



# Het winden der slingerplanten

<https://hdl.handle.net/1874/315692>

1952, 1953

# HET WINDEN DER SLINGERPLANTEN

Diss.  
Utrecht  
1953

H. C. KONING

BIBLIOTHEEK DER  
RIJKSUNIVERSITEIT  
UTRECHT











HET WINDEN DER SLINGERPLANTEN.





# HET WINDEN DER SLINGERPLANTEN

---

## PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN  
**DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE**  
AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT  
OP GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS  
**DR. C. G. N. DE VOOYS**, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER LETTEREN EN WIJSBEGEERTE, VOLGENS  
BESLUIT VAN DEN SENAAAT DER UNIVERSITEIT  
TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT  
DER WIS- EN NATUURKUNDE TE VERDEDIGEN OP  
**WOENSDAG 5 JULI 1933**, DES NAMIDDAGS TE  
3 UUR, DOOR

**HENRIETTE CHRISTINA KONING**

— GEBOREN TE HOUTHEM —



1933

DRUKKERIJ Fa. SCHOTANUS & JENS, UTRECHT

BIBLIOTHEEK DER  
RIJKSUNIVERSITEIT  
UTRECHT.





*Aan de nagedachtenis van mijn Moeder.*





Gaarne maak ik gebruik van de mij hier geboden gelegenheid om allen, die tot mijn wetenschappelijke vorming hebben bijgedragen, hartelijk dank te zeggen.

In de eerste plaats dank ik hen, die de stoot hebben gegeven tot het opvatten van mijn studie.

Hooggeachte H. C. FUNKE, Uw lessen in de plant- en dierkunde, maar vooral de vriendschap van U en UW VROUW zullen altijd van zoo groote betekenis voor mij blijven, dat ik U daarvoor niet genoeg kan danken.

Hooggeleerde JORDAN, PULLE, NIERSTRASZ, DE BUSSY, KRUYT en MOLL; ik zeg U dank voor Uw leerzame en, ieder op eigen wijze, zoo boeiende colleges.

Tot U, hooggeleerde WESTERDIJK, wil ik een afzonderlijk woord van dank richten voor Uw lessen en vooral voor Uw vriendschappelijke belangstelling.

Hooggeleerde BAAS BECKING, de maanden, dat ik onder Uw leiding mocht werken, hebben mij een buitengewoon genoeg verschaft. Tengevolge van het toen verrichte onderzoek heb ik het voorrecht gehad in het laboratorium van U, hooggeleerde ORNSTEIN, eenige tijd te werken. Voor alles wat ik daar geleerd heb, en voor de hulp die ik steeds ontvangen mocht, dank ik U en Uw assistenten zeer.

Hooggeleerde WENT, hooggeachte promotor, U kan ik niet genoeg danken voor het vele dat gij voor mij geweest zijt. Ik heb het steeds als een groot voorrecht beschouwd Uw assistent te hebben mogen zijn. Uw persoonlijkheid en de wijze waarop gij leiding geeft, hebben een groote indruk op mij gemaakt. Ik ben U dankbaar voor het vertrouwen, dat gij mij geschonken hebt en voor het geduld, dat gij met mij gehad hebt. U en MEVROUW WENT dank ik ten eerste voor de gastvrijheid in Uw huis genoten.

Verder richt ik mijn hartelijke dank tot allen, die op de een of andere wijze aan het tot stand komen van dit proefschrift hebben meegewerkt. Ook wil ik hier de goede samenwerking en vriendschap gedenken van mijn mede assistenten van de beide afdelingen van het instituut.

Waarde P. A. DE BOUTER en WILLEMSSEN, ik dank U voor de bereidwilligheid en opgewektheid, waarmee gij mij steeds technische hulp verleend hebt, terwijl ik ook U, waarde A. DE BOUTER, mijn hartelijke dank betuig voor de moeite, die gij U gegeven hebt bij het vervaardigen van de teekeningen.

Waarde ROMEYN, U en het geheele TUINPERSONEEL dank ik voor de groote welwillendheid en hulpvaardigheid waarmee gij mij in alle opzichten steeds van dienst zijt geweest.

Ook U, waarde LOBEL, dank ik voor Uw hulpvaardigheid.



## A. BEWEGINGEN ZONDER STEUNSEL.

### HOOFDSTUK I.

#### INLEIDING.

Het omwinden van een steunsel is in de laatste tijd weinig meer aan een speciaal onderzoek onderworpen. Oudere onderzoekers als bijvoorbeeld Ambronn (1884) en Schwendener (1882) hebben zich hier uitsluitend mee bezig gehouden. Destijds was er echter nog betrekkelijk weinig bekend omtrent de verschillende reacties van de slingerplanten. Deze zijn het best te bestudeeren aan toppen, die boven het steunsel zijn uitgegroeid en die nu, vrij roteerend, hoe langer hoe grooter cirkels in de ruimte beschrijven.

Door een reeks van onderzoeken zijn de eigenschappen van dergelijke toppen in de loop der jaren beter bekend geworden, zoodat ik nu heb getracht tot een bevredigende verklaring van het winden te komen.

Alvorens het winden te beschrijven is het dus noodig de verschillende eigenschappen van de vrije top te behandelen. In het eerste deel van dit proefschrift zal ik beschrijven, wat er omtrent de bewegingen zonder steunsel bekend is. Gedeeltelijk is dit getoetst en aangevuld door eigen onderzoeken. Speciale aandacht heb ik hierbij besteed aan de homodrome torsie. In het tweede deel zal het omwinden van een steunsel behandeld worden.

De beweging van een stengeltop die boven het steunsel is uitgegroeid of van een top die vrij omhoog groeit, slechts hier en daar door een ring gesteund, wil ik de rotatie noemen. Dit is een volkomen neutrale benaming waarin geen enkele theorie ligt opgesloten.

Neemt men gedurende eenige tijd een vrij roteerende top van *Ipomoea purpurea* waar, nadat men deze van merken in een rechte overlangsche rij voorzien heeft, dan ziet men 4 verschillende ver-



schijnselen, die ik eerst afzonderlijk wil beschrijven naar aanleiding van datgene, wat direct daaraan waarneembaar is; en ook eenige beschrijvingen uit de literatuur hieromtrent aanhalen. Theoretische beschouwingen volgen later.

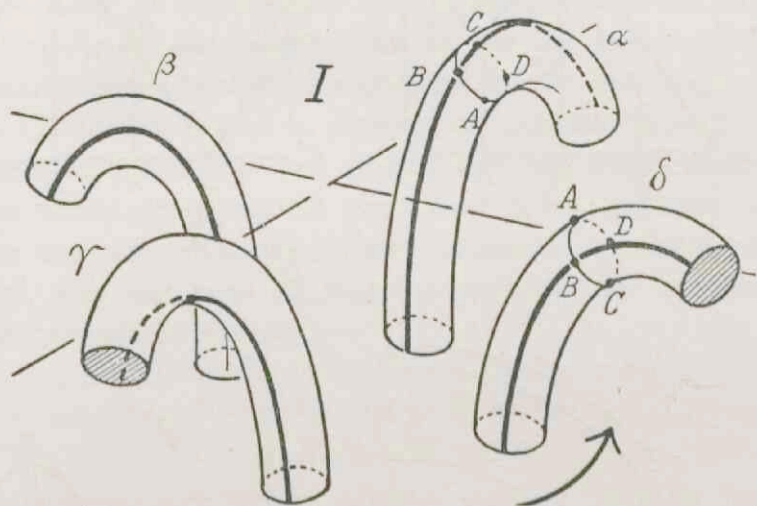
**Rotatie.** De ongeveer horizontaal staande top beschrijft in projectie een cirkel in de ruimte, waarvan het middelpunt bij een normale verticaal staande plant in het verlengde van het basale, volgroeide stuk van de top ligt. Deze beweging heeft linksom plaats d.w.z. als men zich geplaatst denkt in het basale deel van de stengel met het gezicht naar de uiterste top dan beweegt deze zich naar de linkerhand. In dit verband wil ik steeds blijven spreken van „rug-“, „buik-“, „rechter-“, en „linkerzijde“ van de stengel, in welke stand deze ook gebracht wordt. Bij vrije rotatie van een linkswinder is dus de rechterkant steeds „achterkant“ ten opzichten van de beweging.

Bij deze cirkelbeweging worden alle zijden achtereenvolgens convex, in die zin, dat eerst de „rug-“, dan de „rechter-“ en vervolgens de „buikzijde“ convex worden en daarmee tevens van naam veranderen. Men kan ook zeggen dat zich een overlangsche zône van maximale groei in homodrome richting (d.i. in de richting van de cirkelbeweging) tangential om de stengel verplaatst. Dutrochet (1844) is de eerste, die dit juist heeft ingezien, blijkens de volgende opmerking in zijn publicatie... „dans le mouvement revolutif on observe un état passager der courbures successives“... Darwin (1866) is de eerste die er een duidelijke uiteenzetting van geeft.

Bij deze vrije rotatie „draait de stengeltop in tegengestelde richting om haar eigen as“. Zoo wordt het althans in hand- en leerboeken beschreven. Op deze wijze uitgedrukt kan het echter tot verwarring aanleiding geven. Het „draaien“ is slechts schijnbaar, want de as waaromheen het plaats heeft (de as van de stengel) voert zelf een draaiende beweging in de ruimte uit. Het belangrijkste van deze „schijnbare terugdraaiing“ is juist, dat iedere overlangsche zône steeds één en dezelfde stand ten opzichte van de as van het orgaan blijft innemen. Men kan het zich duidelijk maken door de cirkelbeweging in vier standen te analyseeren. Figuur I geeft deze standen weer. (N.B. De standen zijn niet aangegeven, zooals men ze van buiten af bekijkt, doch zooals men ze ziet als men zich telkens in de plant geplaatst denkt.)



Men krijgt dan: voorovergebogen (figuur I $\alpha$ ), naar links overgebogen (figuur I $\beta$ ), achterovergebogen (figuur I $\gamma$ ) en naar rechts overgebogen (figuur I $\delta$ ). Hoewel een bepaalde zijde hierbij een draaiende beweging uitvoert blijft zij toch steeds in dezelfde stand ten opzichte van de as van het orgaan. Het is dus onjuist deze terugdraaiing een „torsie” te noemen zooals men soms in de literatuur kan vinden. Er treden dus in het geheel geen spanningen op; men kan de vrije rotatie opvatten als een reeks krommingen in één vlak; dit vlak draait echter.

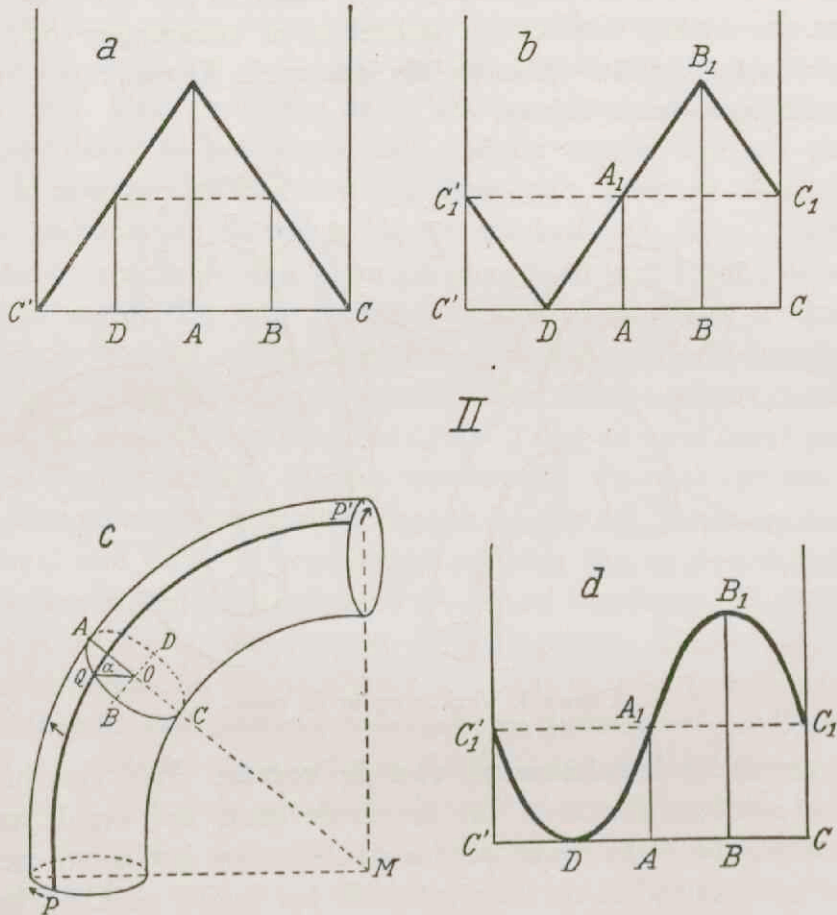


Figuur I. Verklaring in de tekst.

**Theoretische beschouwing van de rotatie.** Het verschijnsel, dat een overlangsche zône van maximale groei zich om de stengel heen verplaatst is gecompliceerder dan men op het eerste gezicht denkt. In figuur I $\delta$  is de lengtezône A het langst en C het kortst, B en D (zône D is in de teekening niet als lijn aangegeven) zijn even lang. Een kwart omlooptijd later echter, zal, zooals figuur I $\alpha$  aangeeft, B het langst, D het kortst en A en C even lang zijn. De vraag rijst hier: Hoe moet de verdeeling van de groeisnelheid op elk oogenblik op de stengelomtrek zijn, opdat A en C, die eerst een maximaal verschil in lengte vertoond hebben na een kwart omlooptijd reeds even lang zijn? Hoe kan C A inhalen?

De verschillende lengten van de zônes zijn ontstaan doordat de groei van die zônes tevoren een zeer bepaalde snelheid heeft gehad. Dat wil zeggen, de lengtezône van maximale groeisnelheid

valt niet samen met de zône van maximale lengte, de eerste ligt homodroom ten opzichte van de laatste verschoven. In figuur Iδ ligt dus de zône van maximale groeisnelheid ergens rechts van A. In de literatuur vindt men meestal stilzwijgend aangenomen dat deze zône precies in B ligt (figuur Iδ).



Figuur II. Verklaring in de tekst.

Voor een kromming in één vlak moet de verdeling van de lengte der verschillende lengtezônes op de stengelomtrek op ieder oogenblik volkomen symmetrisch zijn.

Figuur IIa stelt een stengel voor, die langs de buiknaad is opengeknipt.  $C'C$  is dus de stengelomtrek. Het verschil in lengte van de verschillende zônes, met zône C op het tijdstip van figuur Iδ is als ordinaat hierop afgezet. Daar iedere lengte ontstaan is doordat de zône te voren een zeer bepaalde groeisnelheid heeft gehad,

moet de verdeeling van deze groeisnelheid dus ook op ieder oogenblik volkomen symmetrisch zijn. Veronderstellen wij nu, dat de maximum groeisnelheid precies in lengtezône B ligt, dan krijgen wij dus bijvoorbeeld een verdeeling van groeisnelheid als figuur II *b* aangeeft (N.b. Deze figuur stelt de stengel niet in het symmetrievlak voor de groeisnelheidsverdeeling open geknipt voor.) Als men in de figuur II *b* in plaats van de stengelomtrek, de tijd als abscis neemt ( $C'C$  is dan de omloopstijd), dan wordt de groei van lengtezône B voorgesteld door de oppervlakte van figuur  $BB_1A_1A$ , de groei van A door de oppervlakte van figuur  $AA_1D$  enz. Hieruit blijkt dus, dat A, die het langst is en D, die het kortst moet worden, de kleinste groei hebben. Lengtezône B, die het langst moet worden en C, die het kortst is, hebben de grootste groei.

Neemt men in plaats van een slingerplant een model bestaande uit een caoutchouc-slang, die tot een kwart cirkel gebogen is en op de wijze van een slingerplant met constante snelheid wordt rondgevoerd, dan kan men de lengteverandering per tijdseenheid van elke lengtezône berekenen.

In figuur IIc is  $MO = R$ ;  $OA = R'$ ;  $\angle AOQ = \alpha$ .

$$\begin{aligned} \text{De lengte van zône } PP' &= \frac{1}{2} \pi (R + R' \cos \alpha) \\ &= K (R + R' \cos \alpha). \end{aligned}$$

De zône beweegt zich in de richting van de pijl; de lengteverandering per tijdseenheid is nu:

$$\begin{aligned} \frac{dPP'}{dt} &= \frac{K \{R + R' \cos (\alpha - d\alpha) - R - R' \cos \alpha\}}{dt} \\ &= \frac{KR' \{\cos (\alpha - d\alpha) - \cos \alpha\}}{dt} \\ &= \frac{KR' (\cos \alpha \cos d\alpha + \sin \alpha \sin d\alpha - \cos \alpha)}{dt} \end{aligned}$$

Stelt men de omloopstijd  $2\pi$  tijdseenheden dan is:  $dt = da$  ( $\alpha$  uitgedrukt in radialen)

$$\frac{dPP'}{da} = \frac{KR' (\cos \alpha \cos da + \sin \alpha \sin da - \cos \alpha)}{da}$$

stel:

$$\begin{pmatrix} \cos da = 1 \\ \sin da = da \end{pmatrix}$$

$$\frac{dPP'}{da} = KR' \sin \alpha.$$

De lengteverandering per tijdseenheid is dus evenredig met  $\sin \alpha$ ;



dat wil zeggen: zij wordt voorgesteld door een sinusoidale (figuur II*d*).

In figuur II*c* is AOB het eerste quadrant voor hoek  $\alpha$ . Passen we voor de lengteverandering van de zône PP' nu formule:  $KR' \sin \alpha$  toe, dan vinden we inderdaad de grootste verandering in B, immers hier is  $\alpha = \frac{1}{2} \pi$  dus  $\sin \alpha = 1$ ; bij D is  $\alpha = \frac{3}{2} \pi$  dus  $\sin \alpha = -1$ . De zône van maximale groeisnelheid ligt dus in B, die van minimale in D.

Bij de caoutchouc-slang vindt samendrukking plaats aan de concave kant. Alles wat in de figuur II*d* beneden  $C_1C_1'$  ligt is dus negatief. Bij de groeiende plant zullen de waarden beneden de lijn  $C_1C_1'$  ook positief kunnen zijn. De kromming moet dan gedurende de rotatie iets omhoog schuiven. Deze verschuiving is natuurlijk uiterst klein; ook kan men de kromming urenlang op dezelfde plaats zien blijven. Dit wordt veroorzaakt door het gewicht van de overhangende top. Er heeft dan net als bij het model samendrukking plaatst aan de concave kant. Men ziet dit als men het gewicht van de top opheft, bijvoorbeeld door de heele plant horizontaal te leggen of een stuk van de lange overhangende top af te knippen. Een groot deel van de kromming gaat dan terug.

**Homodrome torsie en Groei.** Bij de beschrijving van de cirkelbeweging wordt in het voorgaande, evenals in de literatuur, steeds gezegd, dat een overlangsche streep, die op een van de zijden is aangebracht, gedurende de beweging steeds aan dezelfde kant blijft; b.v. naar de waarnemer toegekeerd. Met andere woorden, de schijnbare terugdraaiing om de eigen as is volledig. In figuur I, die in principe is overgenomen van Gradmann (1921), is dit te zien.

De oudste onderzoeker van slingerplanten, von Mohl (1827), heeft echter al iets anders waargenomen, n.l. een homodrome torsie in de oudste (dus basale) deelen van de stengeltop. De geringe snelheid waarmee deze torsie plaats heeft is hem niet opgevallen, hierdoor trekt hij de foutieve conclusie, dat de torsie de oorzaak van de rotatie is. Steeds vindt men de torsie weer genoemd in de literatuur, o.a. door Dutrochet (1844), Darwin (1865), Schwendener (1881), en Baranetzky (1883). Bij de proefopstelling van Rawitscher (1924) treedt de homodrome torsie zelfs heel duidelijk te voorschijn. Planten van *Phaseolus* groeien hierbij vrij omhoog, slechts hier en daar door ringen van ijzerdraad gesteund. Rawitscher geeft op dat

de torsie hierbij  $2 \times 360^\circ$  in drie dagen bedraagt; zij treedt op in de oudere deelen waar „hoofdgroei” en „nutatie” (= rotatie) afgeloopen zijn. De jongere deelen zijn er volgens Rawitscher (1924 en 1929 pg. 556) niet toe in staat. Aan de homodrome torsie wordt verder weinig aandacht geschonken. Schwendener (1881), Kohl (1884), Wortmann (1886) en Kolkwitz (1895) bouwen hun theoriën over het winden op de antidrome torsie. Deze is echter altijd passief. Gradmann (1927) heeft (in aansluiting aan Schwendener 1881) voldoende bewezen dat zij het mechanisch noodzakelijk gevolg is van een storing in de normale beweging van de top (bijvoorbeeld: een hindernis op de weg van de top, of het doorzakken door het eigen gewicht).

Hendricks (1919, 1923) heeft een speciale studie gemaakt van de homodrome torsie, vooral in verband met de dikte en houtvorming, in toppen van de hop.

Voor een uitvoerig overzicht van hetgeen verstaan wordt onder de verschillende torsies zie men Rawitscher (1932, pg. 187) en Gradmann (1927, b).

Uit waarnemingen aan planten, die met een rechte rij van merken (meestal cactusstekels) voorzien zijn, blijkt echter iets meer. Doordat de merken op afstanden van hoogstens 1 cm staan en vrij lang zijn, is zeer duidelijk te zien, of ze werkelijk in een rij blijven staan of kleine hoeken met elkaar gaan maken.

Zooals later uitvoerig behandeld zal worden, is het zelfs mogelijk de grootte van deze hoeken te schatten. De torsie blijkt bijna over de geheele lengte van het horizontale en gebogen deel van de top verdeeld te zijn. Na 6 uur is de torsie aan een top van 6 cm reeds zeer duidelijk zichtbaar.

In de basale deelen is de torsiesnelheid het grootst, apicaalwaarts neemt zij af. In de uiterste 1—1.5 cm is de torsiesnelheid uiterst gering. Toppen van kiemplanten en jonge zijspruiten, die nog slechts zwak gebogen zijn, tordeeren niet. De homodrome torsie komt verder algemeen bij slingerplanten voor, ook bij *Asparagus plumosus*. Bij deze laatste plant is de torsie slechts uiterst zwak, zij wisselt met de rotatie-richting, die hier afwisselend rechts- en linksom is.

Door een steunsel kan de homodrome torsie verhinderd worden: beter is het te zeggen, dat zij geheel of gedeeltelijk overdekt wordt door schijnbare of werkelijke antidrome torsie (Gradmann, 1927, b).



Bij regelmatig roteerende toppen komt antidrome torsie niet voor; bij onregelmatig roteerende toppen, met krommingen in meer dan één vlak, of bij lange zware overhangende toppen, kan antidrome torsie te zien zijn, ze is altijd apicaal het sterkst en gaat terug bij verandering van de stand van de top. Ook hieruit blijkt weer dat zij steeds passief is.

Heeft men bij de aanvang en later op geregelde tijden een schaduwbeeld van de top met de merken op fotografisch papier opgenomen, dan kan men groei en groeiverdeeling over de geheele stengeltop bepalen. Bij de vrij roteerende toppen ziet men dan een lange groeizône met twee maxima van groeisnelheid, soms zelfs meer, de kromme van de groeisnelheid heeft dan een eenigszins golfvormig verloop. Bij *Ipomoea* ligt het eerste, groote groei-maximum 0.75—2 cm achter de top. De plaats van het tweede hangt af van de lengte van de top, maar is ook bij korte toppen vaak al te zien. Het kan van 3—9 cm achter de top liggen. Meestal valt het samen, of iets basaal van het maximum van torsiesnelheid.

Deze groeiverdeeling was alreeds geconstateerd door Bremekamp (1912) en Rawitscher (1929).

Als derde verschijnsel wil ik de **rotatie-kromming** noemen. In de literatuur is deze gewoonlijk bekend onder de naam van nutatie-kromming. Het is de kromming die de top van de slingerplant in de horizontale stand brengt tijdens de rotatie.

Tenslotte komt bij een aantal slingerplanten nog een **laterale kromming** voor. Dit is de kromming, die in bepaalde standen uitgevoerd wordt loodrecht op de richting van de zwaartekracht. Zij is homodroom met de rotatie-richting gericht.

Het voorkomen van de laterale kromming is bewezen bij *Ipomoea*, *Calystegia* en *Phaseolus*; waarschijnlijk komt zij in nog veel meer gevallen voor. Bij *Asparagus plumosus* en bij jonge zijspruiten van *Ipomoea* komt zij niet voor. De proeven van Rawitscher (1929, 1930) hierover kan ik geheel bevestigen.

Bij *Bowiea volubilis* schijnt zij zeer zwak te zijn. Gradmann (1921) vermeldt bij deze plant negatief geotropische oprichting met zijdelingsche afwijkingen.



In de volgende hoofdstukken zullen de 4 genoemde verschijnselen zooveel mogelijk afzonderlijk worden nagegaan. Er is onderzocht of zij autonoom zijn, dan wel door een uitwendige invloed direct veroorzaakt worden. Tevens zullen de verschillende theoretische beschouwingen in de literatuur kort besproken worden. Een uitvoerig literatuur-overzicht vindt men bij Gradmann (1929).

Voorop kan gesteld worden, dat al deze bewegingen groei-bewegingen zijn.

Van de uitwendige omstandigheden is alleen de zwaartekracht bestudeerd. Voss (1902) heeft aangetoond dat het licht bij *Phaseolus* en *Ipomoea* geen directe richtende invloed op de bewegingen heeft. Bijna alle proeven werden met *Ipomoea* uitgevoerd. Bovendien zijn deze proeven gedaan in een kas met ongeveer alzijdig invallend licht. De as van de klinostaat was geplaatst loodrecht op de richting van het sterkst invallend licht.

De negatief geotropische reacties van de slingerplanten zijn niet afzonderlijk behandeld. Waar het noodig is, komen zij in de verschillende hoofdstukken ter sprake.

De negatieve geotropie is de oorzaak, dat horizontale of sterk van de verticaal afwijkende steunsels niet omwonden kunnen worden. Enkele slingerplanten schijnen een zwakkere negatieve geotropie te bezitten.

Miehe (1914) kon *Akebia quinata* om horizontale steunsels doen winden. Voss (1902) heeft aangetoond, dat bij *Bowiea volubilis* de as van de rotatie door het licht gericht kan worden.

Eigenschappen als orthogeotropie of autotropie bezitten de slingerplanten natuurlijk ook. Op de klinostaat komen zij tot uiting eveneens bij het recht worden van de jongere deelen van een gewonden stengel, die van het steunsel los is gemaakt.

Waar niet uitdrukkelijk gezegd wordt, dat er met een bepaalde plant gewerkt wordt, is er steeds sprake van *Ipomoea purpurea* Lam. (= *Pharbitis hispida* Chois.). Zoowel in mijn eigen proeven als in literatuuraanhalingen is dit het geval.

## HOOFDSTUK II.

### METHODIEK.

De methode van proefneming is zeer eenvoudig geweest. Het oorspronkelijke plan was nauwkeurige groeimetingen te doen door middel van filmopnamen. Dit is echter absoluut onmogelijk gebleken. Wel kan men betrekkelijk nauwkeurige bepalingen doen onder enkele speciale omstandigheden, n.l. als men de planten dwingt geen roteerende beweging uit te voeren, door ze, door middel van een haar met een gewichtje, dat over een katrol loopt, verticaal vast te houden. Neemt men een voldoende groot gewicht, b.v. 5 gram, dan blijft de plant geheel recht en zijn de foto's steeds scherp. De torsie kan men echter nooit opheffen, en deze maakt dat de merken die men aangebracht heeft om de stengels draaien en dus telkens uit het gezichtsveld geraken. Brengt men merken aan op de wijze zooals Nuernbergk en du Buy (1930) het doen, dan draaien deze met de groeizone mee en blijven niet loodrecht op de stengel staan. Om dit te voorkomen heb ik kleine manchetjes van papier om de stengel geplakt. Hiervoor zijn de gegomde papieren strooken, die voor het omlijsten van diapositieven gebruikt worden, zeer geschikt, daar ze met een bijzonder goed klevende lijm bestreken zijn. Zij worden eerst aan de niet gegomde kant met witte verf en vernis bestreken en daarna in zeer smalle reepjes geknipt. Voor het aanbrengen van een manchetje neem ik zulk een reepje van eenige cm lang zoodat het goed vast te houden is. Na bevochtigd te zijn wordt dit eerst los om de stengel gelegd; de uiteinden worden daarna tegen elkaar geplakt en met een pincet hoe langer hoe dichter bij de stengel tegen elkaar gedrukt. Tenslotte wordt het onnoodige stuk afgeknipt; men kan dit zeer goed doen zonder de plant te beschadigen. Alleen bij het allerjongste deel moet men er voor zorgen het manchetje niet te nauw aan te knippen. Als



men veel merken op kleine afstanden wil aanbrengen is deze methode zeer tijdroovend. Ook moet men de plant er tamelijk veel bij aanraken waardoor de regelmatige rotatie sterk gestoord wordt. Men moet dan tot de volgende dag wachten met waarnemen. Heel anders is dit, als men cactusstekels als merken gebruikt. Na eenige oefening kan men ze in de stengel prikken bijna zonder deze overigens aan te raken.

De methode heeft het nadeel, dat door de torsie enkele merken na eenige tijd achter de stengel komen te zitten. Bij de manchetjes heeft men daar natuurlijk geen last van. Toch kan men voor zeer nauwkeurige waarnemingen ook niet op de manchetjes vertrouwen, daar ook deze gedurende de groei niet precies loodrecht op de stengel blijven staan, indien zij er al ooit precies loodrecht op gestaan hebben. Twee cactusstekels op dezelfde hoogte loodrecht op elkaar plaatsen geeft weinig voordeel. Het is zeer moeilijk ze precies in dezelfde doorsnede te krijgen. Ook beschadigt men de plant veel erger door 2 prikken zoo dicht bij elkaar.

Torsieschattingen kunnen zoowel bij manchetjes als bij stekels even goed gedaan worden. De samengeplakte einden van de papertjes dienen als wijzers.

Cactusstekels zijn voor het merken van planten zeer geschikt. Men kan ze steeds in groote hoeveelheid, in alle dikten en lengten, soepel of stijf, krijgen. Als zij eenige tijd in het weefsel gezeten hebben, groeit dit er zoo vast omheen, dat men ze er haast niet uit kan trekken zonder de punten te breken. Het is ook mogelijk dat de punt van de stekel in het weefsel opzwelt door het vocht dat daar opgenomen kan worden.

In de richting loodrecht op de as van de stengel zijn de stekels haast niet beweegbaar; wel eenigszins in de lengterichting, waarschijnlijk hangt dit samen met de strekkingsrichting van de cellen. Bij het schatten van de hoeken tusschen de stekels heeft men dus geen kans dat men fouten maakt door verschuiven van de stekels. Bij microscopisch onderzoek is te zien dat men meestal maar enkele cellen van de epidemis en van een of twee daaronder gelegen lagen beschadigt. De plant reageert echter op geen enkele zichtbare wijze, zelfs niet als men per ongeluk dieper prikt, zoodat de stekel dwars door de stengel heen gaat, zoodat er bij *Ipomoea* melksap naar buiten komt.



De temperatuur in de proefkas is zeer inconstant, maar is geregeld geregistreerd. Gedurende de proeven van korte duur is er voor gezorgd dat de temperatuur niet meer dan  $2^{\circ}$  schommelde. Bij groei- en torsie-waarnemingen, waarbij de plant gedurende de nacht is blijven staan, zijn de schommelingen veel groter. De uiterste grenzen zijn  $15^{\circ}$ — $30^{\circ}$ .

De nauwkeurigheid, die bij de groeimetingen bereikt wordt, is niet groter dan die Sachs b.v. bij directe meting met een duimstok bereikte, n.l.  $0.2$ — $0.1$  mm voor de lengtemeting. Bij de berekening van groeisnelheden is hiermede rekening gehouden. Het voordeel van het nemen van foto's is, dat men meer dan één plant op dezelfde tijd kan meten en de plant niet behoeft aan te raken. Bij gekromde deelen is bovendien het meten van een foto veel gemakkelijker dan het meten van een plant. Men kan dan vergrooten en een meetrad gebruiken. Vrij roteerende planten zijn zeer zelden volkomen in een vlak gekromd. Ook is het zeer lastig een fototoestel telkens weer zoo in te stellen, dat de top zooveel mogelijk evenwijdig aan de lens staat. Hiervan zijn daarom schaduwbeelden opgenomen. Een stukje fotografisch papier wordt in een statiefje zoo nauwkeurig mogelijk evenwijdig aan de top er achter geplaatst en daarna even belicht met een lamp, die op  $1.50$  m afstand staat.

Torsieschattingen heb ik tot op  $15^{\circ}$  nauwkeurig gedaan; ook hiermee is bij de berekening van de torsiesnelheden rekening gehouden. Na eenige oefening zijn kleinere hoeken ook nog wel te zien, toch geloof ik dat men hier te grove fouten maakt. Daarom heb ik steeds tot op  $15^{\circ}$  afgerond en hoogstens aangegeven  $> 15^{\circ}$  of  $< 30^{\circ}$  enz. Men heeft vaak genoeg een contrôle op de schattingen als de som van een aantal hoeken samen  $180^{\circ}$  of  $360^{\circ}$  is; zelfs  $90^{\circ}$  is al zeer goed te zien. Juist doordat de zeer globale schattingen, die ik bij het begin van mijn proeven heb gedaan, zoo verrassend goed overeenstemden, ben ik ertoe gekomen de methode verder toe te passen. In het tweede deel heb ik een aantal van dergelijke torsie schattingen opgegeven. Zij zijn bij windende toppen gedaan, waar de hoeken tusschen de cactusstekels het moeilijkst te zien zijn. Men krijgt hierdoor een indruk van de nauwkeurigheid die erbij bereikt kan worden.

### HOOFDSTUK III.

#### HOMODROME TORSIE, GROEI EN GROEISTOF.

Zooals in de inleiding reeds gezegd is, wordt in de literatuur weinig aandacht geschonken aan de homodrome torsie. Von Mohl (1827) heeft er de oorzaak van de roteerende beweging in gezien. Natuurlijk kan een gekromde top door de torsie in het basale verticale deel in een cirkel worden rondgevoerd. Het aantal graden torsie moet dan echter gelijk zijn aan het aantal beschreven cirkels. Rawitscher (1924) vindt bij normaal vrij roteerende planten in drie dagen  $2 \times 360^\circ$  homodrome torsie, terwijl in die tijd bij een normale omloopstijd ongeveer 36 cirkels beschreven moeten zijn.

Tabel I geeft een aantal waarden voor rotatie en torsiesnelheid. Hierbij is de snelheid opgegeven in het aantal minuten dat noodig is voor  $360^\circ$  rotatie of torsie  $\left(\frac{T}{W}\right)$ . Bij normaal vrij roteerende planten in de rotatie-snelheid gemiddeld 4—10 maal zoo groot als de torsie-snelheid.

Sedert Darwin (1865) is het de algemeene opvatting dat er geen enkel oorzakelijk verband bestaat tusschen homodrome torsie en rotatie. Baranetzky (1883) ziet geen mechanische of physiologische samenhang. Schwendener (1882) echter veronderstelt dat de homodrome torsie een onvermijdelijk gevolg is van de rotatie. Dat dit niet het geval is, blijkt uit de gevallen waar homodrome torsie zonder rotatie voorkomt, bijvoorbeeld in de proeven van Hendricks (1919, 1931) en mijzelf. Hierbij worden de planten verticaal vastgebonden door middel van een haar, dat bezwaard met een gewichtje (meestal 5 gram) over een katrol loopt. Rotatie is hier onmogelijk, er treedt echter een sterke homodrome torsie



op. Gradmann (1928) heeft linkswinders er toe kunnen brengen rechtsonder te roteeren; hierbij is de homodrome torsie toch blijven bestaan. Oorzaak van de rotatie is de homodrome torsie evenmin. Jonge zijspuiten vertoonen, voordat zij 5 à 6 cm lang zijn, geen spoor van homodrome torsie; toch roteeren zij, echter zonder rotatiekromming. De waarnemingen van Rawitscher (1929) kan ik in dit opzicht geheel bevestigen. Ook bij *Asparagus plumosus* heb ik zwakke, doch duidelijke homodrome torsie kunnen aantoonen. In tabel I zijn enkele waarden voor de torsie opgegeven.

Gradmann (1928) heeft aangetoond, dat kunstmatig, antidroom getordeerde toppen toch een normale laterale kromming vertoonden. Homodrome torsie zonder laterale kromming is ook mogelijk. Tusschen de homodrome torsie en de laterale kromming is dus ook geen verband te vinden.

Torsieschattingen en groeimetingen door mij, voornamelijk bij *Spomoea purpurea* gedaan, leverden het volgende op:

Het maximum van torsiesnelheid valt ongeveer samen of iets apicaal van het tweede groeimaximum; waar dit tweede groeimaximum onduidelijk is, ligt het daar waar de sterkste groei is afgeloopen.

Aan de top kan echter ook nog vaak een aanzienlijke torsie optreden. Apicale torsie, die ook dikwijls antidroom is, kan ook passief zijn. Bij te groot gewicht van een lange top, zakt deze onder homo- of antidrome torsie door. Doordat deze torsies door ondersteunen of standveranderen van de top terug gaan, ziet men, dat zij zuiver mechanisch zijn. Basale torsie kan men niet zoo gemakkelijk opheffen, dit is een groeiverschijnsel. Aanvankelijk loopt er een zône van grootere rekbaarheid in een schroeflijn om de top; later wordt deze gefixeerd. Bij verwelken gaat het jongste deel van de torsie terug.

Rekt men de lengtezône van maximale groeisnelheid (dus de rechterkant) door van een vrij roteerende top het horizontale deel vast te houden en het apicale deel in de zin van de rotatiebeweging te buigen, dan verlengt zich ook de buikzijde (dit is de zijde die na  $\frac{1}{4}$  omloopstijd de maximale groeisnelheid zou gehad hebben.) Er heeft dus een beweging schuin omhoog plaats onder homodrome torsie. Rekt men de zône van minimum groeisnelheid,



dus door de top tegengesteld aan de richting van de rotatiebeweging te buigen, dan wordt ook de rugzijde langer (dus de kant die na  $\frac{1}{4}$  omloopstijd een minimum groeisnelheid zou gehad hebben.) De top gaat omlaag onder antidrome torsie. Rekt men de buikzijde, dan verlengt zich ook de linkerkant onder homodrome torsie enz. Al deze bewegingen zijn te verwachten, als werkelijk de groeizône of althans de zône van grootste rekbaarheid, ook in het rechte horizontale stuk van een vrij roteerende top schroefvormig homodroom om de plant heen ligt, want aan de rechterkant loopt deze zône van rug- naar buikzijde (indien men van de basis naar de top kijkt); vanzelf zal dus bij rekking van de rechterzijde de buikzijde mee moeten gaan, als de top basaal wordt vastgehouden. Aan de linkerzijde loopt de lengtezône van maximale rekbaarheid van buik- naar rugkant, dus zal hier de rugkant mee moeten rekken. Het rekken (eigenlijk overrekken) heeft bij de rechterkant het meeste effect.

Het eenvoudigst is het verschijnsel van de schroefvormige groeizône te doorzien bij toppen, die verticaal vastgehouden worden door middel van een haar, dat met een gewichtje bezwaard, over een katrol loopt. Hier heeft men te doen met een rechte stengel, waarin de groei volgens een schroeflijn plaats heeft. De groei van een dergelijke top is dus geheel vergelijkbaar met de „spiraalgroei” van *Phycomyces*. De „spoed” van de schroef blijkt niet overal even groot te zijn. Basaal is deze geringer dan apicaal.

Figuur III stelt een stuk van een stengel voor, dat langs de overlangsche lijn  $\bar{A}B$  is opengeknijpt en daarna platgelegd.  $B$  is basaal,  $A$  is apicaal.

De gebogen lijn  $BA'$  stelt een groeizône voor. In punt  $P$  kan men zich de groei in 2 componenten ontbonden denken n.l. een zuivere lengtegroei-component  $PQ$  en een zuivere torsie-component  $PR$ . Deze laatste stelt dus een tangentiale groei voor. Daar de stengel echter niet dikker wordt, moet hij wel tordeeren.

De richting van de celrijen op de epidemis komt ongeveer overeen met het verloop van deze groeizône, wat niet te verwonderen is daar de groei en torsie gemeten wordt aan de cactusstekels die in de cellen geprikt zijn. Iedere cel groeit blijkbaar aan het eind van de strekkingsperiode hoe langer hoe meer in dwarse richting.

De hoeken die de groeizône met de as kan maken, zijn voor een enkel geval berekend en in de figuren IV en V weergegeven. Waar een torsie van  $0^\circ$  is opgegeven, is de torsie te gering om behoorlijk gemeten te worden.

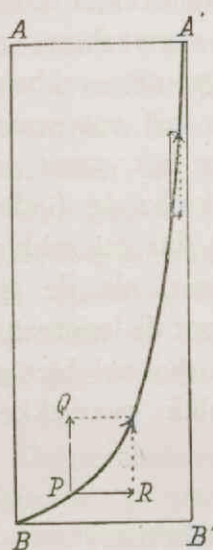


Fig. III

Figuur III. Verklaring in de tekst.

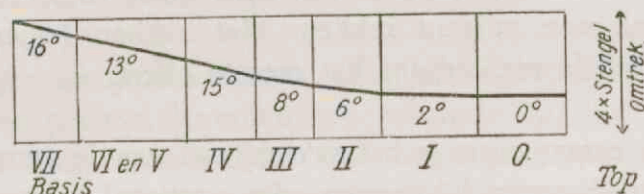
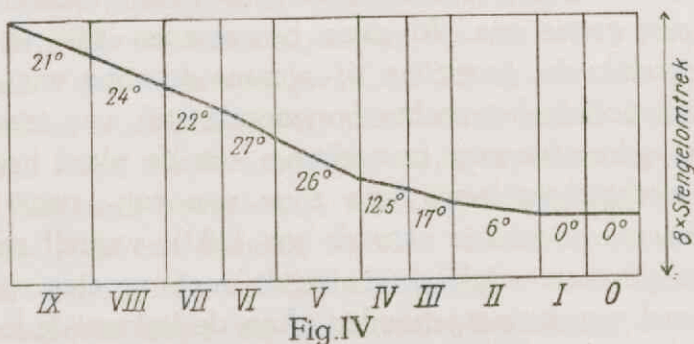


Fig. V

Figuur IV en V. Verloop van de groeizône op de stengel van een plant van *Ipomoea purpurea*.

In figuur IV wordt deze verticaal vastgehouden.

In figuur V roteert zij vrij. De zônes tussen de merken zijn op ware grootte weergegeven. De omtrek van de stengel is vergroot, open geknipt en in een plat vlak gelegd, voorgesteld. De hoeken die de groeizône in de verschillende zônes met de as van de stengel maakt zijn erbij aangegeven.

Bij de verticaal vastgehouden plant loopt de groeizône dus ongeveer  $6 \times$  om de stengel. Bij de vrij roterende plant ruim  $2.5 \times$ .

Welke gevolgen kan het schroefvormig verloop van de groeizône in verschillende gevallen hebben?

Bij krommingen, die loodrecht op de as van de stengel staan, zal er een kromming in één vlak plaats hebben. De cellen aan de convexe kant zullen zich in hun strekkingsrichting, dus in een schroeflijn, verlengen. Dit doet echter geen schroefvormige kromming ontstaan, want aan de convexe kant loopt de schroeflijn in tegengestelde richting, onder dezelfde hoek met de as. Het resultaat is

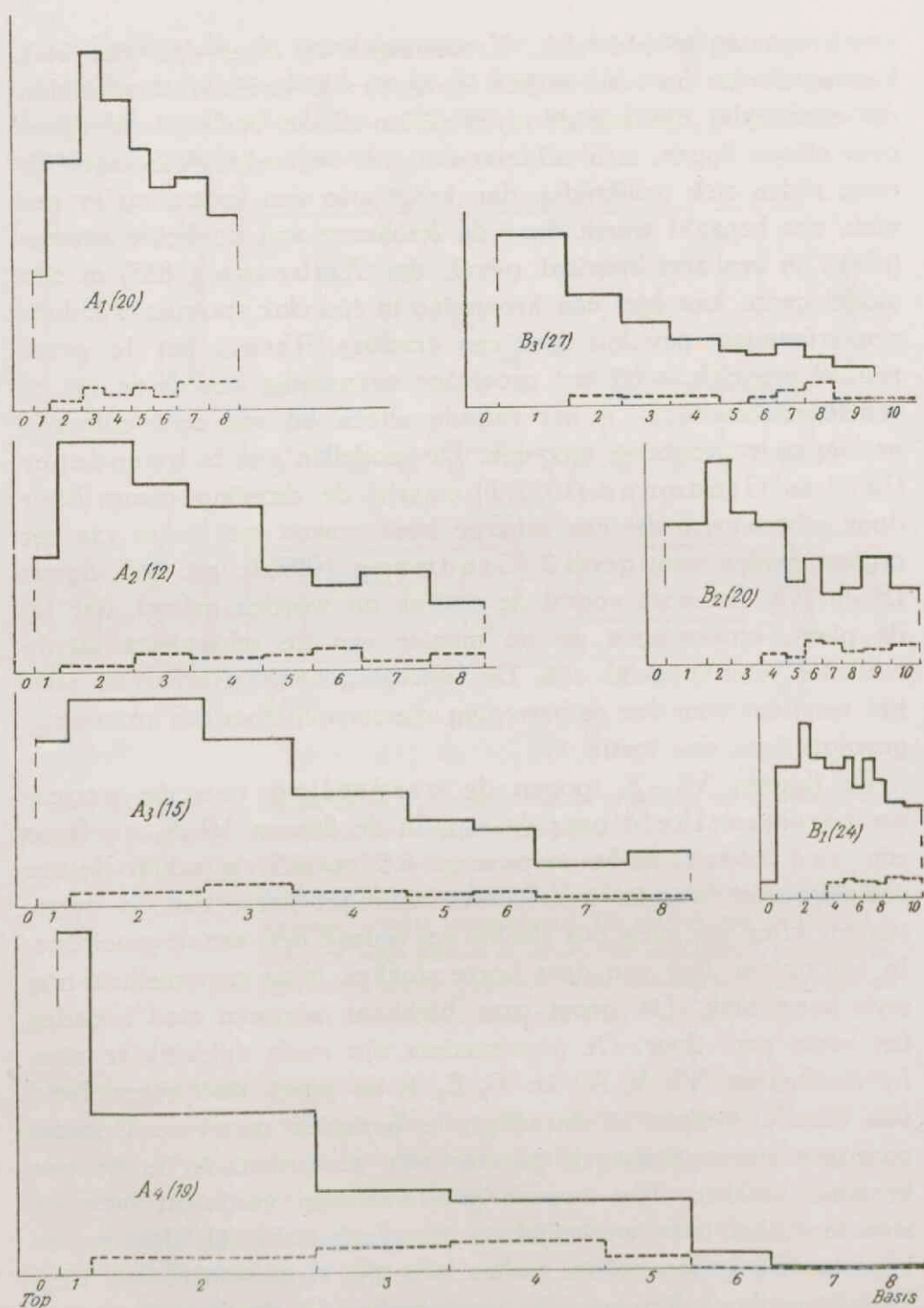


een kromming in één vlak. Krommingen in meer dan één vlak kunnen slechts op twee wijzen ontstaan: 1. doordat twee zijden die evenwijdig zijn aan de as en niet in elkaars verlengde of tegenover elkaar liggen, zich achtereenvolgens verlengen. Verlengen de twee zijden zich gelijktijdig, dan krijgt men een kromming in een vlak, dat bepaald wordt door de resultante van de beide eersten (alleen in een zeer speciaal geval, dat Ambronn (1885) in zijn model geeft, kan hier een kromming in één vlak optreden); 2. door een kromming, gevolgd door een draaiing. Terwijl het 1e geval zoowel mogelijk is bij een groeizône evenwijdig aan de as, als bij een schroefvormige-, is het tweede alleen bij een schroefvormig verlopende groeizône mogelijk. De modellen van Schwendener (1881) en Gradmann (1927, *b*) waarbij de draaiing plaats heeft door scharnieren, die een scherpe hoek maken met de as van het orgaan, gelden voor geval 2 (Gradmann 1927, *b*, pg. 255, figuur IB en IC). Er moet vooral de nadruk op worden gelegd, dat bij de plant, krommingen op de manier van de scharnieren uit de modellen, niet mogelijk zijn. De beweging van het scharnier stelt het resultaat voor van de beweging, die ontstaat door een kromming, gevolgd door een torsie.

De figuren VI—X toonen de verdeling van de groei- en torsiesnelheid over de top. In de figuren VI  $A_1$  en  $B_1$  is een vrij roteerende top resp. 6.5 en 4.5 cm achter de top vastgehouden, waarna weer rotatie van het korte stuk is opgetreden. Hier ziet men dus slechts het apicale deel van de groeizône. In het basale deel van deze korte stukken is de groeisnelheid nog zeer aanzienlijk. De groei gaat blijkbaar nog een eind beneden het vaste punt door. De groeimaxima zijn reeds duidelijk te zien. In de figuren VI  $A_2$ – $A_4$  en  $B_2$ – $B_3$  is de groei- en torsiesnelheid van dezelfde toppen in de volgende perioden gegeven. Doordat de zônes hier automatisch groter zijn geworden, is de geheele kromme vlakker. Het tweede groeimaximum verdwijnt hierdoor soms ook, het is in werkelijkheid tot een betrekkelijk klein gebied beperkt. Bij groote zônes vallen dus de kleine verschillen weg. Plaatst men er gedurende de proef merken bij, dan komt het steeds weer duidelijk te voorschijn.

Verder krijgt men een schijnbaar afnemen van de totale groeisnelheid, doordat de groei over een steeds groter stuk berekend





Figuur VI. Verdeeling van de groei- en torsiesnelheid over de top van twee vrij roterende planten van *Ipomoea purpurea* in opvolgende perioden. Abscis: Aanvangs-lengte van de zônes in mm. Ordinaat: Lengtegroei in  $\mu\mu$  per mm per uur (ge-trokken lijn). Transversale groei in  $\mu\mu$  per mm-lengte per uur (gestippelde lijn). De getallen tusschen haakjes bij de figuren geven de tijd van waarneming in uren aan.

wordt. Men moet de cijfers voor de totale groeisnelheid dus steeds beschouwen in verband met de aanvangslengte, waarover ze berekend zijn. (Tabel I.)

Het is opmerkelijk dat de totale torsiesnelheid (n.l. het aantal graden per cm per uur) bij de korte toppen (figuur VI,  $A_1$ ) vrij groot is om daarna af te nemen (figuur VI,  $A_2$  en  $3$ ) en tenslotte weer toe te nemen (figuur VI,  $A_4$ ). Het is mij gebleken, dat dit samenhangt met de vorm van de top, dus ook met de regelmaat van de rotatie. Korte vrije toppen maken allerlei onregelmatige krommingen. Na eenige tijd bewegen zij echter regelmatig en roteeren met een recht horizontaal stuk. Wordt de top hierna echter te lang, dan gaat hij doorzakken; dit kan weer allerlei krommingen veroorzaken. Blijkbaar gaat hiermee een versterken van de torsie gepaard. Tabel IIIa geeft hieromtrent eenige waarden.

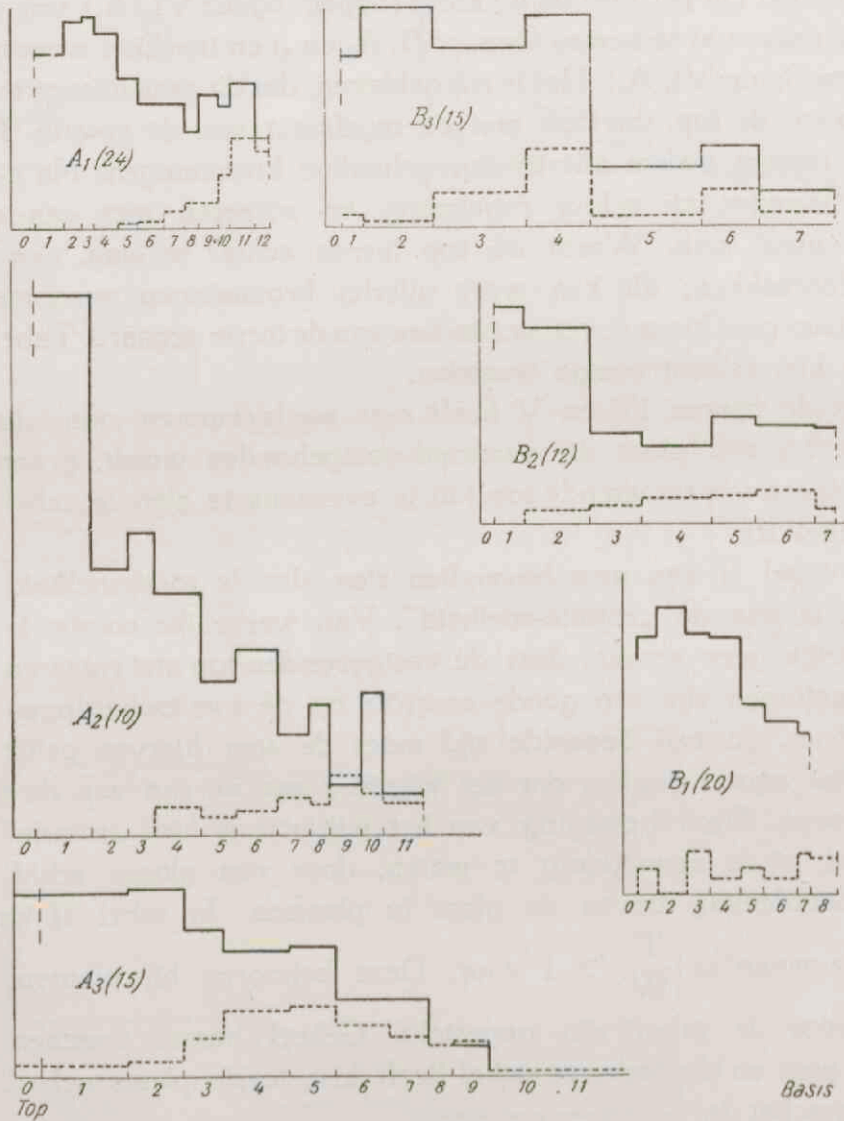
Uit de figuren IV en V heeft men reeds kunnen zien, dat de torsie bij een plant die verticaal vastgehouden wordt, grooter is dan bij een vrij roteerende top (dit is eveneens te zien in tabel IIIc en tabel II).

In tabel II kan men bovendien zien, dat de torsiesnelheid hier gelijk is aan de „rotatie-snelheid”. Van werkelijke rotatie is hier natuurlijk geen sprake, daar de vastgebonden top niet roteeren kan. De metingen zijn een goede contrôle op de torsieschattingen van de zônes. In een bepaalde tijd moet de som hiervan gelijk zijn aan het aantal graden, dat het wijzertje aan de top van de plant doorloopt. Deze beweging van het wijzertje is hier „rotatie” genoemd, zij is nauwkeurig te meten, door een glazen schijf met graadverdeeling boven de plant te plaatsen. In tabel II komen enkele waarden  $\frac{T}{W} > 1$  voor. Deze behooren bij planten, die pas voor de proef zijn opgesteld. Geheel basaal tusschen het vaste punt en de onderste stekel heeft hier torsie plaats gehad, die niet geschat is.

Figuur VII heeft betrekking op de verdeeling van groei- en torsiesnelheid over de top van verticaal vastgebonden planten. Er treedt een verkorting van de groeizône op, ongeveer van 18 cm (normaal) tot 12 cm (dwangstand). Er is echter nauwelijks een vertraging in de groeisnelheid te zien (tabel II).



Volgens Bremekamp (1912) en Rawitscher (1929) treedt ook bij het winden een verkorting van de groeizône op. Bij dunne steunsels moet deze verkorting volgens mij slechts gering zijn. Hier vindt men, zooals later blijken zal, 12 cm achter de top nog



Figuur VII. Verdeeling van de groei- en torsiesnelheid over de top van twee verticaal vastgehouden planten van *Ipomoea purpurea* in opvolgende perioden. Abscis: Aanvangslengte van de zônes in mm. Ordinaat: Lengtegroei in  $\mu\mu$  per mm per uur (getrokken lijn). Transversale groei in  $\mu\mu$  per mm-lengte per uur (gestippelde lijn). De getallen tusschen haakjes bij de figuren geven de tijd van waarneming in uren aan.

torsie. Daar torsie steeds met groei verbonden is, is het wel zeer waarschijnlijk dat ook hier nog groei plaats heeft en de zône dus zeker 12 cm lang is (men vergelijk ook Kohl 1884).

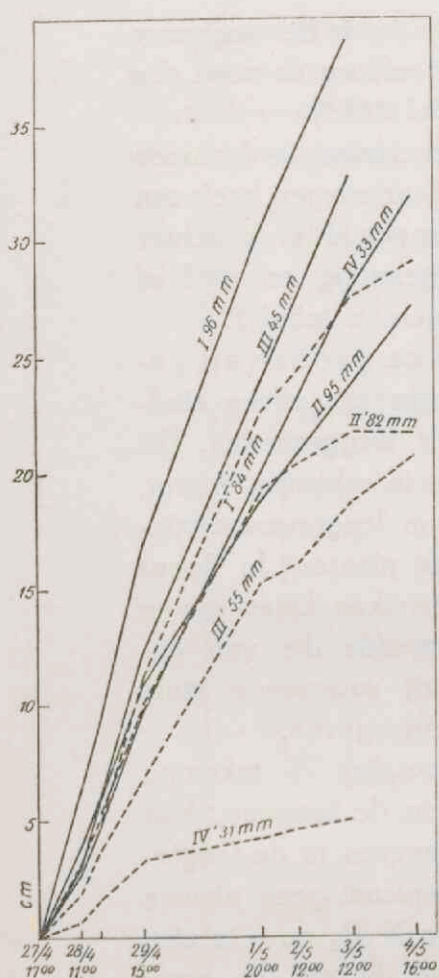
*Bowiea volubilis* heeft ongeveer dezelfde groeiwijze als *Ipomoea purpurea* (figuur VIII). *Asparagus plumosus* daarentegen heeft een korte groeizône met een maximum van groeisnelheid vlak achter de top. Hierachter valt de groeisnelheid regelmatig en steil af (figuur IX). Eenige getallen zijn nog opgenomen in tabel I.

De figuren X en XI hebben betrekking op de groei van gedecapiteerde planten van *Ipomoea*. Soms zijn alleen eindknoppen, soms ook bladeren en okselknoppen weggesneden. Dit geeft geen verschil. Als men de geheele groeizône in rekening brengt, krijgt men de eerste vier dagen geen verschil in lengtevermeerdering van gedecapiteerde en niet gedecapiteerde planten. In figuur X is de lengte tegen de tijd uitgezet. De getrokken lijnen geven de groei van normale planten weer, de gestippelde die van gedecapiteerde planten. De lengte van het vrij roteerende stuk, waarvan ik ben uitgegaan, is bij iedere lijn aangegeven.

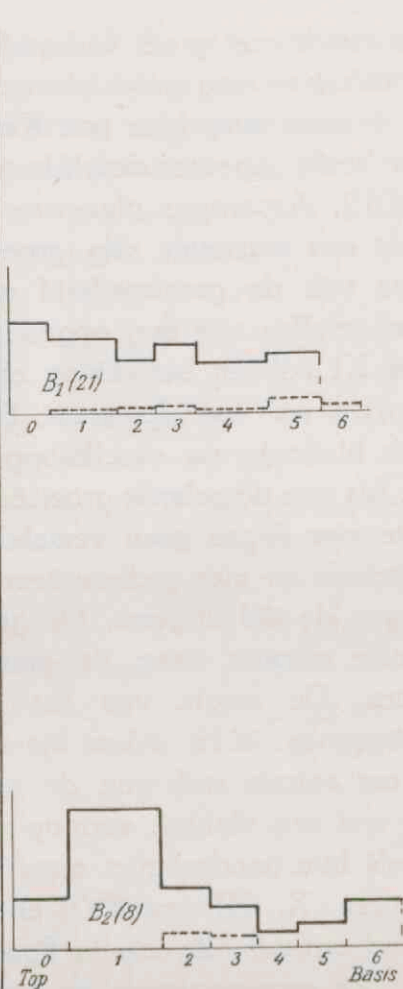
Als men alleen het apicale stuk van de groeizône in rekening brengt, krijgt men wel een vlakker verloop van de kromme, daar dan de basale zône's hun aandeel niet meer leveren in de lengtevermeerdering (figuren X, III<sup>1</sup> en IV<sup>1</sup>) en apicaal geen nieuwe cellen meer gevormd worden. Zooals in figuur X B<sub>2</sub> en <sub>3</sub> te zien is, verdwijnt het eerste groeimaximum na twee dagen. De groei is dan regelmatig over de top verdeeld. Hier ben ik uitgegaan van een apicaal stuk van 5 cm. Figuur XI A<sub>1</sub> en <sub>2</sub> geeft de verdeling van de groeisnelheid vóór decapitatie. Er is geen principieel verschil met figuur VI van de normale vrij roteerende plant.

Het feit dat de planten na decapitatie een tijdlang ongestoord doorgroeien, maakt het onwaarschijnlijk, dat er groeistofcentra zullen voorkomen. Er is echter groeistof bij slingerplanten aangetoond.

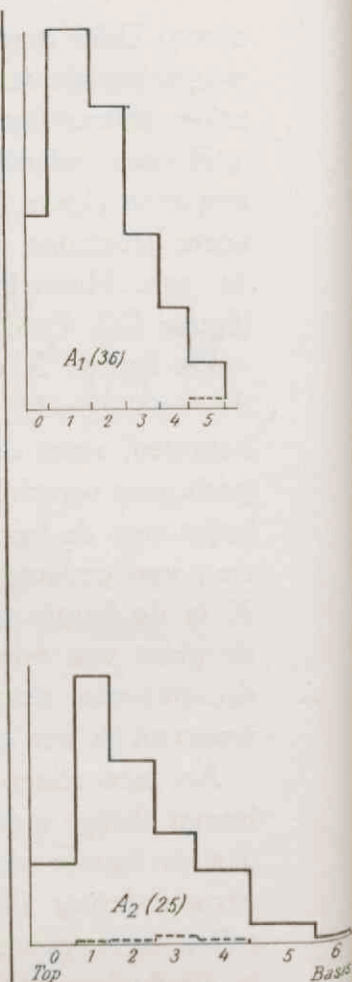
Gradmann (1928) heeft stengelstukken van *Calystegia sepium* eenzijdig op *Avena*-coleoptielen geplaatst, en heeft daarbij groeistof gevonden in afnemende hoeveelheid van de top naar de meer basaal gelegen deelen. Bij gedecapiteerde stengels vindt hij bovendien geringere laterale krommingen. Oosterhuis (1931) heeft bij *Asparagus* een duidelijk groeistofcentrum in de top en de okselknoppen aangetoond.



Figuur X. Verklaring in de tekst.

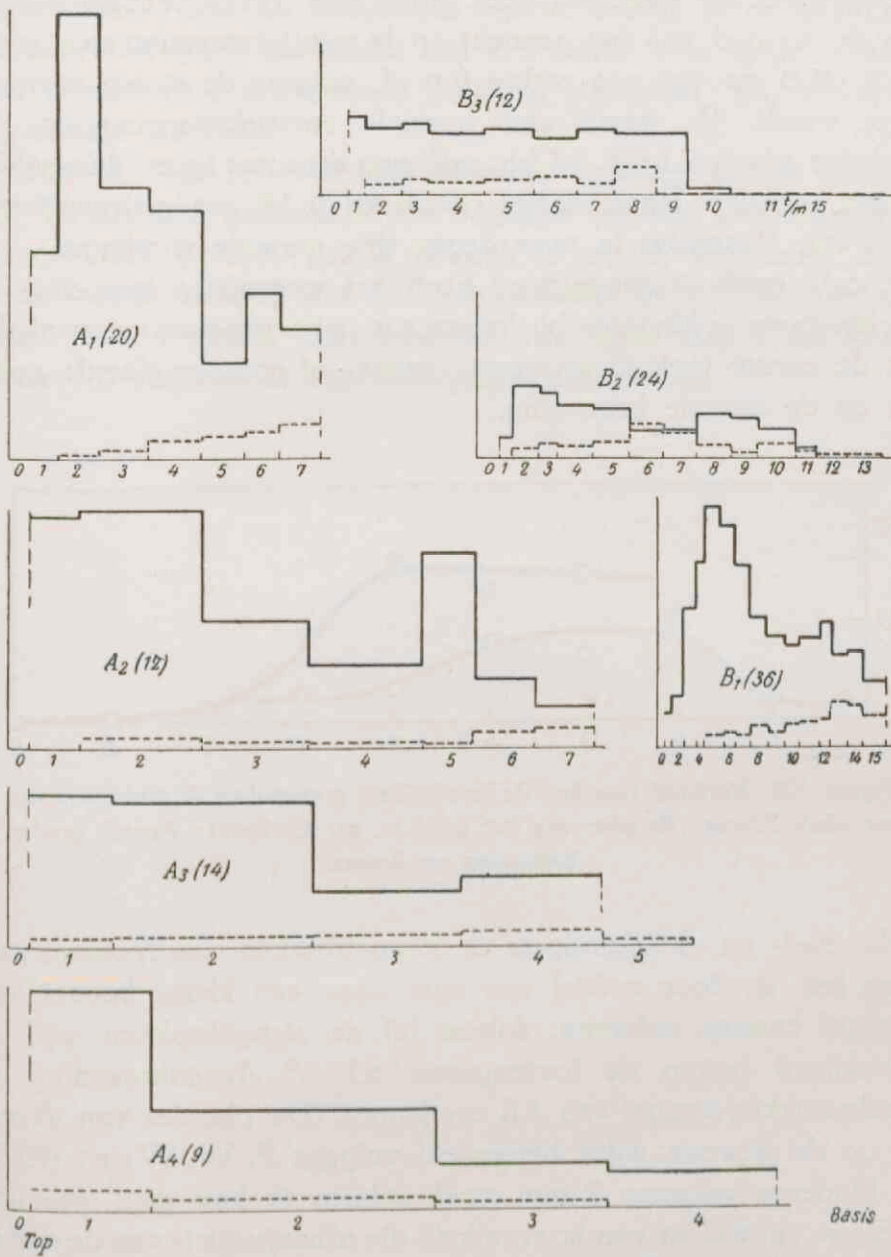


Figuur VIII. Verdeeling van de groei- en torsie-snelheid over de top van een vrij roteerende plant van *Bowiea volubilis* in opvolgende perioden. Abscis: Aanvangslengte van de zône's in mm. Ordinaat: Lengtegroei in  $\mu\mu$  per mm per uur (getrokken lijn). Transversale groei in  $\mu\mu$  per mm-lengte per uur (gestippelde lijn). De getallen tusschen haakjes bij de figuren geven de tijd van waarneming in uren aan.



Figuur IX. Idem voor *Asparagus plumosus*.

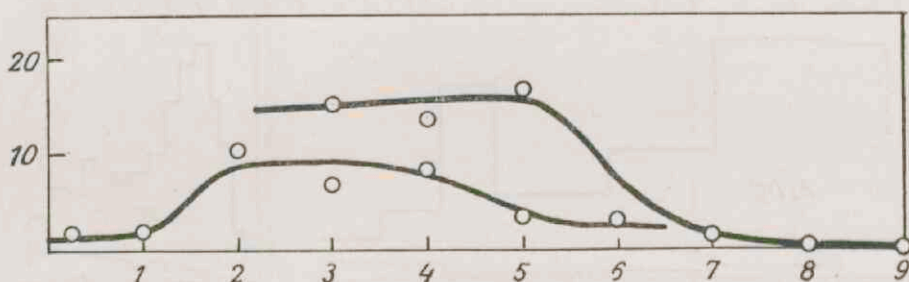




Figuur XI. Verdeeling van de groei- en torsie-snelheid over de top van twee gedecapiteerde planten van *Ipomoea purpurea* in opvolgende perioden: (A<sub>1</sub> en A<sub>2</sub> voor de decapitatie). Abscis: Aanvangslengte van de zône's in mm. Ordinaat: Lengtegroei in  $\mu\mu$  per mm per uur (getrokken lijn). Transversale groei in  $\mu\mu$  per mm-lengte per uur (gestippelde lijn). De getallen tusschen haakjes bij de figuren geven de tijd van waarneming in uren aan.

Hiertegenover staat een oude proef van Baranetzky (1883). Om de invloed van het gewicht op de rotatiekromming na te gaan, snijdt hij 3 cm van een rechte top af, waarna de stomp verticaal gezet wordt. Er treedt een normale rotatiekromming op. Bij krachtige planten heeft hij het zelfs nog eens met hetzelfde resultaat kunnen herhalen. Rawitscher (1924) krijgt bij een gedecapiteerde plant van *Phaseolus* in twee dagen drie normale windingen.

Zoals reeds is aangetoond heeft het wegsnijden van eind- en okselknoppen en bladeren bij *Ipomoea* in mijn proeven aanvankelijk niet de minste invloed op groei-, torsie- of rotatiesnelheid; evenmin op de laterale kromming.



Figuur XII. Verband tusschen de hoeveelheid groeistof en de ouderdom van het blad. Abscis: Breedte van het blad in cm Ordinaat: Aantal graden kromming op *Avena*.

Uit eind- en okselknoppen en stengelstukken van *Ipomoea purpurea* heb ik, door middel van agar agar, een kleine hoeveelheid groeistof kunnen isoleeren. Alleen bij de stengelstukken viel de hoeveelheid buiten de foutengrens, n.l.  $6^{\circ}$  *Avenakromming* uit apicale stukken stengel van 1.6 cm lengte. (De plantjes van *Avena* zijn op de gewone wijze behandeld volgens F. W. Went (1927). Uit bladeren waaraan 2 mm steel gelaten is kan men groeistof isoleeren en wel in een hoeveelheid die afhankelijk is van de ouderdom van het blad. Figuur XII geeft het verband aan tusschen de hoeveelheid groeistof en de breedte van het blad, welke als maat voor de ouderdom genomen is. De blaadjes van 2—5 cm breedte leveren een hoeveelheid groeistof, die een grenshoek bij *Avena* doet ontstaan. (Het horizontaal loopende van de kromme.) Laat men een langer stuk bladsteel aan het blad, dan is de hoeveelheid groeistof die men onderaan deze bladsteel opvangt, nauwelijks

aantoonbaar. Ook bij *Calystegia sepium* heb ik uit de „eindknop” (d.i. een stuk van 5 mm lengte met een aantal zeer jonge blaadjes), een aantoonbare hoeveelheid groeistof geïsoleerd; n.l. 5° Avenakromming per knop.

Hoewel deze proeven niet absoluut bewijzen dat de groeistof, die de bladeren gedurende een bepaalde periode produceeren, de stengel niet bereikt, geloof ik toch te mogen aannemen, dat de groei van de stengel niet door de groeistof uit de bladeren beïnvloed wordt, temeer daar bladeren van meer dan 2 cm breedte reeds vrij ver van de top verwijderd kunnen zijn.



## HOOFDSTUK IV.

### ROTATIEKROMMING.

Het verschijnsel van de rotatiekromming ziet men bij zeer jonge planten of jonge zijspruiten, die nog verticaal, respectievelijk schuin omhoog groeien. Ook kan men het te zien krijgen, als men het rechte uiteinde van een vrij roteerende top verticaal zet.

Baranetzky (1883) heeft waargenomen, dat deze kromming ook op de klinostaat optreedt. Als zij somtijds verdwijnt, treedt zij toch weer op een andere plaats, of in een andere richting, opnieuw op. De rotatiekromming zou dus autonoom zijn. De plaats, waar zij zich tenslotte op de stengel bevindt, zou gedeeltelijk door het gewicht van de top bepaald worden.

Noll (1892) ziet in de rotatiekromming een afzonderlijke reactie. Voor zijn theorie omtrent de bewegingen van slingerplanten is het noodzakelijk dat deze kromming de top in horizontale stand brengt, voordat de rotatie kan beginnen. Hij meent, dat de rotatiekromming door transversale geotropie veroorzaakt wordt. Dat dit onjuist is, heeft Bremekamp (1912) aangetoond. Als een rechte top 2 uur in dwangstand gehouden wordt, treedt er bij het vrijmaken geen plotselinge kromming op. Bij aanwezigheid van transversale geotropie in de zin van Noll (1892) en Frank (1873) moet dit n.l. wel gebeuren. De top begint echter gewoon te roteren, terwijl de rotatiekromming langzamerhand optreedt. Het begrip „voorkromming”, dat Noll (1892) invoert en dat Zimmermann (1927) overneemt, moet dus vervallen.

Door de films van Rawitscher (1929) is wel onomstootelijk bewezen, dat de rotatiekromming geen afzonderlijke reactie is, die aan de rotatie voorafgaat. Het roteren begint tegelijkertijd met de kromming. Langzamerhand wordt de kromming sterker, waar-

door ook de amplitudo van de beweging groter wordt. Als de top voldoende gegroeid is, roteeren *Ipomoea*, *Phaseolus*, enz. dus met een lang, recht, horizontaal stuk. Het gekromde deel is kort en basaal gelegen. De kromming bereikt een sterkte van ongeveer  $90^\circ$ . Bij andere slingerplanten (bijvoorbeeld *Asparagus*) blijft de bocht flauwer, daar de kromming zich over een grooter deel van de top uitstrekt.

Jonge zijspruiten roteeren aanvankelijk voor het optreden van de rotatiekromming om een schuine as. Rawitscher (1929) noemt het plagiotroop roteeren, omdat hierbij steeds dezelfde kant convex blijft.

Reeds voor Rawitscher heeft men al waargenomen, dat de rotatie en de rotatiekromming tegelijkertijd optreden (Bremekamp (1912), Ulehla (1920), Gradmann (1928)).

Bij mijn proeven heb ik een klinostaat van de Bouter (F. A. F. C. Went 1922) gebruikt. Er zijn speciale voorzorgen genomen dat de plant tijdens het roteeren van de klinostaat zoo min mogelijk schokt. Hiertoe zijn de motor en de secondeschakelaar op een afzonderlijk voetstuk gemonteerd. Het statief met de draaiende schijf, waarop de plant geplaatst wordt, staat op de grond in de proefkas.

Evenals bij Bremekamp (1912) verdwijnt bij mijn proeven de rotatiekromming op de klinostaat. Er moet dan echter voor gezorgd worden dat doorzakking volkomen uitgesloten is. De toppen mogen niet langer dan 4 à 5 cm zijn. Zoo gauw de top maar eenigszins doorzakt, gaat hij krommen. Gaat men bij proeven op de klinostaat uit van rechte toppen, dan ontstaat alleen basaal een kleine knik; van gekromde toppen wordt het apicale deel recht, terwijl een kleine kromming in het basale deel overblijft. Hier hebben de rotatiebewegingen met zeer kleine amplitudo plaats.

Ook bij zeer mooie „rechte toppen” van vrij roteerende slingerplanten is een zijde steeds wel een beetje convex; meestal is dit de rugzijde of de rechterzijde. Zet men zulk een top verticaal, dan verlengt zich deze convexe zijde steeds het eerst. Zoo ontstaat het eerste begin van de rotatiekromming. Bij iedere standverandering krijgt men het eerst deze verlenging aan de convexe kant, ook op de klinostaat; hier is zij echter slechts van korte duur. In de normale vrij roteerende toestand is er blijkbaar iets dat het verder verlengen van de convexe zijde verhindert.

Zooals reeds eerder gezegd is, speelt het gewicht van de top een rol bij het doen voortbestaan van de krommingstoestand. Het houdt de negatief geotropische oprichting van de basale deelen een tijdlang tegen.

De onregelmatige rotatiekrommingen, die Baranetzky (1883) op de klinostaat heeft waargenomen, moeten alle te wijten zijn aan het doorzakken van de top en aan het onregelmatig loopen van de klinostaat.

De rotatiekromming is dus min of meer een overgangsstadium van de rotatie met verticale top en kleine amplitudo, naar de normale rotatie met horizontale top. Door de eenzijdige werking van de zwaartekracht wordt de rotatiekromming versterkt.

---



## HOOFDSTUK V.

### LATERALE KROMMING.

Deze kromming ziet men bij planten, die op de een of andere wijze gestoord worden in de vrije rotatie. Zij treden in alle standen, waarin men de rechte top brengt, op, uitgezonderd in de verticale stand of in een stand van meer dan  $45^{\circ}$  omlaag. (Bremekamp 1912). Zij komen het duidelijkst tot uiting en zijn het best als zoodanig herkenbaar in de zoogenaamde „omlegproeven”. Aan de hand van dergelijke proeven zijn zij het eerst door Baranetzky (1883) beschreven.

Een laterale kromming ontstaat, wanneer het rechte horizontale stuk van bepaalde linkswinders in horizontale stand, op een punt juist apicaal van het gekromde deel, wordt vastgehouden. In dit geval wordt de rechterkant dus convex. Aanvankelijk kan de kromming zuiver horizontaal zijn, later kromt het meer basaal gelegen deel negatief geotropisch, zoodat er een stuk van een schroefvormige winding ontstaat. Staat de basis tenslotte verticaal, dan roteert de top normaal verder. De laterale kromming is verdwenen. De kromming, die nog bestaat, bestempelen we weer met de naam van rotatiekromming. Bij deze laterale krommingen treedt mechanische antidrome torsie op. Zij is al door Baranetzky (1883) opgemerkt. Neemt men de oorzaken voor deze antidrome torsie zooveel mogelijk weg, dan kan men een vrij sterke laterale kromming (ongeveer  $60^{\circ}$ ) doen ontstaan zonder antidrome torsie. De kromming is dan alleen te danken aan de verlenging van één lengtezône.

Bij de genoemde proeven kan men de toppen in een statiefje vrij in de lucht houden of op water laten drijven, mits men het basale eind vasthoudt. In het eerste geval krijgt men doorzakking door het eigen gewicht, deze is zooals later zal blijken, afhan-

kelijk van de top en van de zijde, die onder ligt. In het tweede geval heeft men last van de oppervlakte-spanning van het water.

Bij geheele onderdompeling werkt de opwaartsche druk storend. Alleen bij het begin van een proef kan men de top plat op de tafel leggen, al spoedig is hij door de negatief geotropische kromming niet meer vlak. Bij de omlegproeven moet men met al deze mogelijkheden rekening houden. Geheel los op water drijvende toppen krommen maar weinig, doordat ze draaien.

Het is niet onverschillig, welke stand de top heeft ingenomen voor men hem horizontaal plaatst. De boven beschreven verschijnselen treden direct op bij toppen die op de buikzijde gelegd zijn, of eerst op de klinostaat geroteerd hebben, waar ze ongeveer recht worden.

Heeft de top eerst een andere horizontale stand ingenomen, dan treden allerlei kleine bewegingen op, die Baranetzky (1883) al vermeldt en die Bremekamp (1912) reeds uitvoerig beschreven heeft. Naar aanleiding van mijn eigen waarnemingen, wil ik deze hier nog even in het kort weergeven.

Vóór het definitief optreden van de laterale kromming ziet men eerst de volgende bewegingen:

1e. De zijde die vóór het omleggen eenigszins convex is, verlengt zich het eerst, meestal is dit de „rug-“ of „rechterkant“. In de normale roteerende stand is er dus iets wat deze verlenging verhindert.

2e. De zône, waar zich vóór het omleggen de maximale groeisnelheid bevindt, verlengt zich.

a. Bij een plant, die op de buikzijde ligt, is dit dezelfde kant, die zich bij de laterale kromming ook verlengt. De laterale kromming treedt in deze stand dan ook het snelst en het regelmatigst op.

b. Bij een plant op de rechterzijde, is het de onderliggende zijde, die zich door de aanwezigheid van de zône van maximale groeisnelheid het eerst verlengt. In deze stand krijgt men de snelste negatief geotropische oprichting. Deze begint hier tegelijk met de laterale kromming.

c. Als de plant op de rugzijde gelegd wordt, treedt de kromming naar rechts het duidelijkst op.

d. Wordt een plant op de linkerzijde gelegd, dan krijgt men



een beweging omlaag en eenige tijd later de laterale kromming; tot een kromming naar rechts komt het niet altijd.

Bij al deze standen moet men er nauwkeurig op letten, welke zijde bij het omleggen reeds eenigszins convex was, opdat geen verwarring ontstaat met geval 1.

Naast deze kleine bewegingen treedt tenslotte de laterale kromming op; dit is de sterkste kromming, die de definitieve beweging naar links veroorzaakt. Deze kromming begint reeds, terwijl de andere bewegingen nog plaats hebben, dus nog voordat de maximale groeisnelheid de zijde, die tengevolge van de laterale kromming convex moet worden, bereikt heeft. Vooral in geval 2b is dit duidelijk. De laterale kromming begint hier even snel als in geval 2a, terwijl de zône van maximale groeisnelheid in het eerste geval toch  $270^\circ$  moet doorloopen om op de plaats te komen, die zich tengevolge van de laterale kromming verlengt.

De laterale kromming moet dus wel als een afzonderlijke reactie beschouwd worden. Het sterkste bewijs hiervoor is echter het verschijnsel, dat optreedt, als men een apicaal gekromde top op de linkerzij legt. Er treedt dan een snelle laterale kromming op, die de top met zeer constante krommingsnelheid in een kromming naar de tegenovergestelde zijde overvoert.

In de literatuur vindt men voor de laterale kromming in hoofdzaak twee verklaringen.

A. De laterale kromming is gedeeltelijk autonoom van aard. Ambronn (1885), Wortmann (1886), Nienburg (1911) en Bremekamp (1912) zijn deze meening toegedaan. Ondanks de uitvoerige onderzoekingen van Baranetzky (1883), is er nog door vele onderzoekers aan getwijfeld, of de laterale kromming wel een afzonderlijke aitiogene reactie is.

Er zijn allerlei pogingen gedaan, om haar uit andere verschijnselen te verklaren, speciaal uit de zône van maximale groeisnelheid, die zich om de stengel verplaatst. Hierbij wordt dan aangenomen, dat deze verplaatsing geheel autonoom is.

Ambronn (1885) tracht bijvoorbeeld op mathematische gronden de laterale kromming te verklaren uit de rondlopende zône van maximale groei, de antidrome torsie en de negatieve geotropie. Hij werkt echter hoofdzakelijk met windende planten, niet met roteerende toppen. Ook doet hij geen omlegproeven. Hij heeft



de kromming dus nooit in haar eenvoudigste vorm gezien. (Hij spreekt van „nutatie” als hij de haakvormige kromming van de top naar het steunsel toe bedoelt.)

Nienburg (1911) doet wel omlegproeven en verklaart ze alle op de wijze van Ambronn. Bovendien neemt hij aan, dat het eigen gewicht van de top een belangrijke rol speelt.

Daar echter aangetoond is, dat een kromming van  $60^\circ$  zonder antidrome torsie kan ontstaan, is er dus geen sprake van, dat de laterale kromming eigenlijk een negatief geotropische is, waarvan het krommingsvlak door de antidrome torsie horizontaal is komen te liggen. Treedt er later antidrome torsie op, dan bestaat er toch nooit enig quantitatief verband met de laterale kromming, zoodat deze er niet uit verklaard kan worden.

Bremekamp (1912) wil de laterale kromming verklaren door aan te nemen dat de snelheid waarmee de zône van maximale groei zich autonoom om de stengel verplaatst, door de eenzijdige werking van de zwaartekracht beïnvloed wordt.

De zône van maximale groei zou langer op de rechterzijde blijven wanneer een linkswinder op de buikzijde ligt. In alle andere standen zou hij zich sneller dan normaal om de stengel bewegen, tot hij de zijde bereikt heeft, die tenslotte convex wordt. Hier zou dan weer een vertraging in de verplaatsing optreden.

Naar mijn meening moet men echter, zooals reeds op pagina 38 gezegd is, uit de kleine bewegingen, die nog gedeeltelijk gelijktijdig met de laterale kromming optreden, besluiten, dat dit een afzonderlijke reactie is.

*B.* De tweede verklaring van de laterale kromming zegt, dat het een zuiver aitiogene kromming is (Baranetzky (1883), Noll (1885), Ulehla (1920), Jost en Von Ubisch (1926), Gradmann (1921), Rawitscher (1929).

Algemeen is wel aangetoond, dat de latere kromming een geotropische reactie is; Baranetzky (1883) is de eerste, die het aantoonst. De kromming heeft altijd plaats loodrecht op de richting van de zwaartekracht; op de klinostaat verdwijnt zij.

Ook heeft Baranetzky (1883) reeds een duidelijk verschil tusschen de geotropische reactie van het apicale- en het basale deel van de top gezien Ulehla (1920), Jost en Von Ubisch (1926)

en Rawitscher (1929) hebben laterale en negatieve geotropie volkomen weten te scheiden. Zij hebben aangetoond:

1e. Dat de laterale geotropie plaatselijk gescheiden is van de negatieve geotropie. De eerste bevindt zich apicaal, de tweede meer basaal. Rawitscher (1929) toont aan, dat bij *Ipomoea* meer dan 8 cm achter de top geen laterale geotropie meer voorkomt. Uit mijn proeven is mij gebleken, dat men 3—4 cm achter de top plotseling een vermindering van de laterale krommingssnelheid krijgt.

2e. Dat de presentatietijd voor de laterale geotropie korter is dan voor de negatieve geotropie.

3e. Dat bij lage temperatuur en oude stengels de laterale geotropie langer werkzaam blijft als de negatieve.

Bremekamp (1912) en Ulehl (1920) hebben aangetoond, dat de negatieve kromming de laterale ver overtreft, als men de top schuin omlaag plaatst. In een stand van  $45^\circ$  of meer naar beneden is de laterale geotropie zelfs geheel afwezig. In een stand schuin omhoog zijn zoowel de laterale als de negatieve geotropie zwakker. Deze feiten wijzen erop dat de laterale geotropie de sinuswet niet volgt, óf zeer sterk beïnvloed wordt door de lengtecomponent van de zwaartekracht.

Nogmaals zij hier herhaald, dat de laterale kromming dus een afzonderlijke geotropische reactie is, waarvoor de term „laterale geotropie” van Noll (1892) het best gebezigd kan worden. Baranetzky (1883) heeft de term transversale kromming gebruikt. Terecht merkt Zimmermann (1927) op, dat dit verwarring kan geven met het begrip transversale geotropie van Frank (1873). Zimmermann wil de term cyclogeotropie invoeren, hij vereenigt daarmee de negatieve en laterale reactie tot één geheel; hierboven is echter aangetoond dat dit onjuist is.

---



## HOOFDSTUK VI.

### DE ROTATIE.

Bij de rotatie verplaatst zich een overlangsche zône van maximale groei in tangentielle richting om de stengel. Over de oorzaak van deze verplaatsing bestaan de volgende opvattingen:

A. Darwin (1865) meent dat de rotatie een autonoom verschijnsel is, een regelmatig geworden circumnutatie. Nienburg (1911), Bremekamp (1912), Teodoresco (1925) en Rawitscher (1924) zijn eveneens deze meening toegedaan.

De autonomietheorie zegt dus, dat er inwendige oorzaken zijn, waardoor de zône van maximale groei zich in tangentielle richting om de stengel verplaatst. Als men deze lange definitie in één woord samen wil vatten, kan men hiervoor het beste het begrip cyclonastie van Bremekamp (1912) gebruiken, als men dit een kleine wijziging doet ondergaan. Er ligt dan niets anders in opgesloten, dan datgene wat in de bovengenoemde definitie staat. De theorie van Bremekamp (1912) over de invloed van de zwaartekracht, op de snelheid waarmee de zône van maximale groei zich verplaatst, is er dus niet in opgenomen.

De argumenten van de voorstanders van de autonomie-theorie zijn de volgende:

Als sterkste argument voert Rawitscher (1924) aan dat de beweging door gaat op de klinostaat. Vroeger heeft men juist het omgekeerde beweerd; de resultaten van proeven met de klinostaat zijn als argumenten tegen de autonomie-theorie aangevoerd. Gaat men echter na wat er over te vinden is in de literatuur, dan blijkt dat een werkelijk ophouden van de beweging maar hoogst zelden gevonden is. Baranetzky (1883 pag. 30—31) zegt dat



de roteerende nutatie op de klinostaat overgaat in unduleerende nutatie; na 48 uur kreeg hij nog geen volkomen stilstand van de beweging, Schwendener (1881) zegt uitdrukkelijk dat de roteerende nutatie doorgaat, nadat de laatste windingen zich op de klinostaat hebben losgemaakt.

Deze oudere onderzoekers hebben waarschijnlijk met klinostaten gewerkt, die niet geheel regelmatig liepen. Ook bestaat de mogelijkheid, dat er doorzakkingen van de top zijn opgetreden. Baranetzky (1883) en ook Ulehla (1920) werken met 6—8 cm lange toppen, doch „letten erop” dat zij niet doorzakken. Toch lijkt het mij waarschijnlijk, dat eventueele doorzakkingen hen ontgaan moeten zijn. Bij nauwkeurige waarneming ziet men ze n.l. bij toppen van 5 à 6 cm lengte reeds duidelijk op de klinostaat optreden. Zoo gauw er krommingen ontstaan, die de top loodrecht op de as van de klinostaat brengen, moet men er op verdacht zijn met doorzakken te doen te hebben. Het is mijn inziens onmogelijk klinostaatproeven te doen met planten, die aanvankelijk langer dan 3 cm zijn. Men kan de proef dan voortzetten, tot dat de top 2 cm gegroeid is, dit is dus 12 à 15 uur.

Bremekamp (1912) heeft met een klinostaat van Pfeffer gewerkt; hij krijgt stilstand van de rotatie, als hij de toppen evenwijdig aan de as plaatst. Ulehla (1920) en Jost en von Ubisch (1926) krijgen (bij zeer nauwkeurige waarneming!) ophouden van de beweging; Ulehla heeft de regelmaat van zijn klinostaat gecontrôleerd door wortels van *Sinapis* mee te laten roteeren. Jost en von Ubisch werken gedeeltelijk ook met een regelmatig loopende klinostaat (n.l. met die van de Bouter 1922). Al deze proeven werden met zeer korte toppen gedaan.

In de laatste tijd is verschillende malen een sterke beweging op de klinostaat aangetoond, zij het dan ook niet zoo regelmatig en niet in zoo'n mooie cirkelvorm, als in de normale stand. Teodoresco (1925) werkt met een klinostaat van Pfeffer. Het is zeker, dat hier onregelmatigheden in de omlooptijd en doorzakkingen van de lange toppen zijn opgetreden. Teodoresco krijgt echter zeer regelmatig „*nutations latérales*”, dit zijn rotatiebewegingen naast het steunsel. Bij het winden zal dit verder worden besproken. Rawitscher (1926, 1929) heeft de rotatie op een klinostaat, waarvan hij de regelmatigheid contrôleerde, uitvoerig gefilmd.

Voor de filmopnamen werd de klinostaat niet stilgezet, zij werden telkens opgenomen, als de klinostaat dezelfde stand passeerde. Wanneer er doorzakkingen tijdens de omdraaiing hebben plaats gehad, zijn deze op de film dus niet te zien. Toch moeten zij wel haast zijn opgetreden. Volgens de figuren 4 en 5 in de publicatie van 1929, die waarschijnlijk ongeveer de helft van de ware grootte weergeven, zijn de toppen 4—8 cm lang geweest. De toppen gaan bovendien alle loodrecht op de as van de klinostaat roteeren.

Bij *Calystegia* en vooral bij *Ipomoea* heeft Rawitscher duidelijke rotatie gezien. Een cirkel wordt beschreven in 2.5 uur; dit is een normale snelheid (volgens figuur 9, pag. 16 1924).<sup>1)</sup> De amplitudo van de beweging is vrij groot, zooals ook uit de figuren blijkt. Dit laatste wijst mijn inziens ook op de mogelijkheid van doorzakkingen.

Tot nu toe is dus slechts bewezen, dat duidelijke rotatie met een groote amplitude mogelijk is op een regelmatig loopende klinostaat onder invloed van doorzakkingen. Dat wil zeggen zonder totale opheffing van de eenzijdige werking van de zwaartekracht. Zijn de bewegingen op de klinostaat eenmaal aan de gang dan zullen ze niet zoo spoedig ophouden, daar de bewegende top, vooral als er een behoorlijke amplitudo is, op de klinostaat niet aan een regelmatige alzijdige geotropische prikkeling bloot staat.

Een absoluut stilstaan van de toppen heb ik op de klinostaat nooit kunnen krijgen. Zooals in het hoofdstuk Rotatiekromming gebleken is, wordt de amplitudo veel kleiner, doordat de top bijna geheel recht wordt. Er worden echter steeds bewegingen gemaakt, die min of meer cirkel- of ellipsvormig zijn. De snelheid van deze rotatie is uiterst moeilijk te bepalen; de beweging heeft plaats in het basale deel van de top, waar een kleine kromming bestaat. Apicaal is de top recht of iets gebogen. In dit laatste geval blijft dezelfde kant steeds convex, de beweging lijkt dan eenigszins op die van jonge zijspruiten. Wordt de klinostaat bij deze proeven

---

<sup>1)</sup> Volgens Rawitscher (1929) treedt er geen homodrome torsie tijdens de waarneming op. Door onduidelijk merken moet hem dit echter ontgaan zijn. Tijdens de duur van zijn proeven (5 dagen; waarvan 2 dagen gefilmd werd), moet er zeker torsie zijn opgetreden. In geen geval bedraagt de homodrome torsie in 2.5 uur echter 360°, zoodat de rotatie die Rawitscher (1924) gefilmd heeft, geen passief rondvoeren van de gekromde top door de torsie geweest kan zijn.



even stilgezet, dan ziet men gedurende de verdere rotatie al gauw een vergrooting van de amplitudo.

De sterke groeivertraging die door verschillende onderzoekers op de klinostaat is waargenomen, en die als oorzaak van de geringe rotatiebeweging wordt aangezien, heb ik bij *Ipomoea* nooit opgemerkt.

Deze proeven wijzen er dus op, dat rotatie met kleine amplitudo mogelijk is onder volkomen uitsluiting van de eenzijdige werking van de zwaartekracht.

Een tweede argument voor de autonomie-theorie vindt men in het gedrag van de toppen in abnormale standen. Door de bewegingen in deze standen na te gaan, kan men de invloed van de richting van de eenzijdige zwaartekrachtwerking bestudeeren.

Als een vrij boven het steunsel roteerende top een ander steunsel vindt en dit met het uiteinde omwindt, dan voert het basale deel tusschen de beide vaste punten nog sterke rotatie-bewegingen uit.

Rawitscher heeft dit in zijn films gezien (Rawitscher 1929, figuur 10, pagina 566). Ook uit figuur 20, pagina 64 van Bremekamp (1912), is dit op te maken <sup>1)</sup>.

Jonge zijspruiten van 4—5 cm lang, roteeren om een schuine as, door kleine basale krommingen. Bovendien blijft de spruit apicaal steeds aan dezelfde zijde convex.

In deze beide gevallen wordt tijdens de rotatie dus steeds ongeveer dezelfde stand ten opzichte van de zwaartekrachtrichting ingenomen.

Tenslotte zijn er nog de kleine bewegingen die bij de omlegproeven optreden en die in hoofdstuk V uitvoerig beschreven zijn. Zij treden voor een deel gelijktijdig met de laterale kromming op, zoodat er alle aanleiding is, de cyclonastie en de laterale geotropie als afzonderlijke verschijnselen te beschouwen.

Het 3e argument voor de autonomie-theorie vormt het feit, dat lateraal-geotropische krommingen niet bij alle slingerplanten voorkomen. Deze vertoonen dan toch normale rotatie. De jonge zijspruiten van *Ipomoea* vertoonen hierbij een vaste rotatierichting.

Rotatie zonder laterale geotropie is dus mogelijk.

---

<sup>1)</sup> De homodrome torsie kan hier niet de oorzaak van de beweging zijn. Uit de figuur van Bremekamp blijkt, dat zij met veel grooter snelheid dan de torsie plaats heeft.



B. Men heeft de verplaatsing van de zône van maximale groei om de stengel ook aan de zwaartekracht toegeschreven. Deze opvatting wordt gedeeld door Baranetzky (1883), Noll (1885), Ulehla (1920), Gradmann (1921), Jost en von Ubisch (1926) en Zimmermann (1927). Eigenlijk zijn er twee verschillende theoriën, die de cyclonastie uit aitiogene oorzaken willen verklaren.

De Ueberkrümmungstheorie van Gradmann (1921 enz.) geeft, in haar tegenwoordigen vorm, voornamelijk een nadere analyse van de autotropie, doordat zij deze ontleedt in een keten van autotropische reacties. (De aitionomie van de bewegingen zou hierdoor meer op de voorgrond komen (Gradmann (1928a), pag. 353). Dit geldt echter voor de autotropie in het algemeen, zoodat de theorie voor het probleem van de slingerplanten niet zulk een direct belang heeft. Daarom wil ik de Ueberkrümmungstheorie hier niet verder behandelen.

De theorie van Baranetzky-Noll (1883—1892) en later van Ulehla (1920) en Jost en von Ubisch (1926) is gegrond op de waarnemingen van de „transversale” krommingen door Baranetzky. Hierop heeft Noll (1892) zijn theorie van de laterale geotropie gebouwd. Baranetzky heeft reeds bewezen dat de laterale krommingen door de zwaartekracht veroorzaakt worden.

In hoofdstuk V is dit uitvoerig behandeld. Hier wil ik nagaan welk verband er gezocht wordt tusschen de lateraal-geotropische reactie en de rotatie.

Om de rotatie geheel uit de laterale geotropie te kunnen verklaren, moet Noll (1892) er een hypothese bij aannemen. Name-lijk, dat de „voorkromming” als afzonderlijke reactie vóór het roteeren optreedt.<sup>1)</sup> Deze brengt de top in lateraal-geotropische prikkelstand. Daar nu gebleken is, dat de rotatiekromming niet als afzonderlijke reactie voorafgaat, maar dat de horizontale stand langzamerhand tijdens de rotatie bereikt wordt, kan de theorie van Noll zeker niet dienen voor de verklaring van het eerste begin van de rotatie. Wij moeten ons echter afvragen in hoeverre de laterale geotropie de beweging versterkt, als eenmaal de horizontale stand bereikt is, dus nagaan of er ook verschil bestaat in de rotatie met verticale en die met horizontale top.

<sup>1)</sup> Noll (1892) onderscheidt drie fasen bij de slingerplanten, n.l. de negatief-geotropische, de transversaalgeotropische en de lateraal geotropische phase.

Er is geen belangrijk verschil in rotatiesnelheid tusschen een top, die nog verticaal roteert en een, die al een sterke rotatiekromming vertoont. Een half uur na het verticaal plaatsen kan de snelheid al normaal zijn, terwijl het uiteinde van de top nog niet horizontaal staat. Er is alleen een groot verschil in amplitudo van de beweging. Dit wordt echter door de rotatiekromming veroorzaakt, die tot een kort basaal stuk van de stengel beperkt is. Het maximum van groeisnelheid dat men op de rechterzijde bij een links-winder vindt, uit zich in een basale kromming (die het zelfde resultaat heeft als de rotatiekromming), die een kwart omloopstijd later in een verticaal vlak ligt, dat dan een hoek van  $90^\circ$  met het oorspronkelijk vlak maakt. Noll (1892) meent nu, dat dit maximum van groeisnelheid op de rechterzijde identiek is met de geotropie.

Aan de andere kant kan men zich niet goed voorstellen, dat een reactie als de laterale geotropie, die zoo snel optreedt, niet voor zou komen bij de lange horizontaal zwevende toppen. Bremekamp (1912) meent, dat wij hier met een natuurlijke klinostaat-werking te doen hebben. Rawitscher schijnt het te betwijfelen (Der Geotropismus der Planzen, 1932, noot pag. 295); in ieder geval loopt deze „klinostaat” zeer langzaam; het is de vraag of wij dan niet een tonische invloed van de klinostaat-werking moeten aannemen (vergel. Talts, 1932).

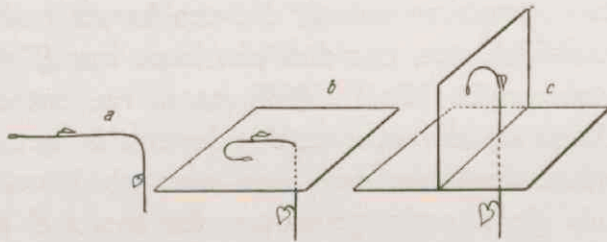
Het probleem is dus nu: hoe is het mogelijk dat de lange rechte toppen bij aanwezigheid van laterale geotropie kunnen bestaan? Het zijn juist de planten met de sterkst laterale geotropie, die deze toppen het mooist vertoonen (*Ipomoea*, *Phaseolus*).

Voorwaarde voor deze horizontale rechte toppen is altijd, dat de planten zoo rustig mogelijk staan. De geringste storing kan voldoende zijn, om afwijkende verschijnselen te krijgen (bijvoorbeeld schokken, plotselinge sterke temperatuurverlaging, bij zeer lange toppen het doorzakken door het eigen gewicht). Men ziet dan een soort schoksgewijze rotatie optreden, waaraan duidelijk drie stadia te onderscheiden zijn. Zij zijn in figuur XIII weergegeven.

1. Stilstand van de rotatie; het basale deel blijft achter.
2. De uiterste top buigt zich naar voren (ten opzichte van de bewegingsrichting); er ontstaat een vrij sterke laterale kromming in een horizontaal vlak, het basale deel is nog vrij recht en op zijn oorspronkelijke plaats.



3. Dit basale deel richt zich negatief geotropisch op; het apicale gekromde deel staat weer verticaal en de geheele rotatie is bijna  $90^\circ$  opgeschoten. De „rotatiekromming” (die nu eigenlijk geen rotatiekromming maar een lateraalgeotropische kromming is), schuift hierbij dus over de stengel heen en weer, want de beschreven bewegingen kunnen zich verschillende malen herhalen. Door Baranetzky (1883) werd dit verschijnsel reeds beschreven onder de naam van „asymetrische nutatie”.



Figuur XIII. Verklaring in de tekst.

Er is mijns inziens geen reden om aan te nemen, dat de zône van maximale groei zich tijdens deze krommingen niet op de normale wijze verder zou verplaatsen. De krommingen die hiermee zouden moeten samengaan, worden echter overdekt door de lateraalgeotropische krommingen.

Zimmermann (1927) heeft een iets afwijkende voorstelling van een „rotatie met behulp van laterale geotropie”.

1. Ook hij is genoodzaakt een voorkromming aan te nemen.

2. De laterale kromming noemt hij cyclogeotropisch, waarmee hij aan wil geven, dat de „verticale” en „horizontale” component van de geotropische kromming van de horizontale top niet scherp gescheiden mogen worden. Sedert de onderzoeken van Ulehla (1920) en Jost en von Ubisch (1926; echter pas beschreven, toen Zimmerman's monographie al ter perse was) behoeft men een dergelijke scheiding echter niet meer een „hypothese” te noemen.

3. „De weerstand van de spruit tegen torsies (ten opzichte van de plant) voert de verticaal staande basis tot een draaiing van de top (in de ruimte)”. Hierdoor komen steeds nieuwe flanken in prikkelstand enz. Wat men zich hierbij voor moet stellen is niet gemakkelijk te begrijpen. Bij twee krommingen na elkaar in twee

verschillende vlakken, kan alleen een schijnbare antidrome torsie optreden; dus geen werkelijke torsie, waarbij spanning ontstaat. Het model van Ambronn (1885) maakt dit duidelijk.

4. Het inhaerente van de beweging. Hierop legt Zimmermann sterk de nadruk.

Indien men nu overziet, wat er bekend is omtrent de beweging van de top van een slingerplant, die zonder steunsel roteert, komt men tot de volgende conclusie:

De cyclonastie treedt op onder volkomen uitsluiting van de eenzijdige werking van de zwaartekracht. Het verschil in groei van de zône van maximale groei en de zône van minimale groei is dan echter zeer gering. Onder invloed van de eenzijdige werking van de zwaartekracht wordt dit versterkt; men zou hier van geocyclonastie kunnen spreken.

Als neven-verschijnsel treedt soms laterale geotropie op.



## B. HET OMWINDEN VAN EEN STEUNSEL.

Bij de bestudeering van het winden moet men uitgaan van de bekende verschijnselen bij de vrije rotatie, dus van:

1. Cyclonastie.
2. Homodrome torsie.
3. Laterale geotropie.
4. Negatieve geotropie (en autotropie).

Daar de cyclonastie onder alle omstandigheden aanwezig is — zelfs op de klinostaat verdwijnt zij immers nooit geheel en al — zal zij ook steeds bij het winden een rol spelen; (evenzoo is het met de autotropie).

De homodrome torsie is steeds aanwezig.

De laterale geotropie treedt op de klinostaat niet op en komt bij een aantal planten niet voor.

De negatieve geotropie is op de klinostaat niet aanwezig. De rol die de negatieve geotropie verder bij het winden speelt, is echter ook niet groot. Rawitscher (1924) legt er sterk de nadruk op, dat de as van de rotatie door de negatieve geotropie bepaald wordt. De afwezigheid van de negatieve geotropie op de klinostaat zou daarom een van de voornaamste oorzaken zijn, dat hier zoo moeilijk winding plaats heeft. De as zou allerlei verschillende standen innemen en dus maar zelden samen vallen met het steunsel. Voor een deel van de windingen op de klinostaat is dit zeker ook het geval, namelijk voor de windingen van het uiterste deel van de top, de „rotatiewindingen”, die hieronder behandeld zullen worden. Deze komen echter maar betrekkelijk zelden voor. In normale stand is de invloed van de negatieve geotropie niet zoo groot, alleen belet zij het omwinden van steunsels, die kleine hoeken met de horizontaal maken, of geheel horizontaal staan. Miehe (1915) en Teodoresco (1925) hebben echter bij verschillende planten wel omwinding van horizontale steunsels verkregen.

Uit de proeven van Teodoresco (1925) ziet men, dat het gewicht van de plant de negatieve geotropie vaak tegenwerkt. De top die door zijn oprichting het steunsel verlaten heeft, zakt, als hij te zwaar wordt, weer naar beneden en vindt het horizontale steunsel terug. Er ontstaan dan gewonden stukken, afgewisseld door lussen.

Winden met cyclonastie en homodrome torsie alleen is mogelijk. Van een groot aantal planten hebben Miehé (1915) en Teodoresco (1925) aangetoond dat zij op de klinostaat winden. Voor *Asparagus plumosus* toonde Rawitscher (1930) aan, dat winden zonder laterale geotropie mogelijk is, daar bij deze plant geen laterale geotropie voorkomt, terwijl zij toch windt. Het is duidelijk te zien dat de windingen door cyclonastie en homodrome torsie (waarbij eigenlijk nog autropie en soms ook negatieve geotropie gerekend moet worden) ontstaan, van andere aard zijn dan die, waarbij ook laterale geotropie een rol speelt.

Windingen op de klinostaat. Deze komen slechts moeilijk tot stand, het best kan men hen doen optreden om een soepel buigzaam steunsel, bijvoorbeeld een koordje of een dikke wollen draad. Windt men zulk een draad in de goede richting een of tweemaal om de stengel, dan worden deze windingen aangedrukt, terwijl er nieuwe bij ontstaan. Het koordje moet niet te strak gespannen zijn en zich zooveel mogelijk in de as van de rotatie bevinden. In figuur XIV, A ziet men een top die op deze wijze is ingesteld; de „windingen” zijn hier dus nog kunstmatig. Na een ononderbroken rotatie van 3 dagen op de klinostaat met horizontale as, is deze top opnieuw gefotografeerd. Figuur B geeft aan, dat de top vrijwel niet van stand veranderd is. Er zijn slechts een aantal „tusschenwindingen” ontstaan. Basaal zijn draad en plant onbewegelijk bevestigd. Apicaal haakt de sterk behaarde top aan de pluizen van de wollen draad. De cactusstekel, die in de top geprikt is belet bovendien het afglijden. Deze apicale bevestiging is echter niet zoo stevig, dat de top geheel onbewegelijk is. Men ziet n.l. duidelijk, dat er lengtegroei heeft plaats gehad. De top schuift dus wel langs de draad, maar haakt blijkbaar telkens op een hoger gelegen punt vast. De top „kruipt” als het ware langs de draad. Heeft nu tijdens de groei homodrome torsie plaats, dan zal de plant de draad,



die aan de top min of meer vast zit, om zichzelf heen winden. Dat dit inderdaad het geval is blijkt uit het feit, dat de draad zelf in de windingsrichting tordeert; hetgeen noodzakelijk is, daar de draad vastgebonden is aan het meedraaiend statief van de klinostaat.

Het aanbrengen van cactusstekels en de wollen draad zijn echter geen absoluut noodzakelijke voorwaarden om winden op de klinostaat te verkrijgen. De eerste proeven hierover deed ik met veel gladdere koordjes en opzettelijk zonder cactusstekels, daar ik meende, dat deze het winden zouden hinderen. Toch heeft hier, evenals bij Teodoresco (1925), die zelfs met vaste steunsels werkt, winden plaats.

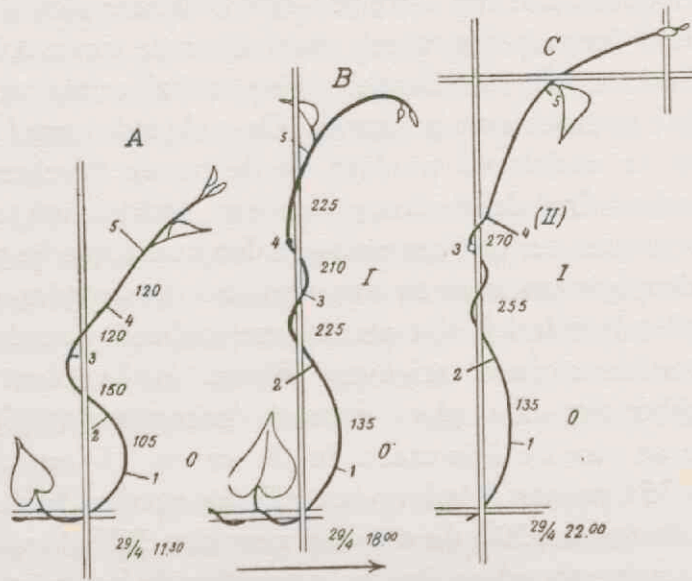
Op verschillende foto's en figuren van Teodoresco kan men echter zien dat een deel van de windingen „tusschenwindingen” zijn, die dus door homodrome torsie ontstaan zijn. Bijvoorbeeld in figuur 774—783 waar hij de windingen van *Ipomoea purpurea* weergeeft. In figuur 778 ziet men tusschen blad 7 en 8 nauwelijks 2 windingen, in de volgende figuren neemt het aantal langzamerhand toe; in figuur 782 ziet men bijna 3.5 winding tusschen de beide bladeren. Ook op de foto's 789—792 in het internodium met de pijl en op foto 793—796 in het volgende internodium. Teodoresco zegt bij deze proeven niet, met wat voor steunsel hij gewerkt heeft. Een koordje kan het niet geweest zijn, daar hij geen statief op zijn klinostaat heeft, waar hij het tusschen heeft kunnen spannen. Voor zoover uit de foto's 785—800 is op te maken, moet het een dun stokje van ongeveer 2 mm dikte geweest zijn. De plant kan hier het steunsel dus niet om zichzelf heen hebben gewonden. Toch is ook hier de homodrome torsie de oorzaak geweest. De winding bij blad 8 (figuur 774) vormt hier de „haak”. In het basaal hiervan gelegen stuk treedt homodrome torsie op, die van de basis naar de top in sterkte afneemt. Deze torsie doet „tusschenwindingen” ontstaan en draait tevens de „haak” bij blad 8 passief om het steunsel rond, dit is duidelijk te zien aan de beweging van het blad. Teodoresco (1925) wijst er trouwens zelf op. Ook bij de wollen draden in mijn proeven treedt iets dergelijks op. Het blijkt uit de torsie van de draad, die veel kleiner is dan het aantal tusschenwindingen van de plant. Zooals verwacht kon worden is dit vooral bij strak gespannen

draden het geval. De top „kruipt” hier blijkbaar niet alleen in de lengterichting langs het steunsel, maar door de torsie ook rond om de draad heen, als de „haak” bijna cirkelvormig is, kan dit bij een glad steunsel ook gebeuren. De volgende proef is zoo ingericht, dat er uitsluitend winding op de boven beschreven wijze moet optreden. Om de eindknop van een rechte, vrij roteerende top is met watten ter bescherming een dun koperdraadje gewonden. De uiteinden hiervan vormen een oog, dat iets wijder is dan de dikte van het ijzerdraad, dat als steunsel gebruikt wordt. Het oog kan vrij om het steunsel schuiven. Basaal is de plant aan het steunsel gebonden. De plant roteert daarna evenwijdig aan de horizontale as van de klinostaat. In de eerste 16 uur is er een torsie van  $75^{\circ}$  en een winding van  $90^{\circ}$  opgetreden. In de volgende 24 uur is de torsie  $330^{\circ}$ , de winding meer dan  $360^{\circ}$ . Op de film van Ulehla (o.a. vertoond op het 5e Internationale Botanische congres te Cambridge) is ook te zien, dat een apicale winding als „haak” kan dienen. De haak draait passief om het steunsel, terwijl er tusschenwinding optreedt. De plant staat hier in normale stand.

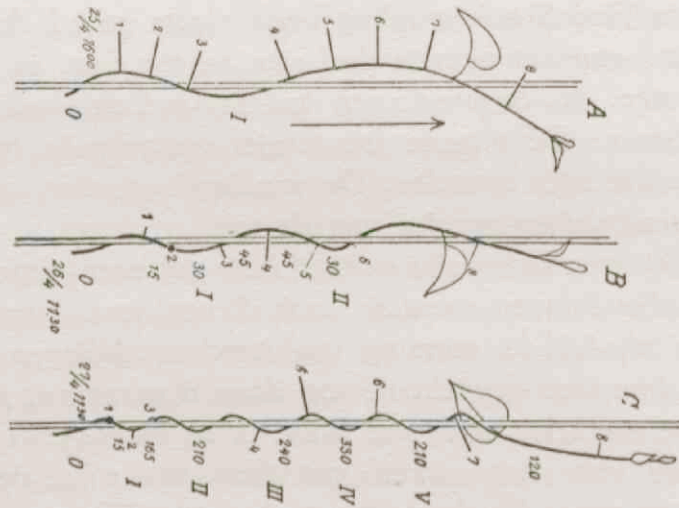
In de figuren van Teodoresco (1925) ziet men duidelijk, dat apicaal van blad 8 ook winding heeft plaats gehad. Aan de vorm en de stand van het uiterste deel van de top (b.v. in figuur 782 783) ziet men, dat de windingen van het apicale deel op andere wijze ontstaan. De uiterste top is niet vastgehaakt, tusschenwindingen kunnen niet optreden. De windingen moeten ontstaan zijn door vrije rotatiebewegingen van de top.

Dergelijke windingen zijn ook bij mijn proeven opgetreden. De jonge blaadjes kunnen soms als haak dienen, meer komt het echter voor, dat zij bij de vorming van tusschenwindingen in de weg zitten, of door hun gewicht de top doen doorzakken, zoodat deze het steunsel verliest. In figuur XIV, C is dit te zien. Vier en twintig uur voor het maken van deze foto zakte de top door, waardoor langzamerhand een kromming van  $90^{\circ}$  van het steunsel af, ontstaan is. Loodrecht op de draad is toen een tweede draad aangebracht, die de top steunt, zoodat doorzakken verder onmogelijk is. Tevens is toen een rechte rij van cactusstekels in de top geprikt. Stekel vijf haakte achter de draad. In 24 uur is er een winding ontstaan, zooals op de foto te zien is. Een torsiewinding





Figuur XV. Top van een plant van *Ipomoea purpurea* loodrecht op de horizontale as van de klinostaat roterend.



Figuur XVI. Top evenwijdig aan de horizontale as van de klinostaat roterend.

De pijl geeft in beide figuren de richting van de horizontale as van de klinostaat aan; de cijfers tusschen cactusstekels het aantal graden torsie. De Romeinsche cijfers geven het aantal windingen aan.

kan dit echter niet zijn, hoewel er een sterke winding heeft plaats gehad (n.l.  $495^\circ$ ); de top is niet in dezelfde stand gebleven. De „haak” van stekel 5 is losgegaan; de winding ligt tusschen stekel 2 en 3, de top voert roteerende bewegingen uit, om 11.30 was hij in de stand van figuur XIV, C. Deze bewegingen (n.b. na 24 uur!) behoeven niet als nawerking van het doorzakken opgevat te worden. Aanvankelijk zijn zij dat natuurlijk wel geweest. De bewegende top maakt n.l. allerlei hoeken met de as van de klinostaat en is dus niet meer aan de eenzijdige werking van de zwaartekracht onttrokken. Blijkbaar doet dit de beweging steeds doorgaan. Het lukt lang niet altijd een top, die eenmaal dergelijke bewegingen maakt, ertoe te brengen om te winden, zooals de plant op figuur XIV, B. Het is niet uit te maken of een deel van deze bewegingen naast cyclonastisch ook niet lateraal-geotropisch van aard zijn. In figuur XV, B en C ziet men de verdere winding van de top van figuur XV, A. Voor een deel is dit een torsie-winding, n.l. tusschen stekel 2 en 3. De top is hierdoor links van het steunsel gekomen,  $\frac{T}{W} = 1$ . Het apicale stuk heeft alleen maar bewegingen naast het steunsel uitgevoerd.

Nog enkele proeven, die torsie-winding en winden door rotatiebewegingen laten zien, wil ik hieraan toevoegen.

1. Figuur XVI, A geeft een top, die juist op de klinostaat gebracht is. In XVI, B is te zien dat de  $540^\circ$  winding gedeeltelijk door torsie, gedeeltelijk door rotatiebewegingen ontstaan is. De „haak” zat n.l. bij stekel 4. Apicaal hiervan is een deel van de winding ontstaan, doordat de basale torsie de top passief rondgedraaid heeft, maar ook een groot deel (van stekel 5—8) door eigen beweging. De totale torsie is in deze periode  $165^\circ$  geweest. In de volgende 24 uur is de totale torsie  $1005^\circ$ ; de winding  $990^\circ$ . De verhouding,  $\frac{T}{W} = 1$ . De top zakt nog niet door en groeit evenwijdig aan het steunsel verder (figuur XVI, C).

2. Een top van 11 cm lengte is op de klinostaat gebracht en langs een draad gelegd, zooals figuur XVII, A aan geeft. Door 12 cactusstekels, die nauwkeurig in een rij staan, is hij in zônes verdeeld. Om een indruk te geven van het verloop van de torsie, geef ik de waarden volledig op, die telkens voor de hoeken tusschen



de cactusstekels geschat zijn. Men krijgt zoo de homodrome torsie in de opvolgende zônes van basis naar top op de verschillende tijden. De basale zônes zijn telkens opnieuw geschat; men kan zich hierbij een oordeel vormen over de nauwkeurigheid, die bereikt kan worden. (Bij de verticaal vastgehouden planten en ook bij de vrij roteerende, waar de torsie gemakkelijk te schatten is, is deze nauwkeurigheid grooter).

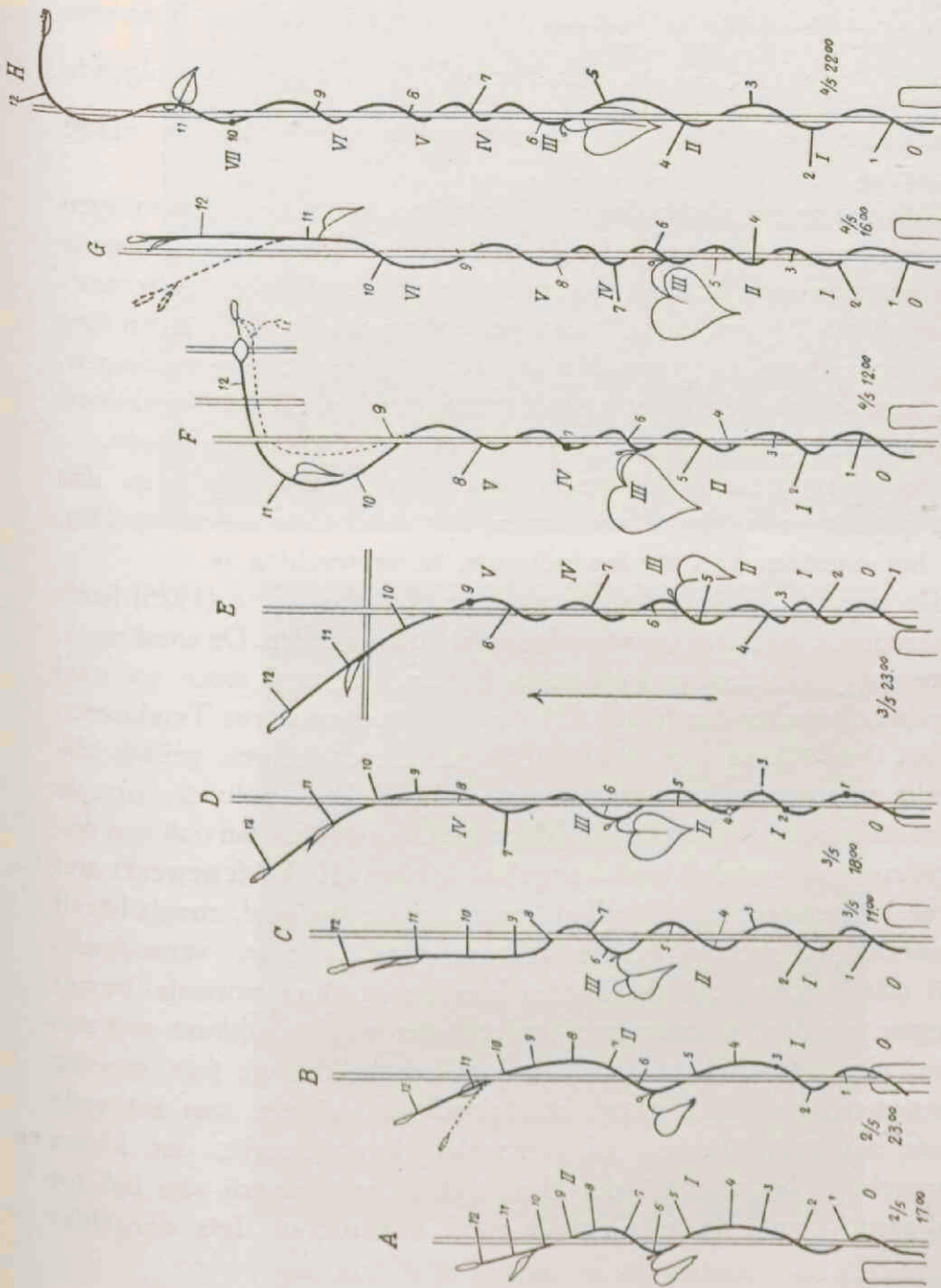
|              |     |     |      |      |      |     |     |      |     |     |    |
|--------------|-----|-----|------|------|------|-----|-----|------|-----|-----|----|
| 2 Mei 17 uur | 0   | 0   | 0    | 0    | 0    | 0   | 0   | 0    | 0   | 0   | 0  |
| 2 " 23 "     | 0   | <30 | >30  | 0    | >15  | 0   | 0   | 0    | 0   | 0   | 0  |
| 3 " 11 "     | <15 | 60  | 135  | 120  | 120  | 60  | >30 | 0    | 0   | 0   | 0  |
| 3 " 18 "     | ×   | >60 | >120 | >150 | 165  | 135 | 75  | >45  | >45 | 15  | 0  |
| 3 " 23 "     | ×   | 60  | <120 | 180  | 165  | 195 | 180 | >90  | <60 | 15  | 0  |
| 4 " 12 "     | ×   | 60  | 135  | 165  | 135  | 225 | 270 | 195  | 120 | 60  | 45 |
| 4 " 16 "     | ×   | 60  | 120  | 165  | 150  | 225 | 300 | <315 | 135 | 90  | 90 |
| 4 " 22 "     | ×   | 60  | 120  | >150 | >150 | 225 | 300 | <360 | 345 | 195 | 90 |

In tabel A is de verhouding van winding en totale torsie in de opvolgende uren opgegeven.

TABEL A.

|               | Winding     | Torsie | $\frac{T}{W}$ |
|---------------|-------------|--------|---------------|
| Eerste 6 uur  | zeer gering | 75°    | —             |
| Volgende 12 " | 450°        | 465°   | 1             |
| " 7 "         | 270°        | 285°   | 1             |
| " 5 "         | 270°        | 240°   | 0.9           |
| " 13 "        | 180°        | 345°   | 1.9           |
| " 4 "         | 360°        | 240°   | 0.7           |
| " 6 "         | 270°        | 345°   | 1.3           |

Uit tabel A en IV en de figuren XVII, A—H ziet men dat er eerst torsie-winding heeft plaats gehad. Tot en met figuur XVII, D is de top aan het steunsel gehaakt, hoewel hij er omheen rondgedraaid wordt en blijkbaar kleine zijdelingsche bewegingen maakt, want hij ligt niet steeds op dezelfde wijze op de draad. In figuur XVII, E zakt de uiterste top echter door, zoodat ik een draad loodrecht op de oorspronkelijke heb moeten aanbrengen om de top te steunen. Deze draad is echter niet omwonden geworden. Er is een sterke torsie ontstaan, doch haast geen winding. In de volgende periode is het noodig geweest de top weer op andere



Figuur XVII. Top van een plant van *Ipomoea purpurea* evenwijdig aan de horizontale as van de klinostaat roteerend. De pijl geeft de richting van de horizontale as van de klinostaat aan. De Romeinse cijfers duiden het aantal windingen aan.



wijze te steunen, omdat de basale torsie de stand van de top veranderd had. Door roteerende bewegingen is tenslotte bijna een winding ontstaan.  $\frac{T}{W}$  is hierdoor 0.7. In de hierop volgende periode is de winding van de vrije top weer niet tot stand gekomen.

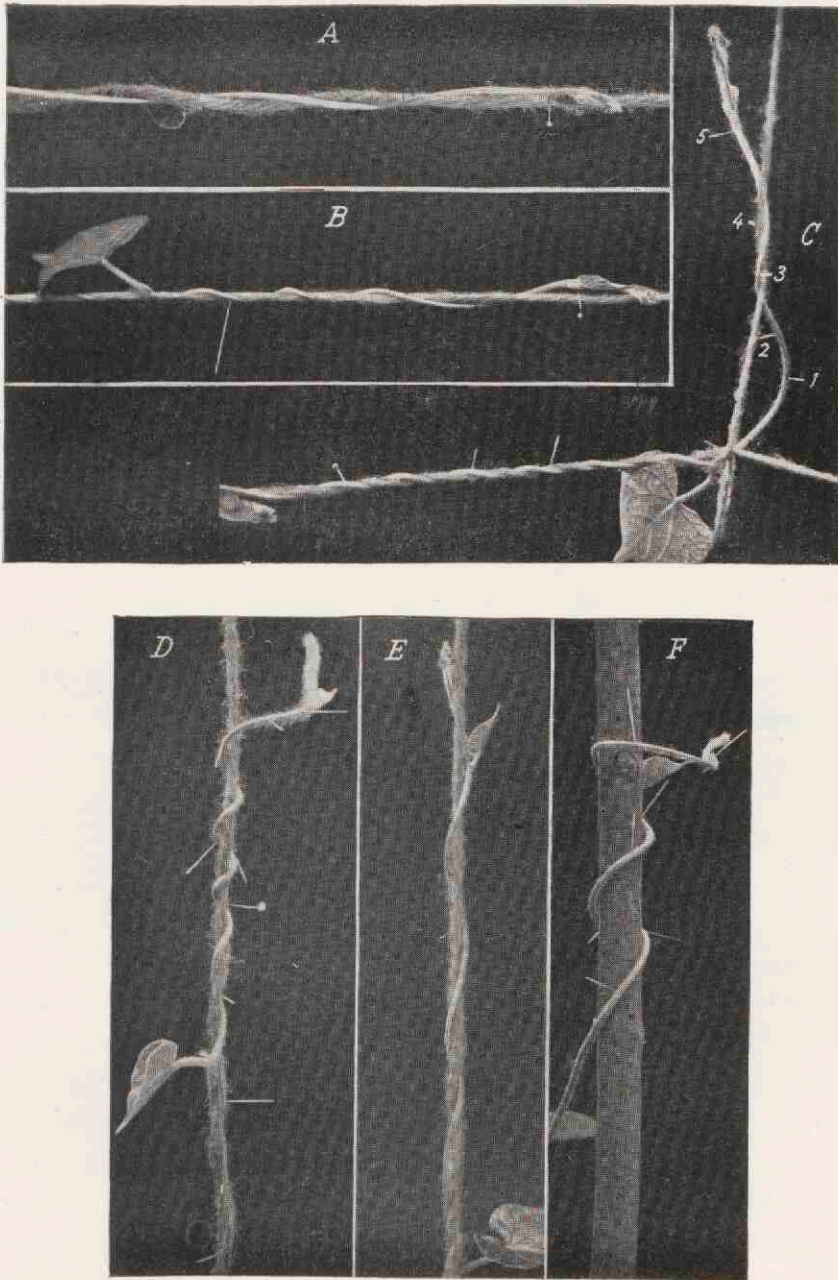
Uit deze proeven blijkt dus, dat de winding door rotatie-bewegingen op de klinostaat maar zelden lukt. Bij een zeer regelmatig loopende klinostaat en onder uitsluiting van doorzakkingen hebben de rotatie-bewegingen bovendien zulk een geringe amplitudo, dat winden hier praktisch niet op kan treden. Het groote aantal regelmatige windingen, dat men op de klinostaat ziet ontstaan, kan er niet uit verklaard worden. Dit zijn voor het grootste deel zeker torsiewindingen.

Door de proeven, die hierboven behandeld zijn, kan men dus het quantitatief verband aantonen, dat tusschen torsie en winding, bij het ontstaan van torsiewindingen, te verwachten is.

De windingen op de klinostaat, die Teodoresco (1925) heeft verkregen, moeten nog even nader beschouwd worden. De windingen, door rotatie-bewegingen ontstaan, komen hier veel meer en veel regelmatiger voor dan bij mij. Op de foto's en figuren van Teodoresco is het duidelijk te zien.<sup>1)</sup> Hij heeft dus steeds toppen gehad, die sterke roteerende bewegingen met behoorlijke amplitudo op de klinostaat hebben uitgevoerd. Mijns inziens moet hij dan ook een onregelmatig loopende klinostaat gehad hebben. Hij heeft gewerkt met twee klinostaten van Pfeffer, waarvan de snelheid, zooals hijzelf opmerkt, bij het opwinden telkens tijdelijk even veranderde. Hij meent echter dat de planten hierdoor in hun normale bewegingen gestoord worden en hierdoor niet winden, althans niet zoo goed als in normale stand. Ik geloof echter, dat we juist moeten aannemen, dat deze onregelmatigheid het winden van het vrije einde bevordert. Ik heb n.l. herhaaldelijk opgemerkt, dat kleine onregelmatigheden van de klinostaat, vooral als zij van tijd tot tijd terugkeeren, de vrije rotatie sterk bevorderen. Iets dergelijks

---

<sup>1)</sup> Niet steeds is aan de windingen van Teodoresco (1925) te zien, of het „torsiewindingen”, dan wel „rotatiewindingen” zijn. Om dit uit te maken, moet er natuurlijk een voldoende aantal stadia gefotografeerd zijn. Waarschijnlijk zijn er meer torsiewindingen bij, dan zoo te zien is.



Figuur XIV, A en B. Plant op de klinostaat om de horizontale as roteerend. C Uiterste top loodrecht op de horizontale as van de klinostaat, roteerend (n.b. A is minder verkleind dan B en C). D, E, F. Normaal verticaal windende planten. F diam. van het steunsels 8 m.M. Verdere verklaring in de tekst.



moet bij Teodoresco (1925) hebben plaats gehad door het opwinden van de klinostaat.

In verband met de torsiewindingen op de klinostaat, wil ik hier nog een waarneming van Teodoresco (1925) aanhalen. Tweemaal ziet hij bij *Quamoclit vulgaris* een antidrome torsie bij een plant die om een verticaal staand steunsel windt. Deze gaat over in een homodrome torsie wanneer de plant op de klinostaat verder windt. Teodoresco (1925, foto 762). Hoewel het niet uit de foto's te zien is, is er toch kans, dat de windingen hier torsiewindingen zijn geweest. Het steunsel was 4 mm dik; voor de dunne stengels van *Quamoclit* is dit al een vrij groote dikte, zoodat men eerder antidrome torsie verwacht zou hebben. In ieder geval is het een aanwijzing, dat de windingen op de klinostaat anders tot stand zijn gekomen dan in normale stand.

Het winden van *Asparagus* in normale stand gaat ook verreweg het gemakkelijkst om dunne soepele steunsels. Men kan dit vooral waarnemen bij minder krachtige stengels, die om een stok niet meer willen winden; om een koordje, dat met een gewichtje bezwaard in de rotatieas hangt, doen ze het dan nog wel. Bij *Asparagus* spelen alleen de zwakke homodrome torsie en de cyclonastie — de laatste in dit geval onverzwakt — een rol. De horizontaal liggende lateraal-geotropische krommingen van de uiterste top komen dan ook niet voor.

Winding in normale stand, waarbij dus alle factoren mee werken, is bestudeerd aan planten die ik als contrôle naast de klinostaatproeven verticaal omhoog heb laten groeien, langs dezelfde zwak gespannen wollen draden. Hierbij is duidelijk te zien, dat de uiterste top zich anders gedraagt dan die van de planten op de klinostaat. Er worden steeds cirkels beschreven naast het steunsel; (de „nutations latérales” van Teodoresco 1925) en er treden horizontaal liggende lateraal-geotropische krommingen op (figuur XIV, D. en E.). De bewegingen zijn gelijk aan die van een plant die een dikker vast steunsel omwindt (figuur XIV, F), hoewel misschien iets minder uitgesproken. Natuurlijk komen ook standen voor als op figuur XIV, B, een vergelijking van figuur XIV, B en E laat dit zien; dergelijke bewegingen ziet men echter bij een dikker

vast steunsel ook; het zijn de z.g. „grijpbewegingen” van Schwendener (1881). Deze standen worden echter slechts tijdelijk ingenomen; door de voortgaande rotatie laat de top telkens weer los. Het iets meer basaal gelegen stuk blijft echter om de draad liggen en kan hier als „haak” dienst doen. Er ontstaan dan ook tussenwindingen door homodrome torsie tijdens de verdere lengtegroei van het meer basaal gelegen stuk. In de windingen, die de vrije top hier maakt, hebben wij dus een vierde soort winding, namelijk winding door de laterale geotropie. Tabel V, blz. 70 geeft enkele bijzonderheden.

Ter vergelijking heb ik nog planten laten winden om vaste steunsels van verschillende dikte. Het winden om een ijzerdraad van dezelfde dikte als de gebruikte wollen draden (1.5 mm diam.) gaat geheel als hier. Er ontstaan basaal tussenwindingen, terwijl de top windingen maakt door rotatiebeweging en laterale geotropie. Deze laatste windingen zijn hier misschien wel iets sterker. Bij een top van 14 cm lengte heb ik een torsie van  $495^\circ$  en een winding van  $900^\circ$  in 17 uur waargenomen. Aanvankelijk is de top los om het steunsel gelegd; op ongeveer 7 cm van de top haakte hij vast achter stekel no. 6. Tusschen stekel 1 en 6 is in de 17 uren een torsie van  $330^\circ$  en een winding van  $360^\circ$  ontstaan.

Bij een steunsel van 3 mm diameter is de homodrome torsie direct veel geringer. Het steunsel schijnt de vrije rotatiebeweging hier zoodanig te hinderen, dat er mechanische antidrome torsie ontstaat, die een deel van de homodrome torsie opheft. Dat dit werkelijk zoo is kan men zien, als men de top loswindt en recht trekt. In het deel dat nog groeit wordt de homodrome torsie dan sterker.

Bij een top van 13.5 cm lengte om een steunsel van 3 mm diameter heb ik een torsie van  $210^\circ$  en een winding van  $900^\circ$  in 17 uur waargenomen.

Om in enkele gevallen een indruk te geven van de snelheid van torsie en winding heb ik deze in tabel IV en V, blz. 69 en 70 bij elkaar gezet. Opdat men de cijfers voor de torsiesnelheid met die bij vrije rotatie zal kunnen vergelijken, is ook hier weer het aantal minuten berekend, dat noodig is voor  $360^\circ$  torsie of winding.  $\frac{T}{W}$  is de verhouding van deze beide getallen.



Bij de waarnemingen heb ik de windende top steeds geteekend, zoo zijn de figuren XV, XVI, XVII ontstaan (figuur XVII behoort bij proef 2-5—4-5, waarvan de waarden ook in de tabel zijn opgegeven). Zonder de figuren kan men uit de waarden  $\frac{T}{W}$  geen conclusies trekken. Daar niet alle figuren gereproduceerd konden worden zijn de verdere bijzonderheden in de tabel erbij beschreven. Uit de figuren en aantekeningen zijn de afwijkende waarden voor  $\frac{T}{W}$  vaak te verklaren.

In de tabel is de lengte van de windende stengel opgegeven. Deze is gemeten van het basale vaste punt tot de top, als deze langs het steunsel ligt. De stengel is dus in werkelijkheid veel langer. In de figuren zijn deze waarden niet te controleeren daar de figuren uit de hand geteekend zijn, terwijl de klinostaat draaide.

Ook bij nog dikkere vaste steunsels (diam. 6—8 mm) heb ik de torsie trachten te meten. Men krijgt hier slechts zeer globale cijfers, daar telkens stekels niet voor de waarneming bruikbaar zijn, omdat ze door het steunsel opzij gedrukt worden. (Ook in de andere gevallen heeft men daar wel eens last van.) Toch meen ik te mogen concludeeren dat hier in dezelfde zône afwisselend anti- en homodrome torsie voorkomt. De antidrome torsie ontstaat plotseling; vooral ziet men dit duidelijk als een vrij roteerende rechte top een steunsel raakt. De eerste halve winding wordt er onder sterke antidrome torsie van het basale deel omheen gelegd, de vrije top gaat echter verder homodroom te tordeeren. De antidrome torsie van de basis kan dan weer sterk afnemen en soms zelfs homodroom worden. Meer apicaal kan de torsierichting soms meermalen wisselen.

Het aandrukken van windingen, dat Sachs (1882) en Pfeffer (1874) aan de negatieve geotropie en orthotropie hebben toegeschreven is mijns inziens aan de homodrome torsie te wijten. Als er alleen een verlenging evenwijdig aan de as van het orgaan plaats heeft, moeten de windingen losser en steiler worden. De windingen worden echter vast tegen het steunsel aangedrukt doordat er tijdens de groei homodrome torsie optreedt. Bij dunne steunsels ontstaan dan „tussenwindingen”, bij dikke komt het niet

zoover. De bovenste „haak” wordt in beide gevallen om het steunsel rondgedraaid en soms omhoog geschoven. Alleen bij buigzame steunsels op de klinostaat of bij zeer slap gespannen draden in normale stand draait de „haak” niet of weinig rond; hier wordt het steunsel om de plant gedraaid door de torsie.

In dit verband wil ik nog even wijzen op de overeenkomst en het verschil van de hier beschreven verschijnselen met de theorie van de grijpbewegingen van Schwendener (1881). Zoolang de haakvormige kromming van de alleruiterste top bestaat, kan deze inderdaad aanleiding zijn tot het ontstaan van tusschenwindingen en het aandrukken van bestaande windingen. In ieder geval gebeurt dit dan door homodrome torsie en niet door antidrome, zooals Schwendener (1881) en Kolkwitz (1895) meenen. Ook wordt de „haak” door de uiterste top maar af en toe gedurende korte tijd gevormd. Meer komt de hier beschreven „haak” overeen met de voorstelling die Ambronn (1885) geeft van de theorie van Schwendener (1881). De grijpbeweging zou dan n.l. bestaan in de, iets onder de top gelegen, halve tot heele losse winding, die daar tengevolge van negatieve geotropie en roteerende nutatie ontstaan is.

Wortmann (1886) heeft blijkbaar reeds „tusschenwindingen” zien ontstaan, wanneer hij een dik steunsel door een glazen draad heeft vervangen. In het deel van de top dat nog groeit, strekken de windingen zich, maar hun aantal neemt ook toe. Wortmann ziet er een bewijs in voor het voortgaan van de rotatie, dit is echter onjuist.

Het losgaan van windingen bij een plant, die invers geplaatst wordt, is hetzelfde verschijnsel als het recht worden van een gekromde top, die op de linkerzij gelegd is. Het mag dus alleen optreden bij planten met laterale geotropie. Het losgaan van windingen op de klinostaat (bij dikkere vaste steunsels) moet een gevolg zijn van autotropie. De laatste winding, die in normale stand ontstaan is, is een lateraal-geotropische kromming, die op de klinostaat teruggaat.



## SAMENVATTING.

Bij de bewegingen van slingerplanten kan men de volgende verschijnselen opmerken:

### Rotatie.

1. Autonome rotatie met kleine amplitudo; zij is het gevolg van de verplaatsing van de zône van maximale groei in tangentielle richting om de stengel: het verschijnsel is hier cyclonastie genoemd. Deze rotatie is onder alle omstandigheden mogelijk.
2. Rotatie met groote amplitudo. Door de tonische invloed van de eenzijdige werking van de zwaartekracht, wordt de rotatiekromming, die het uiteinde van de top in horizontale stand brengt, versterkt. Het verschil met geval 1 is slechts quantitatief, daar de cyclonastie niets anders is dan een zich bewegende rotatiekromming.

Men kan de beide gevallen samenvatten door te zeggen, dat de rotatie veroorzaakt wordt door geocyclonastie.

In deze beide gevallen treedt er een autonome homodrome torsie op, die in sterkte van basis naar top afneemt. Zij ontstaat doordat de groeizône in een schroeflijn om de stengel ligt. De spoed van de schroef is basaal kleiner dan apicaal.

3. Asymmetrische rotatie. Deze komt voor bij planten met laterale geotropie, dus onder de eenzijdige, richtende, werking van de zwaartekracht. Deze wijze van roteeren treedt op als er storingen bij de rotatie door geocyclonastie ontstaan.

Naast de autonome homodrome torsie treden hierbij mechanische homo- en antodrome torsies op, die apicaal het sterkst zijn.

### Winden.

1. Winden door autonome rotatie met kleine amplitudo. Theoretisch moet dit onder alle omstandigheden mogelijk zijn. Praktisch komt het echter niet voor. Het is steeds verbonden met:
2. Winden door homodrome torsie. De voorwaarden hiervoor zijn een apicale bevestiging van de plant aan het steunsel. Er ontstaan alleen „tusschenwindingen”. Mits aan de genoemde voorwaarde voldaan is, is het onder alle omstandigheden mogelijk. Bij dikke steunsels is het echter moeilijk waarneembaar, daar de apicale bevestiging daar nooit zoo goed is; in normale stand treedt het winden, dat in de volgende gevallen genoemd zal worden, meer op de voorgrond.
3. Winden door rotatie met groote amplitudo. Dit is niet mogelijk onder volkomen uitsluiting van de eenzijdige werking van de zwaartekracht. Bij planten zonder laterale geotropie is het in normale stand regel. Tusschenwindingen door homodrome torsie treden bij dunne steunsels basaal ook op. De apicale rotatiewinding is hier de bevestiging aan het steunsel. Bij dikke steunsels wordt de homodrome torsie geheel of gedeeltelijk overdekt door antidrome torsie, doch is steeds aanwezig.
4. Winden door laterale geotropie. Bij de planten met laterale geotropie komt dit voor, onder invloed van de zwaartekracht. Ook het geheel apicaal gelegen deel van de top neemt hierbij aan het winden deel, door een haakvormige kromming naar het steunsel toe. Hoewel deze haakvormige kromming af en toe weer los gaat, door de rotatiebewegingen, die door de meer basale deelen naast het steunsel worden uitgevoerd, is dit toch de meest zekere wijze van winden. Ook hierbij treden weer tusschenwindingen door homodrome torsie op.

De homodrome torsie veroorzaakt, door het vormen van tusschenwindingen, het aandrukken van de stengel aan het steunsel.





TABEL I. Normaal vrij roterende planten.

|                                     | Nummer van plant en grafiek. |                | Begin- en eindlengte van de top in cm. | Aantal minuten noodig voor 360° rotatie. | Aantal minuten noodig voor 360° torsie. | T<br>R | Totale groeisnelheid in $\mu$ p mm per uur. |
|-------------------------------------|------------------------------|----------------|----------------------------------------|------------------------------------------|-----------------------------------------|--------|---------------------------------------------|
| Toppen van 4-6 cm aanvangslengte.   | 11-4                         | B <sub>1</sub> | 4 <sup>1/4</sup>                       | 142                                      | 2050                                    | 14.4   | 28.1                                        |
|                                     | 18-4                         | A <sub>1</sub> | 6                                      | 122                                      | 1440                                    | 11.8   | 42.7                                        |
|                                     | 21-4                         | F <sub>1</sub> | 6                                      | —                                        | 832                                     | —      | 32.4                                        |
| Toppen van 6-8 cm aanvangslengte.   | 30-3                         | A <sub>2</sub> | 7                                      | 118                                      | 618                                     | 5.2    | 55.9                                        |
|                                     | 30-3                         | B <sub>2</sub> | 6 <sup>3/4</sup>                       | 122                                      | 528                                     | 4.3    | 52.0                                        |
|                                     | 12-4                         | B <sub>2</sub> | 7 <sup>1/2</sup>                       | 136                                      | 1260                                    | 9.3    | 29.2                                        |
|                                     | 20-4                         | A <sub>3</sub> | 7                                      | —                                        | 1800                                    | —      | 32.6                                        |
|                                     | 18-4                         | D <sub>1</sub> | 6 <sup>1/2</sup>                       | —                                        | 1380                                    | —      | 37.4                                        |
|                                     | 21-4                         | D <sub>4</sub> | 7 <sup>1/2</sup>                       | 118                                      | 920                                     | 7.8    | 39.2                                        |
|                                     | 4-6                          | B              | 6 <sup>1/2</sup>                       | 203                                      | 3180                                    | 15.7   | —                                           |
|                                     | 9-6                          | A              | 6 <sup>1/2</sup>                       | 136                                      | 970                                     | 7.1    | —                                           |
|                                     | 9-6                          | B              | 7                                      | 143                                      | 600                                     | 4.4    | —                                           |
|                                     | 11-6                         | B              | 8                                      | 199                                      | 960                                     | 4.8    | 52.6                                        |
| Toppen van 8-10 cm aanvangslengte.  | 12-4                         | E <sub>1</sub> | 9 <sup>3/4</sup>                       | 160                                      | 600                                     | 3.75   | 25.2                                        |
|                                     | 13-4                         | E <sub>2</sub> | 8 <sup>1/2</sup>                       | 146                                      | 880                                     | 6.0    | 25.9                                        |
|                                     | 13-5                         | B              | 8                                      | 119                                      | 848                                     | 7.1    | 25.8                                        |
| Toppen van 10-12 cm aanvangslengte. | 31-3                         | A <sub>3</sub> | 10 <sup>1/4</sup>                      | 129                                      | 432                                     | 3.4    | 33.8                                        |
|                                     | 21-4                         | A <sub>4</sub> | 10 <sup>1/4</sup>                      | 116                                      | 1840                                    | 15.8   | 31.4                                        |
|                                     | 21-4                         | A <sub>5</sub> | 11                                     | —                                        | 930                                     | —      | 35.3                                        |
|                                     | 21-4                         | D <sub>5</sub> | 11 <sup>1/2</sup>                      | —                                        | 1390                                    | —      | 34.4                                        |
|                                     | 18-4                         | E <sub>2</sub> | 11                                     | —                                        | 990                                     | —      | 21.3                                        |
|                                     | 28-4                         | F <sub>3</sub> | 11 <sup>1/2</sup>                      | —                                        | 502                                     | —      | 30.6                                        |
|                                     | 13-5                         | A              | 12                                     | 102                                      | 924                                     | 9.0    | 20.0                                        |
|                                     | 14-5                         | B              | 11                                     | 114                                      | 822                                     | 7.2    | 24.5                                        |
| Toppen van > 12 cm aanvangslengte.  | 31-3                         | B <sub>3</sub> | 12 <sup>1/2</sup>                      | 111                                      | 924                                     | 8.3    | 16.2                                        |
|                                     | 31-3                         | B <sub>4</sub> | 14 <sup>1/2</sup>                      | 132                                      | 534                                     | 4.0    | 20.9                                        |
|                                     | 21-4                         | A <sub>5</sub> | 16                                     | 159                                      | 612                                     | 3.8    | 31.3                                        |
|                                     | 22-4                         | D <sub>6</sub> | 13 <sup>1/2</sup>                      | 156                                      | 660                                     | 4.2    | 27.7                                        |
|                                     | 28-4                         | A <sub>2</sub> | 13 <sup>1/2</sup>                      | 124                                      | 832                                     | 6.7    | 31.8                                        |
|                                     | 28-4                         | D <sub>2</sub> | 13                                     | 123                                      | 720                                     | 5.8    | 36.0                                        |
|                                     | 29-4                         | D <sub>4</sub> | 20                                     | 90                                       | 282                                     | 3.1    | 25.4                                        |
|                                     | 14-5                         | A              | 17                                     | 94                                       | 960                                     | 10.2   | 25.3                                        |
|                                     | 28-7                         | B              | 13                                     | 258                                      | 1550                                    | 6.0    | —                                           |
| Bowlea volubilis.                   | 19-4                         | I              | 7 <sup>1/2</sup>                       | —                                        | 2040                                    | —      | 12.2                                        |
|                                     | 20-4                         | II             | 9 <sup>1/2</sup>                       | 349                                      | 3600                                    | 10.3   | 13.0                                        |
|                                     | 20-4                         | III            | 10 <sup>1/2</sup>                      | —                                        | 2280                                    | —      | 10.6                                        |
|                                     | 21-4                         | IV             | 12                                     | 293                                      | —                                       | —      | 7.6                                         |
|                                     | 21-4                         | V              | 12 <sup>3/4</sup>                      | —                                        | 1756                                    | —      | 12.8                                        |
| Asparagus plumosus.                 | 12-9                         | I              | 4                                      | l. 360                                   | l. 288                                  | 8      | —                                           |
|                                     | 13-9                         | II             | 4                                      | r. 163                                   | r. 2160                                 | 13.3   | —                                           |
|                                     | 14-9                         | III            | 4                                      | l. 153                                   | l. 1320                                 | 8.8    | —                                           |
|                                     | 7-3                          | I              | 5 <sup>1/2</sup>                       | r. 682                                   | —                                       | —      | 23.5                                        |
|                                     | 9-3                          | II             | 6 <sup>1/2</sup>                       | l. 445                                   | —                                       | —      | —                                           |
|                                     |                              |                |                                        | r. 889                                   | —                                       | —      | 24.0                                        |
|                                     | 12-3                         | III            | 4 <sup>1/2</sup>                       | l. 1120                                  | l. 6320                                 | —      | 46.2                                        |
|                                     |                              |                |                                        | r. 1750                                  | —                                       | —      | —                                           |
|                                     | 14-3                         | IV             | 7                                      | l. 2070                                  | l. 1800                                 | —      | 25.7                                        |
|                                     |                              |                |                                        | r. 1200                                  | —                                       | —      | —                                           |
|                                     | 15-3                         | V              | 4                                      | l. 1630                                  | l. 6480                                 | —      | 44.3                                        |
|                                     |                              |                |                                        | r. 2160                                  | —                                       | —      | —                                           |
|                                     | 17-3                         | VI             | 6 <sup>1/2</sup>                       | l. 982                                   | —                                       | —      | 23.7                                        |
|                                     |                              |                |                                        | r. 1900                                  | —                                       | —      | —                                           |

TABEL II. Verticaal vastgehouden planten.

|                                     | Nummer van plant en grafiek. |                | Begin- en eindlengte van de top in cm | Aantal minuten noodig voor 360° „rotatie” | Aantal minuten noodig voor 360° torsie. | T<br>R | Totale groeisnelheid in $\mu$ p mm per uur. |
|-------------------------------------|------------------------------|----------------|---------------------------------------|-------------------------------------------|-----------------------------------------|--------|---------------------------------------------|
| Toppen van 4-6 cm aanvangslengte.   | 21-4                         | E <sub>3</sub> | 5 <sup>1/4</sup>                      | 420                                       | 1140                                    | 1.7    | 47.3                                        |
| Toppen van 6-8 cm aanvangslengte.   | 12-4                         | C <sub>2</sub> | 8                                     | 392                                       | 592                                     | 1.5    | 22.2                                        |
|                                     | 18-4                         | C <sub>1</sub> | 7 <sup>1/2</sup>                      | —                                         | 721                                     | —      | 31.0                                        |
|                                     | 21-4                         | E <sub>4</sub> | 7 <sup>1/2</sup>                      | —                                         | 518                                     | —      | 32.7                                        |
| Toppen van 8-10 cm aanvangslengte.  | 12-4                         | A <sub>2</sub> | 8 <sup>1/2</sup>                      | 360                                       | 502                                     | 1.4    | 18.1                                        |
|                                     | 13-4                         | A <sub>3</sub> | 9 <sup>1/2</sup>                      | 700                                       | 706                                     | 1.0    | 13.1                                        |
|                                     | 13-5                         | F <sub>2</sub> | 9 <sup>1/2</sup>                      | 520                                       | 636                                     | 1.2    | 35.3                                        |
| Toppen van 10-12 cm aanvangslengte. | 22-4                         | E <sub>5</sub> | 10 <sup>1/2</sup>                     | 409                                       | 411                                     | 1      | 22.4                                        |
|                                     | 21-4                         | C <sub>2</sub> | 11                                    | 469                                       | 720                                     | 1.5    | 33.3                                        |
|                                     | 21-4                         | C <sub>3</sub> | 11 <sup>1/2</sup>                     | 552                                       | 503                                     | 0.96   | 13.5                                        |
| Toppen van > 12 cm aanvangslengte.  | 21-4                         | F <sub>3</sub> | 13 <sup>1/2</sup>                     | —                                         | 242                                     | —      | 27.8                                        |
|                                     | 22-4                         | F <sub>4</sub> | 17                                    | 302                                       | 309                                     | 1      | 20.9                                        |
|                                     | 28-4                         | B <sub>2</sub> | 14                                    | 473                                       | 492                                     | 1      | 22.5                                        |
|                                     | 28-4                         | B <sub>3</sub> | 15 <sup>1/2</sup>                     | —                                         | 659                                     | —      | 10.7                                        |
|                                     | 29-4                         | B <sub>4</sub> | 17 <sup>1/2</sup>                     | 302                                       | 270                                     | 0.9    | 18.0                                        |
|                                     | 28-4                         | C <sub>3</sub> | 14                                    | —                                         | 366                                     | —      | 28.3                                        |
|                                     | 29-4                         | C <sub>4</sub> | 18 <sup>1/2</sup>                     | 346                                       | 324                                     | 0.94   | 20.6                                        |
| Asparagus plumosus.                 | 7-3                          | I              | 5 <sup>1/2</sup>                      | r. 3630                                   | l. 7820                                 | —      | 13.4                                        |
|                                     | 9-3                          | II             | 6                                     | r. 4730                                   | l. 8160                                 | —      | 10.2                                        |
|                                     | 12-3                         | III            | 4                                     | l. 6200                                   | —                                       | —      | 30.3                                        |



TABEL I. Normaal vrij roteerende planten.

|                                     | Nummer van plant en grafiek. |                | Begin- en eindlengte van de top in cm. | Aantal minuten noodig voor 360° rotatie. | Aantal minuten noodig voor 360° torsie. | T<br>R | Totale groeisnelheid in $\mu$ p mm per uur. |
|-------------------------------------|------------------------------|----------------|----------------------------------------|------------------------------------------|-----------------------------------------|--------|---------------------------------------------|
| Toppen van 4-6 cm aanvangslengte.   | 11-4                         | B <sub>1</sub> | 4 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>          | 142                                      | 2050                                    | 14.4   | 28.1                                        |
|                                     | 18-4                         | A <sub>1</sub> | 6                                      | 122                                      | 1440                                    | 11.8   | 42.7                                        |
|                                     | 21-4                         | F <sub>1</sub> | 6                                      | —                                        | 832                                     | —      | 32.4                                        |
| Toppen van 6-8 cm aanvangslengte.   | 30-3                         | A <sub>2</sub> | 7                                      | 118                                      | 618                                     | 5.2    | 55.9                                        |
|                                     | 30-3                         | B <sub>2</sub> | 6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>          | 122                                      | 528                                     | 4.3    | 52.0                                        |
|                                     | 12-4                         | B <sub>2</sub> | 7 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>          | 136                                      | 1260                                    | 9.3    | 29.2                                        |
|                                     | 20-4                         | A <sub>3</sub> | 7                                      | —                                        | 1800                                    | —      | 32.6                                        |
|                                     | 18-4                         | D <sub>1</sub> | 6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>          | —                                        | 1380                                    | —      | 37.4                                        |
|                                     | 21-4                         | D <sub>4</sub> | 7 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>          | 118                                      | 920                                     | 7.8    | 39.2                                        |
|                                     | 4-6                          | B              | 6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>          | 203                                      | 3180                                    | 15.7   | —                                           |
|                                     | 9-6                          | A              | 6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>          | 136                                      | 970                                     | 7.1    | —                                           |
|                                     | 9-6                          | B              | 7                                      | 143                                      | 600                                     | 4.4    | —                                           |
|                                     | 11-6                         | B              | 8                                      | 199                                      | 960                                     | 4.8    | 52.6                                        |
| Toppen van 8-10 cm aanvangslengte.  | 12-4                         | E <sub>1</sub> | 9 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>          | 160                                      | 600                                     | 3.75   | 25.2                                        |
|                                     | 13-4                         | E <sub>2</sub> | 8 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>          | 146                                      | 880                                     | 6.0    | 25.9                                        |
|                                     | 13-5                         | B              | 8                                      | 119                                      | 848                                     | 7.1    | 25.8                                        |
| Toppen van 10-12 cm aanvangslengte. | 31-3                         | A <sub>3</sub> | 10 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>         | 129                                      | 432                                     | 3.4    | 33.8                                        |
|                                     | 21-4                         | A <sub>4</sub> | 10 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>         | 116                                      | 1840                                    | 15.8   | 31.4                                        |
|                                     | 21-4                         | A <sub>5</sub> | 11                                     | —                                        | 930                                     | —      | 35.3                                        |
|                                     | 21-4                         | D <sub>5</sub> | 11 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>         | —                                        | 1390                                    | —      | 34.4                                        |
|                                     | 18-4                         | E <sub>2</sub> | 11                                     | —                                        | 990                                     | —      | 21.3                                        |
|                                     | 28-4                         | F <sub>3</sub> | 11 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>         | —                                        | 502                                     | —      | 30.6                                        |
|                                     | 13-5                         | A              | 12                                     | 102                                      | 924                                     | 9.0    | 20.0                                        |
|                                     | 14-5                         | B              | 11                                     | 114                                      | 822                                     | 7.2    | 24.5                                        |
|                                     | —                            | —              | —                                      | —                                        | —                                       | —      | —                                           |
| Toppen van > 12 cm aanvangslengte.  | 31-3                         | B <sub>3</sub> | 12 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>         | 111                                      | 924                                     | 8.3    | 16.2                                        |
|                                     | 31-3                         | B <sub>4</sub> | 14 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>         | 132                                      | 534                                     | 4.0    | 20.9                                        |
|                                     | 21-4                         | A <sub>5</sub> | 16                                     | 159                                      | 612                                     | 3.8    | 31.3                                        |
|                                     | 22-4                         | D <sub>6</sub> | 13 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>         | 156                                      | 660                                     | 4.2    | 27.7                                        |
|                                     | 28-4                         | A <sub>2</sub> | 13 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>         | 124                                      | 832                                     | 6.7    | 31.8                                        |
|                                     | 28-4                         | D <sub>2</sub> | 13                                     | 123                                      | 720                                     | 5.8    | 36.0                                        |
|                                     | 29-4                         | D <sub>4</sub> | 20                                     | 90                                       | 282                                     | 3.1    | 25.4                                        |
|                                     | 14-5                         | A              | 17                                     | 94                                       | 960                                     | 10.2   | 25.3                                        |
|                                     | 28-7                         | B              | 13                                     | 258                                      | 1550                                    | 6.0    | —                                           |
| Bowlea volubilis.                   | 19-4                         | I              | 7 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>          | —                                        | 2040                                    | —      | 12.2                                        |
|                                     | 20-4                         | II             | 9 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>          | 349                                      | 3600                                    | 10.3   | 13.0                                        |
|                                     | 20-4                         | III            | 10 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>         | —                                        | 2280                                    | —      | 10.6                                        |
|                                     | 21-4                         | IV             | 12                                     | 293                                      | —                                       | —      | 7.6                                         |
|                                     | 21-4                         | V              | 12 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>         | —                                        | 1756                                    | —      | 12.8                                        |
| Asparagus plumosus.                 | 12-9                         | I              | 4                                      | l. 360                                   | l. 288                                  | 8      | —                                           |
|                                     | 13-9                         | II             | 4                                      | r. 163                                   | r. 2160                                 | 13.3   | —                                           |
|                                     | 14-9                         | III            | 4                                      | l. 153                                   | l. 1320                                 | 8.8    | —                                           |
|                                     | 7-3                          | I              | 5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>          | r. 682                                   | —                                       | —      | 23.5                                        |
|                                     | 9-3                          | II             | 6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>          | l. 445                                   | —                                       | —      | —                                           |
|                                     | —                            | —              | —                                      | r. 889                                   | —                                       | —      | 24.0                                        |
|                                     | 12-3                         | III            | 4 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>          | l. 1120                                  | l. 6320                                 | —      | 46.2                                        |
|                                     | —                            | —              | —                                      | r. 1750                                  | —                                       | —      | —                                           |
|                                     | 14-3                         | IV             | 7                                      | l. 2070                                  | l. 1800                                 | —      | 25.7                                        |
|                                     | —                            | —              | —                                      | r. 1200                                  | —                                       | —      | —                                           |
|                                     | 15-3                         | V              | 4                                      | l. 1630                                  | l. 6480                                 | —      | 44.3                                        |
|                                     | —                            | —              | —                                      | r. 2160                                  | —                                       | —      | —                                           |
|                                     | 17-3                         | VI             | 6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>          | l. 982                                   | —                                       | —      | 23.7                                        |
|                                     | —                            | —              | —                                      | r. 1900                                  | —                                       | —      | —                                           |

TABEL II. Verticaal vastgehouden planten.

|                                     | Nummer van plant en grafiek. |                | Begin- en eindlengte van de top in cm | Aantal minuten noodig voor 360° „rotatie” | Aantal minuten noodig voor 360° torsie. | T<br>R | Totale groeisnelheid in $\mu$ p mm per uur. |
|-------------------------------------|------------------------------|----------------|---------------------------------------|-------------------------------------------|-----------------------------------------|--------|---------------------------------------------|
| Toppen van 4-6 cm aanvangslengte.   | 21-4                         | E <sub>3</sub> | 5 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>         | 420                                       | 1140                                    | 1.7    | 47.3                                        |
| Toppen van 6-8 cm aanvangslengte.   | 12-4                         | C <sub>2</sub> | 8                                     | 392                                       | 592                                     | 1.5    | 22.2                                        |
|                                     | 18-4                         | C <sub>1</sub> | 7 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>         | —                                         | 721                                     | —      | 31.0                                        |
|                                     | 21-4                         | E <sub>4</sub> | 7 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>         | —                                         | 518                                     | —      | 32.7                                        |
| Toppen van 8-10 cm aanvangslengte.  | 12-4                         | A <sub>2</sub> | 8 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>         | 360                                       | 502                                     | 1.4    | 18.1                                        |
|                                     | 13-4                         | A <sub>3</sub> | 9 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>         | 700                                       | 706                                     | 1.0    | 13.1                                        |
|                                     | 13-5                         | F <sub>2</sub> | 9 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>         | 520                                       | 636                                     | 1.2    | 35.3                                        |
| Toppen van 10-12 cm aanvangslengte. | 22-4                         | E <sub>5</sub> | 10 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>        | 409                                       | 411                                     | 1      | 22.4                                        |
|                                     | 21-4                         | C <sub>2</sub> | 11                                    | 469                                       | 720                                     | 1.5    | 33.3                                        |
|                                     | 21-4                         | C <sub>3</sub> | 11 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>        | 552                                       | 503                                     | 0.96   | 13.5                                        |
| Toppen van > 12 cm aanvangslengte.  | 21-4                         | F <sub>3</sub> | 13 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>        | —                                         | 242                                     | —      | 27.8                                        |
|                                     | 22-4                         | F <sub>4</sub> | 17                                    | 302                                       | 309                                     | 1      | 20.9                                        |
|                                     | 28-4                         | B <sub>2</sub> | 14                                    | 473                                       | 492                                     | 1      | 22.5                                        |
|                                     | 28-4                         | B <sub>3</sub> | 15 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>        | —                                         | 659                                     | —      | 10.7                                        |
|                                     | 29-4                         | B <sub>4</sub> | 17 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>        | 302                                       | 270                                     | 0.9    | 18.0                                        |
|                                     | 28-4                         | C <sub>3</sub> | 14                                    | —                                         | 366                                     | —      | 28.3                                        |
|                                     | 29-4                         | C <sub>4</sub> | 18 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>        | 346                                       | 324                                     | 0.94   | 20.6                                        |
|                                     | —                            | —              | —                                     | —                                         | —                                       | —      | —                                           |
|                                     | —                            | —              | —                                     | —                                         | —                                       | —      | —                                           |
| Asparagus plumosus.                 | 7-3                          | I              | 5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>         | r. 3630                                   | l. 7820                                 | —      | 13.4                                        |
|                                     | 9-3                          | II             | 6                                     | r. 4730                                   | l. 8160                                 | —      | 10.2                                        |
|                                     | 12-3                         | III            | 4                                     | l. 6200                                   | —                                       | —      | 30.3                                        |



TABEL IIIa.

| Datum proef. | Nummer v. d. plant. | Aanvangs-lengte. | Totale torsie in graden p. cm, p. u. | Totale groei in $\mu$ p. mm, p. u. | Toestand van de top.                   |                             |
|--------------|---------------------|------------------|--------------------------------------|------------------------------------|----------------------------------------|-----------------------------|
| 11-4         | B                   | 4.3              | 2.5                                  | 28.1                               | onregelmatig                           | } vrij ro-<br>teerende top. |
|              |                     | 7.5              | 2.3                                  | 29.2                               | regelmatig                             |                             |
|              |                     | 11.8             | 1.4                                  | 21.3                               | zeer regelmatig,<br>later onregelmatig |                             |
| 18-4         | A                   | 4.7              | 2.6                                  | 27.3                               | onregelmatig                           | } idem.                     |
|              |                     | 5.5              | 2.2                                  | 32.6                               | onregelmatig                           |                             |
|              |                     | 9.0              | 1.3                                  | 31.4                               | regelmatig                             |                             |
|              |                     | 11.0             | 2.1                                  | 35.3                               | iets onregelmatig                      |                             |
|              |                     | 16.0             | 2.4                                  | 28.0                               | top lang, zakt door                    |                             |
| 18-4         | D                   | 5.3              | 1.8                                  | 33.8                               | zeer onregelmatig                      | } idem.                     |
|              |                     | 7.5              | 3.1                                  | 39.2                               | onregelmatig                           |                             |
|              |                     | 11.5             | 1.3                                  | 34.4                               | zeer regelmatig                        |                             |
|              |                     | 13.5             | 2.4                                  | 27.4                               | top lang, zakt door                    |                             |
| 26-4         | D                   | 5.0              | 3.9                                  | 60.2                               | onregelmatig                           | } idem.                     |
|              |                     | 11.0             | 2.7                                  | 36.0                               | regelmatig                             |                             |
|              |                     | 12.0             | 3.3                                  | 34.7                               | vrij regelmatig                        |                             |
|              |                     | 18.0             | 4.0                                  | 25.4                               | zeer onregelmatig                      |                             |

TABEL IIIb.

|      |   |      |     |      |                      |                                                    |
|------|---|------|-----|------|----------------------|----------------------------------------------------|
| 18-4 | B | 6    | 3.4 | 26.8 | onregelmatig         | } gedecapi-<br>teerde plant.                       |
|      |   | 10.5 | 1.8 | 9    | horizont. regelmatig |                                                    |
|      |   | 12.5 | 1.6 | 11.7 | idem                 |                                                    |
| 26-4 | A | 6.3  | 4.0 | 48.1 | onregelmatig         | } voor de<br>decapitatie.<br>na de<br>decapitatie. |
|      |   | 12.5 | 2.1 | 31.8 | horizont. regelmatig |                                                    |
|      |   | 12.5 | 2.7 | 23.4 | top lang, zakt door  |                                                    |
|      |   | 16.5 | 2.8 | 20.5 | idem                 |                                                    |

TABEL IIIc.

|      |   |      |     |      |                   |                                                       |
|------|---|------|-----|------|-------------------|-------------------------------------------------------|
| 20-4 | F | 5.2  | 4.3 | 32.4 | zeer onregelmatig | } vrij roteer. top.<br>top verticaal<br>vastgehouden. |
|      |   | 8.6  | 3.6 | 35.3 | —                 |                                                       |
|      |   | 10.5 | 6.6 | 27.8 | —                 |                                                       |
| 26-4 | C | 3.8  | 4.4 | 50.5 | zeer onregelmatig | } vrij roteer. top.<br>top verticaal<br>vastgehouden. |
|      |   | 7.9  | 3.8 | 33.3 | —                 |                                                       |
|      |   | 11.4 | 5.2 | 28.3 | —                 |                                                       |
|      |   | 15.8 | 4.7 | 20.6 | —                 |                                                       |

TABEL IV. Plant evenwijdig aan de horizontale as van de klinostaat, windend om een zwak gespannen wollen draad.

| Datum proef. | No. van plant en tekening. | Tijd van waarneming. | Lengte. | Aantal min. noodig voor 360° winding. | Aantal min. noodig voor 360° torsie. | T<br>W | Aantal windingen in 24 u. |                                                                                                                                         |
|--------------|----------------------------|----------------------|---------|---------------------------------------|--------------------------------------|--------|---------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 19-4—21-4    | K 1-2                      | 48                   | —       | 1148                                  | —                                    | —      | 1 1/4                     | } Top steeds met het apicale<br>einde aan de draad vast-<br>gehaakt.<br>Zuivere „torsiewinding”.                                        |
| 21-4—22-4    | K 2-3                      | 30 1/2               | —       | 915                                   | —                                    | —      | 1 1/2                     |                                                                                                                                         |
| 22-4—24-4    | K 3-4                      | 40                   | —       | 685                                   | —                                    | —      | 2                         |                                                                                                                                         |
| 25-4—26-4    | K 1-2                      | 20                   | 7       | 780                                   | 2560                                 | 3.3    | 2                         | Grootendeels „rotatiwin-<br>ding” (figuur XVI).                                                                                         |
| 26-4—27-4    | K 2-3                      | 24                   | 11      | 524                                   | 516                                  | 1      | 2 3/4                     | Alleen het basale stuk ge-<br>meten, de uiterste top groeit<br>recht, evenwijdig aan de<br>draad.                                       |
| 28-4—29-4    | K 5-6                      | 24                   | 13      | 2940                                  | 1070                                 | 0.3    | 1/2                       | De uiterste top heeft zich<br>loodrecht op de as ge-<br>kromd; roteert; hierdoor<br>1/2 winding om een draad<br>loodrecht op de eerste. |
| 29-4         | K 8-9                      | 4                    | 12      | 960                                   | 960                                  | 1      | 1 1/2                     | De uiterste top maakt ro-<br>teerende bewegingen naast<br>de draad; basis gemeten,<br>hier „torsiewinding”.                             |
| 2-5          | K 1-2                      | 6                    | 11      | —                                     | 1728                                 | —      | 0                         | } Beschrijving in de tekst.<br>(Figuur XVII.)                                                                                           |
| 2-5—3-5      | K 2-3                      | 12                   | —       | 576                                   | 558                                  | 1      | 2 1/2                     |                                                                                                                                         |
| 3-5          | K 3-4                      | 7                    | 12      | 580                                   | 532                                  | 1      | 2 1/2                     |                                                                                                                                         |
| 3-5          | K 4-5                      | 5                    | 15      | 396                                   | 450                                  | 1.1    | 3 3/4                     |                                                                                                                                         |
| 3-5—4-5      | K 5-6                      | 13                   | 16 1/2  | 1560                                  | 812                                  | 0.5    | 1                         |                                                                                                                                         |
| 4-5          | K 6-7                      | 4                    | 19 1/2  | 240                                   | 360                                  | 1.5    | 6                         |                                                                                                                                         |
| 4-5          | K 7-8                      | 6                    | 20      | 480                                   | 376                                  | 0.8    | 3                         |                                                                                                                                         |



TABEL IIIa.

| Datum proef. | Nummer v. d. plant. | Aanvangs-lengte. | Totale torsie in graden p. cm, p. u. | Totale groei in $\mu$ p. mm, p. u. | Toestand van de top.                   |                             |
|--------------|---------------------|------------------|--------------------------------------|------------------------------------|----------------------------------------|-----------------------------|
| 11-4         | B                   | 4.3              | 2.5                                  | 28.1                               | onregelmatig                           | } vrij ro-<br>teerende top. |
|              |                     | 7.5              | 2.3                                  | 29.2                               | regelmatig                             |                             |
|              |                     | 11.8             | 1.4                                  | 21.3                               | zeer regelmatig,<br>later onregelmatig |                             |
| 18-4         | A                   | 4.7              | 2.6                                  | 27.3                               | onregelmatig                           | } idem.                     |
|              |                     | 5.5              | 2.2                                  | 32.6                               | onregelmatig                           |                             |
|              |                     | 9.0              | 1.3                                  | 31.4                               | regelmatig                             |                             |
|              |                     | 11.0             | 2.1                                  | 35.3                               | iets onregelmatig                      |                             |
|              |                     | 16.0             | 2.4                                  | 28.0                               | top lang, zakt door                    |                             |
| 18-4         | D                   | 5.3              | 1.8                                  | 33.8                               | zeer onregelmatig                      | } idem.                     |
|              |                     | 7.5              | 3.1                                  | 39.2                               | onregelmatig                           |                             |
|              |                     | 11.5             | 1.3                                  | 34.4                               | zeer regelmatig                        |                             |
|              |                     | 13.5             | 2.4                                  | 27.4                               | top lang, zakt door                    |                             |
| 26-4         | D                   | 5.0              | 3.9                                  | 60.2                               | onregelmatig                           | } idem.                     |
|              |                     | 11.0             | 2.7                                  | 36.0                               | regelmatig                             |                             |
|              |                     | 12.0             | 3.3                                  | 34.7                               | vrij regelmatig                        |                             |
|              |                     | 18.0             | 4.0                                  | 25.4                               | zeer onregelmatig                      |                             |

TABEL IIIb.

|      |   |      |     |      |                      |                                                    |
|------|---|------|-----|------|----------------------|----------------------------------------------------|
| 18-4 | B | 6    | 3.4 | 26.8 | onregelmatig         | } gedecapi-<br>teerde plant.                       |
|      |   | 10.5 | 1.8 | 9    | horizont. regelmatig |                                                    |
|      |   | 12.5 | 1.6 | 11.7 | idem                 |                                                    |
| 26-4 | A | 6.3  | 4.0 | 48.1 | onregelmatig         | } voor de<br>decapitatie.<br>na de<br>decapitatie. |
|      |   | 12.5 | 2.1 | 31.8 | horizont. regelmatig |                                                    |
|      |   | 12.5 | 2.7 | 23.4 | top lang, zakt door  |                                                    |
|      |   | 16.5 | 2.8 | 20.5 | idem                 |                                                    |

TABEL IIIc.

|      |   |      |     |      |                   |                                                       |
|------|---|------|-----|------|-------------------|-------------------------------------------------------|
| 20-4 | F | 5.2  | 4.3 | 32.4 | zeer onregelmatig | } vrij roteer. top.<br>top verticaal<br>vastgehouden. |
|      |   | 8.6  | 3.6 | 35.3 | —                 |                                                       |
|      |   | 10.5 | 6.6 | 27.8 | —                 |                                                       |
| 26-4 | C | 3.8  | 4.4 | 50.5 | zeer onregelmatig | } vrij roteer. top.<br>top verticaal<br>vastgehouden. |
|      |   | 7.9  | 3.8 | 33.3 | —                 |                                                       |
|      |   | 11.4 | 5.2 | 28.3 | —                 |                                                       |
|      |   | 15.8 | 4.7 | 20.6 | —                 |                                                       |

TABEL IV. Plant evenwijdig aan de horizontale as van de klinostaat, windend om een zwak gespannen wollen draad.

| Datum proef. | No. van plant en tekening. | Tijd van waarneming. | Lengte. | Aantal min. noodig voor 360° winding. | Aantal min. noodig voor 360° torsie. | T<br>W | Aantal windingen in 24u. |                                                                                                                                         |
|--------------|----------------------------|----------------------|---------|---------------------------------------|--------------------------------------|--------|--------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 19-4—21-4    | K 1-2                      | 48                   | —       | 1148                                  | —                                    | —      | 1 1/4                    | } Top steeds met het apicale<br>einde aan de draad vast-<br>gehaakt.<br>Zuivere „torsiewinding”.                                        |
| 21-4—22-4    | K 2-3                      | 30 1/2               | —       | 915                                   | —                                    | —      | 1 1/2                    |                                                                                                                                         |
| 22-4—24-4    | K 3-4                      | 40                   | —       | 685                                   | —                                    | —      | 2                        |                                                                                                                                         |
| 25-4—26-4    | K 1-2                      | 20                   | 7       | 780                                   | 2560                                 | 3.3    | 2                        | Grootendeels „rotatiewin-<br>ding” (figuur XVI).                                                                                        |
| 26-4—27-4    | K 2-3                      | 24                   | 11      | 524                                   | 516                                  | 1      | 2 3/4                    | Alleen het basale stuk ge-<br>meten, de uiterste top groeit<br>recht, evenwijdig aan de<br>draad.                                       |
| 28-4—29-4    | K 5-6                      | 24                   | 13      | 2940                                  | 1070                                 | 0.3    | 1/2                      | De uiterste top heeft zich<br>loodrecht op de as ge-<br>kromd; roteert; hierdoor<br>1/2 winding om een draad<br>loodrecht op de eerste. |
| 29-4         | K 8-9                      | 4                    | 12      | 960                                   | 960                                  | 1      | 1 1/2                    | De uiterste top maakt ro-<br>teerende bewegingen naast<br>de draad; basis gemeten,<br>hier „torsiewinding”.                             |
| 2-5          | K 1-2                      | 6                    | 11      | —                                     | 1728                                 | —      | 0                        | } Beschrijving in de tekst.<br>(Figuur XVII.)                                                                                           |
| 2-5—3-5      | K 2-3                      | 12                   | —       | 576                                   | 558                                  | 1      | 2 1/2                    |                                                                                                                                         |
| 3-5          | K 3-4                      | 7                    | 12      | 580                                   | 532                                  | 1      | 2 1/2                    |                                                                                                                                         |
| 3-5          | K 4-5                      | 5                    | 15      | 396                                   | 450                                  | 1.1    | 3 3/4                    |                                                                                                                                         |
| 3-5—4-5      | K 5-6                      | 13                   | 16 1/2  | 1560                                  | 812                                  | 0.5    | 1                        |                                                                                                                                         |
| 4-5          | K 6-7                      | 4                    | 19 1/2  | 240                                   | 360                                  | 1.5    | 6                        |                                                                                                                                         |
| 4-5          | K 7-8                      | 6                    | 20      | 480                                   | 376                                  | 0.8    | 3                        |                                                                                                                                         |



TABEL V. Plant verticaal staand, windend om een zwak gespannen wollen draad.

| Datum     | No. van de plant | Tijd v. waar-neming i. uren | Lengte | Aantal min. noodig voor 360° winding | Aantal min. noodig voor 360° torsie. | $\frac{T}{W}$ | Aantal windingen in 24 u. |                                                                                                  |
|-----------|------------------|-----------------------------|--------|--------------------------------------|--------------------------------------|---------------|---------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 25-4-26-4 | A 1-2            | 18.5                        | 7      | 1110                                 | 3804                                 | 3.2           | 1 $\frac{1}{4}$           | Voor een klein deel torsiewinding.                                                               |
| 26-4-27-4 | A 2-3            | 24.5                        | 9      | 735<br>534 <sup>1)</sup>             | 1470                                 | 2.0           | 2 $\frac{3}{4}$           | Gedeeltelijk torsiewinding; $\frac{3}{4}$ winding ligt nog apicaal, maar laat af en toe nog los. |
| 27-4-28-4 | A 3-4            | 23                          | 11     | 1380<br>502 <sup>1)</sup>            | 1224                                 | 0.9           | 2 $\frac{3}{4}$           | Torsiewinding in het oudste deel; 2 $\frac{1}{2}$ winding ligt nog apicaal.                      |
| 28-4-29-4 | A 4-5            | 25.5                        | 15.4   | 556 <sup>1)</sup>                    | —                                    | —             | —                         |                                                                                                  |
| 25-4-26-4 | B 1-2<br>id.     | 18.5                        | 6      | 636<br>492 <sup>1)</sup>             | 834                                  | 1.3           | 3                         |                                                                                                  |
| 26-4-27-4 | B 2-3<br>id.     | 24.5                        | 8      | 938<br>588 <sup>1)</sup>             | 588                                  | 1.6           | 2 $\frac{1}{2}$           |                                                                                                  |
| 27-4-28-4 | B 3-4<br>id.     | 23                          | 12     | 462<br>460 <sup>1)</sup>             | 948                                  | 2.1           | 3                         |                                                                                                  |
| 28-4-29-4 | B 4-5<br>id.     | 25.5                        | 18     | 765<br>510 <sup>1)</sup>             | 1116                                 | 1.5           | 3                         |                                                                                                  |
| 29-4      | C 1-2<br>id.     | 9                           |        | 540<br>360                           | 810                                  | 1.5           | 4                         |                                                                                                  |
| 29-4-30-4 | C 2-3<br>id.     | 15                          |        | 450<br>450                           | 432                                  | 1             | 3.2                       |                                                                                                  |
| 30-4-2-5  | C 3-4<br>id.     | 46                          |        | —<br>920                             | —                                    | —             | 2                         |                                                                                                  |
| 2-5       | C 1-2            | 6                           | 6      | 720                                  | 1440                                 | 2             | 2                         |                                                                                                  |
| 2-5-3-5   | C 2-3            | 12                          | —      | 960                                  | 2160                                 | 2.2           | 1 $\frac{1}{2}$           | Gedeeltelijk torsiewinding, gedeeltelijk winding door rotatiebeweging en laterale geotropie.     |
| 3-5       | C 3-4            | 7                           | 7      | 580                                  | 840                                  | 1.4           | 2 $\frac{3}{2}$           | De top met de laatste winding is passief om de draad gedraaid, door de basale torsie.            |

<sup>1)</sup> Het apicale stuk werd niet meegerekend, daar dit gedeeltelijk „vrije rotatie-bewegingen” naast de draad maakt, en af en toe er omheen ligt. Rekent men de eventuele windingen van dit stuk mee, dan krijgt men de onderste cijfers voor „totale winding-snelheid”.

De windingen hier vlak onder zijn blijkbaar ook niet geheel torsiewindingen. Soms lukt de „rotatie of lateraal-geotropische winding” niet zooals bij C<sub>2-3</sub>.

TABEL V. (Vervolg.)

| Datum     | No. van de plant    | Tijd v. waar-neming i. uren | Lengte           | Aantal min. noodig voor 360° winding | Aantal min. noodig voor 360° torsie. | $\frac{T}{W}$ | Aantal windingen in 24 u. |                                                                                                     |
|-----------|---------------------|-----------------------------|------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|---------------|---------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 3-5-4-5   | C 4-5 <sup>1)</sup> | 5                           | 9                | 600                                  | 552                                  | 0.9           | 2 $\frac{1}{2}$           | Uitsluitend rotatiebewegingen naast de draad door de uiterste top, dus basaal alleen torsiewinding. |
| 4-5       | C 5-6               | 13                          | 11               | 1040                                 | 1332                                 | 1.3           | 1 $\frac{1}{2}$           |                                                                                                     |
| 4-5       | C 6-7               | 6                           | 12 $\frac{1}{2}$ | 288                                  | 618                                  | 2.1           | 5 <sup>2)</sup>           | Plotseling is er één lateraal geotropische winding ontstaan.                                        |
| 4-5       | C 7-8               | 6                           | 14               | 720                                  | 720                                  | 1             | 2                         | Rotatiebewegingen naast de draad; basaal torsiewinding.                                             |
| 11-5-12-5 | D u                 | 17                          | 14               | 452                                  | 742                                  | 1.6           | 3 $\frac{1}{2}$           | Winding om een ijzerdraad van 1 $\frac{1}{2}$ mm diam.                                              |
| 11-5-12-5 | D i                 | 17                          | 13               | 452                                  | 1745                                 | 3.9           | 3 $\frac{1}{2}$           | Winding om een ijzerdraad van 3 mm diam.                                                            |

<sup>1)</sup> Van C<sub>3</sub>—C<sub>5</sub> worden er steeds rotatie-bewegingen naast het steunsel gemaakt, dan plotseling een winding gelegd. Naast deze lateraal-geotropische windingen ontstonden basaal tusschenwindingen door de homodrome torsie.

<sup>2)</sup> Door omrekenen ontstond deze hoge waarde.



TABEL V. Plant verticaal staand, windend om een zwak gespannen wollen draad.

| Datum     | No. van de plant | Tijd v. waarneming i. uren | Lengte | Aantal min. noodig voor 360° winding | Aantal min. noodig voor 360° torsie. | $\frac{T}{W}$ | Aantal windingen in 24 u. |                                                                                                  |
|-----------|------------------|----------------------------|--------|--------------------------------------|--------------------------------------|---------------|---------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 25-4—26-4 | A 1-2            | 18.5                       | 7      | 1110                                 | 3804                                 | 3.2           | 1 $\frac{1}{4}$           | Voor een klein deel torsiewinding.                                                               |
| 26-4—27-4 | A 2-3            | 24.5                       | 9      | 735<br>534 <sup>1)</sup>             | 1470                                 | 2.0           | 2 $\frac{3}{4}$           | Gedeeltelijk torsiewinding; $\frac{3}{4}$ winding ligt nog apicaal, maar laat af en toe nog los. |
| 27-4—28-4 | A 3-4            | 23                         | 11     | 1380<br>502 <sup>1)</sup>            | 1224                                 | 0.9           | 2 $\frac{3}{4}$           | Torsiewinding in het oudste deel; 2 $\frac{1}{2}$ winding ligt nog apicaal.                      |
| 28-4—29-4 | A 4-5            | 25.5                       | 15.4   | 556 <sup>1)</sup>                    | —                                    | —             | —                         |                                                                                                  |
| 25-4—26-4 | B 1-2            | 18.5                       | 6      | 636<br>492 <sup>1)</sup>             | 834                                  | 1.3           | 3                         |                                                                                                  |
| 26-4—27-4 | B 2-3            | 24.5                       | 8      | 938<br>588 <sup>1)</sup>             | 588                                  | 1.6           | 2 $\frac{1}{2}$           |                                                                                                  |
| 27-4—28-4 | B 3-4            | 23                         | 12     | 462<br>460 <sup>1)</sup>             | 948                                  | 2.1           | 3                         |                                                                                                  |
| 28-4—29-4 | B 4-5            | 25.5                       | 18     | 765<br>510 <sup>1)</sup>             | 1116                                 | 1.5           | 3                         |                                                                                                  |
| 29-4      | C 1-2            | 9                          |        | 540<br>360                           | 810                                  | 1.5           | 4                         |                                                                                                  |
| 29-4—30-4 | C 2-3            | 15                         |        | 450<br>450                           | 432                                  | 1             | 3.2                       |                                                                                                  |
| 30-4—2—5  | C 3-4            | 46                         |        | —<br>920                             | —                                    | —             | 2                         |                                                                                                  |
| 2-5       | C 1-2            | 6                          | 6      | 720                                  | 1440                                 | 2             | 2                         |                                                                                                  |
| 2-5—3-5   | C 2-3            | 12                         | —      | 960                                  | 2160                                 | 2.2           | 1 $\frac{1}{2}$           | Gedeeltelijk torsiewinding, gedeeltelijk winding door rotatiebeweging en laterale geotropie.     |
| 3-5       | C 3-4            | 7                          | 7      | 580                                  | 840                                  | 1.4           | 2 $\frac{3}{2}$           | De top met de laatste winding is passief om de draad gedraaid, door de basale torsie.            |

<sup>1)</sup> Het apicale stuk werd niet meegerekend, daar dit gedeeltelijk „vrije rotatie-bewegingen” naast de draad maakt, en af en toe er omheen ligt. Rekent men de eventuele windingen van dit stuk mee, dan krijgt men de onderste cijfers voor „totale winding-snelheid”.

De windingen hier vlak onder zijn blijkbaar ook niet geheel torsiewindingen. Soms lukt de „rotatie of lateraal-geotropische winding” niet zooals bij C<sub>2-3</sub>.

TABEL V. (Vervolg.)

| Datum      | No. van de plant    | Tijd v. waarneming i. uren | Lengte                 | Aantal min. noodig voor 360° winding | Aantal min. noodig voor 360° torsie. | $\frac{T}{W}$ | Aantal windingen in 24 u.          |                                                                                                     |
|------------|---------------------|----------------------------|------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|---------------|------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 3-5—4-5    | C 4-5 <sup>1)</sup> | 5                          | 9                      | 600                                  | 552                                  | 0.9           | 2 $\frac{1}{2}$                    | Uitsluitend rotatiebewegingen naast de draad door de uiterste top, dus basaal alleen torsiewinding. |
| 4-5<br>4-5 | C 5-6<br>C 6-7      | 13<br>6                    | 11<br>12 $\frac{1}{2}$ | 1040<br>288                          | 1332<br>618                          | 1.3<br>2.1    | 1 $\frac{1}{2}$<br>5 <sup>2)</sup> | Plotseling is er één lateraal geotropische winding ontstaan.                                        |
| 4-5        | C 7-8               | 6                          | 14                     | 720                                  | 720                                  | 1             | 2                                  | Rotatiebewegingen naast de draad; basaal torsiewinding.                                             |
| 11-5—12-5  | D u                 | 17                         | 14                     | 452                                  | 742                                  | 1.6           | 3 $\frac{1}{2}$                    | Winding om een ijzerdraad van 1 $\frac{1}{2}$ mm diam.                                              |
| 11-5—12-5  | D i                 | 17                         | 13                     | 452                                  | 1745                                 | 3.9           | 3 $\frac{1}{2}$                    | Winding om een ijzerdraad van 3 mm diam.                                                            |

<sup>1)</sup> Van C<sub>3</sub>—C<sub>5</sub> worden er steeds rotatie-bewegingen naast het steunsel gemaakt, dan plotseling een winding gelegd. Naast deze lateraal-geotropische windingen ontstonden basaal tussenwindingen door de homodrome torsie.

<sup>2)</sup> Door omrekenen ontstond deze hoge waarde.



## LITERATUUR.

- Ambrohn, H., 1884. Über heliotropische und geotropische Torsionen. Vorl. Mitt. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 2, p. 183.
- , 1884. Zur Mechanik des Windens. Berichte d. Math.-phys. Klasse d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss., p. 136.
- , 1885. Id. p. 132.
- , 1886. Einige Bemerkungen zu den Abhandlungen des Herrn Wortmann: „Theorie des Windens“ und „Über die Natur der rotierenden Nutation der Schlingpflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 4, p. 369.
- Baranetzky, J., 1883. Die kreisförmige Nutation und das Winden der Stengel. Mém. de l' Acad. impér. des sc. de St. Pétersb. VIIe Sér. T. 31, n. 8, p. 1.
- Beckman, W. L., 1924. Über die Torsion des Stengels von *Psilotum Bernhardi*. Beiträge zur Kenntnis der autonomen Bewegungen. Rec. des trav. bot. néerl. 21, p. 1.
- Bremekamp, C. E. B., 1912. Die rotierende Nutation und der Geotropismus der Windepflanzen. Diss. Utrecht.
- Darwin, Ch., 1865. The movements and habits of climbing plants. Journ. Linn. Soc. 9.
- , 1880. The power of movements in plants.
- Dutrochet, M., 1843. Des mouvements révolutifs spontanés, qui s' observent chez les végétaux. Ann. des sc. nat. 2e série, t. 20, p. 306.
- , 1844. Recherches sur la volubilité des tiges de certains végétaux et sur la cause de ce phénomène. Ann. des sc. nat. 3e Série, t. 2, p. 156.
- Frank, A. B., 1873. Zur Frage über den Transversalgeotropismus und -Heliotropismus Bot. Zeit. 31, pg. 17.
- Gradmann, H., 1921, a. Die Bewegungen der Windepflanzen. Zeitschr. f. Bot. 13, p. 337.
- , 1921, b. Die Überkrümmungsbewegungen der Ranken. Jahrb. f. wiss. Bot. 60, p. 411.
- , 1922. Die Fünfphasenbewegung der Ranken. Jahrb. f. wiss. Bot. 61, p. 169.
- , 1926, a. Die Bewegungen der Ranken und die Überkrümmungstheorie. Jahrb. f. wiss. Bot. 65, p. 224.
- , 1926, b. Über die Gleichartigkeit der Bewegungen von Keimlingen und Ranken. Ber. d. Deutsch Bot. Ges. 44, p. (29).



- Gradmann, H., 1927, a. Passive Torsionen bei Keimlingen, Ranken und Windepflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 66, p. 254.
- , 1927, b. Die Überkrümmungsbewegungen etiolierter Keimpflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 66, p. 339.
- , 1927, c. Die Kreisbewegungen der Ranken und der Windepflanzen. *Naturwissensch.* 15, p. 345.
- , 1928, a. Bemerkungen zur Windefrage. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* 46, p. 348.
- , 1928, b. Die Lateralwirkung bei den Windepflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 68, p. 46.
- Hendricks, H. V., 1919. Torsion studies in twining plants. *Bot. Gaz.* 68, p. 425.
- , 1923. *Id.* *Bot. Gaz.* 75, p. 282.
- Jost, L. und v. Uebisch, G., 1926. Zur Windefrage. *Sitz. ber. d. Heidelb. Akad. d. Wiss., math. nat. Kl.* 8. Abh.
- Kohl, F. G., 1884. Beitrag zur Kenntnis des Windens der Pflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 15, p. 327.
- Kolkwitz, R., 1895. Beiträge zur Mechanik des Windens. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* 13, p. 495.
- Linsbauer, K., 1924. Zur Physiologie der Rankenbewegungen. *Vorl. Mitt. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch.* 42, p. 388.
- , 1925. Zur Analyse der Rankenbewegungen. *Planta, Arch. f. wiss. Bot.* 1, p. 187.
- Miehe, H., 1915. Beiträge zum Windeproblem. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 56, p. 668.
- Mohl, H., 1827. Über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen.
- Newcombe, F. C., 1915. Das Verhalten der Windepflanzen in der Dunkelheit. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 56, p. 511.
- Nienburg, W., 1911. Die Nutationsbewegungen junger Windepflanzen. *Flora* 102, p. 136.
- Noll, F., 1885. Über die rotierende Nutation an etiolierten Keimpflanzen. *Vorl. Mitt. Bot. Ztg.* 43, p. 664.
- , 1892. Über heterogene Induktion. Leipzig.
- , 1901. Neue Versuche über das Winden der Schlingpflanzen. *Sitzungsber. d. niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde. Zweite Hälfte. A.*, p. 92.
- Nuernbergk, E. u. du Buy, H. G., 1930. Über Methoden zur Analyse von Wachstumserscheinungen. *Rec. des trav. bot. néerl.* 27, p. 417.
- Oosterhuis, J., 1931. Der Einfluss der Knospen auf das Stengelwachstum von *Asparagus plumosus* und *Asparagus sprengeri*. *Rec. des Trav. Bot.* 28, p. 20.
- Palm, L. H., 1827. Über das Winden der Pflanzen, Stuttgart.
- Rawitscher, F., 1925. Beiträge zum Windeproblem. *Zeitschr. f. Bot.* 16, p. 1.
- , 1926. Über das Windeproblem. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* 44, p. (34).
- , 1927. Weitere Beiträge zum Windeproblem. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* 45, p. 646.

- Rawitscher, F., 1928. Referat zu Gradmann, „Über possible Torsionen bei Keimlingen, Ranken und Windepflanzen“. Zeitschr. f. Bot. 20, p. 217.
- , 1929. Weitere Beiträge zur Kenntnis des Kreisens und Windens der Pflanzen. Zeitschr. f. Bot. 21, p. 545.
- , 1930. Bewegungsstudien an *Asparagus plumosus*. Zeitschr. f. Bot. 23, p. 537.
- , 1932. Der Geotropismus der Pflanzen, Jena.
- Richter, O., 1910. Die horizontale Nutation. Sitzungsber. Wien 119, 1051.
- Sachs, J., 1874. Lehrbuch der Botanik, 4e Aufl., Leipzig, p. 827 etc.
- , 1882. Notiz über Schlingpflanzen. Arb. d. bot. Inst. in Würzburg, Bd. II.
- Schmucker, Th., 1924. Rechts- und Linkstendenz bei Pflanzen. Beih. z. Bot. Centralbl. 41, p. 51.
- Schwendener, S., 1881. Über das Winden der Pflanzen. Monatsber. d. Kgl. Akad. d. Wiss. Berlin, p. 1076.
- , 1882. Zur Kenntniss der Schraubenwindungen schlingender Sprosse. Jahrb. f. wiss. Bot. 13, p. 372.
- , 1886. Zur Wortmann'schen Theorie des Windens. Sitzungsber. d. Kgl. preuss. Akad. d. Wiss. Berlin n. 38, p. 663.
- , 1898. Über die Formveränderung eines cylindrischen Organs in Folge ungleicher Längenzunahme dreier, ursprünglich longitudinal gestellter Zonen. Sitzungsber. d. kgl. preuss. Akad. d. Wiss. Berlin n. 12, p. 172.
- , 1898. Gesammelte botanische Mitteilungen, Bd. 1. Berlin.
- Talts, J., 1932. Zur Kenntnis der Klinostatenwirkung I, *Planta* 16, p. 179; id. II, l.c., p. 591.
- Teodoresco, E. C., 1925. Observations sur la nutation révolutive des tiges volubiles et ses rapports avec les mouvements d'enroulement. Ann. d. sc. nat. Bot. Sér. 7, t. 10, p. 445.
- , 1925. La volubilité à l'obscurité. Rev. gén. Bot. 37, p. 212, 261, 303, 360.
- Ulehl, V., 1920. Studien zur Lösung des Windeproblems. Botaniska Notiser, p. 91.
- Voss, W., 1902. Neue Versuche über das Winden des Pflanzenstengels. Bot. Ztg. 60, p. 231.
- Vries, H. de, 1874. Zur Mechanik der Bewegungen von Schlingpflanzen. Arb. d. bot. Inst. Würzburg, Bd. 1, p. 317.
- Went, F. A. F. C., 1922. On a new clinostat after de Bouter. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch., Amsterdam 25, p. 475.
- Went, F. W., 1927. Wuchsstoff und Wachstum. Diss. Utrecht.
- , 1928. Id. Rec. des trav. bot. néerl. 25, p. 1.
- Wortmann, J., 1886. Theorie des Windens. Bot. Ztg. 44, p. 273, 601, 617.
- Zimmermann, W., 1927. Die Georeaktionen der Pflanzen. Ergebn. d. Biologie 2.



## INHOUD.

| Hoofdstuk                                           | Blz.      |
|-----------------------------------------------------|-----------|
| <b>A. Bewegingen zonder steunsel . . . . .</b>      | <b>9</b>  |
| I. Inleiding . . . . .                              | 9         |
| Rotatie . . . . .                                   | 10        |
| Theoretische beschouwing van de rotatie . . . . .   | 11        |
| Homodrome torsie en groei . . . . .                 | 14        |
| Rotatiekromming . . . . .                           | 16        |
| Laterale kromming . . . . .                         | 16        |
| II. Methodiek . . . . .                             | 18        |
| III. Homodrome torsie, groei en groeistof . . . . . | 21        |
| IV. Rotatiekromming . . . . .                       | 34        |
| V. Laterale kromming . . . . .                      | 37        |
| VI. De rotatie . . . . .                            | 42        |
| <b>B. Het omwinden van een steunsel . . . . .</b>   | <b>50</b> |
| Samenvatting . . . . .                              | 63        |
| Literatuur . . . . .                                | 72        |

---





## STELLINGEN.

---

### I.

Slingerplanten met wisselende windingsrichting missen laterale geotropie.

### II.

De snelheid van rotatie van de klinostaat met horizontale as heeft invloed op presentatie- en reactietijd.

### III.

In de levende plastide is het chlorophyl in een monomoleculaire laag geadsorbeerd aan eiwit.

### IV.

Het synangium van de Psilotales ontstaat eidelings aan een zijtak.

### V.

De microphyllen van de Lycopsida zijn niet homoloog met de macrophyllen van de Pteropsida.

### VI.

De toename in grootte bij de zoogdieren is niet gebonden aan de aanwezigheid van een intacte thymus.

### VII.

Negatieve uitkomsten bij proeven over proteolytische enzymwerking kunnen verklaard worden door de secundaire vorming van diketopiperazinen.

## VIII.

Het zoeken naar een middel ter bestrijding van de parasiet, of naar wijzigingen in de cultuuumstandigheden is te verkiezen boven het zoeken naar resistente rassen.

## IX.

Voor het geslacht *Pythium* zijn de kenmerken parasitisch en saprophytisch op wieren en lagere dieren, tegenover parasitisch en saprophytisch op hoogere planten, niet als determinatiekenmerken bruikbaar.

(V. D. Matthews: *Studies of the Genus Pythium.*)

## X.

Voor de docent bij het gymnasium en middelbaar onderwijs is, naast de wetenschappelijke vakstudie, een behoorlijke opleiding in psychologie, didactiek en paedagogiek noodzakelijk.

---













