meten aan een maatstaf legt, vertoonen hetzelfde. Bij vele proeven is deze topkrulling een gewoon en onvermijdelijk verschijnsel, wanneer n. l. de inrichting der proef het onmogelijk maakt, een aanraking der rank met andere voorwerpen te vermijden.

De omstandigheid, dat de epinastische beweging bij onze ranken aan de basis begint, maakt, dat er nooit gevaar bestaat deze beide verschijnselen, waarvan het eene door prikkeling ontstaat en het andere niet, met elkander te verwarren.

Voor een juiste beoordeeling van de proeven, die ik in de volgende hoofdstukken zal beschrijven, is het noodig, met den anatomischen bouw en de physiologische eigenschappen onzer ranken ten minste in hoofdzaken bekend te zijn. Daarom wensch ik deze ranken hier uit dit oogpunt nader te beschouwen, en achtereenvolgens te behandelen: de anatomie, de inwerking van zoutoplossingen en de verschijnselen der weefselspanning. Zoo niets omtrent den ouderdom gezegd wordt, bedoel ik die periode van ontwikkeling, in welke de ranken recht zijn.

De anatomische beschrijving der ranken begin ik met den steel. Deze is op dwarsdoorsnede bijna cirkelrond, doch aan de bovenzijde een weinig afgeplat; hij is inwendig hol, de holte heeft denzelfden vorm als de omtrek. In het wijdcellige parenchymatische weefsel vertoonen zich 6 vaatbundels en 6 onderhuidsche collenchymstrengen, die zoo geplaatst zijn, dat telkens een collenchymstreng en een vaatbundel op denzelfden straal staan. Aan de voorzijde vindt men er drie, dichter bij elkander, één in het midden en twee aan de beide randen der voorzijde; de drie overigen staan op gelijke afstanden aan den omtrek verdeeld. Elke vaatbundel bestaat uit een klein xyleem en twee groote phloëm-bundels, waarvan de eene ovaal, de andere peripherisch geplaatst is, gelijk dit bij de Cucurbitaceëen het geval pleegt te zijn. Het xyleem is steeds zwak ontwikkeld en bevat

eenige weinige ring- en spiraalvaten; een vaatbundelscheede is niet aanwezig.

De stevigheid van den steel berust dus voor een deel op de collenchymstrengen; de buigzaamheid is naar alle zijden ongeveer even groot.

Vergelijken wij hiermede het onderste niet prikkelbare gedeelte van de takken der rank, en kiezen wij daartoe de basis der hoofdrank, eenige c.M. boven het punt, waar de zijranken ontspringen. De doorsnede is hier reeds veel duidelijker bilateraal; de bovenkant is min of meer gleufvormig uitgehold en scherp afgescheiden. Ook ontbreken in het midden van den bovenkant de vaatbundel en de collenchymstreng, die wij op deze plaats in den steel vonden. Overigens vinden wij dezelfde vaatbundels en collenchymstrengen terug, alleen zijn die, welke aan de achterzijde liggen, hier veel dichter bij elkander geplaatst; ook hierdoor is het onderscheid tusschen vóór- en achterzijde veel scherper gemarkeerd dan in den steel. De rank is hier niet hol; het centrale parenchym zeer grootcellig, het peripherische meer kleincellig. De vaatbundels hebben geen vaatbundelscheeden of collenchymstrengen, en slechts een zwak xyleem.

Een weinig hooger komen de drie collenchymstrengen der achterzijde nog dichter bijeen, en versmelten weldra geheel met elkander tot een breeden, den geheelen achterkant bedekkenden band; deze blijft dan tot aan den top der rank.

Nog iets hooger komen de drie vaatbundels der achterzijde dichter en dichter bij elkander, en spoedig versmelten hun peripherische phloëmbundels tot een weefsellaag, die overal tegen den collenchymband aanligt; nergens vindt men tusschen beiden nog parenchym. De xyleembundels en inwendige phloëemdeelen blijven geïsoleerd.

Op dezelfde hoogte ondergaat ook de bovenzijde veranderingen; zij wordt breeder, de beide hoeken treden met hunne collenchymlijsten sterker vooruit, de vaatbundels onder deze worden zeer zwak en komen dichter onder het collenchym te liggen; ze bevatten in het xyleem nog maar een paar spiraal- en ringvaten.

Bij al deze veranderingen is de rank zelf veel platter geworden, zoodat zij in het bovenste, prikkelbare deel omstreeks eens zoo breed als dik is.

Hetgeen voor ons in den bouw van het prikkelbare deel der rank het meest belangrijk is, is dus het volgende. De rank is hier plat en breed, en dus in haar mediaanvlak zeer buigzaam. De bovenzijde bestaat grootendeels uit parenchym; en heeft slechts aan de beide hoeken twee dunne collenchymstrengen en twee zwakke vaatbundels; deze zijde is dus zeer rekbaar. Het centrum bestaat uit parenchym. De onderzijde bestaat uit drie grootere ofschoon zwakke vaatbundels, en daaronder een breede, dikke collenchymlaag. Zij is dus veel minder rekbaar dan de bovenzijde.

Veronderstellen wij dus, dat het parenchym op een gegeven oogenblik zich plotseling sterker tracht uit te zetten dan kort te voren, dan moet de rank zich tengevolge hiervan krommen, en wel met de bovenzijde convex. Dit volgt met noodzakelijkheid uit den beschreven bouw.

De ranken zijn alleen aan de onderzijde prikkelbaar; de prikkel moet dus door de epidermis, het collenchym en het phloëm der drie achterste vaatbundels heendringen, vóór zij het parenchym kan bereiken. Deze opmerking is daarom van belang, omdat wij later zien zullen dat de zetel der kracht, die de kromming na prikkeling veroorzaakt, in dit parenchym te zoeken is.

Uit deze beschrijving van den bouw volgt tevens, dat bij alle krommingen der ranken het geheele parenchym in lengte toeneemt, zelfs wanneer, gelijk dit bij krommingen van ranken het geval pleegt te zijn, de onderzijde min of meer korter wordt *). Aan zulk een verkorting kan, behalve het collenchym, hoogstens ook nog een deel van het phloëm der vaatbundels deel nemen.

Dit resultaat, dat men gemakkelijk nog nader zou kunnen bewijzen, zoo men uit de l. c. p. 314 gegeven cijfers de ligging van de neutrale as der kromming berekende, en daardoor haar plaats op de doorsnede van de rank nauwkeurig bepaalde, is daarom van belang, omdat het onze latere beschouwingen omtrent de bewegingen der ranken zeer vereenvoudigt. Het laat zich op de volgende wijze uitspreken.

*) Zie mijn opstel: Längenwachstum der Ober- und Unterscite sich krümmender Ranken, *Arbeiten des Bot. Instit. Würzb.* Heft 111, p. 302.

Bij alle krommingen van de ranken van Sicyos, zoowel de epinastische als de prikkel-bewegingen, ondergaan het collenchym en de vaatbundels der achterzijde slechts geringe verandering in lengte; deze verandering is nu eens een verlenging, dan weer een verkorting. Daarentegen verlengen zich altijd alle cellen van het parenchym, alsmede de vaatbundels en collenchymstrengen der bovenzijde. De oorzaak der kromming zetelt dus klaarblijkelijk in de bovenzijde; phloëm en collenchym der onderzijde spelen daarbij een ondergeschikte rol en gedragen zich waarschijnlijk slechts passief.

In ons V^e hoofdstuk zullen wij hierop verder bouwen, en ons de vraag voorleggen, of de krommende oorzaak in het parenchym, dan wel in de vaatbundels of collenchymstrengen der bovenzijde te zoeken is.

Nog een enkel woord omtrent de haren. Lange spitse haren, en lange en korte klierharen vindt men op het onderste deel der rank vrij veel, naar boven toe worden zij zeldzamer; het prikkelbare deel der rank schijnt geheel onbehaard te zijn.

Inwerking der zoutoplossingen. Om de vraag te beantwoorden, bij welke concentratie der zoutoplossing de cellen der ranken plasmolytisch worden en haar turgor verliezen, heb ik deels de cellen zelve in zoutoplossingen van verschillende concentratie onderzocht, deels de verkorting gemeten, die ranken in oplossingen van verschillende sterkte vertoonen.

Voor de eerste proef werden ranken in chloornatrium-oplossingen van 4 – 8 pCt. gebracht en na drie uren mikroskopisch onderzocht. De resultaten zijn de volgende:

I. In Na Cl van 4 pCt. In alle cellen der epidermis was het protoplasma van beide einden ver terug getrokken, aan de zijwanden nog breed verbonden. In het parenchym waren talrijke cellen min of meer plasmolytisch; het protoplasma was plaatselijk van de eind- of zijwanden geïsoleerd, nergens geheel vrij.

II. In Na Cl van 5 pCt. Epidermis als in 4 pCt. In het parenchym in de meeste cellen het protoplasma volkomen van den celwand geïsoleerd, vrij in de celholte liggende.

III. In Na Cl van 6 pCt. Zoowel in de epidermis als in het parenchym in alle onderzochte cellen het protoplasma alzijdig van den wand geïsoleerd.

IV. In NaCl van 7 pCt. en 8 pCt. Epidermis en parenchym als boven; ook in het phloëem der vaatbundels was hier de plasmolyse der cellen duidelijk te zien.

Men ziet dat de plasmolyse reeds bij 4 pCt. begint, doch nog niet volkomen is; bij 5 pCt. wordt het protoplasma in de meeste, bij 6—8 pCt. wel in alle cellen van den wand geïsoleerd.

Over de verkorting van ranken in verschillende zoutoplossingen heb ik de volgende proeven genomen.

I. In NaCl van 1 pCt. Drie hoofdranken, geheel recht, werden voor deze proef op bepaalden afstand van hun top van een merk met O.-I. inkt voorzien, en na één uur in de zoutoplossing geweest te zijn weer gemeten.

De lengte, in m.M. uitgedrukt was:

	Vóór	Na	Diff.
I.	60.0	60.0	0 0
II.	100.0	100.3	0.3
III.	90.0	90.0	0.0

Dus in twee gevallen geen verandering, in één een geringe verlenging. Bij langer verblijf verlengden zich alle drie, door groei.

II. In NaCl van 2 pCt. Inrichting der proef dezelfde als in N^o. I. De lengte, in m.M. uitgedrukt was:

	Vóór	Na 1 uur.	Na 3 uur.	Diff.
I.	50.0	49.0	48.5	1.5
II.	100.0	98.3	97.8	2.2
III.	100.0	99.0	98.4	1.6

Dus een verkorting van 1.6—3 pCt.

III. In NaCl van 4 pCt. Vijf krachtige hoofdranken werden met ééne uitzondering (IV) van den top beroofd en op een lengte van 100—125 m.M. afgesneden. De stukken werden toen gemeten en in een zoutoplossing van 4 pCt. onder de luchtpomp geïnjecteerd.

De metingen gaven de volgende resultaten, in m.M. uitgedrukt :

	Vóór	Na $\frac{3}{4}$ uur.	Na 20 uur.	Diff.
I.	107.0	103.5	103.5	3.5
II.	106.5	104.5	104.5	2.0
III.	110.5	107.5	107.0	3.5
IV.	121.5	118.5	118.5	3.0
V.	101.5	99.0	99.0	2.5

Na $\frac{3}{4}$ uur was in vier exemplaren reeds volkomen, in het andere bijna de constante lengte bereikt. De verkorting bedroeg omstreeks 2,0—3,5 pCt., dus meer dan in 2 pCt. zoutoplossing.

IV. In NaCl van 5 pCt. Inrichting geheel als bij III. Ranken iets jonger, I—IV hoofdranken, V zijrank; I en III zonder top, de anderen met top.

Gemeten lengte in m.M.:

	Vóór	Na 70 min.	Na 20-uur.	Diff.
I.	120.0	116.0	115.5	4.5
II.	106.5	102.5	102.0	4.5
III.	111.5	109.0	108.5	3.0
IV.	110.0	107.0	107.0	3.0
V.	93.0	91.5	91.5	1.5

Na 70 min. in 3 ex. bijna, in 2 ex. geheel constante lengte. Verkorting 1.5—4.5, gemiddeld iets grooter dan in 4 pCt. zoutoplossing.

V. In NaCl van 20 pCt. Groote hoofdranken, zeer krachtig ontwikkeld. Op meest 100.0 m.M. van den top een merk met O.-I. inkt.

De metingen toonden in m.M.:

	Vóór	Na 1 uur.	Na 2 uur.	Diff.
I.	100.0	96.5	96.5	3.5
II.	100.0	96.2	96.2	3.8
III.	100.0	97.3	97.3	2.7
IV.	110.0	107.4	—	2.6
V.	100.0	97.0	—	3.0
VI.	100.0	97.5	—	2.5

Dus na 1 uur constante lengte met een verkorting van 2.5 — 3.0 pCt.

Het resultaat van deze proeven is dus :

1^o. in 1 pCt. zoutoplossing vindt geen verkorting plaats.

2^o. in 2—20 pCt. zoutoplossing verkorten zich de ranken, en wel in de zwakkere oplossingen minder dan in die, in welke alle cellen in den plasmolytischen toestand geraken.

3^o. De verkorting bij totale opheffing van den turgor bedraagt omstreeks 2.5—4.5 pCt.

Als eindresultaat van al deze proeven leeren wij, dat men, om zeker te zijn dat in een rank alle cellen plasmolytisch zijn, minstens een hoogere concentratie dan 5 pCt. moet aanwenden. Ik heb daartoe in den regel 20 pCt. chloornatrium gebruikt.

Dat het verblijf der ranken in de zoutoplossingen geenszins doodelijk is, mag reeds a priori uit mijne vroegere onderzoekingen omtrent de onschadelijkheid van zoutoplossingen voor groeiende plantendeelen worden aangenomen. Ik heb echter ten overvloede eenige dezer proeven met de ranken van *Sicyos* herhaald, en wil daarvan het voornaamste thans mededeelen.

I. In 1 pCt. chloornatrium kunnen ranken nog groeien, hoewel de snelheid van den groei natuurlijk door de vermindering van den turgor kleiner zal zijn. Dit blijkt uit een voortzetting van proef I op p. 84. De daar beschreven ranken bleven na afloop dier proef nog in de zoutoplossing en werden hier van tijd tot tijd gemeten.

Hun lengte bedroeg in m.M. :

	Bij den aanvang.	Na 3 uur.	Na 24 uur.	Toeneming.
I.	60.0	62.0	66.	6.
II.	100.0	103.0	114.	14.
III.	90.0	93.5	99.	9.

Dus vrij aanzienlijke groei. De ranken vertoonden tengevolge van de herhaalde bewerkingen sterke topkrulling (zie pag. 21); de toppen waren bij I in 7, bij II in 8, bij III in 7 enge windingen opgerold, hetgeen de meting aan het eind der proef zeer bemoeilijkte.

II. Ook in 2 pCt. chloornatrium kunnen ranken nog groeien.

Dit bleek uit een voortzetting van proef II op pag. 84, op dezelfde wijze als hierboven bij proef I.

De lengte der ranken bedroeg in m.M. :

	Na 3 uur.	Na 6 uur.	Na 24 uur.	Toeneming
I.	48.5	49.0	50.	1.5
II.	97.8	99.0	104.	6.2
III.	98.4	99.5	106.	7.6

Ook hier vertoonden de ranken tengevolge der bewerkingen topkrulling. I had slechts één, II $5\frac{1}{2}$ en III $6\frac{1}{2}$ zeer enge windingen aan den top.

De groei was dus ook in 2 pCt. nog zeer duidelijk, hoewel merkbaar minder dan in 1 pCt.

III. Om aan te toonen dat het zout zonder schade voor het leven kan worden uitgewasschen, werden ranken gedurende eenigen tijd in zoutoplossingen van de hierboven gebruikte concentratiën gebracht. Zij waren bij 't begin der proef recht, en kromden zich in de oplossingen een weinig. Na 4 uur werden ze in veel water gelegd, hier namen langzamerhand de krommingen toe.

Vijf ranken werden in 4 pCt. chloornatrium gebracht en uitgewasschen. De krommingen bedroegen na een paar dagen bij I 15 windingen, II 14 w., III 9 w., IV 6 w., V $\frac{3}{4}$ w.; de ranken waren allen stijf en frisch, de windingen vormden enge regelmatige spiralen aan den top.

Twee ranken werden na een verblijf van 4 uur in 5 pCt. chloornatrium uitgewasschen. Windingen na twee dagen $\frac{1}{4}$ en $1\frac{1}{2}$; ranken frisch.

Een rank bleef 4 uur in 6 pCt. zoutoplossing en vormde, na in water gebracht te zijn, in twee dagen aan zijn top een zuivere spiraal van 7 windingen; een andere evenzoo behandelde rank maakte 4 windingen. Aan 't eind der proef beiden frisch.

Twee ranken, na 4 uur uit 8 pCt. zoutoplossing in water gebracht, krulden hare toppen hier tot $\frac{1}{2}$ en $1\frac{3}{4}$ winding op.

Ten laatste werden twee ranken, die reeds bij 't begin der proef topkrulling vertoonden, in 20 pCt. chloornatrium gebracht. Hier ontwonden zij zich gedeeltelijk; zij werden na $\frac{3}{4}$ uur in water gebracht, waar ze het aantal der windingen weer vermeer-

derden. In het zout slap, werden ze in het water weer stijf. Het aantal der windingen bedroeg :

	I.	II.
Bij het begin	$3\frac{1}{2}$	6
Na $\frac{3}{4}$ uur in 20 pCt. . .	$\frac{1}{2}$	3
Na 2 dagen in water. . .	6	$6\frac{1}{2}$

Bij een langer verblijf in sterke zoutoplossingen wordt echter de kans om met goed gevolg te worden uitgewasschen, natuurlijk steeds geringer.

Al deze proeven toonen aan, dat de zoutoplossingen de ranken geenszins rechtstreeks doodden. Het spreekt echter van zelf, dat bij een lang verblijf der afgesneden ranken in het zout, deze onvermijdelijk hun dood tegemoet gaan. In elk geval ziet men, dat, wat van de inwerking van zoutoplossingen op groeiende plantendeelen in 't algemeen bekend is, zonder bezwaar ook op de ranken van *Sicyos* mag worden toegepast.

De weefselspanning in de ranken heb ik alleen volgens de bekende methode der overlangsche slijping, niet ook door rechtstreeksche meting der afzonderlijke wefels bestudeerd. Dit laatste is bij de fijnheid der ranken moeilijk, en voor mijn doel geheel onnoodig.

Snijdt men ranken van *Sicyos* dwars door, dan ziet men terstond uit de sneevlakte een grooten druppel vocht treden : een bewijs, dat dit vocht in de onverwonde rank onder aanzienlijke drukking stond. Ranken, die reeds sedert eenige uren afgesneden zijn en in water stonden, toonen dit verschijnsel eveneens. Snijdt men een rank op verschillende plaatsen door, dan komen er toch telkens druppels te voorschijn.

Snijdt men een rank door, verwijdt men de gekomen druppels, en snijdt dan met een scheermes een dun laagje af, zoo kan men op de nieuwe sneevlakte het uittreden der druppels met de loupe waarnemen. Men ziet dan zeer duidelijk, dat zij uit de streek der vaatbundels, en niet uit het centrale parenchym komen.

Splijt men een rank volgens het mediaanvlak in twee helften, dan wijken beide deelen uitéén, als bewijs voor de voor-

handen weefselspanning. Hetzelfde geschiedt bij splijting volgens een axiel vlak loodrecht op het mediaanvlak. Snijdt men een rank in stukjes van 2 c.M., en splijt men elk dezer overlans in twee gelijke helften, dan wijken de helften des te sterker uiteen, naarmate het stukje dichter bij den top lag. Dicht bij den top zijn de verschillen grooter, in de basale helft uiterst gering. Ook de steel van rechte ranken toont nog weefselspanning.

Het was van belang te weten, in hoeverre deze weefselspanning op een verschillenden groei, en in hoeverre op verschillende turgoruitrekking der verschillende weefsels berust. Vooral daarom was dit belangrijk, daar deze vraag voor andere organen met weefselspanning nog niet grondig onderzocht is *).

Ik heb daarom een hoofdrank in stukjes van 2 c.M. lengte gesneden, allen in het mediaanvlak gespleten en toen in 20 pCt. zoutoplossing gebracht. Terstond verloren zij hun krommingen, en kromden zich allen met het parenchym concaaf. Het onderste deel der rank, even boven de inplanting der zijranken, spleet ik rosetvormig in 4 deelen; hierdoor was de omkeering der krommingsrichting in het zout nog veel duidelijker zichtbaar. Uit deze proef volgt, dat het merg in alle deelen der rank minder gegroeid is dan de peripherische weefsels, en dat het in de gespleten stukken slechts tengevolge der turgoruitrekking langer is dan gene. De weefselspanning berust dus niet op een verschil in groei door intussusceptie, maar op een verschil in uitrekking door den turgor. De groei is wel ongelijk, maar zou, alleen werkende, juist tot tegenovergestelde spanningen aanleiding geven.

Welk het aandeel van turgor en groei aan de weefselspanning in andere ranken is, heb ik niet onderzocht.

Het is een bekend verschijnsel, dat gespleten deelen van groeiende organen, in water gebracht, hun krommingen meest aanzienlijk vermeerderen. Hetzelfde is natuurlijk het geval met de ranken van Sicyos. De oprolling is zeer sterk. Een stuk van den top, 2 c.M. lang, werd in twee gelijke deelen gespleten en in water gebracht; beide helften wonden zich tot drie

*) Eenige proeven hierover beschreef ik reeds op pag. 60.

enge windingen op. Heeft men de geheele rank in stukken van 2 c.M. gesneden, en deze op dezelfde wijze gespleten en in water gebracht, zoo ziet men dat de helften zich allen sterker krommen, doch des te minder, naarmate ze verder van den top aflagen.

Bij deze oprolling, die bijna momentaan geschiedt, wordt de elasticiteitsgrens der celwanden overschreden, en wel des te meer, naarmate de oprolling sterker was, of het verblijf in water langer duurde. Daar ook dit punt voor groeiende plantendeelen nog niet onderzocht is, wil ik een paar proeven iets uitvoeriger beschrijven.

I. Een krachtige rechte rank van 15 c.M. lengte werd in stukjes van 2 c.M. lengte gesneden, en deze volgens het mediaanvlak zóó gespleten, dat beide helften aan haar ondereinde met elkander in verbinding bleven. Daarop werden alle stukjes in water gebracht, waar zij $\frac{1}{4}$ uur bleven; daarna kwamen ze in Na Cl van 20 pCt. Hier ontrolden ze zich in $\frac{1}{2}$ uur, en behielden toen gedurende uren dezelfde kromming; waarbij steeds het parenchym convex was.

Het aantal der windingen bedroeg in de beide helften der stukjes:

Nº. der stukjes.	In water.	In zoutoplossing.
I. (top)	3—3	$\frac{3}{4}$ — $\frac{3}{4}$
II.	$1\frac{1}{2}$ — $2\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$
III.	$1\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$	$\frac{1}{8}$ — $1\frac{1}{8}$
IV.	$\frac{5}{8}$ — $\frac{5}{8}$	$\frac{1}{8}$ — $1\frac{1}{8}$

In de lagere deelen waren de krommingen minder regelmatig.

II. Een andere rank werd geheel op dezelfde wijze behandeld; de stukjes bleven echter, in plaats van $\frac{1}{4}$ uur, 2 uren in het water.

Het aantal windingen bedroeg:

Nº. der stukjes.	In water.	In zoutoplossing.
I. (top)	$2\frac{1}{2}$ — $3\frac{3}{4}$	1— $\frac{5}{8}$
II.	$2\frac{1}{2}$ — $3\frac{1}{2}$	1—1
III.	$1\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$	$\frac{3}{4}$ — $\frac{3}{4}$
V.	$1\frac{3}{4}$ — $1\frac{3}{4}$	$\frac{1}{2}$ — $\frac{5}{8}$
VIII.	$1\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$	$\frac{3}{4}$ — $1\frac{1}{4}$

In de overige stukjes waren de krommingen minder regelmatig.

Uit deze beide proeven ziet men, dat de krommingen der stukjes in water ten deele herstelbaar, ten deele onherstelbaar zijn, en dus ten deele op een overschrijding der elasticiteitsgrens berusten. De na opheffing van den turgor blijvende krommingen zijn in de jongere deelen aanzienlijker dan in de oudere, en na een verblijf van 2 uur in water grooter dan na een verblijf van slechts $\frac{1}{4}$ uur.

Hetzelfde geldt, volgens eenige door mij genomen proeven, mutatis mutandis, ook van andere groeiende organen.

De oorzaak, zoowel van de weefselspanning als van de opkrulling in water, berust op het streven van het centrale weefsel om zich door wateropneming te verlengen. Dit weefsel is het parenchym; de epidermis, het collenchym en de vaatbundels gedragen zich tegenover het parenchym bij dit proces passief. Van de juistheid van deze stelling heb ik mij door een aantal proeven overtuigd, in welke stukjes van ranken volgens de meest verschillende vlakken overlangs gespleten werden. Tusschen de overige passieve weefsels bestaat slechts geringe spanning. Snijdt men de beide collenchymstrengen van de voorzijde, elk afzonderlijk of met de tusschenbeide liggende epidermis, maar zonder parenchym af, dan kromt zich zulk een lamel niet, ook in water bijna niet; is er ergens een weinig parenchym aangebleven, dan kromt zich dit deel. Snijdt men van de onderzijde een strook collenchym en epidermis af, dan kromt deze strook zich zwak, en blijft ook in water zwak gekromd. Splijt men een rank volgens een vlak loodrecht op 't mediaanvlak, zóó, dat de voorhelft bijna al het parenchym, de achterhelft weinig parenchym, maar bijna al het vaatbundelweefsel en het collenchym bevat, dan rolt zich in water de voohelft zeer sterk op, terwijl de achterhelft slechts een zwakke kromming maakt. Gemakkelijk zoude ik nog meerdere proeven kunnen aanvoeren, doch de medegedeelde mogen voldoende zijn om te bewijzen, dat ook bij de ranken van *Sicyos* in het parenchym de uitzettende kracht huist, terwijl de overige weefsels door deze kracht passief worden nitgerekt.

De voornaamste punten, die door de in dit hoofdstuk beschre-

ven proeven zijn bewezen, en in de volgende afdeelingen gebruikt moeten worden, zijn de volgende:

1^o. De ranken van *Sicyos angulatus* onderscheiden zich van andere ranken door hare buitengewone prikkelbaarheid; hare bewegingen zijn in vele gevallen zoo snel, dat men ze met het oog kan volgen (ASA GRAY).

2^o. Deze ranken vertoonen dezelfde verschijnselen van prikkelbaarheid, nawerking en teruggaan na prikkelbewegingen, die ook bij andere ranken bekend zijn. Haar epinastische kromming begint echter aan de basis en niet, zooals gewoonlijk, aan den top. Daarentegen vertoonen ze, ook na zeer zwakke prikkels, het ook bij andere ranken waargenomen verschijnsel der „topkrulling” in veel hoogere mate.

3^o. De onderzijde van het prikkelbaar deel der rank, in welke de neutrale as der krommingen valt, wordt geheel door collenchym en vaatbundelweefsel ingenomen. Bij alle krommingsverschijnselen verlengt zich dus steeds het geheele parenchym; ook de zwakke vaatbundels en collenchymstrengen der bovenzijde nemen daarbij in lengte toe.

4^o. Een chloornatriumoplossing van 1 pCt. verandert in korten tijd de lengte der ranken niet; in 2 pCt. of hoogere concentratiën worden de ranken korter. Zoowel in 1 pCt. als in 2 pCt. kunnen de ranken voortgaan te groeien.

5^o. Chloornatriumoplossingen van 4 en 5 pCt. maken de meeste doch niet alle cellen plasmolytisch, en heffen den turgor bijna, doch niet geheel volledig op. Om dit doel volledig te bereiken, is dus een zoutoplossing van hoogere concentratie (b.v. 20 pCt.) noodig.

6^o. Na een niet te lang verblijf der ranken in zoutoplossingen kunnen deze zonder schade worden uitgewassen.

7^o. De weefselspanning der ranken berust niet op een verschil in groei der verschillende weefsels, maar op de sterkere turgoruitrekking van het parenchym, tegenover de vaatbundels, het collenchym en de epidermis.

8^o. Wanneer in overlangs gespleten deelen van ranken de door weefselspanning ontstane krommingen door opneming van water worden versterkt, wordt hierbij de elasticiteitsgrens der celwanden, soms in zeer hooge mate, overschreden.

IV. *Over het aandeel van de turgoruitrekking en den groei aan de bewegingen der ranken.*

Bij de studie van de rol van den turgor bij de groeikrommingen, is het naar mijne meening de eerste en belangrijkste vraag, of de krommingen van groeiende organen, door welke oorzaken ook te weeg gebracht, uitsluitend op groei, of uitsluitend op turgoruitrekking, of eindelijk op beide te samen berusten. Eerst wanneer deze vraag beantwoord is, en men dus het aandeel van de turgoruitrekking en den groei aan eene beweging kent, is het geoorloofd te trachten, dieper in de kennis van de oorzaken van deze verschijnselen in te dringen. Om deze reden wijd ik aan de beantwoording dezer vraag dit hoofdstuk.

In het tweede hoofdstuk heb ik uitvoerig de methode mijner proeven beschreven. Ik kan mij dus thans tot een korte beschrijving van de modificatiën beperken, die voor het speciale onderzoek der ranken aangebracht werden. Men herinnert zich, dat het beginsel mijner proeven bestaat in de opheffing van den turgor, en daarmede van de turgoruitrekking, door de inwerking van sterke zoutoplossingen.

Voor mijne proeven met ranken heb ik steeds een chloornatrium-oplossing van 20 pCt. gebruikt; deze werd in vlakke, slechts 2—4 c.M. hooge schaaltes gebracht, teneinde de aanraking van de vloeistof met de lucht zooveel mogelijk te bevorderen. In de vloeistof bracht ik de ranken, zoodra ze in den toestand gekomen waren, omtrent welken ik de gestelde vraag wilde beantwoorden. Vóóraf werden de ranken nageteekend, en het aantal der windingen geteld; het bleek dat een schatting tot op $\frac{1}{8}$ winding zeer gemakkelijk, en in bijna alle gevallen ruim voldoende voor mijn doel was. Een nauwkeuriger bepaling, b.v. in graden, zou bij de onregelmatigheid die de krommingen der ranken zeer dikwijls vertoonen, in werkelijkheid toch tot geen grootere juistheid leiden. De ranken werden steeds voorzichtig in het zout gebracht; dit dringt in den regel na weinige minuten in, en heft, gelijk wij in het derde hoofdstuk zagen, in korten tijd den turgor volkomen op. Van tijd tot tijd werden de ranken dan met de teekening vergeleken, het aantal windingen geteld en opgeschreven, en zoo noodig eene nieuwe

teekening gemaakt. Als na verloop van eenigen tijd bleek, dat de zichtbare veranderingen in de ranken volkomen waren opgehouden, werd de proef gesloten.

Vóór het begin van de inwerking van het zout, verkeerde de rank in turgescen ten toestand; aan het einde der proef was zij turgorloos. Het verschil tusschen beide toestanden berust dus geheel op de turgoruitrekking. Daarentegen berusten de windingen, die na de inwerking van het zout overbleven, op een blijvende verlenging, die, zooals wij vroeger gezien hebben (pag. 91) ten deele op een blijvende uitrekking door turgor, ten deele op groei berusten kan. Deze beide laatste factoren kunnen voorloopig niet gescheiden worden.

Brengen wij een rechte rank in het zout, zoo kromt zij zich dikwerf met de bovenzijde concaaf. De verklaring hiervan is zeer eenvoudig. De lengte van de rank berust aan beide zijden, boven en onder, op de som van de door groei verkregen lengte en de turgoruitrekking. In de turgescen ten rank is, zoolang zij recht is, deze som aan beide zijden gelijk, maar de beide factoren kunnen daarom toch verschillend zijn. Kromt zich nu de rank bij de plasmolyse, dan blijkt daaruit dat de bovenzijde zich sterker verkort dan de onderzijde. M. a. w. de door groei verkregen lengte, de ware lengte (pag. 73), is aan de bovenzijde geringer dan aan de onderzijde, de turgoruitrekking daarentegen boven grooter dan onder.

Na deze beide voorbeelden zal het gemakkelijk zijn, de beteekenis mijner proeven te begrijpen.

Om een helder inzicht in het aandeel van turgoruitrekking en groei aan de bewegingsverschijnselen der ranken te erlangen, heb ik bijna alle verschillende toestanden, waarin zich de ranken aan ons oog kunnen voordoen, aan de plasmolyse onderworpen. Alleen de hyponastische oprolling in den knop heb ik, wegens de kleinheid der ranken, daarvan uitgesloten. Om het overzicht over mijne proeven gemakkelijker te maken, heb ik ze in bepaalde groepen samengevat; deze behandelen achtereenvolgens:

A. De bewegingen der ranken tengevolge van inwendige oorzaken: Epinastische bewegingen.

B. De prikkelbewegingen.

Beide afdeelingen kunnen in onderafdeelingen gesplitst worden. De ranken toch, die aan geen prikkel blootstonden, zijn in drie perioden van haar leven onderzocht en wel α tijdens de opheffing der hyponastische kromming: periode der strekking; β gedurende den tijd dat de ranken recht waren, en γ tijdens de epinastische oprolling aan het einde der groei-periode.

Onder de prikkelbewegingen heb ik als afzonderlijke groepen beschouwd: α de bewegingen na stooten, wrijven, drukken enz.; β de bewegingen tengevolge der blijvende aanraking met steunsels, en eindelijk γ : de teruggaande bewegingen van ranken, wier steunsel men heeft weggenomen. Aan het einde van iedere groep zal een kort overzicht der resultaten gegeven worden.

A. EPINASTISCHE BEWEGINGEN.

α . Periode der strekking.

I. Een zeer jonge in een vlakke spiraal opgerolde rank werd den 4^{den} Augustus in het zout gebracht; behalve de hoofdrank werd er één zijrank aangelaten.

Het aantal windingen bedroeg:

	Hoofdrank.	Zijrank.
Vóór	3	3
Na 2 uur	$3\frac{1}{4}$	$3\frac{1}{4}$
" 20 "	$3\frac{1}{4}$	—

Dus nam in beiden het aantal windingen door plasmolyse om $\frac{1}{4}$ toe.

II. Van een iets oudere, eveneens opgerolde, rank werden denzelfden dag een hoofdrank en een zijrank geplasmolyseerd:

Aantal windingen:

	Hoofdrank.	Zijrank.
Vóór	$2\frac{3}{4}$	3
Na 10 minuten	3	$3\frac{1}{4}$
" 40 "	$3\frac{1}{4}$	$3\frac{1}{2}$
" $3\frac{1}{2}$ uur	$3\frac{1}{2}$	$3\frac{3}{4}$

Toeneming in beide gevallen $\frac{3}{4}$ winding.

III. Een rank, wier hoofdrank zich reeds tot ruim ééne winding had ontroid, werd eveneens denzelfden dag plasmolytisch gemaakt. Een zeer jonge zijrank werd daarbij aan de rank gelaten. Aantal windingen:

	Hoofdrank.	Zijrank.
Vóór	$1\frac{1}{2}$	$3\frac{1}{4}$
Na $\frac{1}{2}$ uur	$1\frac{3}{4}$	$3\frac{1}{4}$
Na 2 uur	$1\frac{3}{4}$	$3\frac{3}{8}$
Na 20 uur	2	$3\frac{1}{2}$

Dus een toeneming van $\frac{3}{4}$, resp. $\frac{1}{4}$ winding.

Conclusie.

Het aantal windingen van jonge ranken in de periode der epinastische strekking neemt door plasmolyse toe. De turgor-uitrekking is dus aan de bovenzijde steeds grooter dan aan de onderzijde; het verschil is in oudere ranken grooter dan in jongere.

β. Tweede periode; rechte ranken.

IV. Naast een krachtige en rijk vertakte plant van *Sicyos* werd in den tuin een schaal met zoutoplossing gesteld. Een aantal jonge, rechte zijrankes werd voorzichtig afgeknippt en terstond in het zout gebracht. Hier kromden zich N^o. 1—4 in hun geheel met de bovenzijde concaaf; N^o. 5, die iets ouder was, bleef in de onderheft recht en alleen de bovenheft kromde zich met de bovenzijde concaaf; N^o. 6, nog ouder, bleef bijna geheel recht, de bovenkant werd slechts zwak concaaf. De krommingen waren zeer wijd en bedroegen in deelen van den cirkel-omtrek na ruim $1\frac{1}{2}$ uur:

N ^o . 1	$\frac{1}{2}$ w.
" 2	$\frac{1}{2}$ "
" 3	$\frac{3}{8}$ "
" 4	$\frac{3}{8}$ "
" 5 (top)	$\frac{1}{2}$ "
" 6	bijna recht.

V. Twee rechte ranken van potplanten, die voor dit doel in het laboratorium gebracht waren, bleven bij plasmolyse in de onderhelft geheel recht; de bovenhelft kromde zich met de bovenzijde concaaf in $\frac{1}{2}$ uur tot $\frac{1}{4}$, resp. $\frac{3}{8}$ w. Na 20 uur was deze kromming onveranderd (14 Augustus).

VI. Hoofdranken van een plant in den tuin werden in een schaal met zoutoplossing, die er naast gezet was, gebracht. Ze waren allen recht en kromden zich in het zout met de bovenzijde concaaf; deze kromming strekte zich echter steeds slechts tot de bovenste helft, soms slechts tot een klein gedeelte van den top uit. De krommingen vormden steeds een wijden boog, en bedroegen bij

N ^o . 1.	$\frac{1}{2}$ w.	over de helft der rank.
" 2.	$\frac{1}{2}$ "	" " " " "
" 3.	$\frac{3}{4}$ "	" " " " "
" 4.	$\frac{1}{2}$ "	" een derde der rank.

Conclusie.

Rechte ranken krommen zich bij plasmolyse in den aanvang geheel, later slechts in de apicale helft, met de bovenzijde concaaf. De turgoruitrekking is dus aanvankelijk overal, later slechts aan den top, aan de bovenzijde grooter dan aan de onderzijde.

γ. Periode der epinastische oprolling.

VII. Rechte ranken werden uit den tuin genomen en elk afzonderlijk in een klein cylinderglasje met water geplaatst. In omstreeks 24 uur maakten de hoofdranken epinastische krommingen, waarbij de toppen over een lengte van enkele c.M. recht bleven. Toen werden ze in de zoutoplossing gebracht. Hier nam het aantal der windingen, als volgt, af.

	N ^o . 1.	N ^o . 2.	N ^o . 3.
Vóór	$\frac{1}{2}$	$2\frac{1}{8}$	$4\frac{1}{4}$
Na 15 minuten	0	$\frac{1}{4}$	$2\frac{1}{2}$
" 35 "	0	$\frac{1}{4}$	2
" $2\frac{1}{2}$ uur		0	2

De oorspronkelijk rechte toppen hadden zich met de bovenzijde in omstreeks $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ winding concaaf gebogen.

De epinastische windingen waren dus door plasmolyse bij N^o. 1 en 2 volkomen, bij N^o. 3 voor iets meer dan de helft verdwenen. De in N^o. 3 overgebleven windingen hadden natuurlijk veel grooter diameter dan vóór 't begin der proef; ze strekken zich over ongeveer hetzelfde deel der rank uit.

VIII. Ranken, die zich aan potplanten in de kamer hadden ontwikkeld en geen steunsel hadden gevonden, begonnen zich eindelijk epinastisch op te winden. Zij werden in verschillende stadiën geplasmolyseerd; bij N^o. 1 en 2 was de top nog recht, bij N^o. 3 en 4 reeds zwak gebogen. Het aantal windingen bedroeg :

	N ^o . 1.	N ^o . 2.	N ^o . 3.	N ^o . 4.
Vóór	1	$1\frac{1}{2}$	$2\frac{1}{4}$	$3\frac{1}{4}$
Na $\frac{1}{4}$ uur	$\frac{1}{2}$	1	2	2
" $2\frac{1}{4}$ "	0	$\frac{3}{4}$	$\frac{3}{4}$	1.

Het aantal windingen nam dus steeds duidelijk af; daarbij werden de windingen zelveu natuurlijk wijder.

IX. Rechte ranken werden kort vóór den aanvang der epinastische kromming uit den tuin gehaald en in kleine cylinderglasjes met water geplaatst, waar ze, begunstigd door de warmte van het laboratorium, in omstreeks 24 uur zich vrij sterk epinastisch oprolden. Toen werden ze in zout gebracht en verloren hier, in 24 uur, een klein gedeelte hunner windingen.

Het aantal bedroeg:

	Vóór de plasmolyse.	Daarna.
N ^o . 1.	$13\frac{1}{2}$	11
" 2.	13	11
" 3.	12	8
" 4.	7	$6\frac{1}{2}$

X. Den 3^{den} September zocht ik aan eenige potplanten, die gedurende omstreeks 14 dagen in de kamer achter de zuidelijke vensters stonden, de oudste ranken van welke ik blijkens gemaakte merken wist, dat ze zich in de kamer uit den knoptoestand ontrold hadden, en sedert met geen steunsel zoo-

danig in aanraking waren gekomen, dat ze het hadden kunnen omvatten. Eenige malen had ik zulke ranken tijdens de epinastische beweging den top tegen den stengel of een blad zien drukken; dit had geen omslingering van het aangeraakte voorwerp, maar wel een omkeering in de richting der epinastische schroefwindingen tengevolge gehad. Deze ranken werden afgeknipt, haar windingen geteld, en als ze een keerpunt hadden, werden de windingen onder en boven afzonderlijk geteld. Onvolledige windingen aan den top werden bij N⁰. 5 afzonderlijk geteld. Bij de plasmolyse veranderde het aantal der windingen als volgt:

	Vóór de plasmolyse.	Na 1 uur.	Na 5 uur.
N ⁰ . 1.	$4\frac{1}{2}$	$4\frac{1}{4}$	$4\frac{1}{4}$
" 2.	$3\frac{1}{4}$	3	3
" 3.	$1\frac{1}{4} + 12\frac{1}{2}$	$1\frac{1}{4} + 11\frac{3}{4}$	$1\frac{1}{4} + 11\frac{1}{2}$
" 4.	$3\frac{1}{2} + 7\frac{1}{4}$	$3\frac{1}{2} + 6\frac{3}{4}$	$3\frac{1}{2} + 6\frac{1}{2}$
" 5.	5 + 6	5 + 6	5 + 6
" 6.	$8\frac{1}{2}$	$8\frac{1}{2}$	$8\frac{1}{2}$
" 7.	$8\frac{1}{2}$	$8\frac{1}{2}$	$8\frac{1}{2}$

De beide eerste ranken zijn zijranken, vandaar het geringe aantal windingen; de drie volgende hadden een keerpunt, door het teeken + aangegeven; van N⁰. 5 zijn de losse windingen aan den top niet medegerekend; deze bedroegen $2\frac{1}{4}$ en verminderden zich tot op $\frac{3}{4}$.

Deze proef leert ons, dat oude ranken door plasmolyse haar windingen slechts weinig, zeer oude in 't geheel niet verliezen. Daartusschen komen toestanden voor, waarin de windingen aan de basis niet, die aan den top nog wel verminderen.

Conclusiën.

1⁰. Tijdens den aanvang der epinastische windingen wordt de rechte top door plasmolyse gebogen, met de bovenzijde concaaf; de turgoruitrekking is dus aan de bovenzijde grooter dan aan de onderzijde.

2⁰. De epinastische windingen gaan in den beginne geheel, later ten deele, eindelijk in het geheel niet meer, door plasmolyse verloren.

Deze buigingen berusten dus aanvankelijk geheel op een toename der turgoruitrekking, later ten deele hierop en ten deele op een blijvende verlenging (groei), eindelijk geheel op blijvende verlenging (groei).

B. PRIKKELBEWEGINGEN.

δ. Bewegingen ten gevolge van wrijven, stooten, enz.

XI. Rechte ranken van potplanten werden tienmaal met een metalen staaf voorzichtig langs de onderzijde gewreven, telkens van de basis naar den top gaande. Terstond daarna begonnen zij een zichtbare beweging en krulden zich in ruim één minuut duidelijk op. Toen even daarna de beweging ophield voor het oog zichtbaar te zijn, werden ze in de zoutoplossing gebracht. Het resultaat was als volgt:

	N ^o . 1.	N ^o . 2.	N ^o . 3.
Vóór	1	1 ¹ / ₄	1 ¹ / ₄
Na 1 uur	1 ¹ / ₄	— ¹ / ₈	— ¹ / ₂
Na 5 uur	1 ¹ / ₄	—	—
Na 24 uur	1 ¹ / ₄	— ⁵ / ₈	— ¹ / ₂

In deze tabel geeft het teeken — vóór een breuk aan, dat bij de kromming de bovenzijde concaaf was; krommingen allen in de apicale helften der ranken.

Men ziet dat in twee gevallen de prikkeling geen blijvende verandering tengevolge had, want de ranken kromden zich even sterk met de bovenzijde concaaf als niet geprikkelde ranken dit plegen te doen (zie IV, V, VI); bij N^o. 1 had de prikkeling echter reeds een bij plasmolyse blijvende verandering tengevolge gehad.

XII. Ranken van in het laboratorium gehouden potplanten, geheel recht, werden voorzichtig met een metalen staaf eenige malen tegen de onderzijde gestooten. Terstond daarna begon zich haar top te krommen; toen werden zij in het zout gebracht, waar de beweging nog een oogenblik voortging; zoodra echter het zout indrong, keerde de beweging om. Zoo bereikte N^o. 1 twee windingen, en verloor deze door plasmolyse weer tot op ¹/₈ w. N^o. 2 bereikte ³/₄ winding. Nadat het zout ruim ¹/₂

uur had ingewerkt, verdwenen deze geheel en boog zich de top met de bovenzijde concaaf; na ruim 3 uur was de top tot $\frac{1}{2}$ zeer wijde winding met de bovenzijde concaaf gekromd.

Dus was in het tweede geval geen blijvende werking van den prikkel na plasmolyse zichtbaar, in het eerste slechts een geringe.

XIII. Twee ranken der kamerplanten hadden zich, ten gevolge van toevallige prikkeling, aan hun top tot enge windingen opgerold. Ze werden toen geplasmolyseerd, en verloren deze windingen in den loop van eenige uren ten deele. Het aantal windingen bedroeg:

	N ^o . 1.	N ^o . 2.
Vóór de plasmolyse	$4\frac{1}{2}$	$3\frac{1}{2}$
Daarna	$3\frac{1}{2}$	2

XIV. Talrijke ranken hadden den 26^{en} Augustus in den tuin, zonder een steunsel gevat te hebben, tengevolge van toevallige prikkeling, zich aan haar top gebogen of tot eenige enge windingen opgerold. Deze ranken werden afgeknipt en in een schaal-tje met zoutoplossing gebracht, dat ik naast de plant gezet had. Het aantal windingen bedroeg:

	Vóór de plasmolyse.	Na $\frac{1}{4}$ uur.	Na 2 uur.	Na 4 uur.
N ^o . 1.	$\frac{1}{4}$	0	$-\frac{1}{2}$	$-\frac{1}{2}$
" 2.	1	$\frac{3}{8}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$
" 3.	1	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$
" 4.	2	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
" 5.	2	1	1	1
" 6.	$3\frac{3}{4}$	1	1	$\frac{1}{2}$

Bij N^o. 1 had de topkrulling dus geen bij plasmolyse blijvende verandering teweeggebracht; zij kromde zich even sterk met de bovenzijde concaaf als niet geprikkelde ranken. Bij de overigen was de bij plasmolyse blijvende verandering in het algemeen (ofschoon niet in bijzonderheden) des te grooter, naar-mate de topkrulling zelve sterker was.

XV. Den 27^{en} Aug. werd een rank op eenige c.M. afstand van den top zacht tusschen twee vingers een oogenblik gedrukt, en daarna aan haar lot overgelaten. Op de aangeraakte plaats kromde zij zich in ongeveer een half uur tot $1\frac{1}{8}$ vrij enge winding

op. Toen geplasmolyseerd, verloor zij de kromming in 4 uur tot op $\frac{1}{4}$ w. en bleef zoo gedurende 24 uur. De top dezer rank, tijdens de prikkeling recht, bleef vóór en na de plasmolyse recht.

Conclusie.

De bewegingen, die ranken tengevolge van zwakke voorbijgaande prikkels (wrijven, stooten, drukken) maken, gaan, als zij gering zijn, door plasmolyse geheel verloren; de rank kromt zich met de bovenzijde concaaf even goed als of zij niet geprikkeld ware. Is de beweging aanzienlijker, of heeft zij langer geduurd, dan blijft een gedeelte der kromming bij de plasmolyse over.

Deze bewegingen berusten dus in het eerste geval uitsluitend op turgoruitrekking, in het tweede ten deele op turgoruitrekking en ten deele op blijvende verlenging (groei).

ε. Omwinding van steunsels.

XVI. Den 4^{en} Augustus hadden een twaalfstal potplanten, die vóór een paar dagen in het laboratorium genomen waren, een aantal rechte ranken ontwikkeld. Ik plaatste tegen sommige dezer ranken, op eenigen afstand van den top, een ijzerdraad (van 2 m.M. dikte), tegen één (N^o. 4) een glazen buis van 5 m.M. dikte, en drukte deze steunsels zacht tegen den onderkant der ranken aan. In even korten tijd maakten de ranken tengevolge hiervan een beweging; zij bogen zich in een scherp hoek of kromden zich geheel om het steunsel. Na eenigen tijd werden ze van de plant afgeknipt en hetzij met, hetzij zonder haar steunsel in de zoutoplossing gebracht. De duur van de aanraking met het steunsel bedroeg bij N^o. 1 $\frac{1}{4}$ uur, bij N^o. 2—4 $\frac{1}{2}$ uur, bij N^o. 5 drie uur. Het aantal windingen bedroeg:

	Vóór de plasmolyse.	Daarna.
N ^o . 1.	$\frac{1}{4}$	0
" 2.	$\frac{1}{4}$	0
" 3.	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{8}$
" 4.	$1\frac{1}{8}$	$\frac{1}{4}$
" 5.	$2\frac{1}{2}$	1

De toppen kromden zich bij de plasmolyse met den bovenkant concaaf, het zóó gekromde gedeelte bereikte bij N^o. 1 en 2 het punt van aanraking met het steunsel, bij de overigen niet. Deze kromming van den top bedroeg bij N^o. 1: $\frac{3}{4}$ w., bij N^o. 2 : $\frac{1}{2}$ w.; zij was dus even sterk als zij in niet geprikkelde ranken pleegt te zijn (IV, V, VI).

Men ziet dus dat bij zwakke prikkeling de kromming uitsluitend op turgoruitrekking, bij sterkere ten deele ook op blijvende verlenging (groei) berust.

XVII. Den 5^{den} Augustus werd de vorige proef met twee rechte ranken herhaald. N^o. 1 wond zich in ruim $\frac{1}{2}$ uur tot $\frac{3}{4}$ winding, N^o. 2 in 4 uur tot 3 windingen, beide om ijzerdraden van 2 m.M. dikte. Het resultaat der plasmolyse was de volgende afneming van het aantal windingen :

	Vóór de plasmolyse.	Na $\frac{1}{2}$ uur.	Na $1\frac{1}{2}$ uur.	Na 24 uur.
N ^o . 1.	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$	0
" 2.	3	$2\frac{1}{4}$	$1\frac{3}{4}$	$1\frac{3}{4}$

De top van N^o. 1 krulde zich met de bovenzijde concaaf tot omstreeks $\frac{3}{8}$ winding, doch slechts over een paar c.M. lengte. De windingen van N^o. 1 lagen zoo vast aan den ijzerdraad aan, dat het niet mogelijk was ze er af te schuiven; na een verblijf van $\frac{1}{2}$ uur in het zout waren ze zooveel wijder geworden, dat dit gemakkelijk geschieden kon.

Deze proef bevestigt het resultaat der voorgaande.

XVIII. Rechte ranken van kamerplanten werden den 26^{sten} Augustus gedurende korten tijd, meestal slechts eenige minuten, met een ijzerdraad van 12 m.M. dikte zóó in aanraking gebracht, dat ze zich daarom begonnen te krommen. Daarna werden ze afgeknipt en in de zoutoplossing gebracht. Het aantal windingen bedroeg :

	Vóór de plasmolyse.	Daarna.
N ^o . 1.	$\frac{1}{2}$	$-\frac{3}{4}$
" 2.	$\frac{5}{8}$	0
" 3.	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{4}$
" 4.	$1\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$
" 5.	$1\frac{1}{4}$	$\frac{3}{8}$

In N^o. 1 en 2 verdween de bocht geheel, N^o. 1 kromde zich in haar geheele lengte met de bovenzijde concaaf, alsof zij niet geprikkeld geweest was; in N^o. 2 krulde zich een klein deel aan den top in $\frac{3}{4}$ winding met de bovenzijde concaaf; tusschen dit deel en het punt van aanraking met het steunsel bleven eenige c.M. recht.

Evenals in de voorgaande proeven, zien wij ook hier, dat de prikkelbeweging aanvankelijk alleen op turgoruitrekking, later ook op blijvende verlenging (groei) berust.

XIX. Een rank had in den tuin drie windingen om een steunsel gemaakt; toen werd zij afgeknipt en in de zoutoplossing gebracht; hier ontwond zij zich in bijna twee uur tot $1\frac{1}{4}$ winding, die zij verder behield.

XX. Den 3^{den} September werden een aantal rechte ranken uit den tuin gehaald, in cylinderglaasjes gezet, en toen ze na vier uren nog recht waren, met ijzerdraden op de gebruikelijke wijze in aanraking gebracht. Ze kromden zich in 5—15 minuten en werden toen in het zout gebracht. Hier veranderde het aantal windingen, als volgt:

	Vóór de plasmolyse.	Daarna.
N ^o . 1.	$\frac{3}{8}$	$\frac{1}{8}$
" 2.	$\frac{5}{8}$	$\frac{1}{8}$
" 3.	1	$\frac{1}{8}$

Het punt van aanraking lag op 1—2 c.M. afstand van den top; dit gedeelte bleef bij de plasmolyse recht. Daarentegen kromde zich het middengedeelte der rank daarbij met de bovenzijde zwak concaaf.

Een volledig verdwijnen der gemaakte krommingen door plasmolyse vond hier niet plaats.

XXI. Voor deze proef werden twee ranken uitgekozen, wier basis reeds begonnen had zich in wijde windingen epinastisch op te rollen, doch wier toppen nog recht waren. Ze werden in den tuin afgesneden, en in cylinderglaasjes met water staande, met ijzerdraden van de gewone dikte in aanraking gebracht. N^o. 1 bleef daarmee 5, N^o. 2 15 minuten in aanraking. De verandering van het aantal windingen was de volgende:

	Vóór de plasmolyse.	Daarna.
N ^o . 1. Epin. kromming	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{2}$
Prikkelbeweging	$\frac{5}{8}$	$-\frac{1}{4}$
" 2. Epin. kromming	$2\frac{1}{2}$	1
Prikkelbeweging	$1\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$

De epinastische beweging werd dus ten deele, de prikkelbeweging in N^o. 1 zoo goed als geheel, in N^o. 2 ten deele, door de plasmolyse opgeheven.

XXII. Ranken zijn in de onderste, basale helft minder prikkelbaar dan in de bovenste; de bewegingen geschieden daar langzamer. Om ook deze bewegingen volgens mijne methode te onderzoeken, heb ik den 3^{den} September talrijke rechte ranken uit den tuin genomen en in cilinderglaasjes met een weinig water geplaatst. Zij rustten hierbij telkens op twee zijranken, die schuins tegen den rand van het glas steunden. Deze maakten om den rand van 't glas in $4\frac{1}{2}$ uur zeer schoone krommingen, meest op 1—2 c.M. afstand van de basis. Toen werden zij in de zoutoplossing gebracht, en verloren daar hare kromming ten deele, gelijk uit de volgende cijfers te zien is. De grootte de kromming bedroeg:

	Vóór de plasmolyse.	Daarna.
N ^o . 1 en 2	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$
" 3.	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$
" 4 " 5.	$\frac{3}{8}$	$\frac{1}{4}$

In allen kromde zich de apicale helft met de bovenzijde concaaf.

Men ziet dat de krommingen, in zoo langen tijd ontstaan, ofschoon zwak, toch slechts voor een klein deel door plasmolyse verloren gingen.

XXIII. Tot nu toe heb ik uitsluitend krommingen beschreven, die om het steunsel gemaakt waren; thans wensch ik ook diegene te onderzoeken, die de rank, na een steunsel te hebben omwonden, tusschen dit en haar basis maakt, en waardoor zij, gelijk bekend is, met groote kracht den tak naar het steunsel toe beweegt. Deze windingen zijn in zooverre gevolgen van den prikkel, als zij vroeger en op andere wijze intreden dan de

epinastische krommingen bij afwezigheid van prikkels zouden doen.

Talrijke ranken, die vóór korteren of langeren tijd een steunsel omwonden hadden, werden met dit steunsel afgesneden en uit den tuin in het laboratorium gebracht, waar ze terstond in de zoutoplossing kwamen. Hier werden ze eerst na 20 uur weer onderzocht. Alleen de windingen tusschen basis en steunsel, niet de om het steunsel gemaakten, werden geteld; de ligging van keerpunten is door het teeken + aangegeven; het eerste cijfer is het aantal windingen tusschen de basis en het eerste keerpunt. Het aantal windingen bedroeg:

	Vóór de plasmolyse.	Daarna.
N ^o . 1.	2	1 ¹ / ₂
" 2.	2 ¹ / ₂	1/2 + 1
" 3.	2 + 2	1/2 + 1
" 4.	5 + 11	4 + 8 ¹ / ₂
" 5.	10 + 9	7 + 6
" 6.	11 + 12	10 ¹ / ₂ + 11
" 7.	6 ¹ / ₂ + 6 + 2 + 2	6 ¹ / ₂ + 6 + 1 ¹ / ₂ + 2
" 8.	3 + 3	2 ¹ / ₂ + 2 ¹ / ₂
" 9.	1 + 5 + 4	1/2 + 4 + 3
" 10.	6 ¹ / ₂ + 7 ¹ / ₂ + 1	6 ¹ / ₂ + 7 ¹ / ₂ + 1
" 11.	7 + 9 + 1 ¹ / ₂ + 8 + 8	7 + 9 + 1 ¹ / ₂ + 8 + 8
" 12.	14 ¹ / ₂ + 17	14 ¹ / ₂ + 17
" 13.	8 ¹ / ₂ + 8 ¹ / ₂	8 ¹ / ₂ + 8 ¹ / ₂

N^o. 1—4 waren jonge, N^o. 5—9 oudere, N^o. 10—13 zeer oude ranken. Men ziet dat in N^o. 1—4 het aantal windingen door plasmolyse geringer geworden is; de windingen zelve waren daarmede overeenkomstig wijder geworden. In de oudere ranken N^o. 10—13 is het aantal windingen door de plasmolyse niet veranderd.

Conclusiën.

1^o. Geringe krommingen om steunsels gaan door plasmolyse geheel verloren; de rank kromt zich met de bovenzijde concaaf als of zij niet geprikkeld ware. Zulke krommingen berusten dus geheel op turgoruitrekking.

2^o. Sterkere krommingen om het steunsel, en de eerste krommingen tusschen het steunsel en de basis der rank verdwijnen bij de plasmolyse ten deele; zij berusten dus ten deele op turgoruitrekking, ten deele op blijvende verlenging (groei).

3^o. Oudere krommingen tusschen het steunsel en de basis der rank blijven bij plasmolyse geheel onveranderd, zij berusten dus geheel op blijvende verlenging (groei).

ζ. *Teruggaande beweging na wegnemen van het steunsel.*

XXIV. ASA GRAY heeft opgemerkt, dat de ranken van *Sicyos*, na een korte prikkeling aan zich zelve overgelaten, eerst zich krommen, doch daarna zich allengs weer strekken. Deze proef, die gemakkelijk te herhalen is, gaf mij aanleiding om te onderzoeken, welk aandeel de turgoruitrekking aan de teruggaande beweging mocht hebben. Deze en de beide volgende proeven hebben de beantwoording van deze vraag ten doel.

In de eerste plaats heb ik twee rechte ranken van planten die in de kamer stonden, voorzichtig tienmaal met een metalen staaf langs de onderzijde gewreven, telkens van de basis naar den top gaande. Terstond daarna begonnen de ranken zich te krommen en bereikten in ruim eene minuut $1\frac{1}{4}$, resp. $\frac{7}{8}$ winding. Daarna gingen ze langzaam terug en hadden na een kwartier nog slechts $\frac{1}{2}$ en $\frac{5}{8}$ winding. Toen werden ze in de zoutoplossing gebracht; hierin veranderden zij hare kromming in 't geheel niet, ook niet in den loop van 20 uur. Even oude, niet geprikkelde ranken zouden zich met de bovenzijde concaaf gekromd hebben.

Tijdens de teruggaande beweging is dus de turgoruitrekking aan de bovenzijde even groot als aan de onderzijde.

XXV. Den 14^{en} Augustus bracht ik twee rechte ranken van potplanten in de kamer aan haar onderzijde met een ijzerdraad in aanraking. Na een kwartier hadden ze $\frac{1}{2}$, resp. $\frac{1}{4}$ winding gemaakt; toen nam ik de steunsels weg. De nawerking duurde omstreeks 10 minuten; de ranken bereikten daardoor 2, resp. $1\frac{1}{2}$ winding; toen begon de teruggaande beweging. Na ruim $\frac{1}{2}$ uur was er nog slechts $\frac{1}{2}$, resp. $\frac{1}{4}$ winding over; toen werden beide ranken in de zoutoplossing gebracht. Hier ging

nog een verder gedeelte dezer kromming verloren; na $\frac{1}{2}$ uur hadden beiden nog slechts $\frac{1}{8}$ winding. Bij N^o. 1 ging ook deze verloren en kromde de rank zich met de bovenzijde concaaf; bij N^o. 2 bleef ook na 24 uur deze $\frac{1}{8}$ winding (met de bovenzijde convex) over.

In beide gevallen was dus de turgoruitrekking aan de bovenzijde grooter dan aan de onderzijde, bij N^o. 2 slechts weinig, bij N^o. 1 was het verschil zeer belangrijk.

XXVI. Den 27^{en} Augustus liet ik twee rechte ranken van kamerplanten zich om een steunsel krommen, nam dit na korten tijd weg en liet de ranken weer geheel recht worden. Ze hadden $\frac{1}{8}$, resp. 1 winding gemaakt en verloren. Zoodra ze recht waren (na $1\frac{1}{2}$, resp. 2 uur), werden ze in de zoutoplossing gebracht. Hierin kromden zij zich met de bovenzijde concaaf tot omstreeks $\frac{1}{2}$ w., dus even sterk als of ze nooit geprikkeld geweest waren.

Conclusie.

Wanneer ranken, na wegneming van een steunsel, teruggaan, is na eenigen tijd de turgoruitrekking aan de bovenzijde even groot als aan de onderzijde. Nog vóórdat de rank recht wordt, is de turgoruitrekking aan de bovenzijde weêr grooter dan aan de onderzijde; is zij recht, dan is ook het oorspronkelijke verschil in turgoruitrekking weer aanwezig.

Algemeene conclusie.

Trachten wij thans alle verschillende resultaten, waartoe de in dit hoofdstuk beschreven proeven geleid hebben, zoo overzichtelijk mogelijk samen te vatten, zoo hebben wij de beide volgende empirische regels.

1^o. *Gedurende het geheele leven der rank is de turgoruitrekking aan de bovenzijde grooter dan aan de onderzijde.*

Uitzondering hierop maken de basale helften van rechte ranken tijdens het laatste gedeelte der gestrekte periode; de ranken die na wegneming van een steunsel de teruggaande beweging maken, op zekere hoogte van deze beweging, en eindelijk oude geheel opgerolde ranken. In deze gevallen is de turgoruitrek-

king aan beide zijden even groot. De allerjongste toestanden der ranken werden niet onderzocht.

2^o. *Zoowel de prikkelbeweging als de epinastische kromming berusten :*

- a. *in den aanvang alleen op turgoruitrekking ;*
- b. *gedurende het grootste gedeelte der beweging zoowel op turgoruitrekking als op blijvende verlenging (groei) ;*
- c. *in den volwassen toestand alleen op blijvende verlenging (groei).*

Het kan, met het oog op deze feiten, aan geen twijfel meer onderhevig zijn, hoe het antwoord op de in den aanvang gestelde vraag moet luiden. Dit antwoord is :

De bewegingen der ranken, zoowel de epinastische als de prikkelbewegingen, worden door een toeneming der turgoruitrekking aan die zijde, die zich het sterkst gaat verlengen, veroorzaakt. De verlenging door turgoruitrekking heeft eerst bij overschrijding van een zekere grens een blijvende verlenging (groei) ten gevolge. Aan het einde der beweging gaat eindelijk de geheele turgoruitrekking in blijvende verlenging (groei) over.

Hieruit ontstaat nu als van zelve de vraag, aan welke nadere oorzaken de toeneming der turgoruitrekking toe te schrijven is. Aan de beantwoording dezer vraag zullen de beide volgende hoofdstukken gewijd worden.

Vóór wij daartoe overgaan, zij het mij vergund, de groei-krommingen der ranken, volgens het zoeven gewonnen standpunt, kort te schetsen.

Zoolang de jonge rank in den knop zich hyponastisch oprolt, is de turgoruitrekking aan de onderzijde waarschijnlijk grooter dan aan de bovenzijde, en veroorzaakt dit verschil den snelleren groei der onderzijde en dus de hyponastische kromming. Doch deze periode heb ik niet onderzocht. Aan het einde der periode komt dan waarschijnlijk een oogenblik, waarop de turgoruitrekking aan beide zijden gelijk is ; dan wordt zij aan de bovenzijde grooter en veroorzaakt een snelleren groei dezer zijde en daarmede de langzame strekking der rank. Wordt nu de rank recht, dan is de turgoruitrekking den groei aan de bovenzijde nog altijd meer vooruit dan aan de onderzijde, maar dit verschil

wordt, van de basis af, allengs minder en minder. Gedurende dezen tijd houden de uittrekkende krachten van boven- en onderzijde evenwicht; in dezen toestand is de rank prikkelbaar. De werking van den prikkel bestaat daarin, dat zij plotseling den turgor aan de bovenzijde verhoogt; daardoor wordt het weefsel hier uitgerekt en kromt zich de rank. Is de kromming gering, dan is de uitrekking elastisch; is zij grooter, dan is zij ten deele blijvend — zij wordt door groei gefixeerd. Duurt de prikkelbeweging lang voort, dan neemt steeds de turgoruitrekking der bovenzijde toe, de groei dezer zijde volgt langzaam; houdt eindelijk de vermeerdering der turgoruitrekking op, dan wordt de geheele kromming door den groei gefixeerd.

Duurt de werking van den prikkel slechts korten tijd, dan houdt de snelle toeneming van den turgor aan de bovenzijde weldra op. Daarop volgt een relatieve vermindering der turgoruitrekking aan de bovenzijde, waarschijnlijk door toeneming der turgoruitrekking aan de onderzijde veroorzaakt; na eenigen tijd is deze grootheid aan beide zijden even groot; dan neemt zij aan de bovenzijde weêr toe, en als de rank recht is, is het normale verschil weêr hersteld.

Omwindt de rank geen steunsel, dan begint na eenigen tijd in de basale helft de turgor der bovenzijde toe te nemen, en veroorzaakt daardoor een uitrekking dier zijde en het begin der epinastische kromming. Ook deze kromming wordt allengs door groei gefixeerd; de turgor gaat echter voort de rank verder op te rollen en de bestaande windingen te vervangen. Heeft hij eindelijk zijn werk voltooid, dan wordt alles door groei gefixeerd.

V. *Over het aandeel van de turgorkracht en de rekbaarheid aan de prikkelbewegingen der ranken.*

Het is HOFMEISTER's verdienste, aangetoond te hebben, dat in groeiende plantendeelen de weefsels zich differentieeren in zulke, die krachtig streven zich te verlengen, en in andere, die daardoor passief uitgerekt worden, en aan het streven naar uit-

zetting van gene een weerstand bieden *). Als uitzettend weefsel fungeert in het algemeen het parenchym, als weerstand biedende, passief gerekte, organen voornamelijk de opperhuid, het onderhuidsche weefsel en de vaatbundels. In den toestand van rust houden beide complexen van krachten elkander in evenwicht.

Wordt dit evenwicht in eenig orgaan aan ééne zijde gestoord, dan zal daarvan noodzakelijker wijze het gevolg zijn, dat het orgaan een kromming maakt. Op dit beginsel berusten volgens HOFMEISTER in het algemeen de krommingen van groeiende organen, van welke hij in 't bijzonder de geotropische en heliotropische bestudeerde.

Het is duidelijk, dat, nu een ongelijke groeisnelheid der verschillende kanten, blijkens de resultaten van het vorige hoofdstuk, als primaire oorzaak der krommingen is uitgesloten, het bedoelde evenwicht op tweeërlei wijze kan worden verbroken, en wel ten eerste door een toeneming der uitzettende kracht van het parenchym en ten tweede door een vermindering van den weerstand der overige weefsels.

Welke van deze grootheden wordt bij groeikrommingen primair veranderd? Ziedaar de vraag, wier beantwoording thans voor ons noodzakelijk is.

De pogingen van HOFMEISTER, om het gewenschte antwoord te vinden, lijden aan vele gebreken †), en zijn ten deele verouderd; den belangstellenden lezer verwijs ik daarom naar zijne hierboven geciteerde verhandeling.

Het is duidelijk, dat de beantwoording der gestelde vraag in dit opstel in de eerste plaats voor de ranken van *Sicyos* moet worden geleverd; maar even duidelijk is het, dat het antwoord voor alle groeikrommingen, zoowel voor de geotropische, heliotropische en prikkelbewegingen, alsook voor de nutatiën en epinastische buigingen in hoofdzaak hetzelfde moet zijn. Wij hebben dus geenszins eenvoudig met een bijzonder geval, maar met een voorbeeld voor een zeer algemeenen regel te doen.

Om deze reden zij het mij vergund, aan de beschrijving mij-

*) HOFMEISTER, *Berichte der K. Sächs. Gesellsch. d. Wiss.* 1859 en 1860.

†) Zie hierover o. a. SACH'S *Handbuch d. Experimentalphysiologie*, p. 505.

ner proeven eenige meer algemeene beschouwingen te laten voorafgaan.

Onderzoeken wij in de eerste plaats den graad van waarschijnlijkheid van een vermindering van den weerstand der uitgerekte weefsels, dus van een vermindering der elasticiteit, gepaard met een toeneming der rekbaarheid.

Deze zijn in onze ranken de epidermis, het hypodermale collenchym en de vaatbundels der bovenzijde; in talrijke groeiende plantendeelen voegt zich daarbij nog, als een zeer belangrijke factor, de vaatbundelscheede. Om eenigszins snelle krommingen te kunnen verklaren, zou men in het aangenomen geval moeten veronderstellen, dat al deze organen gelijktijdig rekbaarder werden: een hypothese, die zonder twijfel zeer onwaarschijnlijk is. Wil men slechts in één der genoemde organen de rekbaarheid laten toenemen, dan zou dit orgaan in verschillende gevallen een ander moeten zijn. In de ranken van *Sicyos* ligt de hoofdweerstand klaarblijkelijk in het hypodermale collenchym; vele groeiende organen bezitten geen collenchym. Meestal biedt de vaatbundelscheede den meesten weerstand tegen de uitrekking; deze ontbreekt bij *Sicyos*. In de bladen van *Allium Cepa* is het volgens HOFMEISTER alleen de epidermis, die bij de geotropische krommingen een weerstand biedt. Men zou deze voorbeelden gemakkelijk kunnen vermeerderen, en aantonen, dat voor elk der passief gerekte weefsels er gevallen te noemen zijn, waarin het, zoo niet alleen, dan toch bijna uitsluitend het weerstand biedende orgaan is. In elk dezer weefsels zou dus noodzakelijkerwijze de rekbaarheid door de inwerking van prikkels moeten kunnen toenemen.

Plaatsen wij hier tegenover het andere geval, en nemen wij aan, dat de uittrekkende kracht der actieve deelen toeneemt. Als zoodanig treedt in alle groeiende deelen alleen het parenchym op; alleen dit heeft, in vergelijking met de andere weefsels, een zeer krachtig uitzettingsvermogen. In de veronderstelling, dat de uitzettende kracht bij de groeikrommingen toeneemt, verkrijgen wij dus voor alle gevallen eenzelfde en zeer eenvoudige oorzaak.

De prikkelbewegingen der ranken van *Sicyos* vinden onder gunstige omstandigheden uiterst snel, soms plotseling plaats. Is

het denkbaar, dat de rekbaarheid der passief gerekte weefsels zoo plotseling toenemen kan? Deze rekbaarheid is een eigenschap der celwanden. Noch de gecuticulariseerde wanden der epidermiscellen, noch de dikke wanden van het collenchym, noch eindelijk de protoplasmalooze ring- en spiraalvaten der vaatbundels maken den indruk van voor plotselinge spontane veranderingen in hun rekbaarheid vatbaar te zijn.

Daarentegen weten wij door de beroemde onderzoekingen van BRÜCKE, dat in de gewrichten der bladstelen van *Mimosa pudica* het parenchym de zetel van de oorzaak der bewegingen is; de veranderingen van het watergehalte der parenchymcellen veroorzaken de bekende prikkelbewegingen van het kruidje-roermij-niet.

Evenzoo speelt bij de weefselspanning en bij den lengtegroei het parenchym een actieve rol, de overige weefsels gedragen zich daarbij tegenover het parenchym steeds passief.

Uit deze beschouwingen volgt, dat de veronderstelling, dat de rekbaarheid der passief gerekte weefsels bij groeikrommingen zou toenemen, tot zeer gecompliceerde en onwaarschijnlijke voorstellingen leidt, terwijl een toeneming van de uittrekkende kracht van het parenchym een uiterst eenvoudige verklaring der verschijnselen kan geven.

Oorzaak van zulk een toeneming der uittrekkende kracht van het parenchym kan klaarblijkelijk alleen een toeneming van de turgorkracht zijn, d. i. van de kracht, waarmede de inhoud water uit zijn omgeving aantrekt. Noch een verandering in de rekbaarheid van de celwanden van het parenchym, noch een verhooging van den weerstand van het protoplasma tegen den doorgang van het celvocht, zou zulk een toeneming kunnen verklaren. De celwanden van het parenchym zijn, gelijk uit de aanzienlijke verlenging van mergprismen uit groeiende plantendeelen in water blijkt, zoo uiterst rekbaar, dat een toeneming hunner rekbaarheid de uitzettende kracht van het parenchym niet merkbaar zou kunnen verhoogen; ook is zulk een verandering om meer dan één reden even onwaarschijnlijk als een toeneming van de rekbaarheid der celwanden van de passief gerekte weefsels.

Een verhooging van den weerstand van het protoplasma is op zich zelfs geenszins onwaarschijnlijk. Daar uit mijne

vroegere onderzoekingen bekend is *), dat deze weerstand een vereischte voor het tot stand komen van den turgor is, spreekt het van zelf, dat de grootte van dezen weerstand op de grootte van den turgor een bepaalden invloed zal uitoefenen. Bij een gegeven turgorkracht toch, zal het van den weerstand van het protoplasma afhangen, hoe groot de turgor zal kunnen worden, d. i. welke maximale hoogte hij zal kunnen bereiken. Een verhooging van den weerstand zou dus een vergrooting der cellen mogelijk maken.

Bij eenig nadenken ziet men echter allicht in, dat deze redeneering slechts voor bepaalde gevallen juist is. Denken wij ons den weerstand van het protoplasma zóó groot, dat de elastische spanning der celwanden niet in staat is, vocht uit de cel naar buiten te persen. In dit geval zal een vergrooting van den weerstand van het protoplasma natuurlijk volstrekt zonder gevolg voor den turgor der cel zijn. Alle verschijnselen wijzen er op, dat in het parenchym van groeiende cellen deze toestand verwezenlijkt is.

Door de medegedeelde beschouwingen verkrijgt ons vraagstuk echter een hooger gewicht. Want het onderzoek naar het weefsel, waarin de gezochte kracht zetelt, beslist tegelijkertijd over de natuur dezer kracht. Wij kunnen onze vraag dus zoo formuleeren: *Is een toeneming van de turgorkracht van het parenchym, dan wel een vermindering van de elastische spankracht der passief uitgerekte weefsels, de oorzaak van de prikkelbewegingen der ranken?*

Wil men deze quaestie langs experimenteelen weg beslissen, zoo bestaat daartoe, zoover mij bekend, geen ander middel dan een mechanische isoleering der beide groepen van weefsels. Deze scheiding, in de meeste gevallen praktisch niet of bijna niet uitvoerbaar, kan bij de ranken van *Sicyos* bijna zonder moeite worden ten uitvoer gebracht.

Dit blijkt gemakkelijk uit hetgeen wij in ons III^{de} hoofdstuk over den anatomischen bouw van het bovenste gedeelte der ranken hebben medegedeeld. Wij hebben toen gezien dat de epidermis, het collenchym en de vaatbundels der onderzijde, de neutrale as der krommingen in zich opnemen, en dus bij deze

*) *Archives Néerl.* VI, 1871, p. 117.

beweging een ondergeschikte, waarschijnlijk geheel passieve, rol spelen. Daarop volgt, naar boven toe, overal het parenchym, en eerst aan den bovenkant vinden wij weer, onder de epidermis, twee dunne collenchymstrengen en twee zwakke vaatbundels. Deze zijn terweerszijden van de gleuf, die op den bovenkant in het midden loopt, zóó geplaatst, dat men gemakkelijk door een scherpe snede, evenwijdig aan de bovenzijde, de epidermis, de beide collenchymstrengen en vaatbundels kan afsnijden, zonder al te veel van het parenchym weg te nemen. Dat een klein gedeelte van het parenchym bij deze operatie verloren gaat, is natuurlijk onvermijdelijk, het hindert echter bij de mede te deelen proeven niet. Het is gemakkelijk, zich door mikroskopisch onderzoek van de afgesneden bovenlamelle, te overtuigen of werkelijk alle passief gerekte deelen op voldoende wijze verwijderd zijn.

Het is nu slechts de vraag, op welke wijze de zóó geopeerde ranken voor de te nemen proeven gebruikt kunnen worden. Want, laat men ze in de lucht liggen, dan verwelken ze zoo snel, dat ze weldra onbruikbaar zijn, en werpt men ze, om de verdamping te voorkomen, in water, dan neemt het parenchym dit op, en de rank rolt zich tot enge windingen op en wordt daardoor meestal ongeschikt voor ons doel.

Ook in deze moeilijkheid heb ik in het gebruik van zoutoplossingen een middel gevonden om mijn doel te bereiken.

In ons derde hoofdstuk hebben wij de inwerking van zwakke zoutoplossingen op ranken leeren kennen, en gezien dat een chloornatriumoplossing van 1 pCt. de ranken niet verkort, terwijl een oplossing van hetzelfde zout van 2 pCt. wel een verkorting teweeg brengt. In beiden echter staat het leven der ranken niet stil, integendeel, zij gaan daarin voort te groeien. Hierop steunende, heb ik getracht een zoutoplossing te vinden, die de weefselspanning van gespleten ranken niet verandert. Hiertoe werden ranken in kleine stukjes gesneden, deze volgens het mediaanvlak gespleten, zoodat beide helften aan het onder-einde nog aan elkander verbonden bleven, en hierop de stukjes in chloornatriumoplossingen van 1, $1\frac{1}{2}$, 2 en 3 pCt. gebracht. In de drie laatste zoutoplossingen verloren de stukjes terstond de krommingen, die zij bij het splijten hadden aangenomen, in

de sterkere kromden zij zich zelfs zwak in de tegenovergestelde richting, met het parenchym concaaf. In de 1 pCt. oplossing veranderde daarentegen de kromming niet, evenmin in de jongere als in de oudere deelen der rank. Hetzelfde resultaat vond ik met ranken, in welke door een axiel vlak loodrecht op het mediaanvlak, de bovenhelft van de onderhelft afgespleten was.

Een zoutoplossing van 1 pCt. verandert dus de weefselspanning niet; dit was trouwens te verwachten, daar wij wisten dat zij ook de totale lengte der gave rank niet verandert. Wij moeten dus de geopereerde ranken in 1 pCt. chloornatrium brengen, en kunnen ze dan daarin bestudeeren.

Gaan wij echter vooraf na, hoe zich niet geopereerde ranken in deze zoutoplossing gedragen.

In de eerste plaats is het noodig te weten, of het verblijf in de vloeistof soms zelf als prikkel werkt. Om deze vraag te beantwoorden, bracht ik rechte ranken uit den tuin in het laboratorium, liet ze daar gedurende vijf uur in een glaasje met water rustig staan, om alle werking van mogelijke vroegere prikkels te doen verdwijnen. Ze bleven geheel recht en nu werden sommige voorzichtig in een schaal met NaCl 1 pCt., andere even voorzichtig in een schaal met water gebracht. Na ruim drie uur waren allen noch recht; na 27 uur hadden zij zich in talrijke windingen epinastisch gekromd, in eenige der grootere ranken in 't water was de top nog over een lengte van een paar Cm. recht, bij die welke in het zout waren gebracht was de top reeds gebogen, doch iets minder sterk dan de overige deelen der rank. Men ziet dus, dat het verblijf in water of in zwakke zoutoplossing niet als prikkel werkt; anders zou toch de op pag. 79 beschreven topkrulling onvermijdelijk zijn ingetreden.

In de tweede plaats heb ik onderzocht, of de ranken in 1 pCt. NaCl haar prikkelbaarheid behouden. Ik heb daartoe de volgende proeven genomen.

I. Een rank van een potplant in het laboratorium werd zonder haar af te snijden of aan te raken in een bak met de zoutoplossing gedompeld en toen de tak met een klem zoo vastgehouden, dat de rank er in bleef, zonder de wanden van het vat aan te raken. De rank was geheel recht, en bleef zoo gedurende

20 minuten. Nu werd zij uit de oplossing genomen, en 20-maal voorzichtig met een metalen staaf langs de onderzijde gewreven; terstond daarna begon zij een zichtbare beweging te maken, en in ruim ééne minuut bereikte haar top $2\frac{3}{4}$ windingen, die na 5 minuten tot 3 windingen waren toegenomen. Toen ging zij allengs terug en had na twee uur nog slechts één winding.

II. Vier fraaie rechte ranken van potplanten werden geheel op dezelfde wijze behandeld, maar bleven gedurende $2\frac{1}{2}$ uur in de zoutoplossing. Toen ze er uitgenomen werden, waren ze nog recht. Nu werden ze door wrijven langs de onderzijde geprikkeld en kromden zich daarbij op de gewone wijze tot het volgende aantal windingen:

	Aantal malen dat de ranken gewreven werden.	Kromming in 2 min.	In 10 min.
I.	10	1 w.	1 w.
II.	20	1 "	$1\frac{1}{4}$ "
III.	20	$1\frac{1}{4}$ "	$1\frac{1}{4}$ "
IV.	20	$1\frac{3}{4}$ "	$1\frac{3}{4}$ "

De beweging was als 'zoodanig zichtbaar.

III. Een rechte rank, voorzichtig uit den tuin gebracht, werd 40 minuten in een schaal in de zoutoplossing gelaten. Ze vertoonde toen een geringe kromming van omstreeks $\frac{1}{4}$ w., en werd nu 20-maal langs de onderzijde gewreven, tengevolge waarvan haar top zich tot een volle winding oprolde.

IV. Een andere, eveneens uit den tuin gehaalde, rechte rank werd, met de bovenkant onder, in een schaal met zoutoplossing gelegd. Na een kwartier legde ik dwars op het jongste deel der rank een dunne glasbuis; de rank krulde zich in $\frac{3}{4}$ uur, in het vocht in omstreeks één winding om de buis.

Uit deze proeven volgt, dat ranken in 1 pCt. chloornatrium hunne gewone prikkelbaarheid behouden.

In het derde hoofdstuk heb ik, onder den naam van topkrulling het verschijnsel beschreven, dat ranken, tengevolge van zwakke prikkels, van aanraking bij bewerkingen enz., zich aan den top opkrullen. Dit verschijnsel vertoonen ranken in zwakke zoutoplossingen veel sterker dan in de lucht; de reden hiervan

kan eerst in het volgende hoofdstuk worden beschreven, thans wensch ik alleen het feit door eenige proeven te doen kennen. Wij zullen weldra zien van welk belang dit feit voor de oplossing der gestelde vraag is.

In de eerste plaats herinner ik aan de reeds vroeger, p. 86, beschreven proeven over den groei van ranken in 1 pCt. zoutoplossing, waarbij de toppen der ranken zich tengevolge der herhaalde metingen in talrijke enge windingen oprolden.

Verder heb ik een proef genomen op de wijze als op de beide vorige bladzijden voor I en II is beschreven, doch de rank niet zoo voorzichtig behandeld als in die proeven. Zij krulde zich dientengevolge in het zout in 20 minuten in $1\frac{3}{4}$ winding op.

Eindelijk heb ik herhaaldelijk ranken volgens het mediaanvlak overlans doorgesneden en in 1 pCt. zoutoplossing gebracht. Dit had steeds een oprolling der jongste deelen in zeer enge windingen tengevolge, waarbij telkens de bovenkant der halve rankstukken den convexen kant der windingen innam. Vóór het doorsnijden, moesten de ranken op de onderzijde plat gelegd worden; dit was de oorzaak van den prikkel.

Topkrulling van geheele ranken, die in 1 pCt. chloornatrium bewaard werden, en van tijd tot tijd werden aangeraakt of er uitgenomen om ze te onderzoeken, heb ik in tal van proeven als een uiterst gewoon verschijnsel leeren kennen.

Deze proeven leeren ons, dat alleen bij een zeer voorzichtige behandeling der ranken, en een algeheel vermijden van aanraking der onderzijde met andere voorwerpen, de ranken in de zwakke zoutoplossing recht blijven, in alle andere gevallen krult zich de top daarin min of meer op. Daar nu bij de operatie der ranken een aanraking natuurlijk onvermijdelijk is, zal men, ten minste in den regel, moeten verwachten, dat de topkrulling als gevolg der prikkeling bij de operatie zichtbaar wordt, zoo ten minste de ranken bij de operatie haar prikkelbaarheid behouden.

Uit het bovenstaande volgt dus, dat het onderzoek van geopereerde ranken in een 1 pCt. chloornatriumoplossing in staat is, ons het antwoord op de gestelde vraag te geven, en wel door de experimenteele beantwoording der beide volgende vragen :

1^o. Krullen geopereerde ranken zich in de genoemde zoutoplossing tengevolge der operatie op.

2^o. Kan men geopereerde ranken in die zoutoplossing door prikkeling een zichtbare of ten minste snelle beweging laten maken?

Bevestigen de proeven beide vragen, dan meen ik de hoofdvraag eveneens als beslist te mogen beschouwen.

Ik laat thans de proeven ter beantwoording dezer beide vragen volgen, en begin met de eerste vraag.

I. Krachtige, geheel rechte ranken van kamerplanten werden afgesneden en met de zijvlakte op een kurkplaat gelegd. Toen werd in deze positie, met een scherp mesje, van een 2—3 Cm. groot stuk een dunne bovenlamel van den top zóó afgenomen, dat de vaatbundels der bovenzijde mede verwijderd werden. De geopereerde ranken werden terstond in 1 pCt. zoutoplossing gebracht en bleven daarin 6 uren. Gedurende dezen tijd bleven contrôle-ranken geheel recht. Bij het brengen in de zoutoplossing behielden zij de kromming, die zij bij het opereeren hadden aangenomen, in den loop der 6 uren krulden ze zich langzaam op. De krommingen bedroegen:

	Lengte van het geopereerde deel.	Aantal windingen na:		
		2 uur.	3 uur.	6 uur.
I.	2 Cm.	—	$\frac{3}{4}$	$\frac{3}{4}$
II.	3 "	$\frac{3}{8}$	$\frac{3}{4}$	$1\frac{1}{4}$
III.	3 "	$2\frac{1}{2}$	$2\frac{7}{8}$	$3\frac{1}{2}$
IV.	2 "	$1\frac{1}{2}$	$2\frac{1}{4}$	3
V.	3 "	$1\frac{1}{4}$	$1\frac{1}{4}$	2

De windingen waren zeer eng. Aan eenige der ranken was een grooter of kleiner, niet geopereerd stuk gelaten; dit kromde zich dan in windingen van denzelfden diameter (meest 2—3 Mm.) als het geopereerde deel. Deze omstandigheid toont, bijna nog duidelijker dan het hoofdresultaat, dat de operatie, afgezien van den prikkel, geen merkbaren invloed op de ontstane kromming uitoefende.

II. Krachtige jonge ranken werden uit den tuin gehaald en op de bovenbeschreven wijze geopereerd en in de zoutoplossing gebracht. Zij bleven hierin gedurende 5 uur. Eenige even oude

ranken, gelijktijdig uit den tuin gehaald, bleven in een cylinder-glaasje met water staan. Zij bleven gedurende de proef en nog geruimen tijd daarna recht. De geopereerde ranken krulden zich in de zoutoplossing tot de volgende windingen op:

	Lengte van het geopereerde deel.	Aantal windingen na:			
		$\frac{1}{4}$ uur.	1 uur.	2 uur.	5 uur.
I.	1.5 Cm.	$1\frac{1}{4}$	$2\frac{1}{4}$	$2\frac{1}{2}$	$3\frac{1}{4}$
II.	2 "	$\frac{1}{2}$	1	$1\frac{1}{4}$	$2\frac{1}{4}$
III.	3 "	$\frac{1}{2}$	$1\frac{7}{8}$	$3\frac{1}{2}$	$3\frac{1}{2}$
IV.	2.5 "	$1\frac{1}{4}$	$2\frac{1}{4}$	$3\frac{1}{4}$	$5\frac{1}{4}$

Van N^o. I, II en III wond zich het niet geopereerde deel in even enge windingen als het geopereerde.

Om het juiste aantal windingen te vinden, dat tengevolge der prikkeling bij de bewerking gemaakt werd, moet men van de opgegevene $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ winding aftrekken, als vertegenwoordigende de kromming die zij bij het opereeren, reeds vóór ze in zout gebracht werden, aannamen. Op het oogenblik van het brengen in de oplossing veranderde de kromming niet.

III. Van jonge, rechte, uiterst prikkelbare ranken der kamerplanten werden de toppen op de sub. I beschreven wijze geopereerd en in de zoutoplossing gebracht. Duur der proef $1\frac{1}{2}$ uur; in dezen korten tijd maakten de geopereerde deelen het volgende aantal windingen:

	Lengte van het geopereerde deel.	Aantal windingen:	
		Na $\frac{1}{4}$ uur.	Na $1\frac{1}{2}$ uur.
I.	2 Cm.	1	$1\frac{1}{4}$
II.	3 "	2	3
III.	3 "	$1\frac{1}{4}$	2

Windingen zeer eng. Contrôle-ranken bleven gedurende dezen tijd en langer recht.

IV. Van een rank werd over 3 Cm. van het jongste deel de bovenzijde voorzichtig afgesneden en dit stuk in 1 pCt. chloornatrium gelegd. Hier kromde het zich in drie uur tot $\frac{3}{4}$ winding; toen wreef ik het geopereerde deel herhaaldelijk langs de onderzijde, tengevolge waarvan het zich in eenige minuten tot $1\frac{1}{4}$ winding wond. De prikkeling had dus een vrij snelle beweging tengevolge.

V. Van een krachtige rank werden 1,5 Cm. van den top op te reeds meermalen beschreven wijze geopereerd; de afgenomen lamel toonde bij mikroskopisch onderzoek de beide vaatbundels der bovenzijde over hare geheele lengte. In 1 pCt zoutoplossing kromde het geopereerde deel zich in $\frac{1}{4}$ uur tot $1\frac{1}{4}$ winding op, toen werd het tienmaal voorzichtig langs de onderzijde gewreven, en maakte daarop in het vocht een zichtbare beweging, waardoor het in ongeveer één minuut zich tot $1\frac{1}{2}$ winding kromde.

VI. Ranken van kamerplanten, zeer voorzichtig van de bovenlamel over 2—3 Cm. lengte aan den top beroofd, werden in 1 pCt. zoutoplossing gebracht. Hier veranderden zij aanvankelijk de bij de operatie aangenomen kromming niet, en waren dus geschikt om door wrijven langs de onderzijde geprikkeld te worden. Ik wreef ze buiten het vocht (N⁰. III in het vocht) en bracht ze er terstond weer in. Tengevolge der prikkeling maakten zij zichtbare bewegingen. Het volgende tabelletje geeft het aantal windingen vlak vóór en vlak na de prikkeling aan.

	Aantal malen dat het geopereerde deel gewreven werd.	Aantal windingen:		Duur der beweging.
		Vóór.	Na.	
I.	30	0	$\frac{1}{8}$	5 min.
II.	30	0	$\frac{1}{4}$	± 2 "
III.	20	$\frac{3}{4}$	1	1 "
IV.	20	$\frac{7}{8}$	1	± 3 "

Vooraf bij N⁰. II was de beweging uiterst schoon met het oog te vervolgen. Na de opgegeven termijnen ging de beweging nog voort, doch langzamer.

Uit de medegedeelde feiten volgt:

1) Deelen van ranken, van welke men de opperhuid, het colenchym en de vaatbundels der bovenzijde voorzichtig heeft weggesneden, krommen zich in 1 pCt. zoutoplossingen, tengevolge der operatie in enge windingen op.

2) Dezelfde voorwerpen kunnen door wrijven der onderzijde er toe gebracht worden, snelle, voor het oog zichtbare, prikkelbewegingen te maken.

3) De passief uitgerekte weefsels der bovenzijde zijn dus voor

het tot stand komen der prikkelbewegingen onnoodig, de oorzaak van deze bewegingen zetelt dus in het parenchym

In verband met de beschouwingen, in het begin van dit hoofdstuk medegedeeld, geven deze feiten ons het recht, om de stelling uit te spreken :

Bij de bewegingen der ranken tengevolge van prikkeling, neemt de turgorkracht van het parenchym toe; deze toeneming is de mechanische oorzaak der bewegingen.

Of de turgorkracht in alle cellen van het parenchym even sterk toeneemt, of misschien in de cellen der bovenzijde sterker dan in die der onderzijde, is een vraag, die door latere onderzoekingen zal moeten opgelost worden.

Aan het slot van dit hoofdstuk wensch ik nog enkele feiten mede te deelen, die tot het behandelde in verband staan.

Ik heb getracht, de proeven met geopereerde ranken ook in water in plaats van in zwakke zoutoplossingen te doen. In dit geval rollen zich de geopereerde deelen natuurlijk terstond zeer snel op; na verloop van geruimen tijd, ziet men ze echter weer een deel hunner windingen verliezen; de snelle oprolling in het begin was dus ten deele het gevolg van toeneming der weefselspanning door het opnemen van water, ten deele van prikkeling, en bij langdurige rust ging deze laatste kromming weer verloren. Aan zwak gekromde deelen gelukte het mij in eenige proeven, door wrijven langs de onderzijde een snelle toeneming der kromming te veroorzaken. Ook dit bevestigt dus de reeds verkregen resultaten.

Snijdt men een rank voorzichtig in stukjes van 2 Cm. lengte, zoo treden er uit de wondviakten druppels water. Verwijdert men deze en prikkelt men dan de stukjes door wrijven langs de onderzijde, zoo krommen zij zich. Hierbij kunnen zij van buiten geen water opnemen. Men mag aannemen, dat het parenchym, tengevolge der verhoogde turgorkracht, het water uit de omliggende weefsels opzuigt, en zodoende in staat gesteld wordt de beweging tot stand te brengen.

Reeds DARWIN wees op het feit, dat ranken, die zich om te dikke steunsels gewonden hebben, aan haar bovenzijde talrijke dwarsplooiën krijgen. Ook bij *Sicyos* heb ik deze, soms zeer diepe en op korte afstanden weêrkeerende, plooiën herhaaldelijk

waargenomen. Zij pleiten m. i. voor de juistheid mijner conclusie, daar een toeneming der rekbaarheid der passieve weefsels, zonder toeneming der uittrekkende kracht, onder de gegeven omstandigheden deze plooiën niet wel zou kunnen veroorzaken.

VI. *Versnelling van de bewegingen der ranken,
door injectie met water.*

De in het vorige hoofdstuk medegedeelde proeven leerden ons, dat, bij de bewegingen der ranken tengevolge van prikkeling, de turgorkracht van het parenchym toeneemt. Met den naam van turgorkracht bestempel ik de kracht, waarmee de inhoud der levende cellen den celwand uitrekt (*Zellstreckung*, p. 2). Het is bekend, dat deze uitrekking daardoor plaats vindt, dat de celinhoud uit zijn omgeving water aantrekt, en daardoor het volumen der cellen vergroot.

Het vermogen van de in het celvocht opgeloste stoffen om water aan te trekken is dus de turgorkracht, en wij kunnen het in het vorige hoofdstuk verkregen resultaat dus ook zoo uitspreken, dat wij zeggen, dat, tengevolge der prikkeling, het wateraantrekkend vermogen van de bestanddeelen van het celvocht der parenchymcellen toeneemt.

Maar een toeneming van het wateraantrekkend vermogen heeft op zichzelf nog geen vergrooting der cellen, en dus geen beweging der rank tengevolge. Daartoe is natuurlijk noodzakelijk, dat de cellen ook in hare omgeving water vinden, dat ze kunnen opnemen. Onder gewone omstandigheden moeten zij dit water aan andere cellen onttrekken, die het op haar beurt weer uit het xyleem der vaatbundels moeten ontvangen. Dit zal dus een vertraging der beweging veroorzaken.

Nemen wij nu eens aan, dat het water aan de parenchymcellen rechtstreeks en zonder tegenwerkende krachten kon worden aangeboden, dan zou daarvan een aanzienlijke versnelling der beweging het gevolg moeten zijn. Omgekeerd, zou een dergelijke versnelling der beweging door gemakkelijker wateropneming een bewijs zijn, dat werkelijk de wateraantrekkende kracht grooter geworden was, ja zelfs zou men in de grootte dezer ver-

snelling een, alhoewel ruwe, maatstaf van de verandering der bedoelde kracht kunnen vinden.

Deze afhankelijkheid van de turgorkracht van de aanwezigheid van water, verdient eene nadere toelichting. Volgens de beschouwingen toch, die het uitgangspunt voor mijne onderzoekingen op dit gebied vormen *), is het protoplasma onder gewone omstandigheden impermeabel voor de vloeistof in de vacuole; de elastische spanning van den celwand kan deze vloeistof niet naar buiten persen. Slechts langs osmotischen weg kan een uitwisseling van stoffen plaats vinden. Van die stoffen, welke hier in aanmerking komen, kan zich echter alleen het water met voldoende snelheid door het protoplasma heen bewegen, de andere in den celinhoud voorkomende stoffen gaan, zoover mijne onderzoekingen toelaten daarover te oordeelen †), in korte tijden niet in waarneembare hoeveelheden door het protoplasma heen. Zoodra dus een parenchymatische cel met water in aanraking komt, zal zij trachten dit water op te nemen en zich daardoor te vergrooten. Maar bij toenemend volumen wordt ook de elastische spanning van den wand grooter, en eindelijk zal er tusschen de turgorkracht en deze elastische spanning een toestand van evenwicht intreden. Een watermolecule, dat dan door de turgorkracht naar den inhoud wordt getrokken, wordt door de drukking der celwanden met dezelfde kracht teruggedrukt; een vermeerdering van volume zal dus niet plaats vinden. In dezen toestand is dus de geheele turgorkracht actief.

Veronderstellen wij nu dat de turgorkracht door eenige oorzaak plotseling toeneemt, terwijl de cel niet door een vloeistof of door andere cellen omgeven is. Dan kan zij dus toch haar volumen niet vergrooten. In dezen toestand kan men dus zeggen, dat de turgorkracht gedeeltelijk inactief is. Eerst wanneer nu opnieuw water wordt toegevoerd, kan de turgorkracht geheel in werking treden, eerst dan wordt zij geheel actief §).

Hieruit volgt dus, dat wanneer aan een weefsel water niet

*) Zie mijn opstel in *Archiv. Néerl.* 1871, VI, p. 117.

†) *Ibidem* p. 124.

§) De elastische spanning der celwanden is dus alleen dan een maatstaf voor de turgorkracht, wanneer een vrije toevoer van water verzekerd is.

in voldoende hoeveelheid wordt toegevoerd, de turgorkracht der cellen onder bepaalde omstandigheden gedeeltelijk inactief zal kunnen zijn. In dit geval zal een kunstmatige toevoer van water plotseling de geheele turgorkracht actief maken en zodoende een vergrooting veroorzaken.

Omgekeerd, zal men uit de waarneming van een snelle uitzetting door toevoer van water mogen afleiden, dat de turgorkracht der cellen gedeeltelijk inactief was.

In de onverwonde ranken, houdt de elastische spanning der passief gerekte weefsels en die der celwanden van het parenchym evenwicht met de turgorkracht van het parenchym; dit verandert echter aan de vraag of de turgorkracht in een gegeven geval geheel of slechts ten deele actief is, volstrekt niets.

Deze overwegingen hebben mij er toe geleid, te trachten, de zoeven besproken omstandigheden te verwezenlijken.

Ik vond daartoe het middel in de bekende injectieproeven van DUTROCHET. Deze uitstekende onderzoeker toch leerde, dat men uit verschillende plantendeelen door middel der luchtpomp de intercellulaire lucht grootendeels kan verwijderen, en men deze, zoo het voorwerp onder de luchtpomp onder water wordt gehouden, bij het openen der kraan door water kan doen vervangen. Reeds een geringe luchtverdunning is in den regel voldoende om het gewenschte resultaat te verkrijgen; ook bij de ranken van *Sicyos* is dit het geval.

De vraag, die ik had te beantwoorden, was dus de volgende:
Worden de bewegingen, die ranken tengevolge van prikkeling maken, door injectie met water versneld?

Vóórdat ik deze vraag met goed gevolg kon beantwoorden, moest natuurlijk nog een andere beslist worden, n.l. die, *welken invloed injectie met water op niet geprikkelde ranken heeft?* Het zou toch zeer goed denkbaar zijn, dat in de niet geprikkelde ranken de turgorkracht der cellen niet altijd geheel actief was, en dus in staat zou zijn met een sterkere elastische spanning der passief gerekte weefsels dan de voorhandene, evenwicht te houden.

Hieruit volgt dat de proeven, in dit hoofdstuk te beschrijven, zich onder twee rubrieken laten brengen.

A. *De epinastische bewegingen.*

B. *De prikkelbewegingen.*

In elk dezer rubrieken kunnen dan weer drie onderafdeelingen onderscheiden worden, op dezelfde wijze als in hoofdstuk IV.

Aan het slot heb ik eindelijk nog eenige proeven over de werking van een injectie met slappe zoutoplossingen medegedeeld.

De methode der proeven was in alle gevallen dezelfde. De ranken werden, nadat zij het te onderzoeken stadium bereikt hadden, geteekend en voorzichtig in een laag en wijd cylinderglas in water gebracht. Daarbij moest alle prikkeling volkomen vermeden worden; de ranken werden daarom steeds met een pincet in het onderst deel vastgehouden; het bovenste in 't geheel niet aangeraakt. Om ze in het cylinderglas onder te houden en te beletten te drijven, plaats ik een metalen gaas, dat met vier veeren in het glas klemmend op en neer geschoven kan worden, even onder de oppervlakte van het water. Hierbij is de grootste zorg noodig om te maken, dat de aanraking met dit gaas geen prikkeling veroorzaakt. Gelukkig, dat gekromde ranken er natuurlijk slechts met de bovenzijde of een der zij-kanten mede in aanraking kunnen komen, dus niet met de prikkelbare zijde. Eveneens moet men tijdens het pompen zorgen, prikkeling der ranken te vermijden. Na het pompen werden de ranken voorzichtig uit het cylinderglas genomen en in vlakke schaaltes met water gelegd, ook daarbij werden ze met een pincet slechts aan het ondereinde aangevat.

Dat bij al deze voorzorgen prikkeling der ranken tijdens de bewerking volkomen vermeden kan worden, leeren die proeven uit de eerste afdeeling, bij welke de injectie van rechte ranken volstrekt geen kromming veroorzaakte.

De vraag, of injectie met water onder de gegeven omstandigheden nadeelig voor het leven der ranken is, verdiende, vooral met het oog op de nadeelige resultaten der injectie, door DUTROCHET in sommige gevallen waargenomen, door een rechtstreeksche proef beantwoord te worden. Hiertoe koos ik jonge ranken, alle nog hyponastisch gekromd, doch in verschillende stadiën der strekking, injiciëerde ze onder de luchtpomp bij denzelfden graad van luchtverdunning, die ook in alle overige proeven gebruikt werd, bracht ze in een vlak schaalte onder water, en liet ze zoo gedurende 12 dagen aan haar lot over.

Onder deze omstandigheden gingen ze voort te groeien, strekten zich recht, bleven een poos recht en begonnen daarna zich epinastisch te krommen, tot ze geheel in enge windingen opgerold waren. Ze doorliepen dus de gewone fasen van het leven, zonder dat een andere schadelijke invloed dan hoogstens een vertraging tengevolge van de geringere toetreding der zuurstof, kon worden waargenomen. Het aantal windingen bedroeg bij:

	N ^o . 1.	N ^o . 2.	N ^o . 3	N ^o . 4	N ^o . 5.
9 Aug. (begin)	— $\frac{3}{8}$	— $1\frac{1}{4}$	— $2\frac{1}{8}$	— $2\frac{1}{2}$	— $\frac{3}{4}$
11 "	0	0	0	— $\frac{1}{2}$	+ $\frac{3}{4}$
12 "	$2\frac{1}{2}$	0	0	0	$\frac{3}{4}$
13 "	7	$2\frac{1}{2}$	0	0	1
14 "	7	4	$\frac{1}{2}$	0	$4\frac{1}{2}$
15 "	$8\frac{1}{2}$	$4\frac{1}{2}$	2	3	5
16 "	$8\frac{1}{2}$	$4\frac{1}{2}$	$3\frac{1}{4}$	5	6
21 "	$8\frac{1}{2}$	$4\frac{1}{2}$	5	6	$6\frac{1}{2}$

N^o. 1 en 2 waren hoofdranken, N^o. 3—5 zijranken. Het teeken — geeft de nog overgebleven hyponastische windingen aan; bij de overigen is de bovenzijde convex.

Men ziet dat de ranken na injectie, onder water, de verschillende fasen van het leven op de gewone wijze doorliepen.

Ik ga thans over tot de beschrijving der proeven.

A. EPINASTISCHE BEWEGINGEN.

α. Periode der strekking.

I. Een jonge hoofdrank met $3\frac{1}{4}$ hyponastische windingen werd met water geïnjectieerd. Na drie kwartier waren de windingen tot $2\frac{3}{4}$ gedaald, ruim drie uur later tot 2, nog 14 uur later tot $\frac{1}{4}$ w.

Vlak na de injectie bedroeg dus de vermindering in drie kwartier $\frac{1}{2}$ w., later in ruim drie uur slechts $\frac{3}{4}$ en in 14 uur slechts $1\frac{3}{4}$. De injectie had dus een duidelijke versnelling der beweging tengevolge.

II. Twee oudere hoofdranken met nog $1\frac{1}{4}$, resp. $\frac{3}{8}$ hyponastische winding, werden geïnjectieerd. Na $\frac{5}{4}$ uur hadden ze

nog slechts $\frac{3}{4}$, resp. $\frac{1}{8}$ winding; anderhalf uur later nog $\frac{3}{4}$, resp. 0, nog drie uur later $\frac{1}{2}$, resp. 0 w.

Dus terstond na de injectie in $\frac{5}{4}$ uur $\frac{1}{2}$, resp. $\frac{1}{4}$ verloren, daarna in $1\frac{1}{2}$ uur 0, resp. $\frac{1}{8}$, later in drie uur $\frac{1}{4}$, resp. 0 verloren. Dus ook hier een duidelijke versnelling der beweging tengevolge der injectie.

III. Drie zijranken werden op gelijke wijze behandeld. Aantal windingen:

	Vóór.	Na $\frac{5}{4}$ uur.	Na $2\frac{3}{4}$ uur.	Na 6 uur
N ^o . 1	$2\frac{1}{8}$	$1\frac{1}{2}$	$1\frac{1}{4}$	$1\frac{1}{8}$
" 2	$2\frac{1}{2}$	2	$1\frac{7}{8}$	$1\frac{5}{8}$
" 3	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$

Deze proef bevestigt het resultaat der beide vorige.

Contrôle-proeven leerden, dat ranken zonder injectie, aan de plant gelaten, gewoonlijk 2—3 dagen noodig hebben om de laatste 1—3 windingen te strekken.

De versnellende werking der injectie strekte zich dus in de medegedeelde proeven wellicht over den geheelen duur der proef uit.

Conclusie.

Tijdens de epinastische strekking wordt de beweging door injectie met water tijdelijk versneld.

β. Tweede periode, rechte ranken.

IV. Twee rechte ranken werden geïnjectieerd, daarbij bleven zij gedurende geruimen tijd geheel recht.

Bij herhaling dezer proef geschiedt het soms, dat ondanks alle voorzorgen de ranken geprikkeld worden. Zij maken dan een meestal zwakke kromming aan den top, doch worden dan binnen zeer korten tijd weer recht. Ik nam zulke krommingen waar van $\frac{1}{4}$, $\frac{5}{8}$ en $\frac{3}{4}$ winding, na een paar uur waren de ranken weer recht.

Conclusie.

Bij volkomen vermindering van prikkeling, blijven rechte ranken bij injectie recht.

γ. Periode der epinastische oprolling.

V. Een rank van een in de kamer staande plant was juist begonnen zich epinastisch op te rollen en had in de onderhelft $1\frac{1}{8}$ winding gemaakt; de top van meer dan 3 cM. was nog recht. Toen werd zij voorzichtig geïnjectieerd. Het aantal windingen bedroeg:

		Toeneming.
Vóór de injectie	$1\frac{1}{8}$	
Na 5 minuten	$1\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$
" 12 "	$1\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$
" 40 "	$1\frac{1}{2}$	0
" 2 uur	$1\frac{3}{4}$	$\frac{1}{4}$
" 4 "	$2\frac{1}{2}$	$\frac{3}{4}$
" 8 "	$3\frac{1}{2}$	1.

De top bleef gedurende al dien tijd recht.

In de eerste twaalf minuten na de injectie bedroeg de toeneming van het aantal windingen $\frac{3}{8}$ w., daarna per uur slechts $\frac{1}{8}$ — $\frac{3}{8}$.

De injectie versnelde dus de epinastische beweging tijdelijk zeer aanzienlijk. Het schijnt, alsof op de versnelling eerst een periode van vertraging volgt, vóór de beweging weer haar gewonen voortgang neemt.

IV. Ranken, die aan planten in de kamer begonnen waren zich epinastisch te krommen, werden voorzichtig afgeknipt en geïnjectieerd. Het aantal windingen bedroeg:

	N ^o . 1.	N ^o . 2.	N ^o . 3.
Vóór de injectie	$1\frac{3}{4}$	$2\frac{1}{2}$	$7\frac{1}{2}$
10 minuten daarna	$1\frac{3}{8}$	3	$8\frac{1}{2}$
$\frac{1}{2}$ uur later	2	3	$8\frac{1}{2}$
$1\frac{1}{2}$ " "	2	3	$8\frac{1}{2}$.

De toppen dezer ranken waren recht.

De injectie had dus eerst een snelle toeneming der windingen, daarna gedurende eenigen tijd stilstand der beweging ten gevolge.

Niet altijd vertoonen ranken de versnelling der beweging door injectie; soms schijnt de injectie volstrekt geen invloed

uit te oefenen; ik nam dit bij een aantal ranken met zeer trage beweging bij lage temperatuur (17° C.) waar.

VII. Een zeer groote rank, in de kamer gegroeid, had $1\frac{1}{2}$ epinastische windingen gemaakt, die ongeveer $\frac{2}{3}$ van de rank omvatten, één derde deel aan den top was nog recht. Deze rank werd nu geïnjectieerd, de windingen werden talrijker en enger; het derde gedeelte aan den top bleef geheel recht.

Het aantal windingen bedroeg:

		Toeneming.
Vóór de injectie	$1\frac{1}{2}$	
Na 7 minuten	$2\frac{1}{2}$	1
" 45 "	3	$\frac{1}{2}$
" $4\frac{1}{2}$ uur	$4\frac{1}{2}$	$1\frac{1}{2}$

Men ziet dat de versnelling der beweging door injectie zeer aanzienlijk was.

VIII. Een rank, die reeds $2\frac{3}{4}$ winding epinastisch gemaakt had, doch wier top nog recht was, werd met water geïnjectieerd. Na $\frac{3}{4}$ uur toonde zij $4\frac{1}{4}$ winding, na 4 uur $5\frac{1}{4}$ winding. Toeneming in de eerste $\frac{3}{4}$ uur dus $\frac{1}{2}$ w., in de volgende $3\frac{1}{4}$ uur 1 w. Een versnelling door de injectie is dus duidelijk.

Conclusie.

Tijdens den aanvang der epinastische oprolling heeft injectie met water een voorbijgaande versnelling der beweging ten gevolge.

B. PRIKKELBEWEGINGEN.

δ . *Beweging ten gevolge van wrijven, enz.*

IX. Twee ranken werden door wrijven aan de onderzijde geprikkeld en terstond daarop met water geïnjectieerd. Daardoor rolden zij zich snel op en vertoonden de volgende aantallen windingen:

	N ^o . 1.	N ^o . 2.
Na 1 minuut	$2\frac{1}{4}$	4
" 4 minuten	$4\frac{1}{4}$	$5\frac{3}{4}$
" 40 "	5	13.

N^o. 1 werd toen geplasmolyseerd, en verloor dien ten gevolge $2\frac{1}{4}$ winding; de overblijvende $2\frac{3}{4}$ waren wijder dan vóór de plasmolyse. Bij het snelle winden ten gevolge der injectie, vond dus ook een blijvende verlenging plaats.

X. Een zeer prikkelbare rank, geheel recht en alleen aan den top een weinig omgekruld, werd door tienmaal herhaald wrijven met een metalen staaf langs de onderzijde geprikkeld; dien ten gevolge krulde zij zich zeer snel op, en werd toen na eenige minuten met water geïnjectieerd. Het aantal windingen veranderde daarbij als volgt:

Vóór de injectie	$2\frac{1}{4}$
Na 3 minuten	$2\frac{3}{4}$
" 20 "	$4\frac{3}{4}$
" 60 "	5.

Het aantal windingen nam dus veel sterker toe dan dit zonder injectie het geval zou zijn geweest. Door plasmolyse bleek, dat van de vijf gemaakte windingen $2\frac{1}{2}$ op blijvende verlenging, en evenveel op turgoruitrekking berustten.

XI. Een rank werd met al haar zijtakken afgesneden en bij het overbrengen uit den tuin naar het laboratorium door toevallige oorzaken geprikkeld en terstond daarop met water geïnjectieerd. De hoofdrank was ± 20 , de twee grootste zijrankens 9 resp. 6 cM. lang. Vóór de injectie waren alle drie bijna recht, terstond na de injectie begonnen zij van den top af zich in zeer enge windingen op te rollen. Na een kwartier waren 5, 4, 1 cM. aan den top geheel opgerold, het overige nog recht. Zie hier de toeneming van het aantal windingen:

	N ^o . 1.	N ^o . 2.	N ^o . 3.
Vóór de injectie	$\frac{1}{4}$	0	0
Na 8 minuten	$2\frac{3}{4}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{5}{8}$
" 10 "	$4\frac{1}{4}$	1	—
" 15 "	$6\frac{1}{2}$	$1\frac{3}{4}$	$\frac{7}{8}$
" 25 "	8	$2\frac{1}{2}$	—
" 40 "	$9\frac{1}{4}$	—	1
" $2\frac{1}{4}$ uur	12	—	$1\frac{1}{4}$

N^o. 1 is de hoofdrank, N^o. 2 en 3 de beide zijranken.

N^o. 2 werd toen zij $2\frac{1}{2}$ winding bereikt had geplasmolyseerd, en verloor daardoor 2 windingen.

N^o. 1 en 3 bleven in het water; dáár verloor N^o. 3 in den loop van 20 uren alle windingen en werd recht; de hoofdrank verloor er 4 en behield er 8.

Conclusie.

Krommingen, door wrijven ontstaan, worden door injectie zeer aanzienlijk versterkt.

ε. Omwinding van steunsels.

XII. Potplanten, die sedert een paar dagen in het laboratorium stonden, hadden den 9^{den} Augustus een aantal rechte ranken gemaakt. Ik plaatste tegen den achterkant van deze, op geringen afstand van den top, ijzerdraden van 2 mM. dikte en liet ze zich hierom krommen. Na korter of langer tijd werden dan de ranken afgesneden en voorzichtig met water geïnjectieerd.

N^o. 1 maakte in 10 minuten om het steunsel $3\frac{1}{8}$ losse windingen. Deze vermeerderden door injectie als volgt:

Na 8 minuten tot	$4\frac{1}{2}$ w.
" 12 " "	$6\frac{1}{4}$ "
" 18 " "	$7\frac{1}{2}$ "
" 35 " "	10 "
" 70 " "	12 " .

Daarna ging de beweging terug en vertoonde de rank:

Na 2 uur	9 w.
" 4 "	$6\frac{1}{2}$ "
" 5 "	6 " .

N^o. 2 maakte in $\frac{1}{2}$ uur $1\frac{1}{4}$ winding om het steunsel; toen werd zij geïnjectieerd. Aantal windingen:

Na 3 minuten	$1\frac{3}{4}$
" 18 "	$3\frac{1}{4}$
" 40 "	$3\frac{1}{2}$.

Toen keerde de rank terug en werd in drie uren weer geheel recht.

N^o. 3 maakte in $\frac{1}{2}$ uur $1\frac{1}{4}$ winding om het steunsel; deze vermeerderden door injectie in $\frac{1}{2}$ uur tot $3\frac{1}{2}$ w.; toen ging de rank terug en werd na vier uren weer recht.

N^o. 4 had om het steunsel $\frac{1}{2}$ winding gemaakt en werd toen geïnjicieerd. Aantal windingen:

Na 20 minuten	$7\frac{1}{4}$
" $1\frac{1}{2}$ uur	$7\frac{3}{4}$
" 3 "	6
" 5 "	$4\frac{1}{2}$
" 8 "	3 .

In al deze gevallen had dus de injectie een plotselinge en zeer aanzienlijke versnelling der beweging ten gevolge; deze is in den beginne zoo snel, dat men haar zeer gemakkelijk met het oog kan volgen en wordt dan allengs langzamer. Na eenigen tijd houdt zij op, en daar ook de prikkel sinds de injectie heeft opgehouden te werken, strekt de rank zich nu langzamerhand weer, soms geheel, soms slechts ten deele. Dit laatste hangt natuurlijk van den ouderdom der rank af.

XIII. Ranken van potplanten in de kamer, geheel recht, werden den 13^{den} Augustus bij 21^o C. gedurende drie minuten met ijzerdraden in aanraking gebracht; zij bogen zich om deze, en werden terstond daarna afgeknijpt en met water geïnjicieerd. Het aantal windingen bedroeg:

	N ^o . 1.	N ^o . 2.	N ^o . 3.
Vóór de injectie	1	1	$\frac{3}{4}$
Na 1 minuut	2	$2\frac{1}{4}$	1
" 20 minuten	$5\frac{3}{4}$	$5\frac{1}{2}$	4
" 5 kwartier	6	$4\frac{3}{4}$	$3\frac{3}{4}$
" 5 uur	$2\frac{1}{2}$	—	— .

Na 5 kwartier werden N^o. 2 en 3 geplasmolyseerd, en verloren daardoor slechts $2\frac{3}{4}$ resp. $1\frac{1}{2}$ van hunne windingen; deze bleken dus ten deele op blijvende verandering te berusten.

N^o. 1 bleef in het water en had zich na 24 uren epinastisch tot 13 windingen opgerold.

De injectie had dus een aanzienlijke versterking der krommingen ten gevolge. Zonder injectie zouden deze, na de wegneming van het steunsel, slechts langzaam en weinig zijn toegenomen, ten gevolge der nawerking. Na korter of langer tijd houden de werking van den prikkel en die der injectie op, en beginnen de ranken zich allengs weer te strekken, even als ze dit ook zonder injectie zouden gedaan hebben.

XIV. Twee rechte ranken werden uit den tuin gehaald en gedurende 5 minuten op een paar cM. afstand van hun top aan de achterzijde met een dun koperdraad in aanraking gebracht en daarna terstond geïnjectieerd. Het aantal windingen bedroeg:

	N ^o . 1.	N ^o . 2.
Vóór de injectie	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$
5 minuten daarna	1	—
8 " "	2	$\frac{3}{4}$
9 " "	3	—
10 " "	$3\frac{1}{2}$	$\frac{7}{8}$
14 " "	5	—
22 " "	7	$1\frac{1}{4}$
42 " "	—	$1\frac{1}{2}$.

Na 22 minuten werd N^o. 1 in sterke zoutoplossing gebracht en verloor daar 4 van de 7 windingen. N^o. 2 bleef in water, ontwond zich in eenige uren tot $\frac{1}{4}$ w. en wond zich toen weer epinastisch op.

Men ziet dat de injectie de kromming versterkt, en wel zeer aanzienlijk bij N^o. 1. Verder, dat de krommingen in zooverre voorbijgaande zijn als de rank, bij voortdurend verblijf in water, zich later weer strekken kan; dat ze echter (blijkens N^o. 1) met eene bij plasmolyse blijvende verlenging gepaard gaan.

XV. Twee ranken van kamerplanten maakten om dikke ijzerdraden in omstreeks een uur $\frac{3}{4}$, resp. $2\frac{3}{8}$ windingen, deze lagen vast tegen het steunsel aan. Toen werden ze geïnjectieerd. Aantal windingen:

	N ^o . 1.	N ^o . 2.
Vóór de injectie	$\frac{3}{4}$	$2\frac{3}{8}$
Na $\frac{3}{4}$ uur	$3\frac{1}{2}$	$3\frac{1}{2}$
" 4 "	$\frac{3}{4}$	$2\frac{1}{2}$
" 20 "	7	11 .

Dus, terstond na de injectie een snelle kromming, daarna eerst afnemings, dan weer toenemings van het aantal windingen; het laatste ten gevolge van epinastie.

XVI. Ranken van potplanten maakten om steunsels windingen en werden daarna met water geïnjectieerd (13 Augustus). Het aantal windingen bedroeg:

	N ^o . 1.	N ^o . 2.
Vóór de injectie	1	3 ¹ / ₂
Na 1/2 uur	3	14 .

Nu werden beiden in sterke zoutoplossing geplasmolyseerd; het aantal windingen bedroeg na 20 uur bij N^o. 1: 1 w., bij N^o. 2: 7 w.

De injectie had dus een snelle toenemings der windingen ten gevolge; deze windingen berustten voor een groot deel op turgor-uitrekking, voor het overige echter op blijvende verlenging.

XVII. Een rechte rank, uit den tuin gehaald en in een glas met water gezet, maakte om een 3 mM. dikken koperdraad in omstreeks 1¹/₂ uur 4¹/₄ winding. Toen werd zij geïnjectieerd, waardoor de windingen in 10 minuten tot 5¹/₂, in 50 minuten tot 8¹/₂ toenamen. Van deze verloor zij nu door plasmolyse slechts 3¹/₂; 5 windingen bleven daarbij over.

Het resultaat is hetzelfde als in de vorige proeven.

XVIII. In de laatste plaats heb ik een aantal ranken, die een steunsel gevat hadden, en zich tusschen dit en haar basis in schroefwindingen hadden opgerold, met water geïnjectieerd. Daar ze keerpunten hadden, wordt het aantal windingen door meerdere cijfers aangegeven; de teekens + geven de ligging der keerpunten aan, het eerste cijfer het aantal windingen tusschen de basis en het eerste keerpunt.

Een jonge rank werd den 30^{sten} Augustus geïnjectieerd. Het aantal windingen bedroeg vóór de injectie 1¹/₂ + 1¹/₂ + 1¹/₄, na 20 minuten 2 + 2 + 1³/₄, en na 4 uur 2 + 2 + 2.

Een jonge rank, een weinig ouder dan de vorige, met 5 + 7 windingen werd geïnjectieerd; het aantal steeg in 8 minuten tot 5 + 8, en bleef toen gedurende 1¹/₂ uur onveranderd (29 Aug.).

Een aantal oude ranken werden met de volgende aantallen windingen geïnjectieerd:

N ^o . 1.	$6\frac{1}{2}$	+	$5\frac{1}{2}$
" 2.	5	+	6
" 3.	6	+	$6\frac{1}{2}$
" 4.	2	+	2
" 5.	$4\frac{1}{2}$	+	3 + 2.

Zij veranderden noch terstond na de injectie, noch in den loop van eenige uren daarna, het aantal hunner windingen.

Deze proef leert dus, dat in jonge ranken alle windingen tusschen het steunsel en de basis door injectie een weinig toemen, in iets oudere, alleen die in 't jongste deel der rank; op oude ranken heeft injectie geen merkbaaren invloed.

Conclusiën.

1. De krommingen van ranken om steunsels worden door injectie soms meer, soms minder, meestal zeer aanzienlijk versterkt. De bewegingen der ranken zijn kort na de injectie gewoonlijk als zoodanig zichtbaar.

2. Deze versterking is tijdelijk, na meestal korten tijd beginnen de ranken zich weer te strekken.

3. Deze krommingen bestaan steeds ten deele in turgornutrekking, ten deele in een bij plasmolyse blijvende verandering.

4. De schroefwindingen van ranken tusschen het steunsel en de basis der rank worden aanvankelijk door injectie versterkt, als zij ouder zijn niet meer.

ζ. Teruggaande beweging na wegneming van het steunsel.

XIX. Den 14^{den} Augustus, bij 20^o C., werden aan potplanten in de kamer twee prachtig ontwikkelde rechte ranken uitgezocht, en op de gebruikelijke wijze met steunsels in aanraking gebracht. Als steunsels dienden ijzerdraden van 2 mM. dikte. Na $\frac{1}{4}$ uur werden deze weggenomen; de beweging duurde nog een poos voort, en keerde daarna langzaam terug; midden in de teruggaande beweging werden ze zeer voorzichtig afgeknipt, onder de luchtpomp gebracht en geïnjectieerd. Het aantal windingen bedroeg:

	N ^o . 1.	N ^o . 2.
Na $\frac{1}{4}$ uur	$\frac{7}{8}$	2
" 25 minuten	$1\frac{1}{2}$	$2\frac{1}{2}$
" 45 "	1	$2\frac{1}{2}$
" 65 "	$\frac{1}{2}$	$1\frac{1}{4}$
" $1\frac{1}{4}$ uur	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$.

Nu werden beiden geïnjicieerd:

8 minuten daarna	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$
15 " "	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$
30 " "	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$
$1\frac{1}{2}$ uur "	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$
$2\frac{1}{2}$ " "	0	0 .

Daarna bleven ze recht, tot ze zich epinastisch gingen opwinden.

Conclusie.

De injectie had dus geen versnelling der beweging tengevolge, integendeel, zij schijnt haar vertraagd te hebben.

C. INJECTIE MET ZWAKKE ZOUTOPLOSSINGEN.

XX. Rechte ranken uit den tuin werden met 5 pCt. chloor-natriumplossing onder de luchtpomp geïnjicieerd. Vlak vóór de injectie waren ze langs een maatstaf gelegd om ze te meten, en daardoor geprikkeld. Ten gevolge hiervan maakten zij aan hun top enge windingen, die, nadat de prikkel opgehouden had te werken, weer gedeeltelijk verloren gingen. Het aantal windingen bedroeg:

	Na $\frac{1}{2}$ uur.	Na 70 minuten.	Na $1\frac{1}{2}$ uur.
N ^o . 1.	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$
" 2.	$2\frac{1}{4}$	$1\frac{3}{4}$	$\frac{1}{2}$
" 3.	$2\frac{1}{2}$	1	$\frac{1}{2}$
" 4.	$\frac{1}{4}$	0	0
" 5.	$1\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$.

N^o. 2 en 3 wonden zich later, in omstreeks 20 uur, nog eens tot $2\frac{1}{2}$, resp. 2 windingen op.

XXI. Ook zonder injectie door middel van de luchtpomp, vertoonen ranken, die door verschillende oorzaken geprikkeld zijn, in zwakke zoutoplossingen het verschijnsel der topkrulling. Zoo maakten rechte ranken :

In 4 pCt. in eenige dagen $4\frac{1}{2}$ en $3\frac{1}{2}$ w. aan hun top.

In 5 pCt. in drie uur 3 en 2 w. aan den top; het eerste exemplaar, daarna in 20 pCt. gebracht, verloor daar slechts $1\frac{1}{2}$ van de 3 windingen.

In 7—8 pCt. wordt daarentegen de bovenzijde concaaf, evenals in 20 pCt.

XXII. Drie ranken, uit den tuin gehaald, werden gedurende korten tijd bij 31° C. met een steunsel in aanraking gebracht, en één (N^o. 2) van een potplant werd bij 22° C. op dezelfde wijze behandeld. Nadat ze om het steunsel eenige windingen gemaakt hadden, werden twee (N^o. 1 en 2) met 1 pCt., de twee andere (N^o. 3 en 4) met 2 pCt. chloornatriumoplossing onder de luchtpomp geïnjectieerd. Het aantal windingen bedroeg, bij de injectie met 1 pCt. chloornatrium:

	N ^o . 1.	N ^o . 2.
Vóór de injectie	1	2
Na 4 minuten	$1\frac{1}{2}$	$3\frac{1}{4}$
" 6 "	$1\frac{3}{4}$	$3\frac{1}{2}$
" 17 "	2	$3\frac{1}{2}$
" 40 "	$2\frac{3}{4}$	$3\frac{1}{2}$
" $1\frac{3}{4}$ uur	$2\frac{3}{4}$	$2\frac{1}{4}$
" $4\frac{1}{2}$ "	$1\frac{1}{2}$	$7\frac{1}{4}$
" 24 "	6	11 .

De aanraking met het steunsel had 10 minuten geduurd.

Bij N^o. 3 en 4, injectie met 2 pCt. chloornatrium, duurde de aanraking met het steunsel 25 minuten. Het aantal windingen bedroeg:

	N ^o . 3.	N ^o . 4.
Vóór de injectie	$1\frac{3}{4}$	$1\frac{5}{8}$
Na 2 minuten	$2\frac{3}{4}$	$3\frac{1}{2}$
" 25 "	4	$4\frac{1}{2}$
" $1\frac{1}{2}$ uur	4	$3\frac{1}{4}$
" $4\frac{1}{2}$ "	$8\frac{1}{4}$	6
" 24 "	14	11 .

De ranken waren in beide oplossingen frisch en stijf.

Deze proef toont aan, dat injectie met 1 en 2 pCt. chloornatrium de kromming om een steunsel aanzienlijk versnelt, evenals injectie met water dit doet. Ook de verdere verschijnselen zijn dezelfde als bij de injectie met water: eerst vermindering der windingen en daarna weer epinastische oprolling der ranken.

De versnellende werking der zoutoplossingen is echter geringer dan die van water.

Het zij mij vergund, er aan te herinneren, dat rechte ranken, in 1 pCt. oplossing gebracht, haar lengte aanvankelijk niet veranderen, terwijl zij in 2 pCt. zich verkorten. Na eenigen tijd verlengen zij zich in beide gevallen door groei. Zie blz. 86.

XXIII. Twee ranken uit den tuin werden, bij 31° C., in glaasjes met water staande, met een steunsel in aanraking gebracht, en kromden zich daarom in een kwartier tot $\frac{1}{4}$ en $\frac{3}{8}$ winding. Toen werden ze met 4 pCt. chloornatriumoplossing geïnjectieerd. Het aantal windingen bedroeg:

	N ^o . 1.	N ^o . 2.
Vóór de injectie	$\frac{1}{4}$	$\frac{3}{8}$
Na 5 minuten	$\frac{3}{4}$	$1\frac{7}{8}$
" 1 uur	$\frac{3}{4}$	$1\frac{3}{4}$
" 4 "	$\frac{3}{8}$	0
" 20 "	$\frac{1}{4}$	$\frac{3}{4}$

De injectie had dus een versnelling der beweging tengevolge; hierop volgde een teruggaande beweging, en bij N^o. 2 later weer een begin van epinastische oprolling.

XXIV. Vier rechte ranken, uit den tuin gehaald en in cilinderglaasjes met water staande, werden bij 31° C. met steunsels in aanraking gebracht, zij kromden zich om deze in $\frac{1}{2}$ —1 uur en werden daarna onder de luchtpomp met 5 pCt. chloornatriumoplossing geïnjectieerd. Het aantal windingen bedroeg:

	N ^o . 1.	N ^o . 2.
Vóór de injectie	1	$1\frac{5}{8}$
Na 5 minuten	$\frac{1}{2}$	$1\frac{3}{4}$
" 1 uur	$\frac{1}{4}$	$1\frac{1}{8}$
" 3—4 uur	0	1

	N ^o . 3.	N ^o . 4.
Vóór de injectie	$\frac{3}{8}$	$3\frac{1}{4}$
Na 3 minuten	—	$4\frac{1}{4}$
" 10 "	$\frac{1}{8}$	$3\frac{3}{4}$
" $2\frac{1}{2}$ uur	$\frac{1}{8}$	3
" 20 "	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{2}$

N^o. 1—3 waren aan 't eind der proef vrij slap, N^o. 4 vrij stijf.

Het resultaat was, dat bij N^o. 1 en 3 de zoutoplossing de kromming terstond en blijvend verminderde, evenals een veel sterkere oplossing dit gedaan zou hebben, terwijl N^o. 2 en 4 zich gedroegen alsof zij met een zwakkere oplossing geïnjectieerd waren; wellicht is dit verschil daaraan toe te schrijven, dat N^o. 2 en 4 onder den invloed van het steunsel zich reeds sterker gekromd hadden dan N^o. 1 en 3.

Conclusie.

1. In zoutoplossingen van 4—5 pCt. maken ranken topkrulling.

2. Zoutoplossingen van 1—2 pCt. versnellen de beweging om een steunsel op dezelfde wijze als injectie met water.

3. Zoutoplossingen van 4 pCt., en in enkele gevallen van 5 pCt. doen dat eveneens, doch veel minder sterk; in de meeste gevallen werkt een oplossing van 5 pCt. even als sterke zoutoplossingen, den turgor opheffend.

Deze feiten winnen aan belangrijkheid, wanneer men bedenkt, dat niet geprikkelde ranken in 2—5 pCt. zoutoplossing een gedeelte van haren turgor verliezen en zich verkorten, terwijl bij 4—5 pCt. bij zulke ranken in de cellen van het parenchym reeds de plasmolyse begint.

Algemeene Conclusie.

Trachten wij thans uit de beschreven proeven de algemeene empirische resultaten af te leiden.

1. Alle bewegingen der ranken worden door injectie met water voorbijgaande versterkt; alleen de teruggaande beweging,

na wegneming van het steunsel, maakt hierop in het onderzochte stadium een uitzondering.

2. Rechte, niet geprikkelde, ranken blijven bij injectie met water recht.

3. De versnelling is bij de prikkelbewegingen veel aanzienlijker dan bij de epinastische bewegingen; de ranken bereiken bij korten duur van de prikkeling een veel aanzienlijker graad van kromming dan ze onder de gegeven omstandigheden ooit zonder injectie zouden kunnen bereiken.

Overeenkomstig met de beschouwingen, in het begin van dit hoofdstuk uitéengezet, kunnen wij dus thans als bewezen beschouwen:

4. Dat de turgorkracht van het parenchym der ranken, tijdens de epinastische strekking, en later tijdens de epinastische oprolling, ten deele inactief is.

5. Dat prikkels de turgorkracht plotseling zeer aanzienlijk verhoogen, veel meer dan door de onder gewone omstandigheden tot stand komende bewegingen aangeduid wordt.

VII. *Over het aandeel van turgor en groei aan de bewegingen van andere ranken.*

De onderzoekingen, in de vorige hoofdstukken beschreven, hadden geenszins ten doel, eenvoudig de bewegingsverschijnselen van de ranken van *Sicyos* nader te leeren kennen; deze ranken dienden mij slechts als een geschikt voorbeeld, om het aandeel dat turgor en groei aan de groeikrommingen van veelcellige organen in het algemeen bezitten, te bestudeeren. De snelheid der bewegingen deed mij deze ranken boven andere voorwerpen kiezen, daar het te verwachten was dat de moeilijkheden, die aan het onderzoek in den weg stonden, bij snelle bewegingen het gemakkelijkst te overwinnen zouden zijn.

Ik zou echter den weg van het zuiver experimenteele onderzoek verlaten, zoo ik de voor *Sicyos* gevonden resultaten, zonder verdere proeven, voor alle groeikrommingen geldig verklaarde.

Ook is het algemeene resultaat van te groot belang, om

thans, nu de methoden voor het experimenteele onderzoek gevonden zijn, alleen naar analogie te beslissen. Zulk een handelwijze moge vroeger geoorloofd en doelmatig geweest zijn, thans is zij dit voorzeker niet meer.

Ik heb daarom in de eerste plaats de bewegingen van ranken van andere planten, met het oog op de hier behandelde vragen, bestudeerd, in de tweede plaats echter ook de groei-krommingen van andere organen. Deze laatsten zullen in het volgende hoofdstuk besproken worden.

Daar de proeven met ranken slechts herhalingen van die met *Sicyos* waren, kan ik voor de algemeene beschrijving en de in acht te nemen voorzorgen verwijzen naar de in de vorige hoofdstukken gegeven beschrijving der methode, en ga ik dus terstond tot de behandeling der proeven zelve over.

A. CUCURBITA PEPO.

I. *Plasmolyse tijdens de epinastische strekking.*

Een jonge hoofdrank en een zijrank, beiden nog hyponastisch gewonden (bovenzijde concaaf) werden in de zoutoplossing gebracht. Als zoutoplossing gebruikte ik in deze en alle volgende proeven dezelfde oplossing als in de proeven met *Sicyos*, namelijk 20 pCt. chloornatrium. Het aantal windingen bedroeg:

	N ^o . 1.	N ^o . 2.
Vóór de plasmolyse	1 ¹ / ₄	1 ¹ / ₈
Na 1/2 uur	1 ¹ / ₂	1 ¹ / ₂
" 20 "	2	1 ¹ / ₂

In beide gevallen nam dus het aantal windingen, ten gevolge van de opheffing van den turgor, toe. De turgoruitrekking was dus aan de bovenzijde grooter dan aan de onderzijde.

II. *Plasmolyse tijdens de epinastische oprolling.*

Drie op elkander volgende ranken van een zelfden tak, allen reeds beginnende de epinastische krommingen in de onderste helft te maken, en een eveneens epinastisch opgerolde zijrank,

(N^o. 4) werden in de zoutoplossing gebracht. Het aantal windingen bedroeg:

	N ^o . 1.	N ^o . 2.	N ^o . 3.	N ^o . 4.
Vóór de plasmolyse	1 ¹ / ₄	3 ¹ / ₈	3 ¹ / ₂	2 ¹ / ₄
Na 40 minuten	3 ³ / ₄	2 ³ / ₄	3 ¹ / ₄	2
" 5 uur	—	—	2 ⁷ / ₈	1 ³ / ₄
" 20 "	3 ³ / ₄	2 ³ / ₄	2 ³ / ₄	1 ¹ / ₂
Totale vermindering	1 ¹ / ₂	3 ³ / ₈	3 ³ / ₄	3 ³ / ₄

In alle exemplaren nam dus het aantal windingen ten gevolge van de opheffing van den turgor af. De turgoruitrekking was dus aan de bovenzijde grooter dan aan de onderzijde.

III. *Plasmolyse tijdens de kromming om een steunsel.*

Drie rechte ranken aan potplanten, die den vorigen dag in de kamer gebracht waren, werden voor dit doel uitgekozen. Des morgens om half tien (5 Augustus) werd de onderzijde met een 2 m.M. dik ijzerdraad in aanraking gebracht; na korten tijd begon de beweging. Zij duurde bij N^o. 1: 20 minuten, bij N^o. 2: 70 min. en bij N^o. 3: 4¹/₂ uur. Daarna werden de ranken geplasmolyseerd. Het aantal windingen bedroeg:

	N ^o . 1.	N ^o . 2.	N ^o . 3.
Vóór de plasmolyse	1 ¹ / ₄	3 ³ / ₈	7 ⁷ / ₈
Daarna	0	0	1 ¹ / ₄

Bij N^o. 1 en 2, die zich snel bewogen hadden, werd de rank bij opheffing van den turgor geheel recht; bij N^o. 3, die een langzame beweging had gehad, was reeds een belangrijk deel der kromming door groei gefixeerd.

De beweging bestond dus grootendeels in een eenzijdige vermeerdering der turgoruitrekking.

IV. *Injectie tijdens de epinastische strekking.*

Twee jonge, nog met de bovenzijde concaaf opgerolde ranken werden uit den tuin genomen, en onder water onder de luchtpomp geïnjectieerd. Het aantal windingen bedroeg:

	N ^o . 1.	N ^o . 2.
Vóór de injectie	2 ¹ / ₂	1 ¹ / ₂
Na 1 ³ / ₄ uur	2	1
" 3 ¹ / ₂ "	1 ³ / ₄	1
" 7 "	—	1
" 24 "	1	0

De injectie met water had dus tijdelijk een versnelling der beweging ten gevolge.

V. *Injectie tijdens de kromming om een steunsel.*

Twee ranken, die in den tuin om een steunsel even begonnen waren zich te krommen, werden afgeknipt en onder de luchtpomp geïnjectieerd. Het aantal windingen bedroeg:

	N ^o . 1.	N ^o . 2.
Vóór de injectie	1/4	1/8
Na 1 ³ / ₄ uur	3/4	1
" 3 ¹ / ₂ "	1/4	1/8
" 7 "	0	0

Bedenkt men, dat de nawerking na wegneming van het steunsel steeds slechts zwak is, dan ziet men dat de injectie met water de kromming in beide gevallen aanzienlijk versterkt heeft. Nadat de werking der injectie had opgehouden, strekten zich de ranken weer recht.

VI. *Injectie tijdens de kromming om een steunsel.*

Drie ranken hadden in den tuin om steunsels een aantal windingen gemaakt, en werden toen geïnjectieerd. Het aantal windingen bedroeg:

	N ^o . 1.	N ^o . 2.	N ^o . 3.
Vóór de injectie	4	1 ⁵ / ₈	2 ¹ / ₄
Na 1 ³ / ₄ uur	7 ¹ / ₂	3	7 ¹ / ₂
" 3 ¹ / ₂ "	8 ³ / ₄	3	7 ¹ / ₂
" 7 "	8 ¹ / ₂	2 ⁵ / ₈	—
" 20 "	6 ¹ / ₂	1	—

De windingen werden bij de injectie talrijker en enger, ze

strekten zich niet over een grooter deel der rank uit; top en basis bleven recht. N^o. 3 werd na $3\frac{1}{2}$ uur geplasmolyseerd, en verloor daardoor slechts $1\frac{1}{2}$ van de $7\frac{1}{2}$ windingen.

De versterking der kromming door injectie was in al deze drie exemplaren zeer aanzienlijk.

Conclusiën.

Bij *Cucurbita Pepo*:

1. is de turgoruitrekking tijdens de epinastische bewegingen aan de bovenzijde grooter dan aan de onderzijde der ranken;

2. berust de kromming der ranken ten gevolge van prikkeling, aanvankelijk ten minste, grootendeels op vermeerderde turgoruitrekking der bovenzijde;

3. is de turgorkracht, tijdens de epinastische strekking, niet geheel verzadigd;

4. vermeerdert de prikkel de turgorkracht der bovenzijde tijdelijk zeer aanzienlijk.

B. ECHINOCYSTIS LOBATA.

VII. *Plasmolyse van een rank met topkrulling.*

Een rank, die zich ten gevolge van onbekende prikkeling aan haar top tot $1\frac{3}{4}$ winding had opgewonden, werd in de zoutoplossing gebracht en verloor daar in één uur $1\frac{1}{4}$ winding; daarna bleef zij onveranderd en had ook na 4 uur nog $\frac{1}{2}$ winding. De opheffing van den turgor had dus een gedeeltelijk verlies der kromming ten gevolge.

VIII. *Plasmolyse tijdens de kromming om een steunsel.*

Een rank eener potplant, die in de kamer stond, maakte in $\frac{1}{2}$ uur om een ijzerdraad van 2 mM. dikte $\frac{1}{4}$ winding. Toen geplasmolyseerd, strekte zij zich in een uur recht, zoodat alle spoor van buiging op de aangeraakte plaats verdween. Daarna kromde zij zich met den bovenkant concaaf tot bijna $\frac{1}{2}$ w. in

zeer groote bocht. De prikkeling had dus nog geen, bij plasmo-lyse blijvende, verandering teweeggebracht.

IX. *Injectie tijdens de epinastische strekking.*

Een rank had zich met de bovenzijde convex over haar geheele lengte in wijde windingen opgerold. Het aantal windingen bedroeg:

Vóór de injectie	$3\frac{1}{4}$
Na 45 minuten	$4\frac{3}{4}$
" 4 uur	$5\frac{3}{4}$

De injectie had dus tijdelijk een aanzienlijke versnelling der beweging ten gevolge.

X. *Injectie van een rank met topkrulling.*

Een rank had zich, ten gevolge van toevallige aanraking met andere voorwerpen, aan haar top tot $\frac{3}{4}$ winding gebogen. Toen werd zij met water geïnjecteerd en veranderde daarna hare kromming als volgt:

Vóór de injectie	$\frac{3}{4}$
Na 20 minuten	$1\frac{1}{4}$
" 1 uur	$1\frac{1}{4}$
" 2 "	$\frac{1}{4}$
" 4 "	0.

Dus eerst een snelle toeneming der beweging, daarna werd de rank weer geheel recht.

XI. *Injectie tijdens de kromming om een steunsel.*

Een rank eener potplant had in omstreeks zes uur om een steunsel een aantal zeer losse windingen gemaakt; de top was nog geheel recht. Toen werd zij geïnjecteerd. Het aantal windingen bedroeg:

Vóór de injectie	$2\frac{7}{8}$
Na 6 minuten	$4\frac{1}{4}$
" 2 uur	$4\frac{1}{4}$
" 5 "	$8\frac{1}{4}$
" 20 "	24 .

De injectie had dus eerst een zeer aanzienlijke versnelling, daarna echter een periode van vertraging der beweging ten gevolge. Aan het eind combineerde zich de epinastische oprolling met de reeds voorhanden windingen.

Conclusiën.

De ranken van *Echinocystis lobata*, die in den knoptoestand niet hyponastisch opgerold zijn, gedragen zich tijdens de epinastische oprolling en de prikkelbewegingen in de onderzochte punten juist zooals die van *Sicyos angulatus*:

1. tijdens de epinastische oprolling is de wateraantrekkende kracht van het parenchym der bovenzijde niet verzadigd;

2. bij krommingen om steunsels of ten gevolge van onbekende prikkels, neemt de turgor van het parenchym der bovenzijde aanzienlijk toe; deze krommingen bestaan aanvankelijk geheel uit turgoruitrekking, later ten deele ook uit een bij plasmolyse blijvende verandering (groei).

C. BRYONIA DIOICA.

XII. *Plasmolyse tijdens de epinastische strekking.*

Drie jonge ranken, nog met de bovenzijde concaaf gekruld, werden geplasmolyseerd. Zij veranderden daardoor het aantal windingen op de volgende wijze:

	Nº. 1.	Nº. 2.	Nº. 3.
Vóór de plasmolyse	3	$1\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$
Na $2\frac{1}{2}$ uur	$3\frac{1}{4}$	$1\frac{1}{2}$	$\frac{3}{4}$
" 20 "	$3\frac{1}{4}$	$1\frac{1}{2}$	$\frac{3}{4}$.

Bij allen nam dus het aantal windingen ten gevolge van de

opheffing van den turgor toe; de turgoruitrekking was dus aan de sneller groeiende bovenzijde grooter dan aan de onderzijde.

XIII. *Plasmolyse tijdens de epinastische kromming.*

Een rank die reeds $2\frac{1}{4}$ epinastische windingen gemaakt had, werd geplasmolyseerd; na korten tijd bedroeg het aantal windingen $1\frac{1}{2}$, en bleef sedert onveranderd. De epinastische windingen berustten dus ten deele op turgoruitrekking.

XIV. *Plasmolyse tijdens de kromming om een steunsel.*

Een rank had om een steunsel 3 windingen gemaakt; de top was nog bijna recht. In de zoutoplossing werden de windingen allengs wijder en minder; na twee uur was er nog slechts ééne winding overgebleven.

Conclusiën.

1. Bij de epinastische bewegingen is de turgoruitrekking der bovenzijde grooter dan die der onderzijde.
2. Hetzelfde is het geval bij de prikkelbewegingen.

D. PASSIFLORA GRACILIS.

XV. *Plasmolyse tijdens de epinastische kromming.*

Drie ranken, die de epinastische beweging in de onderste helft reeds begonnen hadden, werden in den tuin afgesneden en geplasmolyseerd. Het aantal windingen bedroeg:

	N ^o . 1.	N ^o . 2.	N ^o . 3.
Vóór de plasmolyse	$\frac{3}{4}$	$3\frac{1}{4}$	$7\frac{1}{2}$
Na 20 uur	$\frac{1}{4}$	$1\frac{5}{8}$	$5\frac{1}{4}$

Ofschoon het stadium der epinastische beweging zeer verschillend was, berustte deze toch in alle gevallen ten deele op turgoruitrekking, ten deele op een bij plasmolyse blijvende verandering.

Algemeene conclusie.

De medegedeelde proeven bewijzen, dat de rol van den turgor en den groei bij de bewegingen der ranken van andere planten in hoofdzaken dezelfde is als bij de bewegingen der ranken van *Sicyos*.

VIII. *Over het aandeel van turgor en groei aan eenige andere groeikrommingen.*

Nu wij weten, dat de voor de bewegingen der ranken van *Sicyos* gevonden betrekking tusschen turgor en groei ook voor de bewegingen der ranken in het algemeen geldt, krijgt het vermoeden, dat ook bij andere groeikrommingen van veelcellige organen dezelfde betrekking zal bestaan, een groote waarschijnlijkheid. Te meer is dit het geval, wanneer men bedenkt, dat de beide hoofdtypen der groeikrommingen, de door uitwendige en de door inwendige oorzaken veroorzaakte, bij de ranken vertegenwoordigd zijn, en in hoofdzaken geheel op dezelfde wijze tot stand komen.

Ik heb getracht, omtrent de juistheid van dit vermoeden langs experimenteelen weg zekerheid te verkrijgen. Daarbij heb ik mij bijna uitsluitend bepaald tot de beantwoording der vraag naar het aandeel van turgoruitrekking en groei aan de groeikrommingen. Deze vraag toch kon, volgens de plasmolytische methode, met volkomen zekerheid beantwoord worden. Zij vormt de basis van mijne geheele onderzoeking: het punt waarom, om zoo te zeggen, alles draait. Op dit punt heerscht tegenwoordig de meeste onzekerheid en het grootste verschil in gevoelen tusschen de verschillende onderzoekers. Zijn deze onzekerheid en deze oneenigheid eenmaal verdreven door een experimenteel bewijs, en is daardoor de innige verwantschap van al deze verschijnselen onderling duidelijk gebleken, dan zal men ook wel geen bezwaar hebben tegen de meening, dat ook op de overige punten dezelfde overeenkomst tusschen alle groeikrommingen van veelcellige organen bestaat, en dat het dus geoorloofd is, de voor *Sicyos* gewonnen resultaten op de groei-

krommingen van veelcellige organen in het algemeen toe te passen.

Aan het slot zal ik enkele injectieproeven met geotropisch gekromde organen vermelden. Ik heb deze volledigheidshalve gedaan, en ook om een oordeel daarover te hebben, of de versterking der beweging in deze gevallen even aanzienlijk zou zijn als bij de ranken van *Sicyos*. Daar dit op verre na niet het geval was, waren de resultaten niet zoo sprekend, dat zij mij aanspoorden tot een herhaling der injectieproeven met organen, die zich tengevolge van andere oorzaken kromden.

Omtrent de vraag, of bij de groeikrommingen van andere organen de turgorkracht van het parenchym, of wel de rekbaarheid van vaatbundels, hypoderm en epidermis toeneemt, heb ik geen proeven genomen. Ik heb reeds bij gelegenheid mijner kritiek van HOFMEISTER's beschouwingwijze (pag. 7) aangetoond, dat een isoleering van het merg van de peripherische lagen deze vraag niet kan beslissen; alles leidt er toe om aan te nemen dat, wanneer een toeneming van de turgorkracht van het parenchym de krommingen veroorzaakt, deze toeneming niet in het centrale, maar in het peripherische gedeelte zal plaats vinden. Eene verwijdering van opperhuid, hypoderm en vaatbundels, zonder beschadiging van het schorsparenchym, is bij verreweg de meeste stengelorganen eenvoudig onuitvoerbaar; mij stonden geene voorwerpen ten dienste, welke ik met succes aan deze operatie had kunnen onderwerpen *).

Maar tal van gronden maken het meer dan waarschijnlijk, dat ook hier de uitkomsten van het onderzoek, als het mogelijk was, slechts de met *Sicyos* verkregen resultaten zouden bevestigen. Een aantal dezer argumenten heb ik reeds in de inleiding tot het V^e hoofdstuk uiteengezet. Thans wijs ik er op, dat bij de geotropische en heliotropische krommingen van wortels reeds uit den anatomischen bouw ten duidelijkste blijkt, dat de vaatbundels slechts een passieve rol spelen en dat het peripherisch parenchym daarentegen door actieve werkzaamheid de kromming veroorzaakt.

*) Wellicht zal men bij eenig zoeken onder bilaterale organen, bijv. bladstelen, geschikte voorwerpen voor deze proef vinden.

De methode, die ik bij de in dit hoofdstuk te beschrijven proeven gevolgd ben, bestaat in het algemeen in een combinatie van de reeds vroeger door mij voor het onderzoek van groeikrommingen gebruikte methode *), met de plasmolytische. Daar de meting van den graad van kromming en van de verandering daarvan door de plasmoyse in de meeste gevallen op dezelfde wijze geschiedde, wil ik deze, om herhalingen te vermijden, vooraf beschrijven.

De bepaling van den graad van kromming geschiedde door middel van den cyclometer †), een papier, waarop een aantal concentrische kringen met stralen van bekende grootte getrokken zijn. De stralen waren 1, 2, 3 enz. cM. lang; de langste 25 cM. Het gekromde voorwerp wordt op dit papier zoolang verschoven, tot zijn kromming met een der cirkels samenvalt; men kent dan zijn krommingsradius. Daarna wordt het voorwerp in een vlak schaalpje met de zoutoplossing gebracht; deze was steeds 20 pCt. chloornatrium. Het vocht staat meestal slechts 1 cM. hoog in het schaalpje, de gekromde voorwerpen liggen er dus van zelf ongeveer horizontaal in. Om nu na eenige uren de kromming in plasmolytischen toestand te bepalen, wordt het schaalpje op den cyclometer gezet en het voorwerp daarin verschoven, tot het, horizontaal liggende, met een der cirkels samenvalt; men leest dan den krommingsradius weer af. Wegens de buigzaamheid der plasmolytische takken, is het beter ze in de zoutoplossing te onderzoeken, dan ze er uit te nemen; dezelfde omstandigheid maakt ook dat alle toevallige mechanische kromming zeer voorzichtig vermeden moet worden.

De beschreven uiterst eenvoudige methode bleek ook voor dit doel volkomen voldoende te zijn; de resultaten zijn in verreweg de meeste gevallen verre boven allen twijfel verheven. Een nauwkeuriger methode heeft, bij de dikwijls onregelmatige krommingen, weinig kans van doelmatig te zijn; ook zouden daarbij storende invloeden, welke bij mijne methode slechts weinig in het gewicht vallen, allicht de grootere nauwkeurigheid

*) Zie mijn opstel: „Ueber einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzentheile,” in *Arb. d. Bot. Inst. in Würzburg*, Heft II, p. 223.

†) l. c. p. 247.

heid geheel denkbeeldig maken. Onder deze storende invloeden noem ik o. a. deze, dat dikkere organen, die den turgor slechts langzaam verliezen, daarbij soms een langzaam schommelende beweging maken, vóór ze, geheel plasmolytisch, een constante kromming aannemen. De oorzaak van dit verschijnsel is mij onbekend.

In de tabellen vindt men dus, als maat der kromming, steeds de krommingsradiën in cM. opgegeven; hoe grooter de krommingsradius, des te zwakker is natuurlijk de kromming.

Ik ga thans over tot de beschrijving der proeven.

I. *Geotropische kromming van groeiende stengels.*

Jonge, volkomen rechte, bloemstelen met nog niet geopende knoppen of inflorescentiën, werden in den tuin afgesneden, terstond onder water gedompeld en zoo naar het laboratorium gebracht. Hier werden de knoppen er afgesneden en eveneens de ondereinden, zoodat de stukken een lengte van 10—20 cM. behielden. Deze werden nu in een zinken bak horizontaal gesteld, door ze met het ondereinde in een schuinen wal van nat zand te steken. De bak werd dan gesloten om de omgeving der plantendeelen donker en vochtig te houden. Na eenigen tijd werden de voorwerpen onderzocht, en telkens die, welke zich het snelst gekromd hadden, voor de proef bestemd.

In de volgende tabel vat ik de resultaten van eenige, op verschillende dagen genomen, proeven samen; groote vergelijkbaarheid der verschillende exemplaren derzelfde soort lag niet in mijn doel. De tabel bevat 1^o. opgave van den tijd, gedurende welken de bloemstelen in de horizontale stelling aan den invloed der zwaartekracht waren blootgesteld, in uren en minuten; 2^o. de krommingsradiën na afloop van dien tijd, en die na een verblijf van 20 uur in de zoutoplossing; 3^o. het verschil tusschen deze beiden. De temperatuur bedroeg 21—22^o C.

Van de 7 eerste soorten gebruikte ik jonge bloemstelen, van *Phaseolus multiflorus* den jongen stengel van kiemplanten.

		Krommingsradius		Diff.	
		Duur der geotro- pische kromming, in uren.	in turges- centen toestand.		in plasma- lytischen toestand.
Plantago lanceolata	I	1.36	10	22	12
	II	1.36	9	12	3
	III	24	3	3	0
	IV	24	3	3	0
Papaver Rhoeas *)	I	1.36	4	7	3
	II	1.36	4	12	8
	III	3.25	4	8	4
	IV	3.25	2	3	1
	V	24	1	1	0
	VI	24	1	1	0
Agrostemma Githago	I	1.36	7	15	8
	II	1.36	9	17	8
	III	3.25	5	8	3
	IV	5.05	4	4 ^{1/2}	1 ^{1/2}
	V	5.05	5	6	1
	VI	24	2	3	1
	VII	24	2	3	1
Knautia orientalis	I	1.36	3	4	1
	II	5.05	1	1 ^{1/2}	1 ^{1/2}
	III	5.05	2	3	1
	IV	24	1	1	0
Tropaeolum majus	I	1.36	6	7	1
	II	1.36	4	5	1
	III	5.05	2 ^{1/2}	3	1 ^{1/2}
	IV	24	3	3	0
	V	24	2	2	0
Silaus pratensis	I	1.36	15	20	5
	II	2.50	12	15	3
	III	5.05	5	9	4
	IV	5.05	6	20	14
	V	24	5	6	1
Cephalaria leucantha	I	5.05	5	7	2
	II	5.05	7	12	5
Phaseolus multiflorus, kiemplant	I	45 min.	2 ^{1/2}	3	1 ^{1/2}
	II	3	3 ^{1/2}	4	1 ^{1/2}

*) Het nutatievlak werd horizontaal gelegd; de nutatiekromming verdween tijdens de proef geheel.

Uit deze tabel blijkt:

1. Geotropisch gekromde stengels verliezen, als zij tijdens de kromming geplasmolyseerd worden, een deel der kromming.

2. Heeft de geotropische kromming 24 uur geduurd, dan verandert bij vele exemplaren de plasmolyse den graad van kromming niet meer.

Hieruit volgt:

3. Bij de geotropische kromming nemen aanvankelijk zoowel de turgoruitrekking als de groei aan de convex wordende zijde toe; later verdwijnt het verschil der beide zijden in turgoruitrekking en wordt de geheele kromming door groei gefixeerd.

Of ook:

4. De geotropische krommingen worden door een versterkte turgoruitrekking aan de onderzijde veroorzaakt, die hare zijds op den lengtegroei dier zijde versnellend inwerkt.

Vergelijkt men de gevonden resultaten met de bij de ranken waargenomen verschijnselen, zoo ziet men in hoofdzaak een volkomen overeenkomst. Maar tevens loopt het in het oog, hoe spoedig hier de elastische turgoruitrekking blijvende veranderingen (groei) ten gevolge heeft. Aan deze omstandigheid is het ook toe te schrijven, dat het mij niet gelukt is, in enkele gevallen de ontstane kromming door plasmolyse geheel te doen verdwijnen.

II. *Geotropische kromming van stengelgewrichten.*

Voor deze proef werden steeds jonge gewrichten gekozen, daar deze zich veel sneller geotropisch krommen dan andere. De stengel werd aan beide zijden op een afstand van 3–5 cM. van den knoop afgesneden, en het zoo geïsoleerde stuk in denzelfden zinken bak en op dezelfde wijze horizontaal gesteld als in de vorige proef. Na de kromming werden de hoeken op papier geteekend; na de plasmolyse werden de stengelstukken uit het zout genomen en op een glasplaat liggende op hetzelfde papier geteekend. Na afloop der proef werden beide hoeken met een graadboog opgemeten; in de tabellen is steeds het supplement der hoeken d. i. dus de door het zich verheffende stengeldeel doorlopen boog, opgegeven.

De stengelgewrichten liggen bij Galeopsis onder, bij Polygonum en de granen boven den knoop.

Gewrichten van:	Duur der geotropische kromming.	Vóór de plasmolyse.	Na de plasmolyse.	Diff.
Avena sativa. I	23.	30 ⁰	22 ⁰	8 ⁰
II	"	27 ⁰	18 ⁰	9 ⁰
III	"	26 ⁰	20 ⁰	6 ⁰
Lolium perenne I	"	36 ⁰	27 ⁰	9 ⁰
II	"	40 ⁰	34 ⁰	6 ⁰
III	"	30 ⁰	26 ⁰	4 ⁰
Polygonum nodosum . I	3.30	40 ⁰	25 ⁰	15 ⁰
II	"	15 ⁰	10 ⁰	5 ⁰
III	"	30 ⁰	20 ⁰	10 ⁰
IV	"	22 ⁰	0 ⁰	22 ⁰
Galeopsis Tetrahit. . . I	25	47 ⁰	42 ⁰	5 ⁰
II	"	34 ⁰	30 ⁰	4 ⁰
III	"	42 ⁰	37 ⁰	5 ⁰

Deze tabel leert ons, dat de nog niet voltooide geotropische kromming der stengelgewrichten ten deele op turgoruitrekking, ten deele op groei berust, in een enkel geval zelfs geheel op turgoruitrekking. Gewrichten, die reeds vóór langeren tijd zich gekromd hadden, heb ik niet onderzocht.

III. Heliotropische kromming van stengeldeelen.

Voor deze proeven werden deels jonge bloemstelen, deels kiemplanten gebruikt. Zij stonden in een kast, die van binnen zwart geverfd en van voren met glas gesloten was; de glasplaat reikte niet hooger dan de plantendeelen. Door een horizontalen of een weinig hellenden spiegel werd het licht, meest zonlicht, in schuins omhoog gaande richting op de plantendeelen geworpen. De bloemstelen waren afgesneden en in nat zand rechtop geplaatst; de kiemplanten stonden in een pot, en werden eerst na de heliotropische kromming afgesneden. De tabel is geheel op dezelfde wijze ingericht als in proef I.

Soorten.	Duur der heliotro- pische kromming.	Krommingsradius		Diff.
		in turges- centen toestand.	in plasma- lytischen toestand.	
Sanguisorba officinalis, bloemsteel I	2 $\frac{1}{4}$ uur	6	7	1
II	4 "	5	6	1
Knautia orientalis, bloemsteel .	3 $\frac{1}{4}$ "	6	12	6
Silaus pratensis, bloemsteel. .	4 "	5	8	3
Pisum sativum, half geëtioleer- de kiemplant	2 "	2	3	1
Brassica Napus, hypocotyle in- ternodiën van kiemplanten. I	2 "	2 $\frac{1}{2}$	3	$\frac{1}{2}$
II	2 "	2	3	1

Heliotropische krommingen berusten dus, zoolang zij nog niet voltooid zijn, ten deele op turgoruitrekking, ten deele op groei.

IV. Nutatie en slingeren.

Nuteerende toppen van slingerplanten, deels uit den tuin, deels van kamerplanten, werden geplasmolyseerd; zij verloren daarbij een deel van hunne kromming, gelijk uit de volgende tabel blijkt. De krommingsradiën bedroegen in cM. bij

	Vóór de plasmolyse.	Daarna.
Phaseolus multiflorus I	2	4
II	2	5
III	7	20
Humulus Lupulus	1 $\frac{1}{2}$	2.

Slingerende toppen werden eveneens, deels met, deels zonder het steunsel in zoutoplossingen gebracht. Van Phaseolus multiflorus strekten daarbij twee toppen de jongste winding bijna geheel recht, de oudere deelen behielden hunne winding. Evenzoo strekte zich van twee exemplaren van Polygonum Convolvulus en een van Humulus Lupulus de top min of meer recht.

Slingerende toppen van *Ipomoea purpurea* en *Dioscorea Batatas* verminderden bij plasmolyse hun kromming.

Zoowel de nuteerende, alsook de slingerende beweging berust dus ten deele op turgoruitrekking.

V. *Epinastische kromming van bladstelen.*

Bladstelen en middennerven, van de bladschijf beroofd, werden als in proef I beschreven is, in een zinken bak horizontaal gesteld, en wel zoo, dat het mediaanvlak horizontaal lag. Ze waren oorspronkelijk recht, en kromden zich in korten tijd sterk epinastisch, zonder nog geotropische beweging te toonen.

Daarop werden zij geplasmolyseerd. De metingen, op dezelfde wijze in tabel gebracht als in proef I, gaven de volgende resultaten :

	Duur der epinastische kromming.	Krommingsradius		
		in turgescen- toestand.	in plasmolytischen toestand.	
<i>Malva sylvestris</i> , bladsteel . . .	I	1 ^u .05	2	∞
	II	"	1	∞
	III	"	3	∞
	IV	2.10	2	∞
	V	"	3	8
	VI	4.30	3	7
<i>Cannabis sativa</i> , bladsteel		0.55	3	4
<i>Nicotiana Tabacum</i> , middennerf . .		4.30	2	∞
" <i>rustica</i> "		"	6	7
<i>Helianthus tuberosus</i> "		2.30	4	10
<i>Xanthium echinatum</i> "		4.30	5	∞

Het teeken ∞ beduidt, dat de voorwerpen weer ongeveer recht geworden waren.

De epinastische krommingen, in den korten tijd van enkele uren verkregen, gaan dus bij plasmolyse geheel of ten deele verloren, en berusten dus geheel of tendeele op turgoruitrekking.

Verder heb ik de bladstelen van *Leonurus Cardiaca* onderzocht. De bladen zijn tegenovergesteld, en de kleine bladstelen behouden in hun onderste gedeelte, dicht bij de plaats van vasthechting aan den stengel, het vermogen om zich te krommen eenigen tijd, nadat het overige deel van den bladsteel dit verloren heeft. Knipt men uit een stengel een internodium met den daarboven liggenden knoop en zijn twee bladstelen, snijdt men dan de bladschijven af, en steekt het voorwerp zóó in den zandwal van den voor proef I gebruikten zinken bak, dat het vlak der beide bladstelen horizontaal ligt, dan ziet men in zeer korten tijd den hoek, dien de beide bladstelen met elkander maken, grooter worden.

Dit is klaarblijkelijk een gevolg daarvan, dat, na opheffing van den invloed der geotropie, de bovenkant zich sneller gaat verlengen dan de onderkant. Deze epinastische beweging vindt echter uitsluitend in de basis der bladstelen plaats, het overige blijft recht.

Vier zulke voorwerpen, die zich in één uur zeer sterk epinastisch bewogen hadden, werden daarop geplasmolyseerd. Daarbij werden de hoeken der bladstelen kleiner, en wel

bij N ^o .	I	van	100 ^o	tot	70 ^o
" "	II	"	90 ^o	"	60 ^o
" "	III	"	90 ^o	"	50 ^o
" "	IV	"	80 ^o	"	55 ^o

Een zeer belangrijk gedeelte der epinastische beweging berustte dus op turgoruitrekking.

IV. *Injectie van geotropisch gekromde bloemstelen.*

Om te zien of de geotropische kromming door injectie met water versterkt wordt, werden bloemstelen op dezelfde wijze in een zinken bak horizontaal geplaatst als bij proef I beschreven is. In plaats van daarna in een sterke zoutoplossing gebracht

te worden, werden ze onder de luchtpomp met water geïnjectieerd, en bleven daarna in vlakke schaaltes met water.

De vergelijking van de kromming vóór en na de injectie toonde in de meeste gevallen een duidelijke versnelling der beweging aan, zoo b.v. bij jonge bloemstelen van *Plantago lanceolata*, *Agrostemma Githago*, *Knautia orientalis*, e. a.; in andere gevallen was de toeneming der kromming niet zoo aanzienlijk, dat zij met zekerheid van de gewone nawerking kon onderscheiden worden. Het kwam mij voor, dat de gevolgen der injectie, alhoewel hier niet zoo gemakkelijk waar te nemen als bij de ranken, in vele opzichten een nader onderzoek waard waren, en dat van zulk een onderzoek wellicht resultaten mogen verwacht worden, die tot opheldering van belangrijke vragen over de oorzaken der groeikrommingen kunnen bijdragen.

Algemeene conclusiën.

1. In eenige gevallen gelukte het mij aan te toonen, dat de krommingsbeweging aanvankelijk uitsluitend op eenzijdige toeneming der turgoruitrekking berust (epinastische kromming van bladstelen en bladmiddelnerven, geotropie der knoopen van *Polygonum*).

2. In eenige andere gevallen bleek de kromming ten slotte uitsluitend op groei te berusten (geotropie van stengels).

3. In verreweg de meeste gevallen onderzocht ik voorwerpen, wier kromming reeds eenigen tijd geduurd had, maar nog niet voltooid was: het bleek dat hierbij de kromming steeds ten deele op turgoruitrekking en ten deele op groei berust, onverschillig welke de oorzaak der beweging was.

In alle onderzochte punten bestaat dus een volkomen overeenkomst tusschen al deze verschijnselen en de bewegingen der ranken van *Sicyos*. Dit geeft ons het recht om aan te nemen, dat ook in de overige essentiele opzichten zulk een overeenkomst bestaat.

IX. *Overzicht der resultaten.*

Mijne onderzoekingen hadden voornamelijk ten doel, het antwoord op de in den aanvang gestelde vraag te geven, *welk het aandeel van turgor en groei aan de groeikrommingen van veelcellige organen is.* Deze voor de leer van den groei in het algemeen zoo belangrijke vraag had men tot nu toe steeds slechts naar analogie trachten te beantwoorden. Mijne proeven geven op haar ten antwoord:

De oorzaak van groeikrommingen ligt in een vergrooting van de turgorkracht in de cellen der later convex wordende zijde.

Deze vergrooting van de turgorkracht heeft natuurlijk ten gevolge, dat de cellen dezer zijde meer water opnemen, zich dus sterker vergrooten. Hiermede begint de kromming.

De vergrooting der cellen heeft een uitrekking der celwanden tengevolge, en deze versnelt den lengtegroei. Hierdoor wordt de ontstane kromming als het ware gefixeerd.

Uit dit antwoord blijkt, dat de groeikrommingen zich op een zeer eenvoudige wijze aansluiten aan de door SACHS opgestelde theorie van den groei, want, is eenmaal de toeneming der turgorkracht als oorzaak der krommingen bekend, dan laat zich de verdere toedracht zonder moeite uit deze theorie afleiden.

De medegedeelde proeven veroorloven ons echter nog dieper in het mechanisme der groeikrommingen in te dringen, en nog nader het verband tusschen deze verschijnselen en den lengtegroei zelve te leeren kennen. Het is hiertoe noodig, de turgorkracht zelve nader te beschouwen.

De turgorkracht is de wateraantrekkende kracht van de in het celvocht opgeloste stoffen, zooals deze zich door het levend protoplasma heen op de omgeving kan doen gelden. Het levend protoplasma laat het water gemakkelijk door zich heen gaan, de in het celvocht opgeloste stoffen echter niet of zeer moeilijk. Het gevolg hiervan is, dat levende cellen wel water uit hare omgeving opzuigen, maar daarvoor geen andere stoffen afgeven, tenminste niet in merkbare hoeveelheid.

Het is duidelijk dat de grootte der turgorkracht, bij gegeven eigenschappen van het protoplasma en den celwand, voornamelijk van den aard en de hoeveelheid der in het celvocht opge-

loste stoffen zal afhangen. Elke verandering van de hoeveelheid dezer stoffen, en vooral van diegene onder haar, die de grootste aantrekkingskracht voor water hebben, zal natuurlijk de turgorkracht veranderen.

De grootte der turgorkracht hangt echter niet eenvoudig van de absolute hoeveelheid dezer osmotisch werkzame stoffen af, maar van den concentratiegraad, waarin zij in het celvocht voorkomen. Wanneer dus de turgorkracht werkzaam is, en door wateropneming de cel vergroot, zal zij daarbij noodzakelijkerwijze zich zelve kleiner maken. Omgekeerd zal elk verlies van water, dat de cel ondergaat, de turgorkracht vergrooten.

De turgorkracht hangt dus, onder de gegeven omstandigheden, af:

1. van de hoeveelheid en den aard der osmotisch werkzame stoffen.

2. van het watergehalte der cellen.

Bij den groei, en eveneens bij de groeikrommingen, neemt het volumen der cellen onder wateropneming steeds toe; ten gevolge daarvan zou dus de turgorkracht steeds af moeten nemen. Waar dit nu niet geschiedt, kan de oorzaak alleen in een vermeerdering van de hoeveelheid der osmotisch werkzame stoffen in het celvocht liggen.

Deze conclusie volgt, gelijk men ziet, met noodzakelijkheid uit mijne beschouwingswijze van den turgor *). Beschouwen wij thans de in de vorige hoofdstukken beschreven feiten van dit standpunt uit. Ik kies daartoe enkele gevallen als voorbeelden uit.

I. *Werking van den prikkel op ranken.* Ik kies hiertoe de rank van Sicyos, op pag. 133 in proef XII als N^o. 4 beschreven is. Deze rank was recht, en boog zich om een steunsel tot $\frac{1}{2}$ winding. Het gekromde deel was 5 mM. lang, daaronder en daarboven was de rank recht gebleven. Toen werd zij geïnjectieerd en rolde zich in twintig minuten tot $7\frac{1}{4}$ enge windingen op; daarbij werden de vóór de injectie rechte deelen der rank gekromd, en wel des te sterker naarmate zij dichter bij het punt lagen, waar het steunsel de rank aanraakte.

*) *Archiv. Néerl.* 1871 VI, p. 117.

Gaan wij de verandering na, die de prikkel in de beide rechtgebleven deelen naast het gekromde deel teweeg gebracht had. Het gevolg van deze verandering was het vermogen zich bij injectie met water tot enge windingen op te rollen, dus het vermogen van het parenchym om zich in dat geval zeer sterk uit te zetten, in een woord, blijkt ons onze vroegere uiteenzettingen, een toeneming van de turgorkracht van het parenchym.

Daar nu de rechtblijvende deelen onder den invloed van den prikkel geen uitwendig zichtbare verandering ondergaan, is het duidelijk dat deze toeneming der turgorkracht niet op een vermindering van het watergehalte, maar alleen op een toeneming van de hoeveelheid der osmotisch werkzame stoffen kan berusten. De werking van den prikkel op de beide rechtblijvende deelen naast het gekromde deel, bestaat dus daarin, dat de hoeveelheid der osmotisch werkzame stoffen in het parenchym toeneemt, d. i. dus, dat een nieuwe hoeveelheid van die stoffen geproduceerd wordt.

Het is duidelijk, dat de prikkel dezelfde werking ook op dat deel uitoefent, dat rechtstreeks met het steunsel in aanraking is. Verder leert het resultaat der injectie, dat de werking van den prikkel op zekeren afstand van het steunsel geringer wordt en eindelijk ophoudt. Wij mogen dus met zekerheid besluiten:

De prikkel veroorzaakt een productie van osmotisch werkzame inhoudsstoffen in de cellen van het parenchym.

Deze productie is des te aanzienlijker, naarmate de cellen minder ver van de aangeraakte plaats verwijderd zijn.

Het is duidelijk dat ook voor de overige gevallen deze conclusie geldig is.

II. *Het begin der epinastische oprolling.* De in proef VII blz. 130 beschreven rank had $1\frac{1}{2}$ epinastische winding gemaakt, zij werd toen geïnjecteerd. Het reeds gekromde deel kromde zich daardoor zooveel sterker, dat het na 7 minuten $2\frac{1}{2}$ winding vormde.

In een rechte rank veroorzaakt injectie met water geen kromming.

Tijdens het begin der epinastische beweging waren dus de cellen van het parenchym van het zich krommende deel grooter geworden; tegelijkertijd was haar turgorkracht toegenomen. Er

was dus tijdens deze beweging een zekere hoeveelheid osmotisch werkzame stoffen gevormd, waarvan, om het zoo eens uit te drukken, een deel door wateropneming de kromming had veroorzaakt; terwijl een ander deel nog inactief was, en eerst door de injectie als actieve turgorkracht optrad.

De oorzaak van het begin der epinastische beweging bestaat dus in een afzondering van osmotisch werkzame stoffen in het parenchym.

III. *Oorzaak der epinastische krommingen.* Rechte ranken krommen zich door injectie met water niet. Daaruit blijkt dat de toevoer van water door de weefsels der rank in dezen tijd groot genoeg is om de turgorkracht geheel actief te maken. Ranken, die zich geheel en al opgerold hebben, en opgehouden hebben zich te bewegen, veranderen hare kromming bij injectie met water evenmin. Ook bij haar is de turgorkracht geheel actief. In beide toestanden verkeeren de ranken ten opzichte der epinastische bewegingen in rust. Tijdens de epinastische strekking van jonge ranken en de oprolling van oudere ranken, heeft injectie met water steeds een versnelling der beweging ten gevolge. Een gedeelte der turgorkracht is dan dus inactief.

Hieruit volgt nu rechtstreeks, overeenkomstig de uiteengezette beschouwingen, *dat, tijdens de epinastische bewegingen, voortdurend osmotisch werkzame stoffen in het parenchym worden afgezonderd, dat de hoeveelheid dezer stoffen voortdurend toeneemt.* Want alleen hierdoor kan steeds een gedeelte inactief gehouden worden; hield de productie op, dan zou spoedig door den normalen toevoer van water alle turgorkracht actief worden.

Niettegenstaande deze voortdurende productie van osmotisch werkzame stoffen, behoeft de turgorkracht tijdens de epinastische krommingen niet toe te nemen. Dit wordt duidelijk, als men bedenkt, dat de concentratie der osmotisch werkzame stoffen, door de voortdurende opneming van water, steeds verminderd wordt.

IV. *Lengtegroei der ranken.* Onafhankelijk van de besproken bewegingen, groeien de ranken ook in haar geheel in de lengte, zoowel tijdens de epinastische strekking, als daarna, wanneer zij recht zijn. Het is echter duidelijk, dat deze groei in het algemeen op dezelfde oorzaken moet berusten als de groeikrommin-

gen. Ook hier mogen wij dus aannemen, dat voortdurend osmotisch werkzame stoffen in het parenchym worden afgezonderd, die de vergrooting van dit weefsel door wateropneming, en zodoende den groei der rank, veroorzaken. Of daarbij de turgorkracht op den duur toe- of afneemt, is voor onze beschouwingen voorloopig onverschillig.

De conclusie uit de medegedeelde redeneeringen ligt thans voor de hand:

De oorzaak van den groei, van de epinastische en van de prikkelbewegingen, is gelegen in de productie van osmotisch werkzame stoffen in het parenchym.

En hieruit volgt dan als van zelf, dat de prikkel niets anders doet, dan het proces van afzondering dezer stoffen, dat in de niet geprikkelde rank langzaam voortgaat, plotseling te versnellen. Deze versnelling is, blijkens alle medegedeelde feiten, slechts van voorbijgaanden aard, eveneens is zij plaatselijk beperkt. Wij kunnen dus zeggen:

Door den prikkel wordt het proces van afzondering van osmotisch werkzame stoffen, dat de oorzaak van den groei is, tijdelijk en plaatselijk versneld.

Passen wij thans, hetgeen wij zoo even voor de ranken van Sicyos gevonden hebben, op den groei en de groeikrommingen van andere plantendeelen toe. De overeenkomst tusschen al deze verschijnselen is ons in de beide vorige hoofdstukken gebleken een zeer groote te zijn, zoo groot, dat er geen reden bestaat om niet voor allen dezelfde verklaring waarschijnlijk te achten.

De krommingen van groeiende plantendeelen, hetzij zij door uitwendige of door inwendige oorzaken worden te voorschijn geroepen, worden door eene vergrooting van de turgorkracht aan de eene zijde van het plantendeel veroorzaakt. Deze vergrooting van de turgorkracht kan natuurlijk slechts door de vorming van een zekere hoeveelheid osmotisch werkzame stoffen tot stand komen.

In jeugdige, snelgroeiende stengelorganen is de grootte van de turgorkracht volgens mijne waarnemingen slechts aan geringe veranderingen onderhevig *). Hieruit volgt, daar het volu-

*) *Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung* 1877, p. 120,

men der cellen gedurende den groei voortdurend toeneemt, dat er voortdurend productie van osmotisch werkzame stoffen moet plaats vinden om de osmotische kracht van het celvocht steeds ongeveer op dezelfde hoogte te houden.

Bij geotropische, heliotropische en andere groeikrommingen wordt dus, evenals bij de prikkelbewegingen der ranken, een proces, dat anders langzaam en gelijkmatig verloopt, tijdelijk aan de eene zijde van het plantendeel versneld, of wel:

De zwaartekracht en het licht veroorzaken, evenals andere prikkels, daardoor krommingen van groeiende veelcellige plantendeelen, dat zij de productie van osmotisch werkzame stoffen in de cellen, waardoor de lengtegroei veroorzaakt wordt, tijdelijk aan de eene zijde van het plantendeel versnellen.

Tot nu toe heb ik de in het celvocht voorkomende, opgeloste stoffen in het algemeen als osmotisch werkzaam beschouwd, zonder in nadere beschouwingen omtrent de natuur dezer stoffen te treden, en zonder te vragen, of wellicht bepaalde stoffen daarbij een belangrijker rol spelen dan andere. Bij het groote belang, dat deze stoffen krachtens de medegedeelde redeneeringen voor de mechanische theorie van den groei blijken te bezitten, is het wenschelijk ook op deze vraag een antwoord te vinden.

De onderzoekingen over de oorzaken van de bewegingen der ranken van *Sicyos*, veroorloven mij in dit opzicht een stap verder te gaan dan vroeger.

De waarneming, dat oplossingen van sommige anorganische zouten met veel grooter kracht water aan levende cellen onttrekken kunnen dan suikeroplossingen van gelijke concentratie, en andere daarmede samenhangende feiten, deden mij vroeger de meening huldigen, dat het voornamelijk zulke zouten of andere, met hen in deze eigenschap overeenkomende stoffen zijn, die de voornaamste rol bij den turgor spelen *). Suiker, eiwit, gom en dergelijke stoffen konden daaraan toch slechts een ondergeschikt aandeel nemen.

In het celvocht van de parenchymcellen van groeiende plantendeelen komen, behalve suiker en anorganische zouten, algemeen ook nog de plantenzuren voor, en deze komen met de

*) *Archiv Néerl.* VI, 1871, p. 117 en *Zellstreckung* 1877, p. 34.

bedoelde anorganische zouten juist in de bedoelde eigenschap, namelijk in hunne zeer groote aantrekkingskracht voor water, overeen. Van de aanwezigheid van een vrij zuur (of van zure zouten) in het parenchym van de ranken van Sicyos, kan men zich zeer gemakkelijk overtuigen, als men overlangs doorgesneden stukken, na verwijdering van het niet merkbaar zure vocht dat uit de vaatbundels komt, op blauw lakmoes-papier sterk drukt. De parenchymcellen worden dan gekneusd, en een roode indruk van het voorwerp is op het papier zichtbaar. Geen andere opgeloste inhoudsstoffen dan suikersoorten, anorganische zouten en organische zuren en zouten komen in parenchymcellen van groeiende plantendeelen zoo algemeen voor, dat zij hier in aanmerking zoude kunnen komen.

Vestigen wij thans onze aandacht op de snelle bewegingen, die ranken van Sicyos na prikkeling maken, of op de zeer aanzienlijke versnelling, die deze bewegingen na injectie der rank met water vertoonen. Welke stoffen kunnen in zoo korten tijd in voldoende hoeveelheid geproduceerd worden, om dit verschijnsel te verklaren? Natuurlijk de suiker niet. Evenmin de anorganische zouten, die slechts uiterst langzaam van buiten in de cellen diffundeeren. Er blijven dus alleen de plantenzuren *) over, en een plotselinge productie van deze in levende cellen kan uit geen enkel oogpunt als onwaarschijnlijk beschouwd worden. Men mag dus, met zekeren graad van waarschijnlijkheid, het vermoeden uitspreken, dat de osmotisch werkzame stoffen, die tengevolge van prikkeling in het parenchym der ranken van Sicyos afgezonderd worden, plantenzuren zijn.

Daar nu echter, volgens hetgeen wij hierboven zagen, de werking van de prikkels eenvoudig in de tijdelijke versnelling van een proces bestaat, dat anders langzaam verloopt, en de voor den groei benoodigde krachten levert, zoo leidt het uitgesproken vermoeden noodzakelijk tot een tweede vermoeden, dat namelijk de osmotisch werkzame stoffen, door welker voortdurende afzondering in de cellen de geheele groei der ranken veroorzaakt wordt, eveneens hoofdzakelijk, zoo niet uitsluitend, plantenzuren zijn.

*) Om herhalingen te vermijden, versta ik onder plantenzuren zoowel de zure organisch-zure zouten, als de vrije organische zuren.

Men zal nu reeds inzien, dat wij deze redeneeringen met hetzelfde recht op de geotropische en heliotropische groeikrommingen, ja op de verschijnselen van groei in het algemeen, kunnen toepassen. En wanneer de turgor in groeiende deelen op de zuren berust, zullen deze in den volwassen toestand, zoolang zij voorhanden zijn, nog wel dezelfde rol spelen.

*Deze beschouwingen wettigen naar mijne meening het vermoeden, dat onder de osmotisch werkzame stoffen, die in plantencellen den turgor veroorzaken, de plantenzuren de voornaamste rol spelen, en dat de eenzijdige versnelling van den groei door uitwendige krachten op een versnelling van het proces van afzondering van deze plantenzuren berust *).*

Ik erken, dat ik aan dit vermoeden waarde hecht, eensdeels om de reeds besproken redenen, maar anderdeels ook, omdat het een licht werpt op de beteekenis van het algemeene voorkomen van organische zuren in de planten, waaromtrent men tot heden toe, afgezien van een oude en reeds geheel weerlegde hypothese, niet de allerminste voorstelling had.

Het is mijn voornemen, de juistheid mijner hypothese zoodra mogelijk aan proeven te toetsen, en te trachten omtrent de beteekenis der organische zuren in het algemeen experimenteele zekerheid te erlangen.

Ten slotte wil ik nog enkele verschijnselen bespreken, welke bij de krommingen van groeiende veelcellige organen werden opgemerkt, en voor welke men tot heden toe te vergeefs naar eene voldoende verklaring gezocht heeft. Van eenige daaronder ligt die verklaring thans voor de hand; voor andere kan ten minste de weg aangegeven worden, langs welchen men tot een verklaring geraken kan.

1. *Nawerking van groeikrommingen.*

SACHS plaatste jeugdige takken, nadat zij korten tijd horizontaal gelegen hadden, en aangevangen hadden zich geotropisch opwaarts te krommen, recht op, of wel zóó, dat het krommings-

*) Zie mijne voorloopige mededeeling: *Ueber die Bedeutung der Pflanzensäuren für den Turgor der Zellen* in Bot. Zeitung, 1879, N^o. 52.

vlak horizontaal lag. In beide gevallen was de richting van den tak ten opzichte der zwaartekracht veranderd, toch ging de geotropische kromming in het oorspronkelijke krommingsvlak nog een tijd lang voort *). Een analoog verschijnsel nam ik bij ranken waar: als deze aangevangen hebben zich om een steunsel te krommen, en men neemt dan het steunsel weg, gaat de beweging toch nog eenigen tijd voort †).

De verklaring dezer empirische feiten is zeer eenvoudig. De zwaartekracht en de prikkel versnellen de afzondering van osmotisch werkzame stoffen in de parenchymcellen der convex wordende kant; daardoor trekken deze cellen water aan en vergrooten zich. Maar de toevoer van water geschiedt langzaam, en een tijd lang is de wateraantrekkende kracht, gelijk ook uit onze injectieproeven blijkt, onverzadigd. Al houdt dus, na het omleggen der geotropische takken of het wegnemen van het steunsel der ranken, de productie dier stoffen terstond op, toch zullen de cellen nog een tijd lang voortgaan water op te zuigen en zich te vergrooten. De kromming zal dus natuurlijk nog een tijdlang voortduren, na het ophouden van de werking van den prikkel.

2. *Kromming zonder wateropneming.*

SACHS nam waar dat groeiende stengeldeelen, van de volwasen deelen en alle aanhangsels afgesneden, in een vochtige ruimte horizontaal geplaatst, en zóó bevestigd dat ze geen water konden opnemen, zich toch geotropisch opwaarts kromden §). Daarbij werd de onderzijde langer, de bovenzijde gewoonlijk korter. Evenzoo vond ik dat stukjes, uit ranken van *Sicyos* gesneden, na verwijdering van het vocht dat uit de vaatbundels treedt, na prikkeling zich kunnen krommen zonder water op te nemen. (Zie pag. 122).

De verklaring is deze: oorspronkelijk zijn de turgorkrachten der cellen aan alle zijden van den tak of de rank met elkander

*) *Flora* 1873, p. 325.

†) *Arbeiten des Botan. Inst. in Würzb.* III 1873, p. 307.

§) *Flora*. 1873, p. 329.

in evenwicht, geen cel onttrekt aan een andere water. Nu wordt door den prikkel of door de zwaartekracht plotseling de turgorkracht aan eene zijde vergroot, het evenwicht in dus verbroken, en de geprikkelde cellen kunen water aan de andere cellen onttrekken. De eerste vergrooten zich, de laatste worden kleiner, en het plantendeel moet zich dus krommen.

3. Verkorting van de concave zijde.

SACHS toonde aan, dat de knopen van grassen, als zij zich geotropisch krommen, zich veelal aan de concaaf wordende zijde verkorten, en soms zoo sterk, dat deze zijde diepe plooiën vertoont *). Bij ranken, die zich om steunsels of epinastisch winden, vond ik dat de concave kant nu eens in lengte toeneemt, dan weer niet verandert, of eindelijk ook korter wordt. Het laatste geschiedt voornamelijk dan, wanneer de totale groeisnelheid der rank tijdens de kromming zeer gering is †).

De verkorting der concave zijde is in beide gevallen ten deele aan waterverlies, ten deele aan een mechanische samendrukking toe te schrijven. Het eerste is een natuurlijk gevolg van de werking van den prikkel, die het oorspronkelijk evenwicht tusschen de turgorkrachten der cellen verbreekt. De toeneming der turgorkracht in de cellen der eene zijde, bij onvoldoenden toevoer van water, maakt dat deze cellen water aan de overige onttrekken; deze verliezen hierdoor aan volumen, en de elastisch gespannen celwanden contraheeren zich §).

Of een mechanische samendrukking der concave zijde zal plaats vinden, hangt natuurlijk van de relatieve plaats der uitzettende en der passief gerekte weefsels, en van de grootte der ontwikkelde krachten af; daaromtrent ontbreken echter nog de noodige onderzoekingen.

De verkorting der concave zijde is slechts een bijzonder geval van den algemeenen regel, dat de concave zijde bij de daarop onderzochte groeikrommingen langzamer groeit dan zij gegroeid

*) *Arb. d. Bot. Insttt. in Würzb.* II, 1872, p. 204.

†) *Ibidem*, Heft III, 1873, p. 304.

§) Vergelijk SACHS, *Lehrbuch d. Botanik* 4 Ed. p. 841, 842,

zou zijn, als het orgaan recht gebleven ware. Bij ranken, stengels, en evenzoo bij wortels *), geldt deze regel, zoover men weet, zonder uitzondering. Het is duidelijk, dat hier dezelfde verklaring geldt en dat de oorzaak der verkorting in waterverlies te zoeken is, veroorzaakt door de toeneming van de turgorkracht in de cellen der convex wordende zijde. Of bij groeikrommingen de totale groeisnelheid anders zal zijn dan bij rechtblijvende organen, hangt ten deele van den toevoer van water, ten deele van den weêrstand der passief gerekte weefsels af.

4. *Onafhankelijkheid van de krommingen van ranken van de dikte van het steunsels.*

De meeste ranken kunnen zich om de allerdunste steunsels krommen, en vormen dan uiterst enge windingen. Krommen zij zich om dikkere steunsels, dan leggen zij zich niet eenvoudig aan deze aan, maar trachten zich nog sterker te krommen. Is het steunsel een blad, of een papieren cylinder, dan wordt het door de rank feitelijk samengedrukt. Is het harder, dan ziet men niet zelden, vooral bij zeer dikke steunsels, de rank zich zijdelings buigen en daardoor een zigzaglijn vormen. In één woord, het verschil in groei tusschen boven- en onderzijde hangt geenszins van de dikte van het steunsel, maar van inwendige oorzaken af †). Dit is trouwens te verwachten, na hetgeen wij thans omtrent de werking van den prikkel weten. De sterkte der kromming kan afhangen van den duur der aanraking met het steunsel, maar geenszins van zijn vorm; de aanraking van een gegeven punt der oppervlakte der rank met het steunsel is onafhankelijk van de dikte van het steunsel, en alleen deze aanraking bepaalt de mate, waarin de groei versneld wordt.

5. *Potentieele kromming.*

Plaatst men groeiende stengels horizontaal, en bevestigt men ze zoodanig, dat zij zich volstrekt niet krommen kunnen, en

*) SACHS. *Arbeiten d. Bot. Inst. in Würzb.* III, p. 471.

†) *Arbeiten Würzb.* III, p. 309.

laat ze dan na verloop van eenige uren los, zoo krommen zij zich plotseling zeer sterk; daarbij wordt de onderzijde convex. Men kan dit bijvoorbeeld daardoor bereiken, dat men ze met gebogen spelden op kurkplaten bevestigt. Legt men rechte ranken van Sicyos met haar onderzijde op een glasplaat, en bedekt haar dan eveneens met een glasplaat, dan zal zij, als na eenigen tijd de glasplaten weggenomen worden, zich plotseling sterk krommen.

In beide gevallen hebben dus de plantendeelen het vermogen om zich te krommen erlangd onder omstandigheden, waaronder zij de kromming zelve niet konden uitvoeren. Dit is trouwens natuurlijk. In de cellen der later convex wordende zijde is, ten gevolge van den prikkel (zwaartekracht, aanraking met een vast lichaam), de turgorkracht toegenomen, de cellen hebben langzamerhand water opgenomen en, daar ze zich niet in de lengte konden uitzetten, hare celwanden in andere richtingen uitgezet en gespannen. Verdwijnt de hinderpaal, dan zullen zij plotseling dien vorm aannemen, die met de rekbaarheid en elasticiteit der celwanden overeenkomt. Dit feit wijst ons tegelijkertijd op de merkwaardig geringe rekbaarheid en groote elasticiteit, die de celwanden van het parenchym van groeiende plantendeelen in de dwarsrichting moeten bezitten, om een samendrukking door de passief gerekte weefsels te beletten.

Bindt men halmstukken van grassen, die een jongen knoop in hun midden bevatten, zóó horizontaal, dat buiging niet mogelijk is, en maakt men ze na eenigen tijd los, zoo neemt de knoop terstond een zwakke buiging aan. Duurt de proef langer, zoo plooit zich de bladscheede in den knoop aan de onderzijde; dit kan somwijlen zoo sterk geschieden dat de knoop barst. Wij zien dus ook hier, dat verlenging en kromming een gevolg zijn van spanningen, die zich onder de gegeven ongunstige omstandigheden, tot een aanzienlijk bedrag kunnen ophoopen.

6. *Teruggaan na tijdelijke prikkeling.*

ASA GRAY en DARWIN *) beschreven het feit, dat ranken, na tengevolge van eenigen prikkel een kromming gemaakt te heb-

*) Climbing plants p. 130.

ben, zich weer volkomen kunnen strekken als de prikkel heeft opgehouden te werken. Deze teruggaande beweging is steeds langzaam, ook bij ranken van *Sicyos*, die zich na wrijven der onderzijde in weinige minuten zeer sterk gekromd hebben. Dit feit vindt waarschijnlijk zijn verklaring daarin, dat op de snelle afzondering van osmotisch werkzame stoffen een tijd volgt, waarin dit proces langzamer verloopt dan gewoonlijk. Het is alsof het materiaal voor deze productie tijdelijk grotendeels verbruikt werd, en het aanvoeren van nieuw materiaal slechts langzaam geschiedt. Zulk een periode van vertraging hebben wij bij onze injectie-proeven meermalen aangetroffen. Terwijl dus de groei van het parenchym der bovenzijde in deze vertragsperiode verkeert, gaat de groei aan de onderzijde ongestoord voort; het gevolg zal zijn, dat na eenigen tijd beiden weer even lang worden.

Ik erken, dat deze verklaring nog geenszins alle bezwaren oplost, maar hiertoe is een nauwkeuriger studie van het proces van teruggaan noodig. Zulk een studie zal wellicht voor de aangenomen periode van vertraging rechtstreeksche bewijzen kunnen brengen, en zodoende een uitgangspunt voor belangrijke onderzoeken over de mechanica der groeikrommingen worden.

7. *Kromming van gespleten organen.*

SACHS toonde aan, dat als axiel gespleten worteltoppen met de snijvlakte horizontaal geplaatst worden, beide helften zich geotropisch afwaarts krommen, en dat daarbij de bovenzijde sterker groeit dan de onderzijde *). Daar de turgorkracht in de bovenzijde door de zwaartekracht is toegenomen, is dit verschil in groeisnelheid zeer natuurlijk.

De geotropische kromming der onderzijde leert, dat de werking van den prikkel zich niet tot de bovenste helft beperkt, maar ook nog tot onder het middenvlak uitstrekt. Hetzelfde leert het feit, dat, van gespleten stengels en grasknoopen, beide helften zich geotropisch kunnen krommen †). Splijt men gras-

*) *Arb. Würzb.*, Heft III, p. 471.

†) SACHS, *Lehrbuch d. Botan.*, 4e Ed., p. 822.

knoopen overlans in vier gelijke deelen, en plaatst men ze horizontaal, zóó dat een deel boven, één onder, en twee zijdelings liggen, dan krommen zij zich alle vier geotropisch omhoog. SACHS isoleerde uit groeiende stengels middenlamellen, die in het midden uit het merg, beiderzijds uit schorsweefsel en opperhuid bestaande. Plaatste hij zulk een middenlamel horizontaal, met de wondvlakten vertikaal, dus op den smallen kant liggend, dan kromde zij zich geotropisch omhoog, legde hij haar op den breeden kant horizontaal, dan ondervond zij meestal geen werking der zwaartekracht. Geïsoleerde mergprismen zijn niet geotropisch.

Deze waarnemingen, hoe belangrijk ook, zijn nog niet volledig genoeg om een voldoende verklaring toe te laten. Maar zij banen den weg, langs welken men tot de kennis van twee zaken zal kunnen geraken: ten eerste de kennis van de verspreiding van de werking van den prikkel op de dwarsdoorsnede.

Bij de beschrijving van mijne proeven met ranken, heb ik steeds eenvoudigheidshalve het parenchym in zijn geheel beschouwd als de plaats waar de turgorkrachten, die de bewegingen veroorzaakten, werden ontwikkeld. Ik heb het in het midden gelaten, of in alle cellen daarbij de turgorkracht even sterk toenam, dan wel of in dit opzicht eene differentieering bestond (zie p. 122); het laatste is niet onwaarschijnlijk, doch mijne proeven leeren hieromtrent niets, en voor de getrokken conclusiën was het niet noodig dit te weten. Bij de overige bewegingen heb ik steeds gesproken van een toeneming der turgorkracht aan de convex wordende zijde. Ik acht deze uitdrukking, om der wille van de eenvoudigheid, geoorloofd, niettegenstaande de werking der prikkels zich zoowel boven als onder het middenvlak doet gelden. Maar hoever deze werking zich doet gelden, kan natuurlijk alleen door het onderzoek van geïsoleerde deelen uitgemaakt worden.

Ten tweede kunnen de bedoelde proeven leiden tot de oplossing van een veel belangrijker vraag. Volgens de in het begin van dit hoofdstuk uiteengezette resultaten van mijn onderzoek toch, vergrooten de prikkels de turgorkracht in bepaalde groepen van cellen. Een kromming kan daardoor alleen tot stand komen, als deze cellen met andere, die zich minder sterk trachten uit te zetten, in verbinding zijn. Veronderstellen wij nu, dat het mo-

gelijk ware, alle ongelijksoortige weefsels van elkander te isoleeren, en in dien toestand hun groei te onderzoeken. Zal dan de zwaartekracht nog als prikkel op het parenchym werken, of is de vereeniging met andere weefsels daartoe noodzakelijk? M. a. w.: Werkt de zwaartekracht als prikkel op elke afzonderlijke cel, of is daartoe de superpositie van meerdere, wellicht van verschillende cellen noodig? Hoe hangt, in het laatste geval, de werking van den prikkel van den aard der superpositie af?

Mocht het gelukken op deze vragen een experimenteel antwoord te vinden, dan is wellicht de weg gebaad, om op het verschil tusschen positief en negatief geotropische organen licht te werpen.

8. *Verschl tusschen groeikrommingen van één- en veelcellige organen.*

Bij de geotropische en heliotropische bewegingen van *Vaucheria*, *Mucor*, wortelharen van *Marchantia* e. a. eencellige organen, kan de oorzaak, volgens de heldere uiteenzetting van SACHS *), niet op een verandering van den turgor berusten, zij moet in een verandering van den groei (of de rekbaarheid) van den celwand haar oorzaak hebben. Bij de bewegingen der groeiende deelen van hoogere planten, met name van de vaatplanten, komt de differentieering in actieve en passief gespannen weefsels als een belangrijke factor op den voorgrond. Onder de laatsten spelen vooral het collenchym en het xyleem der vaatbundels een voorname rol; beiden munten door de zeer geringe energie van hunne levensprocessen uit. Om den weêrstand dezer deelen bij groeikrommingen te overwinnen, is een zeer aanzienlijke kracht noodig, en deze kracht wordt door de toeneming van de turgorkracht van het parenchymweefsel geleverd.

Bij de groeikrommingen van veelcellige organen werken de prikkels direct op het proces van afzondering van osmotisch werkzame stoffen in bepaalde cellen; alle overige verschijnselen laten zich hieruit, aan de hand van de theorie van SACHS over den groei, afleiden.

*) *Lehrbuch d. Botanik*, 4e Ed. p. 813.