2q5D24

DE INVLOED VAN HET BLAD OP DE BLOEI

Bibliotheek
der
Landbouw Hogeschool
WAGENINGEN

D. DE ZEEUW

NN08201.186

DE INVLOED VAN HET BLAD OP DE BLOEI

THE INFLUENCE OF THE LEAF ON FLOWERING

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD
VAN DOCTOR IN DE LANDBOUWKUNDE,
OP GEZAG VAN DE RECTOR MAGNIFICUS IR W. J. DEWEZ,
HOOGLERAAR IN DE LANDBOUWPLANTENTEELT,
TE VERDEDIGEN TEGEN DE BEDENKINGEN
VAN EEN COMMISSIE UIT DE SENAAT
VAN DE LANDBOUWHOGESCHOOL TE WAGENINGEN
OP VRIJDAG 11 JUNI 1954 TE 16 UUR

DOOR

DICK DE ZEEUW



H. VEENMAN & ZONEN · WAGENINGEN · 1954

Dit proefschrift met stellingen van
DICK DE ZEEUW,
landbouwkundig ingenieur,
geboren 24 Januari 1924
te Pangkalan Brandan (Sumatra),
is goedgekeurd door de promotor,
DR IR S. J. WELLENSIEK,
hoogleraar in de tuinbouwplantenteelt.

De Rector Magnificus
der Landbouwhogeschool,
W. J. DEWEZ

Wageningen, 10 Mei 1954.

Dit proefschrift verschijnt tevens in de Mededelingen van de Landbouwhogeschool **54** (1), 1954, als Publicatie No 120 van het Laboratorium voor Tuinbouwplantenteelt.

STELLINGEN

I

Het verschijnsel van de photoperiodiciteit bij de bloei is van kwantitatieve aard.

II

Het verschil in groeikracht tussen ent en onderstam is bij de appel bepalend voor de duur der jeugdphase.

III

Het onderzoek van VAN OVERBEEK heeft niet aangetoond, dat bij *Ananas sativus* de groeistof bevorderend werkt op de bloemaanleg.

OVERBEEK, J. VAN: Bot. Gaz. **108**, 1946: 64–73

IV

Ten aanzien van de bloei houdt het physiologisch onderzoek, in tegenstelling tot het tuinbouwkundig onderzoek, te weinig rekening met de levende totaliteit van de plant.

V

De conclusie van OLSEN, dat een verhoogde Ca-gift een verhoogde oxaalzuurproductie in de plant ten gevolge heeft, is niet houdbaar.

OLSEN, C.: C. R. Trav. Lab. Carlsberg Ser. Chim. **23**, 1941: 101–124

VI

Voor een omhoog brengen van het peil van het tuinbouwkundig onderzoek is het noodzakelijk, dat de onderzoeker na het behalen van het ingenieursdiploma een aantal jaren werkt onder beproefde wetenschappelijke leiding.

VII

Voor het behoud en een juiste bestemming van zeer geschikte Nederlandse tuinbouwgronden is een nationaal facet-plan voor de tuinbouw dringend gewenst.

VIII

Het groeibevorderende effect van antibiotica in veevoeder wordt veroorzaakt door de onderdrukking van sub-klinische infecties.

IX

Een beter verstaan tussen Reformatorische Christenen en Katholieken is mogelijk door een gezamenlijke bezinning op de Incarnatie.

Dissertatie D. de Zeeuw, (Wageningen 1954)

„Wer die Geschichte der biologischen Wissenschaften nur einigermaszen kennt sollte nicht der Selbsttäuschung und dem eitlen Wahn verfallen, seine Überzeugungen als ewige Wahrheiten zu verkünden"

G. KLEBS, 1904

VOORWOORD

Het is mij een vreugde de zeer velen, die op enigerlei wijze tot het welslagen van deze studie hebben bijgedragen, mijn grote erkentelijkheid en dank te betuigen.

Onder hen neemt U, Hooggeleerde WELLENSIEK, wel een zeer bijzondere plaats in. U vestigde immers mijn aandacht op dit onderwerp, U schiep mede de mogelijkheid om deze studie te verrichten en U bent tijdens het onderzoek voortdurend als een wetenschappelijke gids voor mij geweest. Dat Uw leiding altijd op een verruiming van mijn inzichten gericht was, vervult mij met de grootste bewondering en dankbaarheid. Ik acht het een groot voorrecht, dat U als mijn promotor wilt optreden.

Hooggeleerde REINDERS en ZeerGeleerde Mevrouw REINDERS-GOUWENTAK, U beiden dank ik hartelijk voor het vele, dat U aan mijn wetenschappelijke vorming hebt willen bijdragen. De jaren, die ik als college-assistent bij U heb doorgebracht, zijn voor mij van bijzondere betekenis geweest.

Hooggeleerde SMIT, met grote voldoening denk ik terug aan Uw heldere en overzichtelijke ingenieurscolleges, welke mijn wetenschappelijke horizon aanmerkelijk verruimd hebben.

Voorts ben ik U, Hooggeleerde WASSINK, oprecht dankbaar voor Uw altijd waardevolle opmerkingen.

ZeerGeleerde VAN DER VEEN, Uw belangstelling in mijn werk en Uw brede visie op de biologische problemen hebben mij steeds aangenaam verrast.

WelEdelGeleerde MEIJER, jouw enthousiasme en scherp inzicht zijn mij tot een niet te onderschatten steun geweest.

Geachte Collegae, zowel in de stafbesprekingen als in onze persoonlijke gesprekken is mij duidelijk geworden wat het betekent, te mogen samenwerken met onderzoekers, die zich volledig openstellen voor elkaars problemen. Deze kameraadschappelijke verhouding heb ik buitengewoon op prijs gesteld. De jaren, in jullie midden doorgebracht, zullen onvergetelijk blijven.

Het zou mij te ver voeren, wanneer ik allen, die mij verder hulp verschaften, met name zou moeten noemen. Een speciaal woord van dank echter aan de Heren R. SABARTE BELACORTU en P. G. ULTEE voor het opkweken van de planten, aan de Heren J. VAN DE PEPPEL en J. DE KRUIJF voor het monteren en het controleren van de proefinstallaties, aan de Heren J. W. GREVERS en L. P. CRUYFF voor het verzorgen van het foto- en tekenmateriaal en aan de Heer TH. J. IJWEMA voor de betoonde accuratesse bij de behandeling van mijn literatuuraanvragen.

Zeer erkentelijk ben ik de assistenten van de Voorlichtingsdiensten in Naaldwijk, Aalsmeer en Boskoop voor het verstrekken van voor mij belangrijke practijkgegevens.

Het is een schrijnende gedachte, dat mijn ouders, voor wie geen offer te zwaar was om hun kinderen de kans te geven zich zo volledig mogelijk te ontwikkelen, de voltooiing van mijn studie niet meer mochten beleven.

Puck, jouw liefde en zorg zijn van beslissende betekenis geweest voor het tot stand komen van dit werk.

Deze studie was mogelijk door een subsidie van de Nederlandse Organisatie voor Zuiver Wetenschappelijk Onderzoek. Hiervoor ben ik de Organisatie en in het bijzonder de Directeur, de Heer J. H. BANNIER, oprecht dankbaar.

INHOUD

1. Algemeen 2
2. Probleemstelling 3
3. Materiaal 3
4. Lichtintensiteit en bloei 3
   4.1. Literatuur 3
   4.2. Methodiek 6
   4.3. *Perilla crispa* 7
      4.3.1. Inleiding 7
      4.3.2. Invloed lichtintensiteit op bloemaanleg en bloei bij zaailingen 8
      4.3.3. Invloed lichtintensiteit op bloemaanleg en bloei bij oudere planten . . . 11
      4.3.4. Invloed verschillende lichtintensiteiten op bloei van twee gelijkwaardige scheuten 13
   4.4. *Lycopersicum esculentum* 'Ailsa Craig' 15
   4.5. *Phaseolus vulgaris* 'Vroege Wagenaar' 16
      4.5.1. Inleiding 16
      4.5.2. Invloed van de zaadlobben op de bloei 17
5. Ontbladering en bloei 19
   5.1. Literatuur 19
   5.2. *Perilla crispa* 20
      5.2.1. Inleiding 20
      5.2.2. Invloed ontbladering op bloemaanleg bij natuurlijke K.D. en L.D. . . . 21
      5.2.3. Invloed ontbladering op bloemaanleg bij L.D., lage lichtintensiteit . . . 21
   5.3. *Lycopersicum esculentum* 'Ailsa Craig' 22
      5.3.1. Inleiding 22
      5.3.2. Invloed ontbladering op het tijdstip van de aanleg der eerste bloemtros en op het aantal en de aard der bloemen 23
      5.3.3. Invloed blad op het uitgroeien en het aantal bloemen der eerste bloemtros 25
   5.4. *Phaseolus vulgaris* 'Vroege Wagenaar' 28
      5.4.1. Inleiding 28
      5.4.2. Invloed ontbladering op de bloemaanleg 28
      5.4.3. Invloed ontbladering op het aantal bloemen 29
6. Het antagonisme tussen vegetatieve en generatieve activiteit 34
7. Samenvatting 37
8. Summary 38
9. Literatuur 40

1. ALGEMEEN

De plant is essentieel voor de instandhouding van het menselijk en dierlijk geslacht. Dit dankt zij aan haar vermogen om, met behulp van de zonne-energie en de bladgroenkorrels, uit koolzuur en water organische verbindingen met een hogere energie-inhoud te synthetiseren. Deze verbindingen komen hoofdzakelijk in de vorm van stengels, bladeren, wortels en vruchten ter beschikking van mens en dier. De hoeveelheid stengels, bladeren en wortels is afhankelijk van de duur en de intensiteit van de vegetatieve ontwikkeling; de hoeveelheid vruchten is afhankelijk van het aantal bloemen en van de vegetatieve omvang van de plant op het moment van de bloei.

Voor de cultuur van een bepaald gewas zijn de volgende overwegingen belangrijk:

1. Wanneer het om de bladeren gaat, zal alle aandacht gericht moeten zijn op een stimulering van de vegetatieve activiteit en een onderdrukking van de generatieve activiteit.
2. Wanneer het om de bloemen of vruchten gaat, zal alle aandacht gericht moeten zijn op de maatregelen, die op het gewenste moment de plant tot vorming van bloemprimordia kan aanzetten.

In beide gevallen is kennis omtrent de factoren, die de bloei mogelijk maken, noodzakelijk; in het eerste geval om de bloei te kunnen onderdrukken, in het tweede geval om de bloei te kunnen stimuleren.

Wat de onderzoekers het meest bij het bloeivraagstuk intrigeert is de vraag: „waarom houdt op een gegeven moment het vegetatiepunt op met bladprimordia af te splitsen en begint het bloemprimordia af te splitsen?" De meningen hierover zijn verdeeld en te splitsen in twee groepen.

1. De plant wordt generatief, wanneer een bepaalde concentratie van een bloei*bevorderende* invloed bereikt is. SACHS (102) is de grondlegger van deze gedachte, welke verder uitgewerkt is in de bloeistoftheorieën van respectievelijk CAJLACHJAN (11), HAMNER (35), GREGORY (34, 92), HARDER en BODE (38), LANG (67) en VAN DE SANDE BAKHUYZEN (103, 104). Deze bloeistoftheorieën zijn in hun opzet beperkt, omdat ze uitsluitend gebaseerd zijn op planten die, ten aanzien van de bloei, reageren op photoperiodiciteit en vernalisatie. De daglengte en de lage temperatuur zijn echter slechts twee factoren, die de bloei kunnen beïnvloeden.
2. De plant wordt generatief, wanneer de concentratie van een bloei*remmende* invloed voldoende gedaald is. Na enige inleidende veronderstellingen van CHOLODNY (17) en GREGORY (34) heeft VON DENFFER (20) deze gedachte uitgewerkt. In plaats van een bloeibevorderende stof spreekt VON DENFFER van een bloeiremmende stof, welke waarschijnlijk de groeistof is. Wanneer het groeistofniveau in de plant voldoende gedaald is, wordt in principe bloei mogelijk. LAIBACH (64) en BÜNNING (8) sluiten hierbij min of meer aan. Het is jammer, dat deze Duitse onderzoekers in hun theorieën de bloeiremmende invloed hebben beperkt tot de groeistof. Mijns inziens wordt de bloeiremmende invloed niet begrensd door de groeistofwerking, maar door de gehele vegetatieve activiteit van de plant. In hoofdstuk 6 wordt hierop nader ingegaan.

Bij een nadere beschouwing van bovengenoemde meningen kwam het volgende naar voren:

1. Het bestaan van een bloeistof is nooit bewezen, herhaalde pogingen om deze stof te extraheren en te isoleren zijn mislukt. De entingsproeven, die het bestaan van een transportabele bloeistof zouden bewijzen, zijn lang niet overtuigend (zie p. 19). De redenering van LANG (67, p. 269), waarmee hij meent aan te tonen, dat de bloeibevorderende invloed van de inductieve daglengte essentieel is, kan met hetzelfde recht gebruikt worden om de bloeiremmende invloed van de niet-inductieve daglengte aan te tonen.

2. De bloeiremmende werking van het blad is blijkbaar aanwezig (zie p. 19). Toegediende groeistof heeft in het algemeen, en vooral bij kortedag (K.D.) planten, een bloeiremmende invloed, terwijl het toedienen van groei-antagonisten de bloei vaak bevordert (BONNER en BANDURSKI, 5).

Hieruit blijkt, dat de argumenten voor het bestaan van een bloeiremmende invloed stringenter zijn dan die voor de bloeibevorderende invloed.

Om meer inzicht te krijgen, leek een nader onderzoek naar de functie van het blad als zetel van de bloeiremming, eventueel bloeibevordering, gewenst. Deze studie vormt hiertoe een bijdrage.

2. PROBLEEMSTELLING

De vraag doet zich voor, of de rol van het blad bij de bloei uitsluitend van assimilatorische aard is. Met andere woorden, of ontbladering in principe neerkomt op een verlaging van het effect van de lichtintensiteit. Om dit na te gaan, werd bij een aantal gewassen de invloed van de lichtintensiteit en van ontbladering op de bloei onderzocht.

3. MATERIAAL

Bij de keuze van de proefplanten werd de voorwaarde gesteld, dat niet uitsluitend de reacties van één plant bestudeerd zouden worden, maar; om éénzijdigheid te voorkomen, die van meer planten. Verder zouden de planten, zo mogelijk, in hun reacties op de lichtintensiteit en de ontbladering moeten verschillen. Tenslotte werd de keuze mede bepaald door de tuinbouwkundige waarde van de proefplant. Uiteindelijk werden uit een aantal planten de volgende gekozen:

Perilla crispa, een K.D.plant;
Lycopersicum esculentum 'Ailsa Craig', een dagneutrale plant;
Phaseolus vulgaris 'Vroege Wagenaar', een dagneutrale plant.

De nomenclatuur van *Perilla* is zeer verwarrend. In de Russische literatuur spreekt men van *Perilla nankinensis* en *Perilla ocymoides*, respectievelijk rode en witte *Perilla;* de kleursaanduiding heeft betrekking op de bloemen (85). CARR (16) spreekt van *Perilla ocymoides* en LONA (73) van *Perilla ocymoides* (L.), var. *Nankinensis* (Lour) Voss. Het zaad van de laatste plant bleek identiek te zijn met het in Nederland onder de naam *Perilla nankinensis* verkrijgbare handelszaad en is waarschijnlijk identiek met de *Perilla nankinensis* van de Russen en met de *Perilla ocymoides* van CARR.

Dr Ir J. DOORENBOS was zo vriendelijk deze verwarrende nomenclatuur te onderzoeken. Het leek hem het meest practische NAKAI's (Bot. Mag. Tokyo *42*, 1928: 474) taxonomie te volgen. Daarom zal de naam *Perilla crispa* gebruikt worden voor de sierplanten met de rose-rode bloemen; de witte *Perilla* heet dan *Perilla crispa* var. *ocymoides*.

4. LICHTINTENSITEIT EN BLOEI

4.1. *Literatuur*

De invloed van de lichtintensiteit op de bloei is het eerst beschreven door VÖCHTING (114) in 1893 bij *Mimulus tillingii* en andere planten; hij concludeert uit zijn proeven, dat voor een normale bloei de plant een lichtintensiteit nodig

heeft, die niet beneden een zekere waarde mag dalen. Daar VÖCHTING werkte met planten, waarbij de bloemen, eventueel bloeiwijzen, reeds aangelegd waren, betreft genoemde conclusie dus alleen het uitgroeien der bloemprimordia tot bloemen (zie verder p. 6). *Vaucheria repens* kan op een voedingsoplossing beneden een bepaalde lichtintensiteit alleen maar groeien en niet fructificeren. Hieruit, en uit het werk van CURTEL (19), concludeert KLEBS (51), dat de minimumgrens voor de groei lager ligt dan voor de bloei. Verder constateerde KLEBS (52), dat bij *Sempervivum funkii* voor de bloemaanleg een geringere lichtintensiteit nodig was dan voor de uitgroei van de bloemprimordia.

Met de ontdekking van GARNER en ALLARD (28) in 1920, dat voor vele planten niet de lichthoeveelheid, maar de lichtduur beslissend is voor het al of niet bloeien, kwam het onderzoek naar de invloed van de lichtintensiteit op het tweede plan. Voortaan werd haar invloed bijna uitsluitend in afhankelijkheid van de photoperiodiciteit onderzocht. Dit onderzoek kan gesplitst worden in drie groepen: de lichtintensiteit van de photoperiode, die van de aanvullende belichting en die van het stoorlicht. De literatuurgegevens zijn samengebracht in onderstaand overzicht, waarin de lichtintensiteiten, die in de literatuur in foot-candles stonden opgegeven, zijn omgerekend tot lux-waarden; 1 foot-candle = 10,76 lux.

Gewas	Lichtintensiteit	Resultaat	Literatuur
	photoperiode		
K.D.planten:			
Chrysanthemum morifolium	10.760 lux (K.D.)	bloei	117
Coleus rehneltianus	lage intensiteit (K.D.)	geen bloei	56
Kalanchoë bloszfeldiana	1 sec. 60.000–80.000 lux	bloei	40
Perilla crispa	16 weken oude planten in het donker	bloemaanleg	74
Soja hispida 'Biloxi'	538 lux (K.D.)	geen bloei	35
	vanaf 1076 lux (K.D.)	toenemende bloei	35
Xanthium pennsylvanicum	vanaf 108 lux (K.D.)	toenemende bloei	35, 78
L.D.planten:			
Agrostemma githago	$\frac{1}{3}$ van normaal daglicht	gevoeliger voor zwakke nachtelijke belichting	39, 24
Anethum graveolens	toenemende intensiteit (L.D.)	toenemende bloei	43
Arabidopsis thaliana	toenemende intensiteit van 10.000–45.000 ergs/cm²/sec. (L.D.)	toenemende bloei	62
Beta vulgaris	7432 lux (continu)	bloei	43
	aanvullend licht		
K.D.planten:			
Callistephus chinensis	vanaf 1,08 lux	bloeionderdrukking	121
Cosmos sulphureus	vanaf 4,3–19,4 lux	bloeiremming	1
Kalanchoë bloszfeldiana	vanaf 20 lux	toenemende bloeiremming	38, 42
Perilla crispa	> 50 ergs/cm²/sec.	bloeionderdrukking	53
Setaria italica	tot 113 lux	toenemende bloeiremming	24
Soja hispida 'Biloxi'	vanaf 6,5 lux	bloeionderdrukking	7

Gewas	Lichtintensiteit	Resultaat	Literatuur
L.D.planten:			
Agrostemma githago	vanaf 1 lux	bloeibevordering	24
Calendula officinalis	vanaf 108 lux	bloeibevordering	33, 121, 122
Hordeum vulgare			
‚Hadostreng'	vanaf 1 lux [1])	bloeibevordering	24
Hyoscyamus niger	vanaf 0,6 lux	bloeibevordering	18
Iberis amara	vanaf 39 lux	bloeibevordering	24
Matthiola incana	vanaf 108 lux	bloeibevordering	33, 121, 122
Rudbeckia bicolor	vanaf 4,3–19,4 lux	bloeibevordering	1
Sinapis alba	vanaf 20% v/h daglicht	bloeibevordering gelijk aan die van het daglicht	39
	20% afnemend	afnemende bloeibevordering	39
Triticum vulgare	lage intensiteit [1])	bloeibevordering	81
	stoorlicht		
K.D.planten:			
Kalanchoë bloszfeldiana	1 min. 12.000 lux of 6 min. 1500 lux	bloeionderdrukking	38, 40
Perilla crispa	½ uur 800 lux; 2 uur 500 lux	bloeionderdrukking	16, 108
Xanthium pennsylvanicum	1 min. 1614 lux	bloeionderdrukking	36
L.D.planten:			
Anethum graveolens	2 uur 500 lux	bloeibevordering	109
Hyoscyamus albus	2 uur 500 lux	bloeibevordering	108, 109
Hyoscyamus niger	2 uur 500 lux	bloeibevordering	18
	1 uur 64,6–64.560 lux/min.	bloei	90
Spinacia oleracea	2 uur 500 lux	bloeibevordering	109

[1]) Zowel bij *Hordeum vulgare* 'Hadostreng' als bij *Triticum vulgare* werkte een te hoge lichtintensiteit weer bloeivertragend; waarschijnlijk is dit het gevolg van het langzamer schieten der planten bij hoge lichtintensiteiten, een verschijnsel wat ik eveneens bij *Secale cereale* 'Petkus' geconstateerd heb (ongepubliceerd).

Uit dit overzicht blijkt, dat uiteindelijk weinig gegevens bekend zijn. Men heeft zich in het algemeen bepaald tot het vaststellen van de minimale lichtintensiteit van de photoperiode, respectievelijk die van de aanvullende belichting en die van het stoorlicht. Op één uitzondering na, namelijk *Agrostemma githago*, werden nergens de interacties tussen de lichtintensiteiten van genoemde lichtbehandelingen in een vergelijkend onderzoek onderzocht. Wel kan het volgende uit dit overzicht afgeleid worden.

De lichtintensiteitsbehoefte van de *photoperiode* loopt van gewas tot gewas sterk uiteen, van nihil bij 16 weken oude *Perilla*-planten tot meer dan 7000 lux bij *Beta vulgaris*. In het algemeen wordt, onder overigens gunstige bloeiomstandigheden, de bloei bevorderd door een stijging van de lichtintensiteit van de photoperiode. Het effect van het licht kan vervangen worden door een suikerbehandeling (*Xanthium pennsylvanicum*, zie 64; *Spinacia oleracea*, 29) of door de aanwezigheid van reservevoedsel (*Hyoscyamus niger*, 66; *Beta vulgaris*, 25; *Perilla crispa*, 74).

De lichtintensiteitsbehoefte van de *aanvullende belichting* is gering. Bij verschillende planten, zoals *Perilla* en *Callistephus* (K.D.planten), is minder dan 10 lux voldoende om de bloei te onderdrukken, terwijl bij de L.D.planten

Hyoscyamus en *Agrostemma* dezelfde intensiteit bloeibevorderend werkt. Dat geringe intensiteiten voldoende zijn, duidt er op, dat, hoewel bij *Callistephus*(121) een aanvullende belichting van 1 lux toch nog een drooggewichtsvermeerdering ten gevolge heeft, de photosynthetische werking geen beslissende rol speelt. Waarschijnlijk spelen de ademhaling (CLAES, 18) en de groeistof (LAIBACH, 59, 60, 65) een rol; PARKER en BORTHWICK (89) vestigen de aandacht op de invloed van de lichtintensiteit op de cel zelf.

De lichtintensiteitsbehoefte van het *stoorlicht* is vrij gering, van 1 minuut 1614 lux bij *Xanthium* tot 2 uur 500 lux bij verschillende andere gewassen. Een photosynthetische werking van het licht behoeft niet uitgesloten te worden, doch dit is niet de gangbare opvatting. Bij *Kalanchoë* was in grote lijnen het product van intensiteit en duur maatgevend voor de bloeionderdrukking (38, 40).

De lichtintensiteit, nodig voor het *uitgroeien* van de aangelegde bloemen, mag niet beneden een zekere waarde dalen bij planten als *Mimulus tillingii* (114), *Lobelia erinus* en *Veronica chamaedrys* (50) en *Bryophyllum daegremontianum* (99), want anders worden er „vegetatieve" bloemen gevormd. Verder vond RESENDE (99), dat er bij *B. daegremontianum* door trapsgewijze vermindering van de lichtintensiteit respectievelijk gevormd werden: ☿-bloemen, ♀-bloemen mèt kroon, ♀-bloemen zonder kroon en tenslotte volledig vergroende bloemen. Dit is interessant met betrekking tot de zienswijze van LAIBACH (63), dat voor de vorming van ♀-bloemen een hoger groeistofniveau vereist is dan voor de vorming van mannelijke of tweeslachtige bloemen, en verder door de conclusie van REINDERS-GOUWENTAK en VAN DER VEEN (97), dat vrouwelijke katjes van *Populus* een hoger groeistofgehalte bezitten dan de mannelijke katjes.

Het uitgroeien van aangelegde bloemen kan door groeistoftoediening geremd worden (zie literatuur DE ZEEUW, 127).

4.2. *Methodiek*

Werkwijzen

Alle proeven werden in de kas verricht. Tenzij anders vermeld, werden de planten in potten met teelaarde ingegraven in turfmolm en zodanig opgekweekt, dat een gunstige ontwikkeling van het wortelstelsel verzekerd was.

Wanneer de proefresultaten zeer betrouwbaar waren, worden geen middelbare fouten vermeld.

Tenzij anders aangegeven, hebben de, in de tabellen vermelde, resultaten altijd betrekking op *alle* proefplanten.

Proefinstallaties

I. Op een middentablet van een kas werd een houten stellage gebouwd, verdeeld in 5 vakken. Deze vakken van 1 × 1 m werden door middel van board van het daglicht afgesloten en ieder afzonderlijk verlicht met kunstlicht (fluorescentiebuizen). De lichtintensiteit in de vakken werd, al naar behoefte, geregeld door het aanbrengen van meer of minder fluorescentiebuizen. De planten waren door middel van glazen platen van de lichtbron gescheiden. Boven deze glazen platen werd door middel van 2 ventilatoren een constante luchtstroom over de lampen geleid, waardoor de luchttemperatuur in alle vakken onderling gelijk bleef.

II. Dit was een van het daglicht afgesloten installatie van 3 × 1 m, waarin een afname van de lichtintensiteit verkregen werd door de planten op grotere afstand van een zijdelingse lichtbron (fluorescentie buizen) te plaatsen (zie figuur 1). De rijen planten stonden amphitheatersgewijze. Twee ventilatoren zorgden voor een goede luchtcirculatie, waardoor overal de temperatuur dezelfde was.

De lichtintensiteit werd gemeten met een sferische lichtmeter (WASSINK en VAN DER SCHEER, 116). Hiermede kan men onafhankelijk van de richting der lichtstraling meten; de eenheid is $\mu W/cm^2\sigma$ (micro-Watts per vierkante centimeter boldoorsnede).

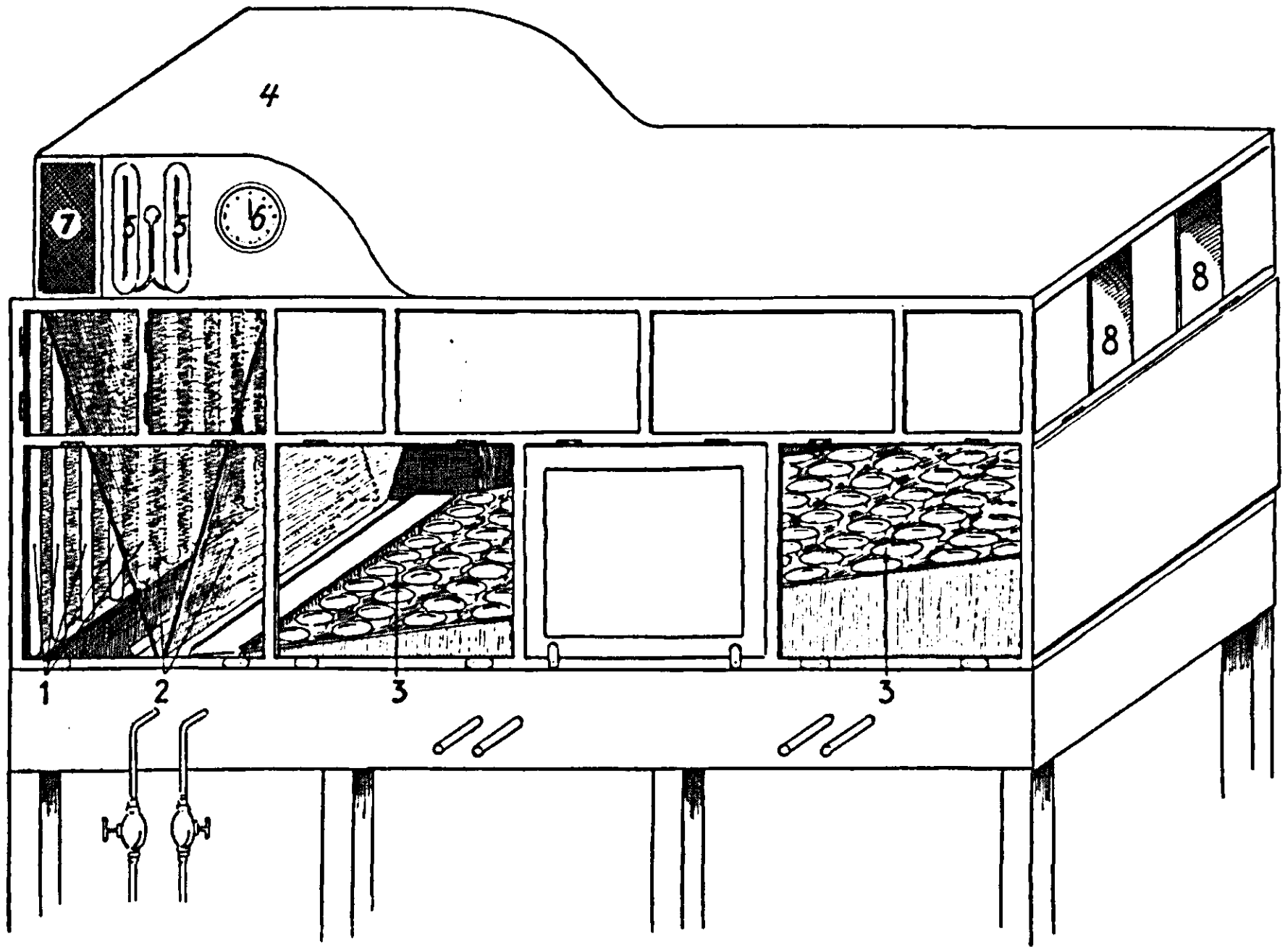


FIG. 1. Proefinstallatie II. Projectietekening. Schaal 1:40

1. Lichtbron: fluorescentie „warmtint" buizen
2. 2 glazen platen in V-vorm met waterkoeling
3. Amphitheatersgewijze kweekruimte
4. Ruimte, waarin 2 ventilatoren
5. Regelweerstanden voor de ventilatoren
6. Automatische schakelklok
7. Met kaasdoek afgesloten opening, waardoorheen lucht aangezogen kan worden
8. Schuiven voor het regelen van de luchtafvoer

4.3. *Perilla crispa*

4.3.1. Inleiding

Perilla is volgens de literatuur een K.D.plant, die niet gaat bloeien bij een photoperiode van 16 uur en hoger; een duisternisperiode van $\geqslant 9$ uur is nodig om bloemaanleg te induceren (MOSHKOV, 83). MOSHKOV vermeldt verder, dat aan deze duisternisperiode een photoperiode van minstens 4 uur moet voorafgaan. Uit proeven van LONA (74, 75) blijkt echter, dat zelfs in continue duisternis bloei mogelijk is, mits de planten oud genoeg zijn (16 weken). LONA schrijft dit toe aan de opgeslagen hoeveelheid reservevoedsel, die de photoperiode vervangt. KLESHNIN (53) constateerde, dat, wanneer de natuurlijke dag (10 uur) verlengd wordt met 14 uur kunstlicht — intensiteit hoger dan 50 ergs/cm²/sec —, de bloemvorming, onafhankelijk van de spectrale samenstelling van het licht, verhinderd wordt. De bloemvorming heeft verder niet plaats, wanneer gedurende de lange duisternisperiode (16 uur) een lage temperatuur van 5° C gegeven wordt (WELLENSIEK, 118) of wanneer gedurende deze periode (11–14 uur) de planten staan in een N-atmosfeer of in een atmosfeer, waarin het oxydatieproces door narcotica onderdrukt wordt (ZDANOVA, 124). Verder onderzocht MOSHKOV

(86) de invloed van verschillende temperaturen gedurende de duisternisperiode (10 uur) en vond, dat de bloemaanleg bij een temperatuur van 5–10° C verhinderd werd, bij een temperatuur van 20–22° C na 17 dagen en bij een temperatuur van 30–35° C na 37 dagen plaats had. Ook een hoge temperatuur tijdens de duisternisperiode heeft dus een remmende invloed op de bloemaanleg: het donkerproces is een biochemisch proces.

Al deze resultaten ondersteunen de algemene opvatting, dat voor de bloei van K.D.planten de duisternisperiode een beslissende rol speelt. Immers, bij *Perilla* kan de werking van de duisternis teniet gedaan worden door licht met een intensiteit hoger dan 50 ergs/cm²/sec., door lage en hoge temperatuur, door verhindering van het oxydatieproces. Men kan nu de vraag stellen, of de photoperiodieke werking gebonden is aan de duisternisperiode. Teneinde dit na te gaan, werd een onderzoek verricht naar de invloed van verschillende lichtintensiteiten, speciaal lage, hoewel steeds hoger dan het compensatiepunt, bij lange en continue dag op de bloemaanleg van *Perilla crispa*. De voorlopige resultaten werden gepubliceerd (126), waaruit bleek, dat bij L.D., en zelfs bij continue dag, bloemaanleg mogelijk was, mits de lichtintensiteit laag genoeg was. Voor zaailingen gold het volgende:

Photoperiode 14 uur: bloemaanleg bij alle toegepaste lichtintensiteiten, namelijk 200, 600, 1300 en 1800 μW/cm² Ø, het snelst bij 600 μW/cm² Ø (70 dagen na de kieming zichtbare bloemprimordia);

Photoperiode 16 uur: bloemaanleg bij een lichtintensiteit van 200–1300 μW/cm² Ø, het snelst bij 600 μW/cm² Ø (65 dagen na de kieming zichtbare bloemprimordia);

Photoperiode 18 uur: bloemaanleg bij een lichtintensiteit van 280–800 μW/cm² Ø, het snelst bij 280 μW/cm² Ø (70 dagen na de kieming zichtbare bloemprimordia);

Photoperiode 24 uur: bloemaanleg alleen bij de laagste lichtintensiteit, 300 μW/cm² Ø (75 dagen na de kieming zichtbare bloemprimordia).

In principe is dus bloemaanleg mogelijk zonder een bepaalde duisternisperiode. Bevestiging van en verder onderzoek naar het bovenstaande leek gewenst.

4.3.2. Invloed lichtintensiteit op bloemaanleg en bloei bij zaailingen

Proefserie 1

Photoperiode 18 uur, nyctoperiode 6 uur. De plantjes werden direct na de kieming geplaatst in de proefinstallatie II. Lichtbron: fluorescentie „warmtint" buizen. Het intensiteitstraject bedroeg 800–150 μW/cm²ø; de temperatuur was 19–25 °C. Op dit traject werden, op onderling regelmatige afstanden, 10 rijen van ieder 5 planten geplaatst. Het aantal planten per rij is klein. Door het geringe verschil in lichtintensiteit tussen twee opeenvolgende rijen wordt dit bezwaar opgeheven. Immers, iedere rij wordt daardoor een contrôle voor de voorgaande en omgekeerd. De behandeling duurde 186 dagen. Genoteerd werden: het tijdstip, waarop de bloemprimordia macroscopisch zichtbaar werden; het tijdstip, waarop de eerste bloem zich opende; het aantal bladparen, dat vóór de eindstandige bloemtros werd aangelegd.

Zie voor de resultaten tabel 1.

Uit deze tabel blijkt, dat bij de laagste intensiteit de plantjes zich niet in voldoende mate de nodige assimilaten konden verschaffen. Een intensiteit van 170 μW/cm² Ø was reeds voldoende voor bloemaanleg. Voor het uitgroeien van de bloemtros was een minimale intensiteit van 250 μW/cm² Ø nodig.

TABEL 1. *Perilla crispa.* Invloed lichtintensiteit op bloei bij zaailingen. Photoperiode 18 uur.
Perilla crispa. Influence of the light intensity on flowering of seedlings. Photoperiod 18 hours.

Lichtintensiteit in µW/cm² Ø *Light intensity in µW/cm² Ø*	Gemiddeld aantal dagen vanaf zaai tot zichtbare bloemprimordia *Average number of days from sowing to macroscopic flower primordia*	Gemiddeld aantal dagen vanaf zichtbare bloemprimordia tot opengaan 1ste bloem *Average number of days from macroscopic flower primordia to the opening of the first flower*	Gemiddeld aantal bladparen *Average number of pairs of leaves*
800	2	–	12,0[1])
600	77	34	5,6
490	73	31	5.0
400	66	32	4,0
320	69	51	3,5
250	84	102	3.0
210	91	2	2,5
190	92	2	2,5
170	95	2	2,5
150	†	–	–

[1]) na 186 dagen. *after 186 days.*

Verder volgt uit deze tabel, dat:

1. de optimale lichtintensiteit voor bloemaanleg 400 μW/cm² Ø is; het maximum ligt omstreeks bij 600 μW/cm² Ø en het minimum, tevens groeiminimum, bij 170 μW/cm² Ø (zie figuur 2 op Plaat 1);
2. de optimale lichtintensiteit voor het uitgroeien van de bloemknoppen ligt omstreeks bij 500 μW/cm² Ø, het maximum is onbekend omdat boven 600 μW/cm² Ø geen bloemknoppen aangelegd worden, het minimum ligt hoger dan dat voor de bloemaanleg, namelijk bij 250 μW/cm² Ø. Dit duidt er op, dat voor het uitgroeien van de bloemknoppen meer energie nodig is dan voor de aanleg. Zeer waarschijnlijk is hier de hoeveelheid assimilaten beperkende factor, evenals dat het geval is bij het onder 1 genoemde minimum. Boven het optimum is echter de hoeveelheid assimilaten geen beperkende factor, noch voor de bloemaanleg noch voor het uitgroeien. De remming, die dan optreedt, wordt veroorzaakt door een bloeiremmende factor (De Zeeuw, 126);
3. het aantal bladparen vóór de eindstandige bloemtros met afnemende lichtintensiteit afneemt. Wanneer we het *aantal* bladparen als maatstaf nemen voor de snelheid waarmee de plant generatief wordt (Purvis, 91), dan heeft de laagste lichtintensiteit de meest bloeibevorderende werking. Ter vergelijking: planten, vanaf de zaai opgekweekt bij K.D. (8 uur natuurlijk daglicht), vormen minimaal 3–4 bladparen.

Proefserie 2. Uit het voorgaande blijkt, dat de lichtintensiteit een belangrijke rol speelt bij L.D. en bij continue dag. Wat is nu haar invloed bij K.D., dus bij omstandigheden, die normaliter beslissend zijn voor de bloei?

Photoperiode 8 uur, nyctoperiode 16 uur. De plantjes werden direct na de kieming geplaatst in de proefinstallatie II. Lichtbron: fluorescentie „warmtint" buizen. Het intensiteitstraject bedroeg 800–150 μW/cm²ø; de temperatuur was 17–23 °C. De behandeling duurde 150 dagen.

Beneden 200 μW/cm² Ø was geen groei mogelijk. Op het traject 800–200 μW/cm² Ø steeg het gemiddeld aantal dagen vanaf de zaai tot zichtbare bloemprimordia van 62,8 tot 70,0, terwijl het gemiddeld aantal bladparen daalde van

3,0 tot 1,8. Het gemiddeld aantal dagen vanaf zichtbare bloemprimordia tot opengaan 1ste bloem steeg op het traject 800–400 μW/cm² Ø van 19,4 tot 44,8; beneden 400 μW/cm² Ø groeiden de bloemen niet uit. De bloeirealisatie heeft dus des te sneller plaats naarmate de lichtintensiteit hoger wordt, terwijl, wat het aantal bladparen betreft, de laagste intensiteit de meest bloeibevorderende werking heeft. Voor de uitgroei van de bloemen is weer meer energie nodig dan voor de aanleg.

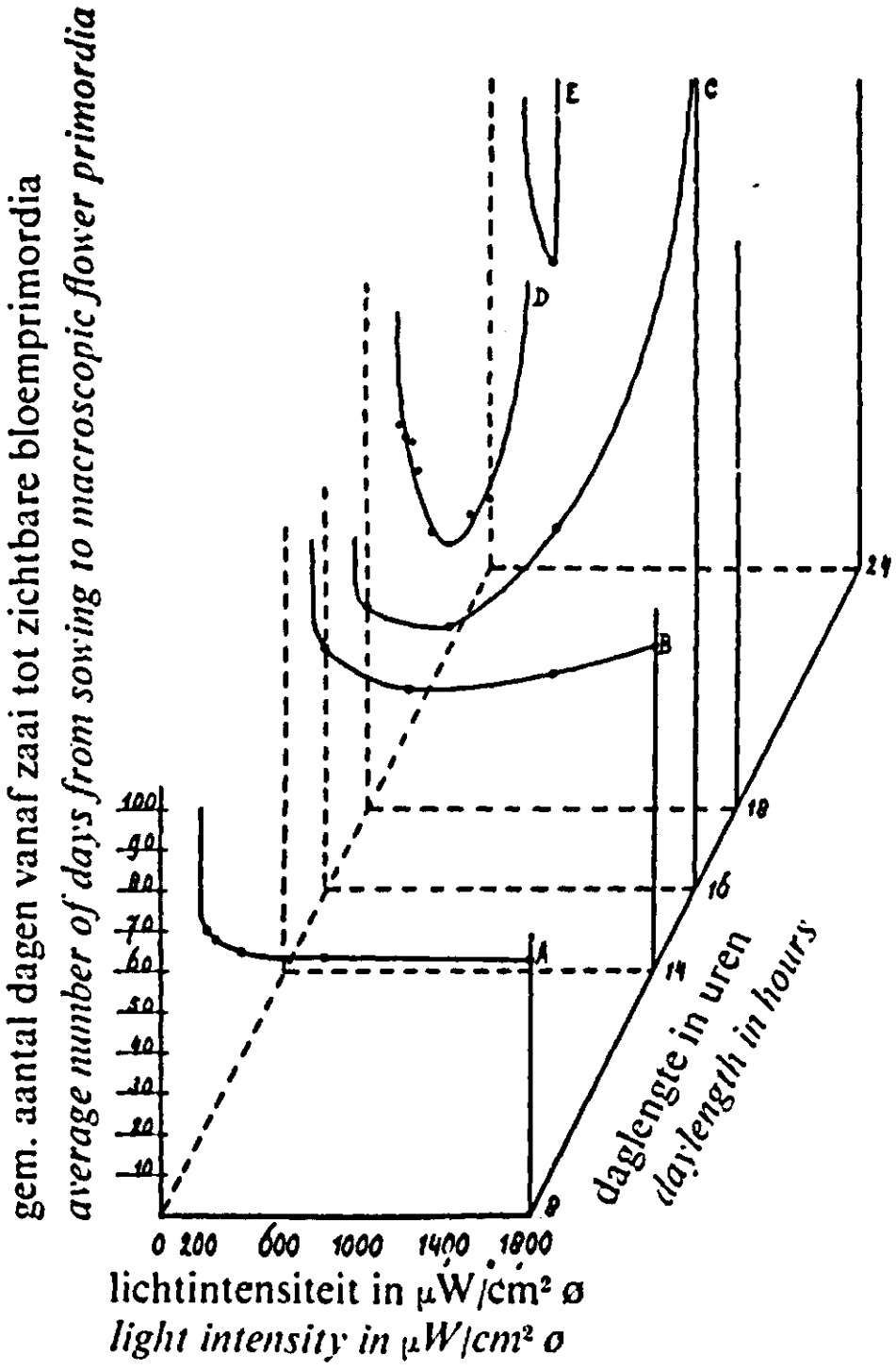


FIG. 3. *Perilla crispa*. Invloed lichtintensiteit op bloemaanleg bij verschillende daglengten.
A: Temperatuur 17–23°C; lichtbron: fluorescentie „warmtint" buizen. B: temperatuur photoperiode 20–25°C, nyctoperiode 10–15°C: lichtbron: fluorescentie „daglicht" buizen. C: temperatuur photoperiode 20–25°C, nyctoperiode 10–15°C; lichtbron: fluorescentie „daglicht" buizen. D: temperatuur 19–25°C; lichtbron: fluorescentie „warmtint" buizen. E: temperatuur 20–25°C; lichtbron: fluorescentie „warmtint" buizen.

Fig. 3. Perilla crispa. Influence of the light intensity on flower initiation at different daylengths.
A: temperature 17–23°C; light source: fluorescent „warmtint" tubes. B: temperature photoperiod 20–25°C, nyctoperiod 10–15°C; light source: fluorescent „daglicht" tubes. C: temperature photoperiod 20–25°C, nyctoperiod 10–15°C; light source: fluorescent „daglicht" tubes. D: temperature 19–25 °C; light source: fluorescent „warmtint" tubes. E: temperature 20–25°C; light source: fluorescent „warmtint" tubes.

Wanneer nu de resultaten betreffende de invloed van de lichtintensiteit op de bloemaanleg bij verschillende daglengten ondergebracht worden in één driedimensionale grafiek [1]) (figuur 3), dan zien we het volgende:

1. Het intensiteitstraject, waarbinnen bloei mogelijk is, wordt met toenemende daglengte kleiner.
2. Dit kleiner worden is het gevolg van het lager worden van de maximale lichtintensiteit, niet van het veranderen van de minimale lichtintensiteit.
3. De optimale lichtintensiteit wordt met toenemende daglengte tot 14 uur lager, en verandert daarna niet noemenswaard.
4. De intensiteit, waarbij bij elke daglengte, gelegen tussen 8 en 24 uur, bloemaanleg mogelijk is, bedraagt 300 μW/cm² Ø. Onafhankelijk van de dag-

[1]) Vermeld zij, dat in deze grafiek de curves in strikte zin niet geheel met elkaar vergelijkbaar zijn, omdat 1) de temperatuur van de verschillende proeven onderling niet altijd dezelfde was, 2) het kunstlicht niet altijd afkomstig was van één type fluorescentielamp. Daarom zijn bij de betreffende curves apart de temperatuur en de aard van de lichtbron vermeld.

lengte worden bij deze intensiteit de bloemprimordia na gemiddeld 70 dagen zichtbaar. Bij een bepaalde lichtintensiteit is dus *Perilla dagneutraal, een duisternisperiode is niet noodzakelijk voor de bloei.*

4.3.3. Invloed lichtintensiteit op bloemaanleg en bloei bij oudere planten

Uit de voorgaande proeven is gebleken, dat planten, vanaf de zaai opgekweekt bij één bepaalde lichtintensiteit, bij lange dag gaan bloeien, mits de lichtintensiteit laag genoeg is. Wat is nu de invloed van lage lichtintensiteiten op de bloei bij lange dag, wanneer de proefplanten eerst gedurende een zekere tijd bij natuurlijke lange dag (hoge lichtintensiteit) gegroeid hebben?

Proefserie 3

Photoperiode 16 uur, nyctoperiode 8 uur. Planten, die 4 weken gegroeid hadden bij natuurlijk daglicht (zaaidatum 18-6-1952) en vervolgens een K.D.-behandeling (8 uur natuurlijk daglicht) kregen van respectievelijk 0, 1, 2 en 3 weken, werden daarna in de proefinstallatie I geplaatst. Lichtbron: fluorescentie „daglicht" buizen; twee verschillende lichtintensiteiten, namelijk 200 en 600 μW/cm²ø; temperatuur gedurende de photoperiode 20–25 °C en gedurende de nyctoperiode 10–15 °C. Het aantal planten per behandeling was 10. De behandeling duurde 80 dagen.

Zie voor resultaten tabel 2.

TABEL 2. *Perilla crispa.* Invloed K.D.-inductie op bloemaanleg bij L.D., lage lichtintensiteit. Photoperiode 16 uur.
Perilla crispa. Influence of S.D.induction on flower initiation in L.D. and low light intensity. Photoperiod 16 hours.

Behandeling *Treatment*	Gemiddeld aantal dagen vanaf begin lage-lichtintensiteit-behandeling tot zichtbare bloemprimordia *Average number of days from the beginning of the low light intensity treatment to macroscopic flower primordia*	
	200 µW/cm² ø	600 µW/cm² ø
continu L.D., lage lichtintensiteit (*continuous L.D. and low light intensity*)	48	71
1 week K.D., daarna L.D., lage lichtintensiteit (*1 week S.D., than L.D. and low light intensity*)	36	51
2 weken K.D., daarna L.D., lage lichtintensiteit (*2 weeks S.D., than L.D. and low light intensity*)	26	40
3 weken K.D., daarna L.D., lage lichtintensiteit (*3 weeks S.D., than L.D. and low light intensity*)	3	3

Bij continu K.D., hoge lichtintensiteit, worden de bloemprimordia zichtbaar 22 dagen na het begin van de K.D.-behandeling.
In continuous S.D. and high light intensity the flower primordia become visible 22 days after the beginning of the S.D. treatment.

Uit deze tabel blijkt, dat bij een lichtintensiteit van 200 μW/cm² Ø de bloemprimordia na 48 dagen, en bij 600 μW/cm² Ø na 71 dagen zichtbaar werden. Wanneer men echter de planten vóór de lage-lichtintensiteit-behandeling gedeeltelijk door K.D. (8 uur natuurlijk daglicht) tot bloemaanleg induceert, dan worden de periodes korter.

Verder blijkt, dat de K.D.-inductie sterker is dan de lage-lichtintensiteit-inductie. Tenslotte is de tendens merkbaar, dat hoe meer de planten door de

K.D. tot bloemaanleg geïnduceerd zijn, hoe kleiner het verschil in aantal dagen tussen de behandelingen 200 en 600 μW/cm^2 Ø wordt, en dus hoe minder de hoge lichtintensiteit remt.

Proefserie 4

Photoperiode 18 uur, nyctoperiode 6 uur. Vegetatieve planten met 5 bladparen, die 7 weken gegroeid hadden bij L.D., hoge lichtintensiteit (zaaidatum 28-4-1953), werden op 16-6-1953 geplaatst in de proefinstallatie II. Lichtbron: fluorescentie „warmtint" buizen; het lichtintensiteitstraject bedroeg 1000–120 μW/cm^2 ø ; de temperatuur was 19–26 °C. Op genoemd traject werden, op regelmatige afstanden, 11 rijen van ieder 5 planten geplaatst. De behandeling duurde 150 dagen. Genoteerd werden: het tijdstip, waarop de bloemprimordia zichtbaar werden; het tijdstip, waarop de eerste bloem zich opende; het aantal bladparen, dat werd aangelegd aan de hoofdstengel.

Zie voor de resultaten tabel 3.

TABEL 3. *Perilla crispa.* Invloed lichtintensiteit op bloemaanleg en bloei bij oudere planten. Photoperiode 18 uur.
Perilla crispa. Influence of the light intensity on flower initiation and flowering of older plants. Photoperiod 18 hours.

Lichtintensiteit in µW/cm² ø *Light intensity in µW/cm² ø*	Gemiddeld aantal dagen vanaf begin behandeling tot zichtbare bloemprimordia *Average number of days from the beginning of the treatment to macroscopic flower primordia*	Gemiddeld aantal dagen vanaf zichtbare bloemprimordia tot opengaan 1ste bloem *Average number of days from macroscopic flower primordia to the opening of the first flower*	Gemiddeld aantal bladparen *Average number of pairs of leaves*
1000	2	–	15,0[1])
800	96	34	8,5
600	50	32	7,0
420	45	30	7,0
370	43	24	6,0
290	43	18	6,0
210	44	18	6,0
180	45	15	6,0
160	47	19	6,0
145	49	20	6,0
120	49	21	6,0

[1]) na 150 dagen. *after 150 days.*

In deze tabel zien we dezelfde tendens als in tabel 1, namelijk dat de bloemaanleg en de bloei mogelijk zijn bij een photoperiode van 18 uur, mits de lichtintensiteit laag genoeg is. Het optimum voor de bloemaanleg ligt omstreeks bij 300 μW/cm^2 Ø, het maximum bij 800 μW/cm^2 Ø. Dat het maximum hoger ligt dan bij de zaailingen (zie tabel 1) is in overeenstemming met de algemene waarneming, dat oudere planten gemakkelijker gaan bloeien. Dat er geen minimum is, duidt er op, dat de planten bij het begin van de lage-lichtintensiteit-behandeling voldoende reservestoffen hadden om bloemen te kunnen aanleggen en te kunnen laten uitgroeien. Uit het feit, dat het aantal dagen tot zichtbare bloemprimordia kleiner is dan bij zaailingen, kan men weer concluderen, dat de praedispositie voor bloemaanleg bij de oudere planten beter is dan bij de zaailingen (vergelijking met proefserie 1 is mogelijk, omdat in beide proeven de temperatuur dezelfde was). Ook het uitgroeien van de aangelegde bloemknoppen wordt bij hogere intensiteit geremd.

Dat er bij het aantal bladparen alleen een dalende of gelijkblijvende tendens waargenomen wordt bij een afnemende lichtintensiteit, ondersteunt de op p. 9 vermelde opvatting, dat in strikte zin de laagste intensiteit de meest bloeibevorderende werking heeft.

4.3.4. Invloed verschillende lichtintensiteiten op bloei van twee gelijkwaardige scheuten

Wat gebeurt er, wanneer bij planten met twee gelijkwaardige scheuten deze scheuten afzonderlijk aan een andere lichtintensiteit blootgesteld worden? Om dit na te gaan, werden planten getopt na het tweede bladpaar. De, uit de okselknoppen van het tweede bladpaar ontwikkelende, okselscheuten werden vervolgens op een bepaalde ouderdom blootgesteld aan verschillende lichtintensiteiten doordat één scheut ingehuld werd met één of meer lagen kaasdoek. De inhulling was zodanig, dat voldoende luchtcirculatie gewaarborgd was; temperatuurmetingen leerden, dat het verschil binnen en buiten het kaasdoek verwaarloosbaar klein was (maximaal 0,5° C).

Bij een oriënterende proef hadden de scheuten aan het begin van de behandeling ieder 4 volwassen bladparen. Photoperiode 18 uur. Uit dit proefje bleek, dat de lage-lichtintensiteit-scheut (425 μW/cm^2 Ø) eerder ging bloeien dan de hoge-lichtintensiteit-scheut (850–1230 μW/cm^2 Ø). De contrôle bloeide aan geen van beide scheuten. Hoewel dus normaliter bij een photoperiode van 18 uur de planten geen bloemen aanleggen bij een lichtintensiteit groter dan 800 μW/cm^2 Ø, gebeurde dit wel bij bovengenoemde behandeling. De lage-lichtintensiteit-scheut beïnvloedt dus de hoge-lichtintensiteit-scheut. Deze beïnvloeding wordt sterker, wanneer laatstgenoemde scheut ontbladerd wordt, zelfs zo sterk, dat bij deze scheut de bloemen eerder zichtbaar worden dan bij de lage-lichtintensiteit-scheut.

Om uitsluitsel te krijgen, werd de volgende proef verricht.

Proefserie 5

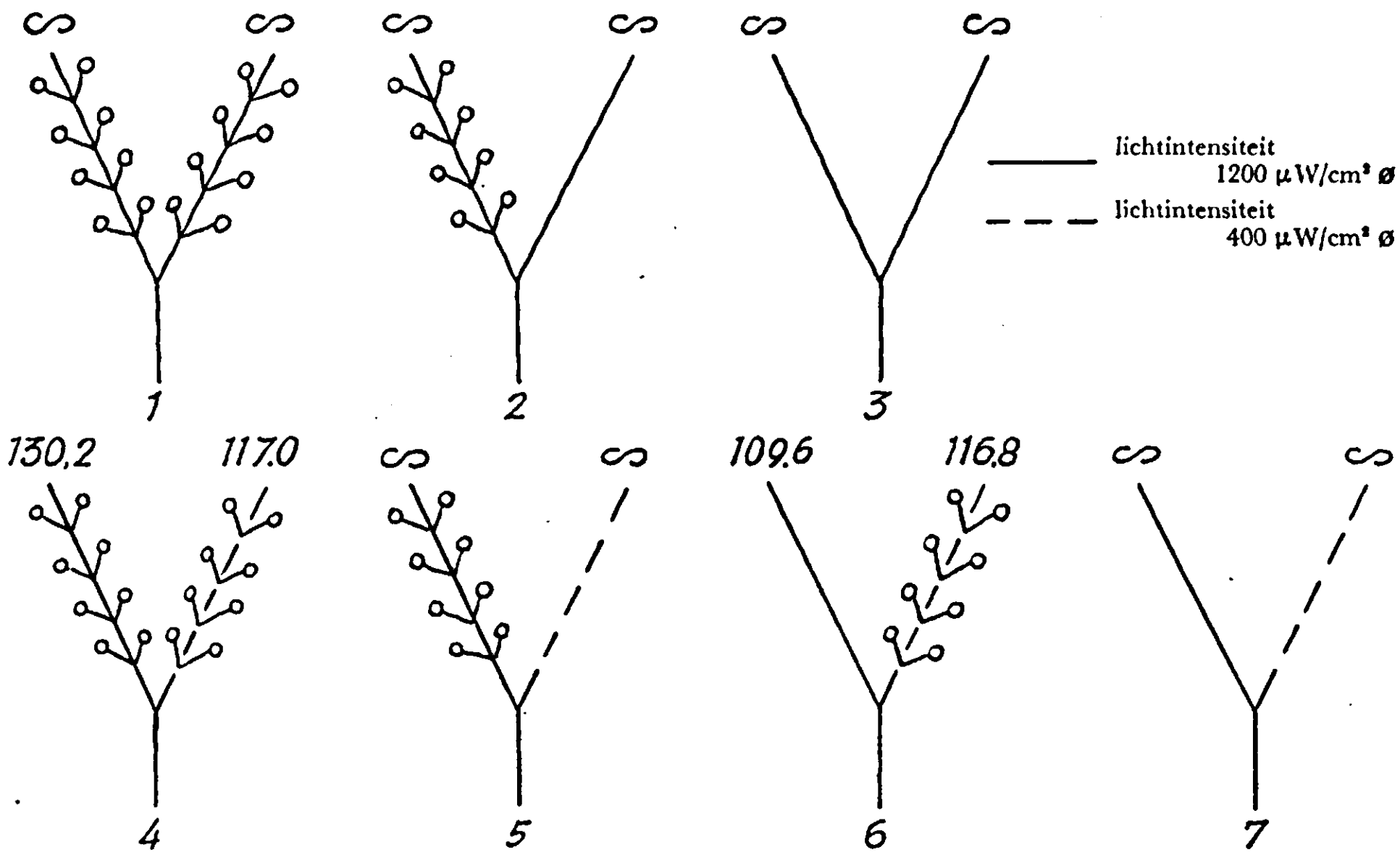
Zaai 24-9-1953. De planten werden opgekweekt bij natuurlijke dag, die met gloeilampenlicht, intensiteit 200 μW/cm^2 ⌀, tot een duur van 18 uur verlengd werd. Op 5-11-1953 werden de planten getopt, terwijl op 15-12-1953 de 2 scheuten – met 4 zichtbare bladparen – de lichtintensiteitsbehandeling kregen. Zeven series van ieder 5 planten werden geplaatst bij een lichtintensiteit van 1200 μW/cm^2 ⌀. Lichtbron: fluorescentie „warmtint" buizen. De temperatuur was gedurende de photoperiode 15–21 °C, gedurende de nyctoperiode 10–16 °C. Eén scheut per plant werd al of niet beschaduwd met 3 lagen kaasdoek, waardoor de lichtintensiteit daalde tot 400 μW/cm^2 ⌀. Beide scheuten werden al of niet ontbladerd.

Zie voor resultaten schetstekening volgende pagina.

De getallen geven het gemiddeld aantal dagen vanaf het begin van de lichtintensiteit-behandeling tot het zichtbaar worden van de bloemprimordia aan, waarbij ∾ betekent, dat bij het beëindigen van de proef (na 140 dagen) de scheuten nog volledig vegetatief waren.

Uit deze resultaten blijkt weer duidelijk, dat de lage lichtintensiteit bloeiinducerend werkt. Bij de lage-lichtintensiteit-scheut worden na ongeveer 117 dagen de bloemprimordia zichtbaar, mits het blad aan deze scheut niet verwijderd wordt (behandelingen 4 en 6). De hoge-lichtintensiteit-scheut komt alleen onder invloed van een bebladerde lage-lichtintensiteit-scheut tot de aanleg

van bloemen (behandeling 4). Wordt de hoge-lichtintensiteit-scheut ontbladerd, dan worden de bloemprimordia aan deze scheut zelfs eerder zichtbaar dan aan de lage-lichtintensiteit-scheut (behandeling 6). Deze resultaten bevestigen de opvatting, dat het blad in het algemeen bloeiremmend werkt, hoewel het nodig is als assimilatenbron voor de realisatie van de bloemen (zie verder pp. 19–20).



De remmende werking van het blad vermindert bij een afnemende lichtintensiteit. Hierdoor is het verklaarbaar, dat bij de ontbladerde hoge-lichtintensiteit-scheut van behandeling 6 de bloemprimordia het snelst zichtbaar worden. Door de ontbladering is immers de bloeiremming opgeheven, terwijl de bloeirealisatie mogelijk wordt door de assimilaten van het minder remmende blad van de lage-lichtintensiteit-scheut. Dat bij de lage-lichtintensiteit-scheut de bloemprimordia later zichtbaar worden, bewijst, dat het blad ook hier nog bloeiremmend werkt.

Resumerend:

1. Zowel bij zaailingen als bij oudere planten is bloei bij L.D. mogelijk, mits de lichtintensiteit laag genoeg is.
2. Het lichtintensiteitstraject, waarbinnen bloei mogelijk is, wordt met toenemende daglengte kleiner. Bij een lichtintensiteit van 300 μW/cm^2 Ø zijn de zaailingen dagneutraal; onafhankelijk van de daglengte worden bij deze intensiteit de bloemprimordia na gemiddeld 70 dagen zichtbaar.
3. De praedispositie voor bloemaanleg is bij oudere planten beter dan bij zaailingen.
4. Uit het feit, dat het minimale aantal bladparen bij een vermindering van de lichtintensiteit afneemt, werd geconcludeerd, dat in strikte zin de laagste intensiteit de meest bloeibevorderende werking heeft.
5. Bij planten met twee gelijkwaardige scheuten gaat de hoge-lichtintensiteit-scheut (1200 uW/cm^2 Ø) bij een lange dag (18 uur) onder invloed van de lage-

lichtintensiteit-scheut (400 μW/cm^2 Ø) bloemen aanleggen; deze invloed is sterker wanneer eerstgenoemde scheut ontbladerd wordt.

4.4. *Lycopersicum esculentum 'Ailsa Craig'*

De lichtbehoefte van de tomaat is groot, daardoor is de teelt in de winter moeilijk. Vele onderzoekers (zie literatuur REINDERS-GOUWENTAK en SMEETS, 94, en DE ZEEUW, 125) probeerden met kunstlicht het tekort aan natuurlijk daglicht in de winter op te heffen. Het resultaat was, dat in het algemeen een sterke belichting tot het oppotten, eventueel tot het uitplanten, een vervroegende invloed heeft op de oogst (87, VERKERK en WELLENSIEK, 112), maar dat een belichting na het uitplanten geen zin heeft (112). Soms werd door het belichten een grotere totaalopbrengst verkregen (87). Verder schijnt het het beste het daglicht te versterken met hoge intensiteiten kunstlicht (REINDERS-GOUWENTAK c.s., 93, 94). De minimale lichtintensiteit (kunstlicht HO-2000) voor een normale ontwikkeling is $\pm$ 10.000 lux op de toppen der planten, terwijl bij deze intensiteit de minimale daglengte $7\frac{1}{2}$ uur is (95, 96).

Verder is bekend, dat in de winter de eerste bloemtros aan een hoger internodium ontstaat dan in de zomer (ROODENBURG, 100). Ook de temperatuur speelt hierbij een rol. Een te hoge temperatuur, in verhouding tot de lichtintensiteit, doet eveneens de eerste bloemtros aan een hoger internodium ontstaan (100). Hieruit blijkt, dat de vorming van de eerste bloemtros niet gefixeerd is aan een bepaald internodium. Het is mogelijk door een verlaging van het quotient lichtintensiteit/temperatuur de planten langer vegetatief te houden. Het relatief laag houden der temperatuur gedurende de nacht (thermoperiodiciteit) voorkomt mijns inziens een te sterke daling van dit quotient gedurende de nacht. Het schijnt echter niet mogelijk de eerste bloemtros aan een internodium lager dan het achtste te laten verschijnen (100). Misschien, wanneer de planten opgekweekt worden bij een hoge lichtintensiteit en een relatief lage temperatuur, dus in een gekoelde kas in de zomer.

Uit het bovenstaande volgt, dat er een relatie bestaat tussen de lichtintensiteit en het aantal bladeren, dat vóór de eerste bloemtros wordt aangelegd. Hoe is nu deze relatie, en bestaat de kans, dat bij een zeer lage lichtintensiteit de planten voortdurend vegetatief blijven?

Proefserie 6

Direct na opkomst werden de zaailingen opgepot en daarna gedurende de gehele vegetatieperiode opgekweekt in de proefinstallatie I. In 3 verschillende proeven waren de daglengten respectievelijk 14, 16 en 18 uur. De lichtintensiteiten bij de daglengten 14 en 16 uur waren: 200, 600, 1300, 1650 en 1800 μW/cm^2 ⌀ ; bij de daglengte 18 uur: 280, 800, 1200 en 1500 μW/cm^2 ⌀. De temperatuur was gedurende de photoperiode 21–25 °C, gedurende de nyctoperiode 14–18 °C. Het aantal planten per behandeling bedroeg 10. Lichtbron: fluorescentie „daglicht" buizen.

De planten groeiden gelijkmatig, hoe hoger de intensiteit, hoe sneller. Bij de laagste intensiteit was de groei zeer langzaam. Na een half jaar waren er slechts 8 bladeren per plant gevormd; tenslotte verkommerden de meeste van de planten. Twee planten bij de daglengte 14 uur bleven een jaar in leven en hadden toen beide 24 bladeren gevormd zonder dat er van bloemaanleg sprake was; de internodiën bleven kort, de totale lengte der planten was bij het afsterven slechts 15 cm.

In tabel 4 is het aantal bladeren, dat bij de hogere lichtintensiteiten vóór de eerste bloemtros werd aangelegd, vermeld.

TABEL 4. *Lycopersicum esculentum.* De invloed van de lichtintensiteit op de aanleg van de eerste bloemtros.
Lycopersicum esculentum. The influence of the light intensity on the initiation of the first flower cluster.

Lichtintensiteit in $\mu W/cm^2$ Ø *Light intensity in $\mu W/cm^2$ Ø*	Het aantal bladeren vóór de 1ste bloemtros bij een daglengte van *The number of leaves initiated before the first flower cluster in a daylength of*		
	14 uur (*14 hours*)	16 uur (*16 hours*)	18 uur (*18 hours*)
600	16,7 ± 0,14	18,3 ± 0,10	
800			18,0 ± 0,10
1200			16,0 ± 0,10
1300	14,1 ± 0,10	14,6 ± 0,06	
1500			11,5 ± 0,17
1650	12,5 ± 0,17	13,2 ± 0,06	
1800	11,8 ± 0,13	12,0 ± 0,00	

Uit deze tabel blijkt duidelijk, dat het aantal bladeren vóór de eerste bloemtros afneemt bij een toenemende lichtintensiteit.

Resumerend, bij een zelfde temperatuur blijven de planten bij een afnemende lichtintensiteit langere tijd vegetatief. Deze tendens vindt zijn weerslag in een groter aantal bladeren vóór de eerste bloemtros. Verder bleek het mogelijk om bij een zeer lage lichtintensiteit de planten een jaar lang vegetatief te houden.

4.5. *Phaseolus vulgaris 'Vroege Wagenaar'*

4.5.1. Inleiding

Oriënterend onderzoek leerde, dat *Phaseolus vulgaris* 'Vroege Wagenaar' een dagneutrale plant is; zowel bij L.D. (18 uur natuurlijk daglicht) als bij K.D. (8 uur natuurlijk daglicht) legden de planten na 4 samengestelde bladeren de eindstandige bloemtros aan. Verder bleek uit een eenvoudige veldproef, waarbij verschillende series planten door middel van één of meer lagen kaasdoek verschillende lichtintensiteiten kregen, dat een afname van de lichtintensiteit van het natuurlijk daglicht geen invloed had op de aanleg van de bloemtros. Hetzelfde werd geconstateerd bij een intensiteitsproef met kunstlicht (fluorescentie „daglicht" buizen), waarbij de lichtintensiteit varieerde van 1500–10.000 lux. Zelfs planten, in het volledig donker opgekweekt, vormden na 4 samengestelde bladeren de bloemtros. De bloemaanleg heeft dus onafhankelijk van de lichtintensiteit en van de duur der dagelijkse lichtperiode plaats. Het bloemvormend vermogen is reeds in het zaad aanwezig.

Teneinde na te gaan, welk aandeel de zaadlobben bij de bloemvorming hebben, werden ontlobbingsproeven verricht.

De invloed van het verwijderen der zaadlobben op de *groei* van planten is herhaaldelijk onderzocht. BONNET (zie 107) ontlobde kiemplanten van *Phaseolus multiflorus* met als resultaat een geringere groei. KÖGL en HAAGEN-SMIT (54), evenals BONNER c.s. (3, 4, 6), weekten de zaden van *Pisum sativum* gedurende 6 uren, verwijderden de zaadlobben en verkregen met behulp van verschillende groeistimulerende stoffen normale, doch kleine, planten. FLEMION en WATER-

BURY (27) constateerden een sterke vermindering van de groei van perzikplanten (*Prunus persica*), wanneer $^2/_3$ of meer van de zaadlobben ten tijde van het uitplanten verwijderd werd. SAUBERT (105) ontlobde bij haar proeven erwtenzaden in gekiemde toestand, terwijl HAUPT (44) de zaden eerst 6 uren weekte. MCALISTER en KROBER (80) ontlobden sojabonen ten tijde van de opkomst der planten en constateerden een verminderde lengtegroei; een verwijdering van de zaadlobben 4 dagen later had geen invloed. In het algemeen werd dus door het ontlobben een verminderde groeikracht geconstateerd. Bij alle voornoemde proeven werden de zaadlobben verwijderd, wanneer óf de zaden geweekt óf tot kiemplanten uitgegroeid waren. Daar het bekend is, dat er tijdens het weken vele enzymatische omzettingen plaats vinden, lijkt het wenselijk de zaadlobben in droge toestand van het embryo te verwijderen.

De invloed van het ontlobben op *bloemaanleg* en *bloei* is door HAUPT (44) duidelijk beschreven bij *Pisum sativum* 'Kleine Rheinländerin'. Hij constateerde een remming van de bloemvorming. ZIERIACKS (129) vond bij *Sinapis alba*, dat de bloemaanleg uitgesteld werd door het verwijderen van 1 of $1\frac{1}{2}$ zaadlob en, gedurende de groei, alle bladeren. In beide gevallen dus een remming van de bloemaanleg.

4.5.2. Invloed van de zaadlobben op de bloei

Proefserie 7

Van de droge zaden werden respectievelijk 0, 1, $1\frac{1}{2}$, $1\frac{3}{4}$ en 2 zaadlobben verwijderd. De intacte en de gedeeltelijk ontlobde zaden werden normaal in zand te kiemen gelegd, terwijl de geheel ontlobde zaden steriel opgekweekt werden op een voedingsbodem, waarin voedingszouten van TUKEY, 2% saccharose en 0,7% agar. Na 14 dagen werden alle planten opgepot en in de warme kas geplaatst. De temperatuur was gedurende de photoperiode 15–20 °C, gedurende de nyctoperiode 10–15 °C. Zaai 10-10-1951. Tijdens de groei werden regelmatig stengellengte- en bladoppervlaktemetingen verricht. Verder werden per plant het aantal bladeren, dat vóór de bloemtros aangelegd werd, en het aantal bloemen bepaald. Het aantal planten per behandeling was 10.

Bij alle behandelingen bedroeg het aantal samengestelde bladeren, dat aan de hoofdstengel aangelegd werd, 4. Meestal kwam bij de sterk ontlobde planten het vierde blad door gebrek aan voldoende energie niet tot ontwikkeling. Er bestaat dus geen kwalitatieve invloed van het ontlobben op de bloemaanleg.

Hoewel de bloemaanleg door het ontlobben niet is te beïnvloeden, wordt de vegetatieve groei wel beïnvloed. Het bleek, dat hoe meer men van de zaadlobben verwijderde, hoe kleiner de stengellengten en de bladoppervlakten bleven. De vegetatieve omvang van de plant is dus afhankelijk van de, bij het begin aanwezige, hoeveelheid zaadlobben. Uit een proef, waarbij respectievelijk 1 en 2 zaadlobben direct na de kieming geënt werden op het hypocotyl van zeer jonge kiemplanten en waarbij geen toename van de vegetatieve omvang viel te constateren, blijkt, dat de beïnvloeding aan een maximum gebonden is.

Toevoeging van hoge concentraties saccharose (tot 16 %) en/of van α-naphtylazijnzuur (K-zout, concentratie 10^{-9} en 10^{-12} g/cc) en/of van caseïnehydrolysaat (0,03 en 0,1 %) aan de voedingsbodem, waarop de ontlobde embryo's de eerste 14 dagen groeiden, veranderde evenmin iets aan de bloemaanleg.

Daarop werd de mogelijkheid onderzocht of de omstandigheden, waaronder het zaad aan de moederplant gerijpt is, van invloed zouden kunnen zijn op het bloemvormend vermogen van het kiempje, respectievelijk het zaad. Met andere woorden, heeft een bepaalde behandeling van de moederplant invloed op de

bloemaanleg van de dochterplant. Evenals HAUPT (44) kwam ik tot de conclusie, dat dit niet het geval is. Noch verschillende lichtintensiteiten – variërend van 1500–10.000 lux – noch een bepaalde daglengte – 8 en 18 uur – noch het geheel of gedeeltelijk verwijderen der zaadlobben had enige invloed op het bloemvormend vermogen van het onder die omstandigheden gerijpte kiempje, respectievelijk zaad.

Pogingen om onrijpe embryo's (zie literatuur RIJVEN, 101, en KRUYT, 57, 58) aan het groeien te brengen teneinde ze daarna aan verschillende lichtintensiteiten te kunnen bloot stellen, mislukten, zelfs wanneer een volledige voedingsbodem gebruikt werd. Deze volledige voedingsbodem bestond uit de volgende componenten (RIJVEN, 101):

A. 1 l 0,01 Mol. phosphaat-buffer volgens SØRENSEN.

B. Zouten volgens OLSEN en gewijzigd door RIJVEN:

101 mg $MgSO_4.7\ H_2O$	0,4 mg H_3BO_3
149 mg KNO_3	0,2 mg $ZnSO_4.7\ H_2O$
168 mg $Ca\ (NO_3)_2.4\ H_2O$	0,1 mg $CaSO_4.7\ H_2O$
23 mg KH_2PO_4	0,05 mg $(NH_4)_2MoO_4$
0,4 mg $MnSO_4.4\ H_2O$	5 cc 1 % Ferricitraat

C. Saccharose 10 en 20%.

D. Groeifactoren:

20 mg ascorbinezuur	0,5 mg para-aminobenzoëzuur
3 mg glycine	0,01 mg foliumzuur
0,15 mg aneurine	0,1 mg lactoflavine
1 mg nicotinezuur	0,2 mg riboflavine
0,2 mg pyridoxine	0,2 mg Ca-panthotenaat
0,2 mg adenine	

E. Aminozuren: 1 g, gedoseerd overeenkomstig de chromatografisch vastgestelde samenstelling van het boneneiwit.

arginine	7,0 %	serine	4,2 %
histidine	2,2 %	leucine	7,0 %
lysine	6,5 %	isoleucine	5,5 %
tyrosine	2,8 %	valine	5,5 %
tryptophaan	0,8 %	glutaminezuur	20,0 %
phenylalanine	5,0 %	asparaginezuur	11,4 %
cystine	1,3 %	glycine	7,9 %
methionine	1,3 %	alanine	0,8 %
threonine	3,9 %	proline	6,9 %

De oorzaak van dit mislukken is niet bekend.

Ten slotte werd getracht door gehele of gedeeltelijke ontbladering de bloemaanleg te beïnvloeden. Ook ontbladering had geen invloed op de bloemaanleg; ontbladerde planten vormden eveneens na 4 samengestelde bladeren de bloemtros (zie verder p. 28).

De conclusie is, dat bij *Phaseolus vulgaris* 'Vroege Wagenaar' de *bloemaanleg* onafhankelijk is van

1. de milieufactoren lichtintensiteit en daglengte, zowel tijdens de ontwikkeling van de plant uit het zaad als tijdens de rijping van het zaad aan de moederplant;
2. het geheel of gedeeltelijk verwijderen der zaadlobben, ongeacht de samenstelling van de voedingsbodem, waarop het ontlobde embryo gedurende 14 dagen groeit;
3. gehele of gedeeltelijke ontbladering.

Hierdoor lijkt het uitgesloten, dat de bloemaanleg bij deze plant op de één of andere wijze is te beïnvloeden.

Het *aantal* bloemen wordt wel beïnvloed door de lichtintensiteit, door het verwijderen van één of meer zaadlobben en door ontbladering. Bij een toenemende lichtintensiteit van 200–1500 μW/cm^2 Ø nam het aantal bloemen per 10 planten in een proef toe van 8 tot 40, de photoperiode was bij deze proef 16 uur en de temperatuur gedurende de photoperiode 16–22 °C en gedurende de nyctoperiode 10–15 °C.

Het aantal bloemen per 10 planten nam bij een toenemende ontlobbing — van 2 tot 0 zaadlobben — af van 40 tot 4; zaai planten 10/10/1951.

In beide gevallen is waarschijnlijk de hoeveelheid beschikbare assimilaten de regelende factor. Dat dit niet steeds het geval is, blijkt uit ontbladeringsproeven. Het is namelijk mogelijk om door reductie van het aantal bladeren het aantal bloemen te vermeerderen (zie p. 29 e.v.).

5. ONTBLADERING EN BLOEI

5.1. *Literatuur*

Het blad speelt een belangrijke rol bij de bloei. Bij daglengtegevoelige planten heeft de daglengte geen invloed, wanneer de planten ontbladerd zijn; één blad is vaak voldoende voor de realisatie van de photoperiodieke invloed (zie LANG, 67). De L.D.plant (met reserve-orgaan) *Hyoscyamus niger* komt door ontbladering in bloei, onafhankelijk van de daglengte en zelfs in continue duisternis (LANG, 66). De L.D.plant *Nicotiana silvestris* (zonder reserve-orgaan) komt eveneens door ontbladering in bloei, mits naast het vegetatiepunt een blad van de K.D.tabaksvariëteit Maryland Mammut geënt wordt; typerend is, dat dit ook gebeurt, wanneer het opgeënte blad in L.D. gehouden wordt (LANG en MELCHERS, 68). Deze gegevens maken het waarschijnlijk, dat voor de bloei geen specifieke bloeistof nodig is (VON DENFFER, 20), maar dat het blad naast zijn functie van assimilatenproducent een remmende werking op de bloei kan uitoefenen, welke remming onder bepaalde omstandigheden of door bepaalde ingrepen wordt opgeheven. Wordt de functie van assimilatenproducent vervangen, b.v. door reserve-organen of door een suikerbehandeling, dan zal ontbladering theoretisch altijd tot bloei moeten leiden. Inderdaad komt *Chenopodium amaranticolor*, een K.D. plant, bij L.D. in bloei, wanneer de planten ontbladerd en op een suikerhoudende voedingsbodem gekweekt worden (LONA, 72).

De remmende werking van het blad komt eveneens duidelijk naar voren bij de proeven over de invloed van het niet-photo-inductieve blad op de bloei bij o.a. *Kalanchoë bloszfeldiana* (HARDER, 37), *Perilla ocymoides* (CAJLACHJAN, 14), *Poinsettia* (VAN DER VEEN, 111), en bij de vele entingsproeven (zie MELCHERS en LANG, 82). Deze entingsproeven gelden veelal als bewijs voor het aanwezig zijn van een transportabele bloeistof. Het feit echter, dat bij *Beta vulgaris* (VÖCHTING, 113) en bij *Hedera helix* (DOORENBOS, 23) de generatieve partner onder invloed van de vegetatieve partner terugkeert in de vegetatieve phase, maant tot voorzichtigheid. En deze voorzichtigheid wordt onzekerheid, wanneer blijkt, dat de bloeistimulus alleen dàn overgaat, wanneer de vegetatieve partner ontbladerd wordt (VON DENFFER, 20). Immers is het, in verband met het bovenstaande, niet ondenkbaar, dat door het ontbladeren de bloeiremming wordt opgeheven en de bloeirealisatie mogelijk wordt door de assimilaten van het niet of minder remmende blad van de generatieve partner.

BÜNNING (9) concludeert uit waarnemingen aan verschillende gewassen in de tropen, dat de bloemen alleen dáár ontstaan, waar een blad óf voldoende oud is geworden óf afgevallen, respectievelijk verwijderd is. Met andere woorden, het jonge blad oefent een remmende invloed uit op de bloei. Dit bleek eveneens uit ontbladeringsproeven met *Soja hispida* 'Lincoln' (FISHER en LOOMIS, 26).

De remmende werking heeft niet plaats in het donker. Dit blijkt uit proeven met *Xanthium pennsylvanicum* (zie 64) en *Spinacia oleracea* (29), die een suikerbehandeling kregen, en met planten zoals *Hyoscyamus niger* (66), *Beta vulgaris* (25), *Phaseolus multiflorus* (129), *Phaseolus vulgaris*, erwten en aardappelen (69), die reserve-organen bezitten.

Wanneer het blad niet of weinig remt, dus wanneer de plant onder voor bloei gunstige omstandigheden staat, blijkt de minimale bladoppervlakte, nodig voor de bloei, zeer gering te zijn, b.v. bij *Kalanchoë* 1 cm^2 (ZIERIACKS, 129).

Welke is nu die remmende invloed van het blad? Vele gegevens wijzen in de richting van groeistof. Vermindering van de groeistofconcentratie of de vorming van anti-groeistoffen zou de bloemaanleg mogelijk maken (zie literatuur DE ZEEUW, 127). Het blijkt echter, dat niet altijd toediening van groeistof bloeiremmend werkt, terwijl de temperatuur bij de groeistofbehandeling een belangrijke rol kan spelen (LEOPOLD and GUERNSEY, 70). BÜNNING (8) zegt dan ook, dat de bloeiinductie zeer waarschijnlijk nog iets anders is dan de uitschakeling van een door groeistof veroorzaakte bloeiremming. De vraag of dit „iets anders" bestaat, en zo ja, wat dat dan is, is geheel open.

Om meer inzicht te krijgen in het remmende karakter van het blad en in zijn functie van assimilatenproducent, werden bij verschillende gewassen ontbladeringsproeven verricht.

Zie voor werkwijzen p. 6.

5.2. *Perilla crispa*

5.2.1. Inleiding

Uit proeven, beschreven op pp. 8–15, is gebleken, dat bloemaanleg mogelijk is bij alle toegepaste daglengten — 8–24 uur —, mits voor de daglengten vanaf 16 uur de lichtintensiteit laag genoeg was. Verder bleek, dat het minimale aantal bladparen vermindert met een afnemende lichtintensiteit. De assimilaten zijn onder deze omstandigheden dus niet de beperkende factor voor de bloemaanleg.

De toestand van het blad is belangrijk. LONA (73) toonde aan, dat, wanneer bladeren los van de moederplant de photoperiodieke behandeling (K.D., 10 uur) ondergaan en daarna op de moederplant teruggeënt worden, deze bladeren bij L.D. (17 uur) de moederplant tot bloemaanleg kunnen induceren. CAJLACHJAN (14) concludeerde, dat de remmende invloed van het L.D.blad gereduceerd wordt, wanneer de lichtintensiteit verminderd wordt.

Uit de entingsproeven van CAJLACHJAN en MOSHKOV (13, 15, 84, 85, 86) blijkt, dat het L.D.blad van de vegetatieve partner verwijderd moet worden, wil deze door de generatieve partner tot bloei gebracht kunnen worden.

5.2.2. Invloed ontbladering op bloemaanleg bij natuurlijke K.D. en L.D.

Allereerst werd nagegaan, of er een minimale bladoppervlakte voor de bloemaanleg bestaat en of verwijdering van blad bij natuurlijke K.D. en L.D. invloed heeft op de bloemaanleg.

Het bleek, dat gehele of gedeeltelijke ontbladering bij K.D. (8 uur natuurlijk daglicht) en bij L.D. (16 uur natuurlijk daglicht) geen invloed had op de bloemaanleg. De planten kregen vanaf de kieming de daglengtebehandeling, terwijl de te verwijderen bladeren zo spoedig mogelijk met een pincet verwijderd werden. Bij K.D. werden bij de gedeeltelijk en de niet ontbladerde planten op het zelfde tijdstip de bloemprimordia zichtbaar, de geheel ontbladerde planten stierven, voor dat ze bloemen konden aanleggen; één blad met een oppervlakte van 2 cm^2 was voldoende om bloemaanleg mogelijk te maken. Bij L.D. bleven alle planten vegetatief. Herhaling van de proef gaf het zelfde resultaat.

5.2.3. Invloed ontbladering op bloemaanleg bij L.D., lage lichtintensiteit

Proefserie 8

Photoperiode 18 uur, nyctoperiode 6 uur. Eén groep van 40 planten stond vanaf de kieming bij een lichtintensiteit van 280 $\mu W/cm^2$ ⌀ en een andere groep van 40 planten bij 1200 $\mu W/cm^2$ ⌀. Lichtbron: fluorescentie „warmtint" buizen. De temperatuur was gedurende de photoperiode 15–21 °C, gedurende de nyctoperiode 10–16 °C. Duur der behandeling 130 dagen. De cotylen werden niet verwijderd. Bij de gedeeltelijk ontbladerde planten liet men de planten eerst het gewenste aantal bladparen ontwikkelen, waarna de volgende bladparen in een zo vroeg mogelijk stadium verwijderd werden. Beide groepen werden gesplitst in 4 series van 10 planten: 1 serie met 3 bladparen, 1 serie met 2 bladparen, 1 serie met 1 bladpaar en 1 serie zonder bladeren.

Ondanks de lage lichtintensiteit en de soms diep ingrijpende ontbladering bleven de plantjes in leven. Zie voor de resultaten tabel 5.

TABEL 5. *Perilla crispa.* Invloed ontbladering op bloemaanleg bij L.D., twee verschillende lichtintensiteiten.
Perilla crispa. Influence of defoliation on flower initiation in L.D. at two different light intensities.

Behandeling *Treatment*	Gemiddeld aantal dagen vanaf zaai tot zichtbare bloemprimordia *Average number of days from sowing to macroscopic flower primordia*		Gemiddeld aantal bladparen *Average number of pairs of leaves*		Bladoppervlakte in cm^2 *Leaf surface in cm^2*	
	280 $\mu W/cm^2$ ⌀	1200	280	1200	280	1200
met 3 bladparen (*with 3 pairs of leaves* . . .	70	2	3	2	4,8	–
met 2 bladparen (*with 2 pairs of leaves*) . . .	70	22	3	22	3,6	–
met 1 bladpaar (*with 1 pair of leaves*)	69	22	3	22	1,6	–
zonder bladparen (*without pairs of leaves*)	105	2	3	2	0,5	–

Uit deze tabel blijkt duidelijk, dat ontbladering geen invloed heeft op de bloemaanleg, er valt noch een versnelling noch een vertraging te constateren,

zowel wat de tijd als het aantal bladparen betreft. Een uitzondering hierop maakt de serie zonder bladparen bij een lichtintensiteit van 280 μW/cm^2 Ø. Bij deze plantjes werden de bloemprimordia 5 weken later zichtbaar; het aantal bladparen bleef echter gelijk. De geringe hoeveelheid assimilaten is waarschijnlijk hiervoor verantwoordelijk. Uit de tabel zien we verder, dat een bladoppervlakte van 0,5 cm^2 (cotylen) voldoende is voor bloemaanleg.

De conclusie is, dat ontbladering bij K.D. en bij L.D., lage en hoge lichtintensiteit, geen invloed heeft op de bloemaanleg, en dat de minimale bladoppervlakte voor de bloei zeer klein is.

5.3. *Lycopersicum esculentum 'Ailsa Craig'*

5.3.1. Inleiding

Uit proeven, beschreven op pp. 15–16 bleek, dat bij een afnemende lichtintensiteit de planten meer bladeren vóór de eerste bloemtros aanlegden, dus langer vegetatief bleven. Eén verklaring hiervoor is, dat voor bloei een hoog energieniveau, i.c. bij een afnemende lichtintensiteit een groter aantal bladeren, vereist is. Het kan echter ook, dat de vegetatieve groei alle assimilaten voor zich zelf opeist en daardoor bloemaanleg niet mogelijk wordt. In het laatste geval zou een onderdrukken of een verminderen van de vegetatieve activiteit bloei mogelijk moeten maken. Deze opvatting wordt ondersteund door literatuurgegevens betreffende de bloeivervroegende en de bloeivermeerderende invloed van de groeiantagonist 2,3,5-trijoodbenzoëzuur (T.J.B.Z.).

ZIMMERMAN en HITCHCOCK (130, 131) constateerden, dat lage concentraties T.J.B.Z. (25–500 mg/l) het groei/bloei evenwicht sterk naar rechts verschuiven. Dit uitte zich in de vorming van meer bloemen — 1–35 bloemen per tros bij de behandelde tegen 3–5 bloemen per tros bij de onbehandelde planten —, in het ontstaan van bloemtrossen in plaats van bebladerde scheuten in de oksels der bladeren, in een vermindering van de apicale dominantie, waardoor het aantal okselscheuten groter werd, en in het niet of zwak uitgroeien van de sympodiale knop, waardoor echte eindstandige bloemtrossen ontstaan. DE WAARD en ROODENBURG (115) bevestigden het voorgaande en toonden verder aan, dat het aantal bladeren vóór de eerste bloemtros teruggebracht kan worden tot 2 à 3 door 6 dagen na het zaaien de jonge zaailingen te besproeien met een waterige T.J.B.Z.-oplossing van 200 mg/l. De onderdrukking van de vegetatieve groei was niet altijd volledig, soms ontwikkelden het eindvegetatiepunt en de oksel-vegetatiepunten na de besproeiing eerst nog een aantal kleine bladeren. Ten slotte toonde GORTER (30, 31) aan, dat bovengenoemde verschijnselen gepaard kunnen gaan met de vorming van ringfasciaties in stengel en bloemtros. Verschillende auteurs, o.a. ROODENBURG (100), spreken van de bloemvormende werking van het T.J.B.Z. Of dit juist is, valt te betwijfelen. Het is immers mogelijk, dat het effect van T.J.B.Z. op de vegetatieve activiteit, namelijk de reductie of onderdrukking ervan, de primaire oorzaak is van de vervroegde en versterkte bloei.

Bij het oriënterende onderzoek werden de volgende algemene waarnemingen verricht.

1. Het wegnemen van bladeren heeft geen invloed op het aantal bladeren, dat vóór de eerste bloemtros wordt aangelegd. Dit werd geconstateerd bij proe-

ven met natuurlijk daglicht in de zomer en bij proeven in de winter met kunstlicht van de volgende intensiteiten: 600, 800, 1200, 1300, 1500, 1650 en 1800 $\mu W/cm^2$ Ø.

2. Planten, waarbij behalve de cotylen alle bladeren zo vroeg mogelijk verwijderd werden, splitsen veel sneller hun bladeren af dan normaal bebladerde planten, waardoor de eerste bloemtros op een vroeger tijdstip gevormd kan worden (zie tabel 6).

TABEL 6. *Lycopersicum esculentum.* Invloed ontbladering op bloemaanleg. Photoperiode 18 uur; lichtbron: fluorescentie „warmtint" buizen; temperatuur photoperiode 20–25 °C, nyctoperiode 10–15 °C; aantal planten per behandeling 5.
Lycopersicum esculentum. Influence of defoliation on flower initiation. Photoperiod 18 hours; light source: fluorescent „warmtint" tubes; temperature photoperiod 20–25 °C, nyctoperiod 10–15 °C; number of plants per treatment 5.

Lichtintensiteit in $\mu W/cm^2$ Ø *Light intensity in $\mu W/cm^2$ Ø*	Gemiddeld aantal dagen vanaf zaai tot zichtbare bloemprimordia *Average number of days from sowing to macroscopic flower primordia*	
	met blad *with leaves*	zonder blad *without leaves*
800	96,6 ± 0,87	71,0 ± 4,62
1200	72,0 ± 0,31	47,0 ± 0,59
1500	60,0 ± 0,31	40,0 ± 0,84

3. De internodiën blijven bij ontbladerde planten kort. Dit is het gevolg van de snelle opeenvolging van het afsplitsen van bladprimordia (zie figuur 4 op Plaat 2, welke tevens een algemeen beeld geeft van de invloed van ontbladering).

4. Ontbladering veroorzaakt een sterke ontwikkeling van de okselscheuten.

5. Ontbladering heeft in het algemeen geen reducerende invloed op de generatieve activiteit. Zelfs planten, vanaf de zaai volledig en voortdurend ontbladerd, zijn in staat bloemtrossen aan te leggen en te doen uitgroeien (zie figuur 5 op Plaat 2). De hoeveelheid benodigde assimilaten blijkt dus voor de bloei laag te liggen.

In de volgende proeven werd op verschillende van bovengenoemde punten nader ingegaan.

5.3.2. Invloed ontbladering op het tijdstip van de aanleg der eerste bloemtros en op het aantal en de aard der bloemen

Proefserie 9

Zaai 26-11-1952. Natuurlijk daglicht, in de wintermaanden versterkt en aangevuld tot 's avonds 9 uur met fluorescentie „warmtint" buizen, intensiteit 1600 $\mu W/cm^2$ ⌀. Vanaf 1 April kregen de planten uitsluitend natuurlijk daglicht. De temperatuur in de kas werd geregeld volgens richtlijnen, die gelden voor de winterteelt van tomaten. Vijf series van ieder 8 planten kregen respectievelijk de volgende behandeling:

1. Contrôle, met blad;
2. – blad 7, e.v.;
3. – blad 5, e.v.;
4 – blad 3, e.v.;
5. zonder blad.

Bij alle behandelingen behielden de planten de cotylen. De te verwijderen bladeren werden in een zo vroeg mogelijk stadium met een pincet verwijderd. Na de tweede bloemtros werden de planten getopt. De tijdens de groei gevormde okselscheuten, behalve de sympodiale scheut, werden verwijderd.

Tijdens de groei bleek, dat hoe meer de planten ontbladerd werden, hoe onontbeerlijker de zaadlobben werden. Bij de geheel ontbladerde planten — behandeling nr 5 — bleven de zaadlobben tot Mei aan de planten zitten.

De resultaten zijn vermeld in tabel 7.

TABEL 7. *Lycopersicum esculentum.* Invloed ontbladering op bloemaanleg, uitgroei der tros en aantal bloemen.
Lycopersicum esculentum. Influence of defoliation on flower initiation, elongation of the cluster and number of flowers.

1	2	3	4	5	6	7
Nr Behandeling *Nr Treatment*	Gemiddeld aantal dagen vanaf zaai tot zichtbare bloemprimordia *Average number of days from sowing to macroscopic flower primordia*	Gemiddeld aantal dagen vanaf zichtbare bloemprimordia tot opengaan 1ste bloem *Average number of days from macroscopic flower prim. rdia to the opening of the first flower*	Gemiddeld aantal dagen vanaf zaai tot opengaan 1ste bloem *Average number of days from sowing to the opening of the first flower*	Gemiddeld aantal bloemen aan de *Average number of flowers on the*		
				1ste *1st*		2de tros *2nd cluster*
1. Contrôle, + blad *Controls, + leaves*	82,0	43,0	125,0	5		7
2. – blad 7, e.v. *– leaf 7, etc.*	68,2	35,8	104,0	6		10
3. – blad 5, e.v. *– leaf 5, etc.*	58,0	40,0	98,0	8		12
4. – blad 3, e.v. *– leaf 3, etc.*	58,0	32,0	90,0	8		15
5. zonder blad *without leaves*	48,8	12,2	61,0	15		getopt *decapitated*

Uit deze tabel blijkt, dat toenemende ontbladering een snellere aanleg der eerste bloemtros ten gevolge had. Tevens kan men er uit aflezen, dat een intensieve ontbladering — behandelingen 4 en 5 — ook de periode van zichtbare bloemprimordia tot het opengaan der eerste bloem verkort. Beide hebben tot gevolg, dat onder de gegeven omstandigheden de duur van de periode van zaai tot opengaan der eerste bloem door een volledige ontbladering tot minder dan de helft verkort wordt.

Het blijkt dus, dat door ontbladering de plant zich niet alleen sneller ontwikkelt, maar dat ook het uitgroeien van de bloemtros sneller plaats heeft. Dit feit, gevoegd bij de waarneming, dat, wanneer zich jong blad boven de bloemtros bevindt, het uitgroeien van de bloemtros niet of in geringe mate plaats heeft, doet het vermoeden rijzen, dat het jonge blad het uitgroeien van de bloemtros remt (zie proefserie 10).

Verder werd geconstateerd, dat met een toenemende ontbladering het *aantal* bloemen toeneemt (kolommen 6 en 7) en het aantal gezette vruchten afneemt.

Tenslotte bleek duidelijk, dat bij deze winterteelt de bloemen met een toenemende ontbladering „vegetatiever" werden (zie figuur 6 op Plaat 2). Dit drukte zich uit in een versterkte ontwikkeling van de kelk en in een reductie van de kroon en meeldraden. De bloemen bleken in het algemeen wel vrucht te kunnen zetten (zie figuur 7 op Plaat 3).

5.3.3. Invloed blad op het uitgroeien en het aantal bloemen van de eerste bloemtros

Proefserie 10

Zaai 7-2-1953. Tot 1 April werd het natuurlijk daglicht versterkt en aangevuld tot 's avonds 9 uur met fluorescentie „warmwit" buizen, intensiteit 1600 μW/cm² ⌀. Vanaf 1 April kregen de planten uitsluitend natuurlijk daglicht. De temperatuur in de kas werd geregeld volgens richtlijnen, die gelden voor de voorjaarsteelt van tomaten. Vijf series van ieder 8 planten, die respectievelijk de volgende behandeling kregen:

1. Contrôle, + bladeren vóór en na de eerste bloemtros;
2. – blad vóór, + bladeren ná de eerste bloemtros;
3. – blad vóór, + 4 bladeren ná de eerste bloemtros;
4. – blad vóór, + 2 bladeren ná de eerste bloemtros;
5. – blad vóór, – blad ná de eerste bloemtros.

Bij alle behandelingen behielden de planten de cotylen. De te verwijderen bladeren werden in een zo vroeg mogelijk stadium met een pincet verwijderd. Na de tweede bloemtros werden de planten getopt. De okselscheuten, behalve de sympodiale scheut, werden stelselmatig verwijderd.

Zie voor de resultaten tabel 8.

TABEL 8. *Lycopersicum esculentum.* Invloed ontbladering op het uitgroeien van de 1ste bloemtros en op het aantal bloemen van de 1ste en 2de bloemtros.
Lycopersicum esculentum. Influence of defoliation on the elongation of the 1st flower cluster and on the number of flowers of the 1st and 2nd flower cluster.

1	2	3	4	5	6	7
Nr *Nr*	Behandeling *Treatment*	Gemiddeld aantal dagen vanaf zaai tot zichtbare bloemprimordia *Average number of days from sowing to macroscopic flower primordia*	Gemiddeld aantal dagen vanaf zichtbare bloemprimordia tot opengaan 1ste bloem *Average number of days from macroscopic flower primordia to the opening of the first flower*	Gemiddeld aantal dagen vanaf zaai tot opengaan 1ste bloem *Average number of days from sowing to the opening of the first flower*	Gemiddeld aantal bloemen aan de *Average number of flowers on the*	
					1ste *1st*	2de tros *2nd cluster*
1.	Contrôle . . . . . *Controls*	54,0	45,0	99,0	6,1	7,5
2.	– blad vóór, + bladeren ná 1ste bloemtros . . . *– leaves before, + leaves after 1st flower cluster*	36,0	〃	〃	–	7,6
3.	– blad vóór, 4 bladeren ná 1ste bloemtros . . . *– leaves before, 4 leaves after 1st flower cluster*	36,0	62,0	98,0	6,7	15,6
4.	– blad vóór, 2 bladeren ná 1ste bloemtros . . . *– leaves before, 2 leaves after 1st flower cluster*	36,3	55,7	92,0	8,3	15,0
5.	– blad vóór, – blad ná 1ste bloemtros . . . . *– leaves before, – leaves after 1st flower cluster*	36,4	17,0	53,4	11,3	15,6

Uit deze tabel blijkt, dat bij de planten die vóór de eerste bloemtros ontbladerd werden, dus de behandelingen 2 t/m 5, de eerste bloemtros 36 dagen na de zaai zichtbaar werd; bij de contrôles was dit na 54 dagen. Vergelijken we

deze getallen met díe in tabel 7 (respectievelijk 48,8 en 82,0), dan zien we, dat de gehele ontwikkeling der plant sneller is, een gevolg van de betere groeiomstandigheden.

Bleef het blad of bleven enkele bladeren ná de eerste bloemtros zitten, dus bij de behandelingen 1 t/m 4, dan ontwikkelde de bloemtros zich tot een bepaald stadium, maar werd daarna in haar uitgroeien volledig geremd (zie figuur 8 op Plaat 3). De bladeren waren op dat moment 3–4 cm groot. Deze remming bleef voortdurend bestaan bij behandeling 2, dus wanneer na de eerste bloemtros niet ontbladerd werd. Bij behandeling 3 — 4 bladeren ná de eerste bloemtros — begonnen op 6/5/1953, dus 88 dagen na de zaai, de bloempjes van de eerste bloemtros zich zeer langzaam te openen; de bloemtrossteel verlengde zich echter niet.

Bij behandeling 4 — 2 bladeren ná eerste bloemtros — begon op 30/4/1953, dus 82 dagen na de zaai, de eerste bloemtros zich te strekken en werd de remming opgeheven (zie figuur 9 op Plaat 4); de twee bladeren waren op dat moment volgroeid (lengte 15–20 cm). Wanneer er geen bladeren na de eerste bloemtros waren, was er geen remming. Hoe meer bladeren boven de eerste bloemtros, hoe langer het duurde vóór dat de aangelegde bloemtros kon uitgroeien (zie kolom 4, tabel 8).

Omdat de planten na de tweede bloemtros getopt werden, werd het uitgroeien van de tweede bloemtros niet geremd.

De indruk werd verkregen, dat, zolang er zich groeiend blad vlak boven de bloemtros bevindt, het uitgroeien van de bloemtros geremd wordt; zodra het blad boven de bloemtros volgroeid is, verdwijnt de remming (zie ook volgende proeven).

Het aantal bloemen aan de eerste bloemtros neemt met toenemende ontbladering toe (zie kolom 6, tabel 8), mits het uitgroeien van de bloemtros niet geremd blijft. Het aantal bloemen aan de tweede bloemtros is bij de gedeeltelijk of geheel ontbladerde planten groter dan bij de bebladerde (zie kolom 7, tabel 8), zodat dus in het algemeen gezegd kan worden, dat ontbladering het aantal bloemen per tros doet toenemen.

Proefserie 11

In deze proef werd het aantal bladeren boven de eerste bloemtros in de verschillende series anders gevarieerd.

Zaai 8-4-1953. De planten kregen gedurende de gehele vegetatieperiode natuurlijk daglicht. Vijf series van ieder 8 planten:

1. – blad vóór, + bladeren ná 1ste bloemtros;
2. – blad vóór, 2 bladeren ná 1ste bloemtros;
3. – blad vóór, 1 blad ná 1ste bloemtros;
4. – blad vóór, ½ blad ná 1ste bloemtros;
5. – blad vóór, – blad ná 1ste bloemtros.

De planten werden getopt vóór de tweede bloemtros; de okselscheuten, behalve de sympodiale scheut, werden stelselmatig verwijderd.

Omdat alle planten tot aan de eerste bloemtros ontbladerd werden, werd bij hen op hetzelfde tijdstip, namelijk 30 dagen na de zaai, de eerste bloemtros zichtbaar.

Zie voor de resultaten tabel 9.

TABEL 9. *Lycopersicum esculentum.* Invloed ontbladering op het uitgroeien en op het aantal bloemen van de 1ste bloemtros.
Lycopersicum esculentum. Influence of defoliation on the elongation and on the number of flowers of the 1st flower cluster.

1	2	3	4	5	6
Nr *Nr*	Behandeling *Treatment*	Gemiddeld aantal dagen vanaf zichtbare bloemprimordia tot opengaan 1ste bloem *Average number of days from macroscopic flowerprimordia to the opening of the 1st flower*	Percentage open bloemen 46 dagen na zichtbare bloemprimordia *Percentage of open flowers* *46 days after macroscopic flower primordia*	60 dagen na *60 days*	Gemiddeld aantal bloemen + bloemknoppen *Average number of flowers and flower buds*
1.	– blad vóór, + bladeren ná 1ste bloemtros . . . *– leaves before, + leaves after 1st flower cluster*	78,0	0	0	5,6 ± 0,26
2.	– blad vóór, + 2 bladeren ná 1ste bloemtros . *– leaves before, + 2 leaves after 1st flower cluster*	38,3	19	56	10,6 ± 1,29
3.	– blad vóór, + 1 blad ná 1ste bloemtros . . . *– leaves before, + 1 leaf after 1st flower cluster*	31,5	40	47	9,5 ± 1,39
4.	– blad vóór, + ½ blad ná 1ste bloemtros . . . . *– leaves before, + ½ leaf after 1st flower cluster*	25,5	44	59	14,0 ± 1,91
5.	– blad vóór, – blad ná 1ste bloemtros . . . . *– leaves before, – leaves after 1st flower cluster*	17,8	74	77	17,6 ± 4,08

Uit deze tabel blijkt, dat het aantal dagen vanaf het zichtbaar worden der bloemtros tot aan het opengaan van de eerste bloem bij de verschillende behandelingen sterk uiteen liep. In tegenstelling tot de vorige proefserie komt nu bij behandeling nr 1, vergelijkbaar met behandeling nr 2 in tabel 8, de bloemtros uiteindelijk wèl tot uitgroeien; de remming blijft echter veel langer bestaan dan bij de andere behandelingen.Eveneens blijkt, dat hoe groter het aantal bladeren boven de eerste bloemtros, hoe sterker de remming op het uitlopen van deze tros (zie figuur 10 op Plaat 4). Zodra de bladeren volgroeid zijn of zodra men de groeiende scheut boven de tros verwijdert, houdt de remming op.

Op 23/6/1953 en op 10/7/1953, dus respectievelijk 46 en 60 dagen na het zichtbaar worden van de bloemtros, werden tellingen verricht van het aantal open bloemen en van het aantal bloemknoppen (zie kolommen 4, 5 en 6 van tabel 9). Het bleek, dat het aantal uitgegroeide bloemprimordia (bloemen + bloemknoppen) en het percentage open bloemen bij een vermindering van het aantal bladeren toeneemt. Dus: het groeiende blad boven de bloemtros remt zowel het uitgroeien van de tros als de ontwikkeling van bloemknop tot open bloem.

Resumerend: Ontbladering
1. stimuleert de okselscheutgroei,
2. vervroegt de bloemaanleg,
3. vergroot het aantal bloemen,
4. veroorzaakt „vegetatieve" bloemen,
5. heft de remming van het jonge blad op het uitgroeien van de bloemtros op.

Een onderdrukken van de vegetatieve activiteit door ontbladering geeft de plant dus een sterk generatieve tendens.

Uit het bovenstaande kan men verder concluderen, dat men met ontbladering in principe hetzelfde bereikt als met behandeling met T.J.B.Z. Dit wijst er mijns inziens op, dat T.J.B.Z. geen bloemvormende werking heeft, maar een groei-onderdrukkende werking in díe zin, dat er een verschuiving plaats heeft in de correlatieve verhoudingen tussen bloemtros en bladvormende spruit (RODENBURG, 100, p. 304); zie verder p. 36.

5.4. *Phaseolus vulgaris ‚Vroege Wagenaar'*

5.4.1. Inleiding

Uit proeven, beschreven op pp. 16–19, is gebleken, dat de *bloemaanleg* bij *Phaseolus vulgaris* 'Vroege Wagenaar' niet te beïnvloeden is door de factoren lichtintensiteit, daglengte en ontlobbing. Wel werd een invloed op het *aantal* bloemen gevonden: het aantal bloemen neemt af met een verlaging van de lichtintensiteit en met een toenemende ontlobbing. De vraag rees, of een vermindering van het bladoppervlak een zelfde effect zou hebben. Evenals bij de tomaat, geeft de literatuur aanwijzingen in tegengestelde richting. Nadat KRAUS en MITCHELL (55), WHITING en MURRAY (120) en SNIJDER (106) een vermindering van de groeiactiviteit door de groei-antagonist T.J.B.Z. geconstateerd hadden, toonde GORTER (32) duidelijk aan, dat T.J.B.Z. het aantal bloemen vergroot.

5.4.2. Invloed ontbladering op de bloemaanleg

Proefserie 12

Zaai 11-7-1952. Natuurlijk daglicht. Temperatuur gedurende de photoperiode 17–23 °C (op zonnige dagen hoger), gedurende de nyctoperiode 12–18 °C. Drie series van ieder 10 planten:
1. 1 enkelvoudige en 4 samengestelde bladeren;
2. 2 enkelvoudige en geen samengestelde bladeren;
3. zonder blad.

Bij alle 3 series werd geconstateerd, dat de eindstandige bloemtros na 4 samengestelde bladeren werd aangelegd, dus er is geen invloed van het ontbladeren op de bloemaanleg. Dit is in overeenstemming met het op p. 18 vermelde resultaat, dat de ontwikkeling van de hoofdscheut volledig in het zaad is vastgelegd.

Verder bleek, dat het *aantal* open bloemen bij de tweede serie planten aanzienlijk groter was dan bij de andere series; de aantallen waren voor de drie series respectievelijk 22, 60 en 4 (globale telling). Vermeld zij, dat de bloemen na de telling niet verwijderd werden. Hierdoor werd de telling bemoeilijkt, terwijl de vruchtzetting en -uitgroei, die vooral bij de niet-ontbladerde planten plaats hadden, mogelijkerwijze de ontwikkeling van meer bloemprimordia tot open bloemen verhinderd hadden. Bij de volgende proeven werden daarom de open bloemen na de telling verwijderd.

5.4.3. Invloed ontbladering op het aantal bloemen

Proefserie 13

Zaai 27-8-1952. Natuurlijk daglicht. Temperatuur gedurende de photoperiode 20–25 °C, gedurende de nyctoperiode 15–20 °C. De planten werden ingedeeld in 3 secties van ieder 5 groepen. Elke groep bestond uit 6 planten. In de secties bleef per sectie het aantal enkelvoudige bladeren (het eerste getal van elke combinatie) constant en variëerde het aantal samengestelde bladeren (het tweede getal van elke combinatie).

Sectie I: 2 + 4, 2 + 3, 2 + 2, 2 + 1, 2 + 0;
Sectie II: 1 + 4, 1 + 3, 1 + 2, 1 + 1, 1 + 0;
Sectie III: 0 + 4, 0 + 3, 0 + 2, 0 + 1, 0 + 0;

Van de eventueel gevormde okselscheuten werden bij alle groepen de bladeren verwijderd. Elke dag, behalve des Zondags, werden bloeiwaarnemingen verricht. Na het opengaan werden de bloemen geteld en vervolgens weggenomen. De telling geschiedde voor elke oksel apart, behalve voor de oksels der cotylen, die gesommeerd werden. Na afloop van de bloei werden de stengellengten en de bladoppervlakten gemeten.

Bij ontbladering lopen de okselscheuten uit, hetgeen wijst op een vermindering van de apicale dominantie. De bloei begon voor alle groepen op 30/9/1952. De bloeiperiode duurde 11 weken; bij de tellingen werden in de 11de week van de bloei de grote bloemknoppen meegeteld. De 3-dimensionale grafieken in figuur 11 geven het verband aan tussen het aantal bladeren (abscis), het aantal bloemen (ordinaat) en de datum (as ⊥ vlak van tekening). Op elke datum werden alle, in de voorafgaande perioden gevormde, bloemen gesommeerd. Tabel 10 geeft voor elke groep het aantal open bloemen, dat er tijdens de bloeiperiode per week wordt bijgevormd, terwijl tabel 11 een overzicht geeft van het aandeel van de verschillende okselscheuten in de bloemproductie. In de laatste tabel werd de eindtros gerekend bij de oksel van het vierde samengestelde blad; de bloemen, gevormd in de oksels van de cotylen, werden gesommeerd en vermeld in de kolom cot.; I = 1ste enkelvoudige blad; II = 2de enkelvoudige blad; 1, 2, 3 en 4 zijn de samengestelde bladeren. [1]) = het bijbehorende blad werd verwijderd.

Uit deze tabellen en grafieken blijkt het volgende:

Sectie I: Het aantal bloemen is niet gecorreleerd met het aantal bladeren. Wanneer de planten ver genoeg ontbladerd worden (2 + 1 en 2 + 0), dan neemt het aantal bloemen sterk toe (figuur 11). Vooral in de eerste twee weken van de bloei is het aantal bloemen bij de vèr-ontbladerde planten groot (zie vetgedrukte getallen in tabel 10). In de 6de en 7de week zien we bij de groep 2 + 1 weer een maximum, niet bij de groep 2 + 0. Dit laatste, en het feit, dat voor de rest van de bloeiperiode de vèr-ontbladerde planten achterblijven bij de niet- en zwakontbladerde planten, is waarschijnlijk het gevolg van een gebrek aan assimilaten: de bloemknoppen worden wel aangelegd, maar kunnen niet uitgroeien. Verder blijkt, dat de oksels van de cotylen verantwoordelijk zijn voor de productie van het hogere aantal bloemen (tabel 11).

Sectie II: Een zelfde tendens, hoewel niet zo uitgesproken als bij sectie I. Hier eveneens een sprongsgewijze toename van het aantal bloemen bij de groep 1 + 1 (figuur 11). De groep 1 + 0 geeft in de eerste week van de bloei het grootste aantal bloemen, maar blijft daarna achter (assimilaten!), zie tabel 10. Het tekort aan assimilaten doet zich hier eerder gevoelen dan bij sectie I, wat eveneens blijkt uit het feit, dat in de 6de en 7de week van de bloei bij de groep 1 + 1 geen maximum aangetroffen wordt. Uit tabel 11 blijkt, dat de oksels van de cotylen weer een belangrijke bijdrage leveren tot het hogere aantal bloemen; vergelijk daartoe de groepen 1 + 2 en 1 + 1.

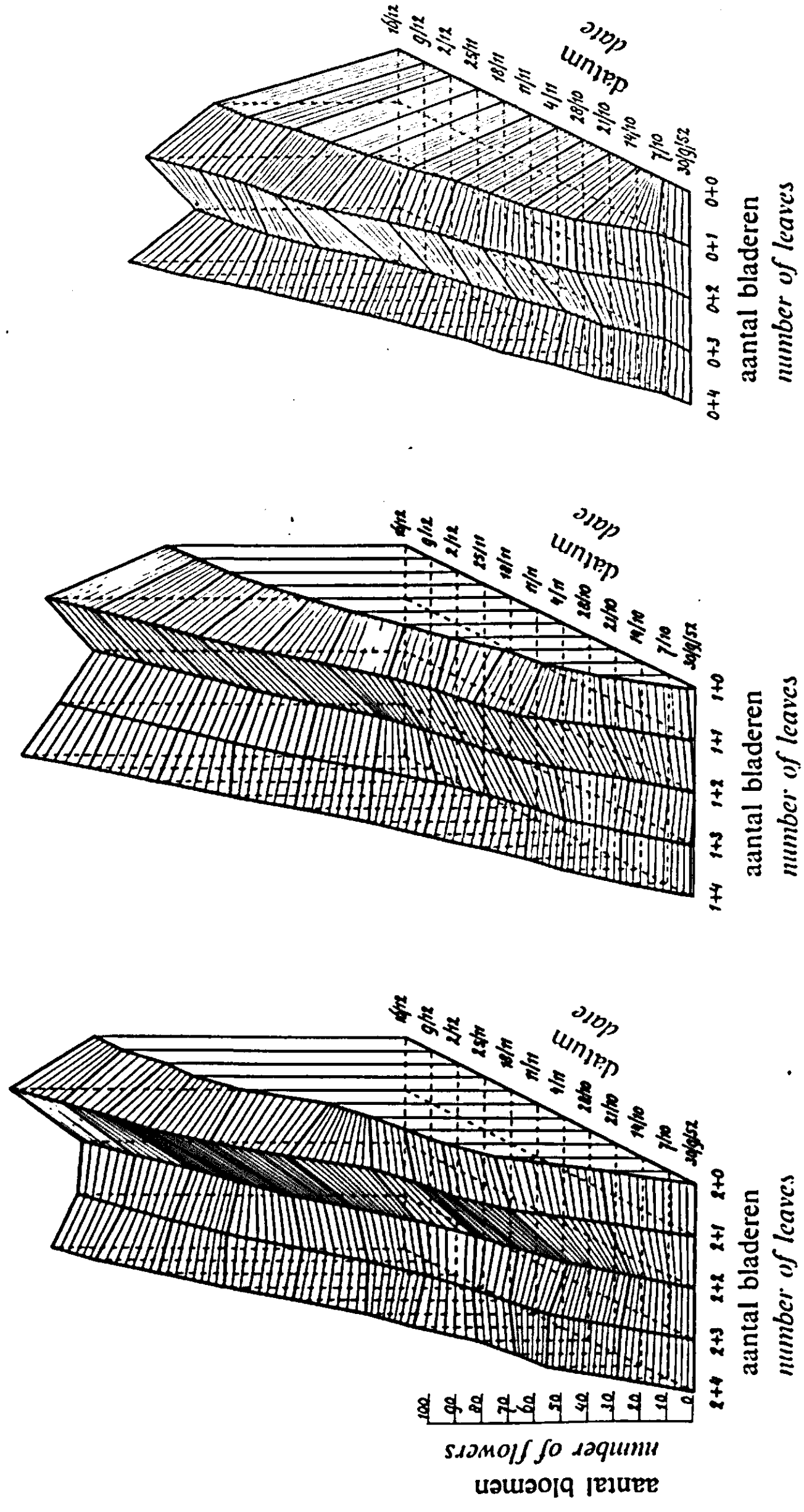


FIG. 11. *Phaseolus vulgaris*. Invloed ontbladering op het aantal bloemen.
Fig. 11. Phaseolus vulgaris. Influence of defoliation on the number of flowers.

Sectie III: In deze sectie doet het tekort aan assimilaten zich nog eerder gelden. Zien we in de eerste week van de bloei nog, dat de groep 0 + 1 het grootste aantal bloemen produceert, daarna blijft deze groep sterk achter (tabel 10). Bij vergelijking van de groepen 0 + 3 en 0 + 2 blijkt, dat de sprongsgewijze toename in aantal bloemen gehandhaafd blijft (figuur 11). Deze toename wordt veroorzaakt door een grotere bloemproductie in de oksels van de cotylen (tabel 11).

TABEL 10. *Phaseolus vulgaris.* Invloed ontbladering op het aantal bloemen.
Phaseolus vulgaris. Influence of defoliation on the number of flowers.

Behandeling *Treatment*	Het gemiddeld aantal bloemen, dat gevormd wordt in de ... week *Average number of flowers, formed in the ... week*											Totaal *Total*
	1ste *1st*	2de *2nd*	3de *3rd*	4de *4th*	5de *5th*	6de *6th*	7de *7th*	8ste *8th*	9de *9th*	10de *10th*	11de *11th*	
Sectie I: (*Section I:*)												
2 + 4	18	17	2	4	14	8	17	17	14	14	18	143
2 + 3	17	18	5	4	7	12	16	18	11	8	18	134
2 + 2	14	14	9	6	12	13	13	11	8	11	16	127
2 + 1	**22**	**28**	11	5	6	**22**	**20**	13	6	6	22	161
2 + 0	**26**	**30**	10	4	3	16	13	8	1	6	12	129
Sectie II: (*Section II:*)												
1 + 4	17	12	4	7	10	12	18	15	17	16	28	156
1 + 3	17	11	3	6	10	13	17	16	11	15	20	139
1 + 2	15	17	10	5	5	7	13	12	11	12	14	121
1 + 1	**23**	**23**	7	4	8	14	14	14	17	12	10	146
1 + 0	**26**	12	4	11	7	10	6	6	4	3	3	92
Sectie III: (*Section III:*)												
0 + 4	14	7	10	5	9	9	13	11	15	9	0	109
0 + 3	13	4	8	7	5	8	15	10	13	3	0	86
0 + 2	**23**	9	6	7	10	16	15	5	7	10	0	108
0 + 1	**24**	8	4	2	10	6	4	9	8	3	0	78
0 + 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

TABEL 11. *Phaseolus vulgaris.* Invloed ontbladering op het aantal bloemen.
Phaseolus vulgaris. Influence of defoliation on the number of flowers.

Behandeling *Treatment*	Het gemiddeld aantal bloemen, dat gevormd wordt in de oksel van het ... blad *Average number of flowers, formed in the axil of the ... leaf*						
	cot.	I	II	1	2	3	4
Sectie I: (*Section I:*)							
2 + 4	27	31	33	13	12	12	15
2 + 3	17	31	29	14	18	10	15[1])
2 + 2	20	27	25	16	12	12[1])	15[1])
2 + 1	**53**	28	30	16	10[1])	10[1])	14[1])
2 + 0	38	20	18	10[1])	14[1])	16[1])	13[1])
Sectie II: (*Section II:*)							
1 + 4	35	34	23[1])	17	15	15	17
1 + 3	23	33	25[1])	13	17	14	14[1])
1 + 2	26	28	28[1])	12	8	5[1])	14[1])
1 + 1	**36**	33	22[1])	16	12[1])	9[1])	18[1])
1 + 0	15	10	11[1])	7[1])	17[1])	17[1])	15[1])
Sectie III: (*Section III:*)							
0 + 4	18	48[1])		14	6	6	17
0 + 3	12	14[1])		14	16	10	20[1])
0 + 2	**31**	29[1])		16	11	5[1])	16[1])
0 + 1	31	20[1])		5	6[1])	4[1])	12[1])
0 + 0	0	0[1])		0[1])	0[1])	0[1])	0[1])

In het algemeen kan dus gezegd worden, dat ontbladering een toename van de bloeicapaciteit veroorzaakt, maar dat bij een te sterke reductie van het bladoppervlak de hoeveelheid assimilaten limiterend gaat werken ten opzichte van een volledige realisatie van deze capaciteit.

Verder blijkt uit tabel 11, dat het al of niet verwijderen van een blad weinig invloed heeft op de bloemproductie in de oksel van dat blad.

Tabel 12 geeft tenslotte het verband tussen het aantal bloemen, de stengellengten en de bladoppervlakten.

TABEL 12. *Phaseolus vulgaris.* Invloed ontbladering op aantal bloemen, stengellengte en bladoppervlakte.
Phaseolus vulgaris. Influence of defoliation on number of flowers, stem length and leaf surface.

Behandeling *Treatment*	Gemiddeld aantal bloemen *Average number of flowers*	Gemiddelde stengellengte in cm *Average stem length in cm*	Gemiddelde bladoppervlakte in cm^2 *Average leaf surface in* cm^2
Sectie I: (*Section I:*)			
2 + 4	143	27,3 ± 2,1	790 ± 72
2 + 3	134	27,7 ± 1,3	704 ± 23
2 + 2	127	25,8 ± 2,7	570 ± 30
2 + 1	161	19,4 ± 1,4	365 ± 25
2 + 0	129	16,5 ± 0,7	154 ± 9
Sectie II: (*Section II:*)			
1 + 4	156	27,1 ± 1,1	718 ± 27
1 + 3	139	27,0 ± 2,9	710 ± 40
1 + 2	121	24,5 ± 1,9	453 ± 31
1 + 1	146	21,1 ± 1,4	300 ± 30
1 + 0	92	18,0 ± 1,4	112 ± 8
Sectie III: (*Section III:*)			
0 + 4	109	18,6 ± 0,5	420 ± 37
0 + 3	86	17,4 ± 1,3	289 ± 15
0 + 2	108	15,4 ± 0,2	202 ± 18
0 + 1	78	12,0 ± 0,8	100 ± 11
0 + 0	0	–	–

Uit deze tabel blijkt, dat er geen enkele directe correlatie bestaat tussen het aantal bloemen enerzijds en de bladoppervlakte, respectievelijk de stengellengte, anderzijds. Een afnemende bladoppervlakte gaat wel gepaard met een afnemende stengellengte.

Proefserie 14. In proefserie 13 werd geen aandacht geschonken aan de functie van de okselscheutbladeren; deze werden namelijk steeds verwijderd. Aan dit punt werd in deze proef speciale aandacht besteed.

Zaai 2-3-1953. Natuurlijk daglicht. Temperatuur gedurende de photoperiode 17–22 °C, gedurende de nyctoperiode 13–16 °C. Zeventien groepen van ieder 10 planten. Alle groepen legden 4 samengestelde bladeren aan; het 4de blad kwam echter niet tot ontwikkeling. In deze groepen werd het aantal bladeren, enkelvoudig of samengesteld, gevarieerd, terwijl al dan niet de okselscheuten ontbladerd werden. De volgende symbolen werden gebruikt:
E = enkelvoudig blad;
S = samengesteld blad;
O = okselscheutblad.
De controle, die dus niet ontbladerd was, werd als volgt aangeduid: $E_{1+,2+}$ $S_{1+,2+,3+}$ O_{+}. Bij het verwijderen van een blad veranderde het + teken in een – teken.
Drie maal per week werden bloeiwaarnemingen verricht. Na het opengaan werden de bloemen geteld en verwijderd; voor elke bladoksel werden weer aparte bloemtellingen verricht.

Op 20/4/1953 begonnen alle groepen gelijktijdig te bloeien; de bloeiperiode duurde 9 weken. Deze bloeiperiode werd niet, zoals bij de vorige proef, bij alle

groepen gekenmerkt door twee maxima, gescheiden door een minimum; dit was alleen het geval bij de sterk ontbladerde groepen.

In tabel 13 wordt een overzicht gegeven van het gemiddeld aantal open bloemen, dat er in de verschillende weken van de bloei per plant gevormd werd.

TABEL 13. *Phaseolus vulgaris.* Invloed ontbladering op het aantal bloemen.
Phaseolus vulgaris. Influence of defoliation on the number of flowers.

Behandeling hoofdscheut *Treatment main shoot* *E = simple leaf* *S = composed leaf*	Gemiddeld aantal bloemen, gevormd in de ... week van de bloeiperiode; planten met en zonder okselscheutblad *Average number of flowers, formed in the ... week of the flowering period; plants with and without leaves on the axillary shoots (0+ and 0–)*									
	1ste *1st*	2de *2nd*	3de *3rd*	4de *4th*	5de *5th*	6de *6th*	7de *7th*	8ste *8th*	9de week *9th week*	Totaal *Total*
	0+ 0–	0+ 0–	0+ 0–	0+ 0–	0+ 0–	0+ 0–	0+ 0–	0+ 0–	0+ 0–	0+ 0–
$E_{1+,2+}$ $S_{1+,2+,3+}$	9 13	8 10	3 7	5 9	9 17	5 12	7 17	9 **16**	13 **12**	68 113
$E_{1+,2+}$ $S_{1-,2+,3+}$	10 12	3 8	3 13	4 14	10 26	2 **16**	4 **22**	7 14	10 8	53 133
$E_{1+,2+}$ $S_{1+,2+,3-}$	11 13	6 12	2 16	4 **21**	7 **39**	4 10	8 11	8 14	6 12	54 148
$E_{1+,2+}$ $S_{1-,2-,3+}$	11 12	4 11	7 13	8 19	10 19	8 12	7 15	8 13	9 6	72 120
$E_{1+,2+}$ $S_{1-,2+,3-}$	12 15	3 15	6 15	4 15	10 21	7 7	8 11	7 9	5 5	62 114
$E_{1+,2+}$ $S_{1+,2-,3-}$	7 15	7 16	3 **17**	10 19	13 22	5 8	7 12	9 12	8 5	69 124
$E_{1+,2+}$ $S_{1-,2-,3-}$	10 26	6 **23**	7 11	9 4	8 17	8 7	7 8	11 6	6 1	72 103
$E_{1-,2+}$ $S_{1-,2-,3-}$	6 **28**	5 14	4 3	5 8	8 18	4 2	7 5	8 3	4 1	51 82
$E_{1-,2-}$ $S_{1-,2-,3-}$	2	1	†	–	–	–	–	–	–	3

Wanneer we voor elke groep de kolommen 0+ (met okselscheutblad) en 0– (zonder okselscheutblad) vergelijken, dan zien we, dat ontbladering van de okselscheuten gedurende een bepaald aantal weken een bloemvermeerderend effect heeft. Bij de niet-ontbladerde groep is dit 8 weken, bij de meest-ontbladerde groep 4 weken; de geheel-ontbladerde groep sterft af en wordt daardoor buiten beschouwing gelaten. Hieruit volgt, dat de invloed van ontbladering der okselscheuten het langst merkbaar is bij die planten, waarbij de hoofdscheut weinig of niet ontbladerd is. Hoe meer de hoofdscheut ontbladerd is, hoe sneller een gebrek aan assimilaten de realisatie van de bloemvermeerderende invloed onmogelijk maakt. Aan de andere kant blijkt uit tabel 13, dat de invloed van ontbladering der okselscheut bij een toenemende ontbladering van de hoofdscheut explosiever wordt. Dat wil zeggen, dat in de eerste week het grootste aantal bloemen bij de meest ontbladerde groep wordt gevonden, namelijk 28. Uit genoemde feiten volgt, dat het grootste aantal bloemen in een bepaalde week bij het voortschrijden der bloeiperiode op de tabel naar boven verschuift, zodat deze aantallen — in de tabel vet gedrukt — ongeveer te vinden zijn op de diagonaal van links onder naar rechts boven.

De conclusie is, dat de bloemvermeerderende invloed van ontbladering der okselscheut bij een toenemende ontbladering der hoofdscheut sterker wordt, maar dat ze het langst merkbaar blijft bij de groepen, waarbij de hoofdscheut weinig of niet ontbladerd is. De assimilaten spelen dus in zoverre een rol, dat ze nodig zijn voor het realiseren van de bloemvermeerderende invloed. Daar echter ontbladering gekoppeld is aan een reductie van het assimilatieoppervlak, is een scheiding van beide invloeden moeilijk.

Over de oorzaak van de bloemvermeerdering het volgende. Zoals gezegd, veroorzaakt de ontbladering van de hoofdscheut een sterke okselscheutontwikkeling. Hierdoor wordt het aantal actief-delende weefsels vergroot en is de kans

op meer bloemen groter. Deze kans wordt gerealiseerd, wanneer de bladontwikkeling onderdrukt wordt.

6. HET ANTAGONISME TUSSEN VEGETATIEVE EN GENERATIEVE ACTIVITEIT

Vegetatieve activiteit is het ontstaan en het uitgroeien van vegetatieve organen; generatieve activiteit is het ontstaan en het uitgroeien van generatieve organen.

Algemeen kan men waarnemen, dat er een antagonisme heerst tussen genoemde activiteiten. Een antagonisme, dat niet zó streng is, dat deze activiteiten elkaar uitsluiten, maar toch groot genoeg om de volle aandacht te krijgen.

KLEBS (50, 51) beschreef dit antagonisme en kwam o.a. tot de volgende uitspraken: „So lange es praktisch möglich ist, die Bedingungen für eine bestimmte Formbildung, z.B. für das vegetative Wachstum konstant zu erhalten, so lange musz die Pflanze sich in dieser Form erhalten..." en „In der spezifischen Struktur der Pflanzen, in der alle sichtbaren Eigenschaften der Potenz nach vorhanden sind, liegt nichts, was einen bestimmten Entwickelungsgang notwendig verursacht. In letzter Linie entscheidet die Auszenwelt darüber, welche von den verschiedenen möglichen Entwickelungsformen verwirklicht wird."

Bij KLEBS valt dus de nadruk op: 1. in potentie zijn vegetatieve en generatieve ontwikkeling altijd in de plant aanwezig, 2. het hangt van het milieu af welke ontwikkeling gerealiseerd wordt, 3. het verschil tussen vegetatieve en generatieve ontwikkeling is een kwantitatief verschil. Uit zijn proeven met bacteriën, myxomyceten, schimmels, algen en hogere planten blijkt, dat een onderdrukken van de vegetatieve activiteit aanleiding geeft tot generatieve activiteit (45, 46, 47, 48, 49, 50). Het onderdrukken van de vegetatieve activiteit had op vele manieren plaats, b.v. door 1. het organisme, na een voorafgaande goede voeding, honger te laten leiden (*Bacillus subtilus*, *Saccharomyces cerevisiae*, *Saprolegnia mixta*), 2. geringe N-bemesting (*Sempervivum funkii*), 3. vermindering van de lichtintensiteit (*Vaucheria repens* e.a.), 4. vermindering van het zuurstofgehalte (*Vaucheria clavata* e.a.), 5. verlaging van de temperatuur (*Bumileria sicula*, *Glechoma*). MAXIMOW (79) stelt de generatieve ontwikkeling eveneens antagonistisch ten opzichte van de vegetatieve activiteit. VON DENFFER (20, p. 301) zegt, dat dit antagonisme zijn morphologische grond heeft in het volgende feit: „Jede seitliche Anlage am Vegetationskegel spaltet sich nämlich frühzeitig in zwei Teile: einen halbmondförmigen Wulst – die Anlage des Tragblattes –, und eine mehr oder weniger Knopfförmige Sproszanlage – den Achseltrieb. Bei vorherrschender vegetativer Tendenz entwickelt sich in der Regel zunächst nur das Tragblatt... Bei überwiegend reproduktiver Tendenz hingegen wird alle Kraft von vornherein in den Achselsprosz geleitet, der sodann als Kurztrieb die charakterische Ausgestaltung einer Blüte erfährt... Ist die Tendenz zur Blütenbildung zu schwach, so können recht absonderliche Übergangsformen entstehen..."

Met deze zienswijzen als grondslag komt het bloeiproces, mijns inziens, in een helderder daglicht te staan. Hier volgen enkele theoretische gevolgtrekkingen:

1. *Jeugdphase*. De jeugdphase in het algemeen is de periode vanaf de zaai, waarin de plant niet door bloei-inducerende omstandigheden tot bloei gebracht kan worden. De vegetatieve activiteit domineert zo sterk, dat bloei onmogelijk is.

2. *Bloei-inductie.* De bloei-inductie is de, uiterlijk onzichtbare, voorbereidende werking voor de bloei. Deze kan alleen plaats vinden, wanneer de plant uit de jeugdphase is, hetgeen verklaard kan worden door de waarneming, dat bij het ouder worden van de planten de vegetatieve activiteit geringer wordt. Voor K.D.planten is een extra terugdringing van de vegetatieve activiteit noodzakelijk, welke bereikt wordt door K.D.; bij deze planten is de groeistof voornamelijk de beperkende factor (zie p. 37).

3. *Bloei-realisatie.* De bloei-realisatie (morphologische bloemknopvorming) is hoofdzakelijk afhankelijk van het feit of hiervoor energetische stoffen beschikbaar zijn. Bij niet-K.D.planten wordt bloeirealisatie mogelijk vanaf het moment, dat de ontwikkeling van het blad niet alle energie meer voor zich opeist. De aanwezigheid van een relatief groot aantal physiologisch jonge bladeren werkt hierbij remmend. Bij K.D.planten wordt bloeirealisatie mogelijk, wanneer er na een extra terugdringing van de vegetatieve activiteit, waardoor de bladafsplitsing onderdrukt wordt, energetische stoffen aanwezig zijn. Dikwijls blijft tijdens de periode der bloeirealisatie een zekere terugdringing van de vegetatieve activiteit noodzakelijk, omdat anders een vegetatieve terugslag optreedt (*Kalanchoë*, 41; *Cynosurus cristatus*, 123; *Perilla*, 75).

Resumerend: bij de niet-K.D.planten is het zich ontwikkelende blad de bloeiremmende factor, terwijl bij de K.D.planten een factor, die de bladafsplitsing bevordert en die uit het blad afkomstig is, bloeiremmend werkt.

Het bovenstaande wordt ondersteund door o.a. de volgende waarnemingen:

1. Bloeiende spruiten vertonen verouderingsverschijnselen: een vermindering van de cambium-activiteit en een daarmee gepaard gaande verhouting van de cellen, b.v. *Kalanchoë* (21).

2. De bloemen van generatieve planten vertonen in voor bloei ongunstige omstandigheden vaak een vegetatieve terugslag (zie boven); deze terugslag vindt ook plaats, wanneer vegetatietoppen, op het punt van generatief worden, aangetast worden door galverwekkers; deze galverwekkers brengen waarschijnlijk groeistof in de vegetatietoppen (21, 22).

3. Generatieve stekken bewortelen moeilijker dan vegetatieve stekken (21, 98). In veel gevallen bloeien stekken eerder dan de moederplanten, b.v. *Rhododendron praecox*, *Cytisus*, *Berberis* en *Weigelia* (practijkwaarnemingen).

4. Een overdadige vegetatieve groei gaat gepaard met een bloeireductie, b.v. *Lycopersicum esculentum*, *Cucumus sativus*, *Tropaeolum majus*, etc. (practijkwaarnemingen).

5. Jong blad remt de bloemvorming, b.v. *Theobromo cacao*, terwijl bij *Hevea brasiliensis*, *Tectona grandis* en *Jacaranda rhombifolia* de bloei optreedt, wanneer de bomen min of meer kaal komen te staan (9).

6. Vele meerjarige planten leggen de bloemen aan op een tijdstip, dat de vegetatieve activiteit sterk verminderd of nul geworden is, b.v. appel (10), peer (77), *Syringa* (76), *Prunus triloba* (practijkwaarneming), bloembollen, etc. Bij appel houdt de vegetatieve groei bij volwassen bomen eind Juni op, terwijl bij jonge zaailingen de groei doorgaat tot in Augustus/September. Dit is misschien de oorzaak van de langdurige jeugdphase.

Practische maatregelen in de fruitteelt, zoals het enten en oculeren op zwakgroeiende onderstammen, verminderen de vegetatieve activiteit en vervroegen daardoor de vruchtbaarheid.

7. De cultuurmaatregelen in de groenteteelt, die gericht zijn op een vroegere

bloei, zijn eveneens terug te brengen op een vermindering van de vegetatieve activiteit, b.v. tomaat: herhaald verspenen en verpotten, relatief weinig N en relatief veel P, direct na het uitplanten weinig water vooral op groeikrachtige gronden, relatief lage luchttemperatuur vooral wanneer er weinig licht is; komkommer: vroegere vruchtbaarheid door een weinig groeikrachtige grond, door snoei, door droogte, door relatief lage luchttemperatuur; sla en andijvie: groeistagnatie door een droge periode doet de planten vroeger schieten.

Al deze waarnemingen illustreren het antagonisme tussen vegetatieve en generatieve activiteit.

Tevens vormen de resultaten van de, in het voorgaande, beschreven proeven een ondersteuning van de op pp. 34–35 gegeven beschouwingen.

Kort samengevat zijn deze resultaten:

Lage lichtintensiteit	Ontbladering	T.J.B.Z.-toediening	Groeistoftoediening
bloeibevorderend (Perilla)	geen invloed	geen invloed (110)	bloeiremmend (2)
niet bloeibevorderend (tomaat en boon)	bloeibevorderend	bloeibevorderend (30,32)	geen invloed (128)

Wanneer dus de lage lichtintensiteit bloeibevorderend werkt, dan blijkt, dat de plant ten aanzien van de bloei niet reageert op ontbladering of op toediening van T.J.B.Z., en wel op groeistoftoediening. Wanneer de lage lichtintensiteit niet bloeibevorderend werkt, dan reageert de plant ten aanzien van de bloei wel op ontbladering en toediening van T.J.B.Z., maar niet op groeistoftoediening. Met andere woorden, de werking van T.J.B.Z. is niet gecorreleerd met groeistof, maar wel met ontbladering. T.J.B.Z. zou dus in de eerste plaats een stof zijn, die de bladvorming onderdrukt en niet een antigroeistof.

Bij *Perilla* remt de groeistof, maar niet het zich ontwikkelende blad. Een hoge groeistofconcentratie is waarschijnlijk de op p. 35 genoemde factor, die de bladafsplitsing bevordert. Deze hoge groeistofconcentratie wordt dan door een lage lichtintensiteit zodanig verlaagd, dat bloei-inductie bij L.D. mogelijk wordt. Het extra terugdringen van de vegetatieve activiteit komt dus neer op een verlaging van het groeistofniveau.

Bij *Lycopersicum esculentum* en *Phaseolus vulgaris* remt het zich ontwikkelende blad. Zodra dit blad verwijderd wordt of zodra het volgroeid is, met andere woorden wanneer de bladontwikkeling niet alle energie meer voor zich opeist, is bloeirealisatie mogelijk.

In dit verband is het frappant te constateren, dat:

1. bij alle onderzochte K.D.planten de groeistoftoediening bloeiremmend werkt, terwijl de T.J.B.Z. geen directe invloed op de bloemaanleg uitoefent – uitgezonderd bij *Xanthium*, welk geval echter discutabel is (zie 127);

2. bij alle onderzochte L.D.planten de groeistof niet direct, maar via de vegetatieve ontwikkeling der plant, de bloei beïnvloedt;

3. T.J.B.Z. tot nu toe alleen op niet-K.D.planten bloeibevorderend werkt.

Het is dus niet onmogelijk, dat het bovengenoemde verschil in bloeireactie tussen *Perilla* enerzijds en tomaat en boon anderzijds ook het kenmerkende verschil is tussen K.D. en niet-K.D.planten in het algemeen.

Nemen we verder aan, dat bij daglengtegevoelige gewassen het evenwicht tussen beschikbare assimilaten en groeistof beslissend is voor de bloei (WELLEN-

SIEK, DOORENBOS en DE ZEEUW, 119), dan komen we tot de volgende karakterschets van K.D. en niet-K.D.planten.

K.D.planten: Een laag stofwisselingsniveau is optimaal, waardoor in het evenwicht beschikbare assimilaten/groeistof de groeistof voornamelijk de factor is, die met betrekking tot de bloei beperkend is. De vegetatieve, respectievelijk generatieve, activiteit wordt daardoor hoofdzakelijk beheerst door het groeistofniveau. Relatief veel groeistof leidt tot vegetatieve activiteit; relatief weinig groeistof (K.D., L.D.-lage lichtintensiteit) leidt tot generatieve activiteit.

Niet-K.D.planten: Een hoog stofwisselingsniveau is optimaal, waardoor in het evenwicht beschikbare assimilaten/groeistof de hoeveelheid beschikbare assimilaten voornamelijk de factor is, die met betrekking tot de bloei beperkend is. Van nature is het groeistofniveau zo hoog, dat hierop weinig invloed is uit te oefenen. Een vermeerdering van de relatieve hoeveelheid beschikbare assimilaten door de verhouding volgroeid blad/groeiend blad te laten stijgen (L.D., wegnemen van groeiend blad) bevordert de bloei.

Het bovenstaande geeft als richtlijn voor verdere experimenten op het gebied van de bloei: het onderzoek naar de interacties tussen de factoren assimilaten en groeistof.

7. SAMENVATTING

Er werden proeven verricht met de K.D.plant *Perilla crispa* en de dagneutrale planten tomaat (*Lycopersicum esculentum* 'Ailsa Craig') en boon (*Phaseolus vulgaris* 'Vroege Wagenaar') om de invloed van het blad op de bloei na te gaan.

Het volgende werd geconcludeerd.

Perilla

1. Bloei in L.D. en in continu licht is mogelijk, mits de lichtintensiteit laag genoeg is.
2. Het lichtintensiteitstraject, waarbinnen bloei mogelijk is, wordt met een toenemende daglengte kleiner. Bij een lichtintensiteit van 300 μW/cm^2 Ø zijn zaailingen dagneutraal; de bloemprimordia worden bij deze lichtintensiteit en onafhankelijk van de daglengte ongeveer 70 dagen na het begin van de lichtintensiteit-behandeling zichtbaar.
3. Oudere planten zijn voor de bloei beter gepraedisposeerd dan zaailingen.
4. Omdat het aantal bladparen, dat voor de bloemaanleg gevormd wordt, vermindert met een afnemende lichtintensiteit, heeft de laagste lichtintensiteit in strikte zin de meest bloeibevorderende invloed.
5. Bij planten met twee gelijkwaardige scheuten gaat de hoge-lichtintensiteit-scheut (1200 μW/cm^2 Ø) onder invloed van de lage-lichtintensiteit-scheut (400 μW/cm^2 Ø) bij een lange dag (18 uur) bloemen aanleggen; deze invloed is sterker wanneer eerstgenoemde scheut ontbladerd wordt.
6. Ontbladering heeft geen kwalitatieve invloed op de bloemaanleg, noch bij K.D., noch bij L.D., lage lichtintensiteit.
7. Een totale bladoppervlakte van 0,5 cm^2 is voor de bloemaanleg voldoende.

Tomaat

1. Het aantal bladeren vóór de eerste bloemtros vermindert met een toenemende lichtintensiteit.
2. Bij een zeer lage lichtintensiteit (200 μW/cm^2 Ø) bleek het mogelijk om planten een jaar lang vegetatief te houden, waarna ze afstierven.
3. Ontbladering heeft geen invloed op het aantal bladeren vóór de eerste bloemtros, stimuleert de ontwikkeling van de okselscheuten, vervroegt de bloemaanleg, vermeerdert het aantal bloemen, veroorzaakt „vegetatieve" bloemen en heft de remming van het jonge blad op het uitgroeien van de bloemtros op.

Boon

1. De bloemaanleg is onafhankelijk van de lichtintensiteit, de daglengte, het verwijderen van de cotylen en de ontbladering.
2. Er is een positieve correlatie tussen het aantal bloemen en de lichtintensiteit. Het verwijderen van de cotylen reduceert eveneens het aantal bloemen.
3. Ontbladering van de hoofdscheut stimuleert de ontwikkeling van de okselscheuten, terwijl een daaropvolgende ontbladering van de okselscheuten het aantal bloemen kan vermeerderen.

Het antagonisme tussen vegetatieve en generatieve activiteit werd besproken. Deze bespreking leidde tot de bevestiging van de werkhypothese, dat bloei mogelijk is, wanneer er een zeker evenwicht tussen de hoeveelheid beschikbare assimilaten en de groeistofconcentratie bereikt is.

Deze studie was mogelijk door een subsidie van de Nederlandse Organisatie voor Zuiver Wetenschappelijk Onderzoek (Z.W.O.).

8. SUMMARY

Experiments were carried out with the short day (S.D.) plant *Perilla crispa* and with the dayneutral (indifferent) tomato (*Lycopersicum esculentum* 'Ailsa Craig') and bean (*Phaseolus vulgaris* 'Vroege Wagenaar') to determine the influence of the leaf on flowering. This influence was investigated by varying the light intensity and by defoliation.

The following conclusions were drawn.

Perilla

1. Flowering in long day (L.D.) and in continuous day is possible, provided the light intensity is low enough. Seedlings can be made to flower in L.D. (18 hours) at light intensities up to 600 μW/cm^2 Ø; the optimal light intensity for flower initiation is 400 μW/cm^2 Ø and for flower elongation $\pm$ 500 μW/cm^2 Ø (see table 1 on p. 9 and figure 2 on Pl. 1). Older plants flower in L.D. at light intensities up to 800 μW/cm^2 Ø, the optimum for flower initiation being $\pm$ 300 μW/cm^2 Ø and for flower elongation $\pm$ 180 μW/cm^2 Ø (see table 3 on p. 12). From this and from the fact that the number of days from the beginning of the light treatment to macroscopic flower primordia is greater in the case of seedlings than older plants (see table 1 and 3 on p. 9 and 12), it is concluded that older plants are more predisposed to flower than seedlings.
2. Because the number of pairs of leaves, formed before flower initiation, decreases with decreasing light intensity (see table 1 and 3), the lowest light intensity has, in a qualitative sense, the strongest flower promoting effect.

3. The light intensity range for flowering decreases with an increasing daylength (see figure 3 on p. 10). At a light intensity of 300 μW/cm² Ø the seedlings are dayneutral; independent of the daylength the flower primordia become visible at this light intensity $\pm$ 70 days after the beginning of the intensity treatment.

4. In older plants the S.D. induction is stronger than the induction in L.D. with low light intensity (see table 2 on p. 11).

5. In plants with two equal shoots it is possible to get flower primordia on the high light intensity shoot due to the influence of the low light intensity shoot; this influence is stronger if the first named shoot is defoliated.

6. Defoliation has no qualitative influence on flower initiation in S.D. or L.D., at either high or low light intensities. In L.D. and low light intensity (280 μW/cm² Ø) a total leaf surface of 0,5 cm² is sufficient for flower initiation (see table 5 on p. 21).

Tomato

1. The number of leaves, formed before the initiation of the first flower cluster, decreases with increasing light intensity (see table 4 on p. 16).

2. At a very low light intensity — 200 μW/cm² Ø — plants remained vegetative throughout a whole year (daylength 14 hours).

3. Defoliation has no influence on the number of leaves before the first flower cluster, either in natural daylight or artificial light (600–1800 μW/cm² Ø).

4. Defoliation stimulates the development of the axillary shoots and shortens the stem length (see figure 4 on Pl. 2).

5. Plants, completely and continuously defoliated since sowing, are able to initiate and elongate flower clusters (see figure 5 on Pl. 2).

6. Defoliation advances the flower initiation and shortens the period from macroscopic flower primordia to the opening of the first flower (see table 6 and 7 on p. 23 and 24).

7. Defoliation increases the number of flowers (see table 7, 8, 9 and figure 9, 10) and causes „vegetative" flowers (see figure 6 on Pl. 2).

Defoliated plants are able to form ripe fruits (see figure 7 on Pl. 3).

8. Defoliation removes the inhibition of the young leaf on the elongation of the first flower cluster (see table 8, 9 on p. 25 and 27 and figure 8 op Pl. 3 and 9, 10 on Pl. 4).

Bean

1. Flower initiation is independent of light intensity, daylength, removal of cotyledons or defoliation.

2. There is a positive correlation between flower number and light intensity. In addition removal of the cotyledons reduces flower number.

3. Defoliation of the main shoot stimulates the development of the axillary shoots, which, if in turn defoliated, increase the number of flowers (see table 13 on p. 33). No correlation was found between flower and leaf number (see table 12 on p. 32). A severe enough defoliation produces a marked increase in the flower number (see figure 11 on p. 30), especially in the first two weeks (see table 10 on p. 31). The axils of the cotyledons are mainly responsiblefor this increase (see table 11 on p. 31).

The antagonism between vegetative and generative activity is discussed. The

conclusion is reached that in S.D. plants an excessive amount of growth substance inhibits flowering, and that in non-S.D. plants the growing leaf is the inhibiting factor. The working hypothesis, suggesting that flowering is possible when a certain balance is reached between the quantity of available assimilates and growth substance level, was confirmed.

9. LITERATUUR

1. AUSTIN, J. P.: Minimum intensity of artificial illumination effective in supplementing the normal photoperiod. Pap. Mich. Acad. Sci. Arts Letters **22**, 1936: 25–26.
2. BODLAENDER, K. B. A.: ongepubliceerde gegevens, 1953.
3. BONNER, J.: Nicotinic acid and the growth of isolated pea embryos. Pl. Physiol. **13**, 1938: 865–868.
4. BONNER, J. and AXTMAN, G.: The growth of plant embryos in vitro. Preliminary experiments on the role of acessory substances. Proc. Nat. Acad. Sci. **23**, 1937: 453–457.
5. BONNER, J. and BANDURSKI, R. S.: Studies of the physiology, pharmacology, and biochemistry of the auxins. Ann. Rev. Pl. Physiol. **3**, 1952: 59–86.
6. BONNER, J. and BONNER, D.: Ascorbic acid and the growth of plant embryos. Proc. Nat. Acad. Sci. **24**, 1938: 70–75.
7. BORTHWICK, H. A. and PARKER, M. W.: Photoperiodic perception in Biloxi soybeans. Bot. Gaz. **100**, 1938: 374–387.
8. BÜNNING, E.: Wuchsstoff und Blütenbildung. Zeitschr. Bot. **40**, 1952: 81–85.
9. BÜNNING, E.: Über die Ursachen der Blühreife und Blühperiodizität (mit besonderer Berücksichtigung von Beobachtungen in den Tropen). Zeitschr. Bot. **40**, 1952, 293–306.
10. BIJHOUWER, J.: De periodiciteit van de knopontwikkeling bij de appel. Meded. Landb. hogeschool Wageningen **27** (7), 1924.
11. CAJLACHJAN, M. CH.: On the mechanism of photoperiodic action. C.R. (Dokl.) Acad. Sci. U.R.S.S. **1**, 1936: 89–93.
12. CAJLACHJAN, M. CH.: New facts in support of the hormonal theory of plant development. C.R. (Dokl.) Acad. Sci. U.R.S.S. **4** (2), 1936: 79–83.
13. CAJLACHJAN, M. CH.: Motion of blossom hormone in girdled and grafted plants. C.R. (Dokl.) Acad. Sci. U.R.S.S. **18**, 1938: 607–612.
14. CAJLACHJAN, M. CH.: On the nature of the inhibitory effect of leaves upon flowering. C.R. (Dokl.) Acad. Sci. U.R.S.S. **55**, 1947: 69–72.
15. CAJLACHJAN, M. CH. and YARKOVAJA, L. M.: New facts in support of the hormonal theory of plant development. II. C.R. (Dokl.) Acad. Sci. U.R.S.S. **15** (4), 1937: 215–217.
16. CARR, D. J.: The photoperiodic behaviour of short-day plants. Physiol. Plant. **5**, 1952: 70–84.
17. CHOLODNY, N. G.: The internal factors of flowering. Herb. Rev. **7**, 1939: 223–247.
18. CLAES, H.: Die Beteiligung des dissimilatorischen Stoffwechsels an der photoperiodischen Reaktion von *Hyoscyamus niger*. Zeitschr. Naturf. **2b**, 1947: 45–55.
19. CURTEL, G.: Recherches physiologiques sur la fleur. Ann. Sci. nat. **6** (8), 1898: 221–308.
20. DENFFER, D. VON: Blühhormon oder Blühhemmung? Neue Gesichtspunkte zur Physiologie der Blütenbildung. Naturwiss. **37**, 1950: 296–301, 317–321.
21. DENFFER, D. VON: Die hormonale Beeinflussung pflanzlicher Gestaltungsprozesse. Ber. Oberhess. Gesellsch. Natur-u. Heilk. Gieszen N.F. **25**, 1952: 123–133.
22. DENFFER, D. VON: Wuchsstoffinduzierte Hemmung der Blütenbildung durch Gallmilben und Gallinsekten. Die Umschau **52** (13), 1952: 400–402.
23. DOORENBOS, J.: „Rejuvenation" of *Hedera helix* in graft combinations. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam C **57**, 1954: 99–102.
24. FABIAN, I.: Beiträge zum Lang- und Kurztagsproblem. Zeitschr. Bot. **33**, 1939: 305–357.
25. FIFE, J. M. and PRICE, CH.: Bolting and flowering of sugar beets in continuous darkness. Pl. Physiol. **28** (3), 1953: 475–480.
26. FISHER, J. E. and LOOMIS, W. E.: Auxin-florigen balance in flowering of soybean. Science **119** (3080), 1954: 71–73.
27. FLEMION, F. and WATERBURY, E.: Further studies with dwarf seedlings of non-after-ripened peach seeds. Contr. Boyce Th. Inst. **13**, 1945: 415–422.
28. GARNER, W. W. and ALLARD, H. A.: Effect of relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. J. Agr. Res. **18**, 1920: 553.
29. GENTCHEFF, G. and GUSTAFSSON, Å.: The cultivation of plant species from seed to flower and seed in different agar solutions. Hereditas **26**, 1940: 250–255.

30. GORTER, CHR. J.: The influence of 2, 3, 5-triiodobenzoic acid on the growing points of tomatoes. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam **52** (10), 1949: 1185–1193.
31. GORTER, CHR. J.: The influence of 2, 3, 5-triiodobenzoic acid on the growing points of tomatoes II. The initiation of ringfasciations. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam **54** (2), 1951: 181–190.
32. GORTER, CHR. J.: The flowering response of *Phaseolus vulgaris* to applications with 2, 3, 5-triiodobenzoic acid and its Cl- and Br-analogues. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam C **57**, 1954, in the press.
33. GREENE, L., WITHROW, R. B. and RICHMAN, M. W.: The response of greenhouse crops to electric light supplementing daylight. Bull. Purdue Univ. Agr. Exp. Sta. Lafayette Indiana **366**, 1932.
34. GREGORY, F. W.: The control of flowering in plants. Growth, Symp. Soc. Exper. Biol. II, 1948: 75–103.
35. HAMNER, K. C.: Interrelations of light and darkness in photoperiodic induction. Bot. Gaz. **101**, 1940: 658–687.
36. HAMNER, K. C. and BONNER, J.: Photoperiodism in relation to hormones as factors in floral initiation and development. Bot. Gaz. **100**, 1938: 388–431.
37. HARDER, R.: Über photoperiodisch bedingte Organ- und Gestaltbildung bei den Pflanzen. Naturwiss. **33**, 1946: 41–49.
38. HARDER, R. und BODE, O.: Über die Wirkung von Zwischenbelichtungen während der Dunkelperiode auf das Blühen, die Verlaubung und die Blattsukkulenz bei der Kurztagspflanze Kalanchoë Blossfeldiana. Planta **33**, 1943: 469–504.
39. HARDER, R., FABIAN, I. und DENFFER, D. VON: Lichtintensität und Photoperiodismus. Der Züchter **9** (2), 1937: 41–46.
40. HARDER, R. und GÜMMER, G.: Über die untere kritische Tageslänge bei der Kurztagspflanze Kalanchoë Blossfeldiana. Planta **35**, 1947: 88–99.
41. HARDER, R. und GÜMMER, G.: Infloreszenzverlaubung und Grösze des Blühimpulses bei Kalanchoë Blossfeldiana. Biol. Zentr. bl. **68**, 1949: 435–451.
42. HARDER, R., WESTPHAL, M. und BEHRENS, G.: Hemmung der Infloreszenzbildung durch Langtag bei der Kurztagspflanze Kalanchoë Blossfeldiana. Planta **36**, 1949: 424–438.
43. HARDER, R. und WITSCH, H. VON: Weitere Untersuchungen über die Veränderung der photoperiodischen Reaktion von Kalanchoë Blossfeldiana mit zunehmendem Alter der Pflanzen. Planta **32**, 1942: 547–557.
44. HAUPT, W.: Untersuchungen über den Determinationsvorgang der Blütenbildung bei Pisum sativum. Zeitschr. Bot. **40** (1), 1952: 1–32.
45. KLEBS, G.: Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilze, Jena, Gustav Fischer, 1896: 543 pp.
46. KLEBS, G.: Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. I. *Sporodinia grandis* Link. Jahrb. Wiss. Bot. **32**, 1898.
47. KLEBS, G.: Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. II. *Saprolegnia mixta* De Bary. Jahrb. Wiss. Bot. **33**, 1899.
48. KLEBS, G.: Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. III. Allgemeine Betrachtungen. Jahrb. Wiss. Bot. **35**, 1900.
49. KLEBS, G.: Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen. Ein Beitrag zur Physiologie der Entwickelung, Jena, Gustav Fischer, 1903: 166 pp.
50. KLEBS, G.: Über Probleme der Entwickelung. Biol. Centr. bl. **24**, 1904: 257–267; 289–305; 449–465; 481–488; 545–559; 601–614.
51. KLEBS, G.: Fortpflanzung der Gewächse. 7 Physiologie. Handwörterbuch Naturwiss. **4**, 1913: 276–296.
52. KLEBS, G.: Über die Blütenbildung von Sempervivum. Flora **111/112**, 1918: 128–151.
53. KLESHNIN, A. F.: On the role of spectral composition of light in photoperiodic reaction. C.R. (Dokl.) Acad. Sci. U.R.S.S. **40**, 1943: 208–211.
54. KÖGL, F. und HAAGEN-SMIT, A. J.: Biotin und Aneurin als Phytohormone. Zeitschr. Physiol. Chem. **243**, 1936: 209–226.
55. KRAUS, E. J. and MITCHELL, J. W.: Growth-regulating substances as herbicides. Bot. Gaz. **108**, 1947: 301–350.
56. KRIBBEN, F. J.: Die Blütenbildung von *Orobanche* in Abhängigkeit von der Entwickelungsphase des Wirtes. Ber. D. Bot. Gesellsch. **64**, 1951: 353–355.
57. KRUYT, W.: De cultuur van planten-embryo's in vitro; plantenphysiologische en practische betekenis. Vakbl. Biol. **31** (10), 1951: 181–193.
58. KRUYT, W.: Effects of some plant growth substances on early growth of pea embryos in sterile culture; a study in connection with the problem of hormonisation of seeds. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. C **55** (4), 1952: 503–513.

59. LAIBACH, F.: Über den Einflusz des Lichtes auf das Reaktionsvermögen der Pflanze gegenüber Wuchsstoff. Jahrb. Wiss. Bot. **83**, 1936: 324–339.
60. LAIBACH, F.: Zur Entstehung des pflanzlichen Wuchsstoffes Auxin. Forsch. Fortschr. **18**, 1942: 156–158.
61. LAIBACH, F.: Die Bedeutung des Wuchsstoffs für die Bildung und Geschlechtsbestimmung der Blüten. Beitr. Biol. Pfl. **28**, 1951: 131–144.
62. LAIBACH, F.: Über sommer- und winterannuelle Rassen von *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Ein Beitrag zur Ätiologie der Blütenbildung. Beitr. Biol. Pfl. **28**, 1951: 173–210.
63. LAIBACH, F.: Wuchsstoff und Blütenbildung. Beitr. Biol. Pfl. **29** (1), 1952: 129–141.
64. LAIBACH, F.: Ein weiterer Beitrag zur Frage nach der Bedeutung des Wuchsstoffs für die Blütenbildung. Beitr. Biol. Pfl. **29** (3), 1953: 339–352.
65. LAIBACH, F. und FISCHNICH, O.: Weitere Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Streckungswachstum und Assimilation. Jahrb. Wiss. Bot. **86**, 1938: 33–49.
66. LANG, A.: Über die Bedeutung von Licht und Dunkelheit in der photoperiodischen Reaktion von Langtagpflanzen. Biol. Zentr. bl. **61**, 1941: 427–432.
67. LANG, A.: Physiology of flowering. Ann. Rev. Pl. Physiol. **3**, 1952: 265–306.
68. LANG, A. und MELCHERS, G.: Auslösung von Blütenbildung bei Langtagpflanze unter Kurztagbedingungen durch Aufpropfung von Kurztagpflanzen. Zeitschr. Naturforsch. **3b**, 1948: 108–111.
69. LEOPOLD, A. C.: Flower initiation in total darkness. Pl. Physiol. **24**, 1949: 530–533.
70. LEOPOLD, A. C. and GUERNSY, F. S.: Interaction of auxin and temperatures in floral initiation. Science **118**, 1953: 215–217.
71. LEOPOLD, A. C. and THIMANN, K. V.: The effect of auxin on flower initiation. Am. J. Bot. **36**, 1949: 342–347.
72. LONA, F.: La fioritura della brevidiurna Chenopodium amaranticolor corte et reyn. coltivata in soluzione nutritizia con saccarosia, in assenza di stimolo fotoperiodica euflorigeno. Overdr. Nuova Giorn. Bot. It. N.S. **56** (2), 1948.
73. LONA, F.: L'Induzione fotoperiodica di foglie staccate. Overdr. Boll. Soc. It. biol. sperim. **25** (6), 1949.
74. LONA, F.: La fioritura delle brevidiurne a notte continua. Nuovo Giorn. Bot. It. N.S. **56** (4), 1949: 479–515.
75. LONA, F.: Esperienze sull'antoinibizione fotoperiodica e sulla fioritura delle brevidiurne a notte continua. Overdr. Inst. bot. univ. Milano, April 1950.
76. LUYTEN, I. en VERSLUYS, M. C.: De periodiciteit van de knopontwikkeling bij Rhododendron, Azalea en Syringa. Meded. Landb. hogeschool Wageningen **22** (1), 1922.
77. LUYTEN, I. en VRIES, E. DE: De periodiciteit van de knopontwikkeling bij den peer. Meded. Verh. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam **24** (4), 1926.
78. MANN, L. K.: Effect of some environmental factors on floral initiation in Xanthium. Bot. Gaz. **102**, 1940: 339–356.
79. MAXIMOW, N. A.: Experimentelle Änderungen der Länge der Vegetationsperiode bei den Pflanzen. Bioi. Zentr. bl. **49**, 1929: 513–543.
80. MCALISTER, D. F. and KROBER, O. A.: Translocation of food reserves from soybean cotyledons and their influence on the development of the plant. Pl. Physiol. **25**, 1950: 525–538.
81. MCKINNEY, H. H. and SANDO, W. J.: Earliness of sexual reproduction in wheat as influenced by temperature and light in relation to growth phases. J. Agr. Res. **51**, 1935: 621–641.
82. MELCHERS, G. und LANG, A.: Die Physiologie der Blütenbildung. Biol. Zentr. bl. **67**, 1948: 105–174.
83. MOSHKOV, B. S.: Minimum intervals of darkness and light to induce flowering in short day plants. C.R. (Dokl.) Acad. Sci. U.R.S.S. **22**, 1939: 456–459.
84. MOSHKOV, B. S.: Transfer of photoperiodic reaction from leaves to growing points. C.R. (Dokl.) Acad. Sci. U.R.S.S. **24**, 1939: 489–491.
85. MOSHKOV, B. S.: Elimination of leaves in grafting. C.R. (Dokl.) Acad. Sci. U.R.S.S. **31**, 1941: 161–162.
86. MOSHKOV, B. S.: The effect of infra-red radiation on the process taking place in darkness in the short day plant Perilla nankinensis (energo periodism). Dokl. Akad. Nauk. S.S.S.R. **71**, 1950: 391–394.
87. Naaldwijk, Jaarverslagen 1947 t/m 1952.
88. OVERBEEK, J. VAN: Control of flower formation and fruit size in the pineapple. Bot. Gaz. **108**, 1946: 64–73.
89. PARKER, M. W. and BORTHWICK, H. A.: Influence of light on plant growth. Ann. Rev. Pl. Physiol. **1**, 1950: 43–58.

90. PARKER, M. W., HENDRICKS, S. B. and BORTHWICK, H. A.: Action spectrum for the photoperiodic control of floral initiation of the long-day plant Hyoscyamus niger. Bot. Gaz. **111**, 1950: 242–252.
91. PURVIS, O. N.: An analysis of the influences of temperature during germination on the subsequent development of certain winter cereals and its relation to the effect of length of day. Ann. Bot. **48**, 1934: 919–956.
92. PURVIS, O. N. and GREGORY, F. G.: Studies in vernalisation of cereals I. A comparative study of vernalisation of winter rye by low temperature and by short days. Ann. Bot. N.S. **1**, 1937: 569.
93. REINDERS-GOUWENTAK, C. A. en SMEETS, L.: Een nieuw principe voor de toepassing van kunstlicht bij stooktomaten. Groenten en fruit **46**, 1950: 25 Mei.
94. REINDERS-GOUWENTAK, C. A. en SMEETS, L.: Het opkweken van stooktomaten met behulp van de hogedrukkwiklamp Philips H.O. 2000. Meded. Landb. hogeschool Wageningen **50** (4), 1950: 63–71.
95. REINDERS-GOUWENTAK, C. A. en SMEETS, L.: De lichtbehoefte van tomaat in de winter. Meded. Dir. Tuinb. **14**, 1951: 407–413.
96. REINDERS-GOUWENTAK, C. A., SMEETS, L. en ANDEWEG, J. M.: Growth and flowering of the tomato in artificial light. I Vegetative development. Meded. Landb. hogeschool Wageningen **51** (2), 1951: 63–73.
97. REINDERS-GOUWENTAK, C. A. and VEEN, J. H. VAN DER: Cambial activity in *Populus* in connection with flowering and growth hormone. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam C **56** (2), 1953: 194–201.
98. RESENDE, F.: Auxin and antiauxin, the hormones responsible for the change of the vegetative into floral phenotypes. Bull. Soc. Port. Sci. Nat. **17**, 1949: 174–188.
99. RESENDE, F. and VIANA, M. J.: Suculentas Africanas. IX. The role played by the intensity of illumination during the development of the inflorescence of *Bryophyllum Daegremontianum* (R. Hamet et Perr.) Berg. Port. Acta Biol. Ser. A **2** (3), 1948: 211–226.
100. ROODENBURG, J. W. M.: Groei en bloei van de tomaat. Meded. Dir. Tuinb. **10**, 1947: 296–306.
101. RIJVEN, A. H. G. C.: In vitro studies on the embryo of Capsella bursa-pastoris. Acta Bot. Neer. **1** (2), 1952: 157–200.
102. SACHS, I.: Arb. d. Bot. Inst. in Würzburg **3**, 1880: 452–488.
103. SANDE BAKHUYZEN, H. L. VAN DE: Flowering and flowering hormones (one single scheme for both long-day and short-day plants) II A en II B. Photoperiodism in long-day plants. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam C **54** (5), 1951: 603–623.
104. SANDE BAKHUYZEN, H. L. VAN DE: Flowering and flowering hormones (one single scheme for both long-day and short-day plants) III A en III B. Photoperiodism in short-day plants. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam C **56** (2), 1953: 164–184.
105. SAUBERT, S. v. HAUSEN: On the role of growth substances in higher plants. Physiol. Plant. **1**, 1948: 85–94.
106. SNIJDER, W. E.: Some responses of plants to 2, 3, 5-triiodobenzoic acid. Pl. Physiol. **24**, 1949: 195–206.
107. STINGL, G.: Experimentelle Studie über die Ernährung von Pflanzlichen Embryonen. Flora o. Allgem. Bot. Zet. **97**, 1907: 308–331.
108. TARAVET, A.: Action de la repartition de la lumière au cours du cycle nycthéméral de 24 heures sur la réaction photopériodique des plantes. C.R. Acad. Sci. Paris **224**, 1947: 1373–1375.
109. TARAVET, A.: Action de la lumière donnée au milieu des nuits diversement longues sur la mise en fleurs des plantes. C.R. Acad. Sci. Paris **224**, 1947: 1443–1445.
110. TUMANOV, I. I. and LIZANDR, A. A.: On the physiological action of triiodobenzoic acid upon plants. J. Bot. U.R.S.S. **31** (3), 1946: 13–21.
Tijdschr. **13** (12), 1951: 369–375.
111. VEEN, R. VAN DER: Enige daglengte-effecten bij Poinsettia en Populus. Philips Techn. Tijdschr. **13** (12), 1951: 369–375
112. VERKERK, K. en WELLENSIEK, S. J.: De invloed van kunstmatige bestuiving en belichting bij tomaten. Meded. Dir. Tuinb. **13** (8), 1950: 620–628.
113. VÖCHTING, H.: Über Transplantation am Pflanzenkörper, Tübingen, 1892.
114. VÖCHTING, H.: Über den Einflusz des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüthen. Jahrb. Wiss. Bot. **25**, 1893: 149–208.
115. WAARD, J. DE and ROODENBURG, J. W. M.: Premature flower-bud initiation in Tomato-seedlings caused by 2, 3, 5-triiodobenzoic acid. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam **51** (2), 1948: 248–251.

116. WASSINK, E. C. and SCHEER, C. VAN DER: A spherical radiation meter. Meded. Landb. hogeschool Wageningen **51** (9), 1951: 175–183.
117. WATSON, D. P. and ANDREWS, P. S.: The effect of light intensity on flowering tendency of Chrysanthemum moiifolium Bailey. Abstr. Pap. Am. Soc. Hort. Sci. **197**, 1952.
118. WELLENSIEK, S. J.: Photoperiodism and temperature in Perilla. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam C **55**, 1952: 701–707.
119. WELLENSIEK, S. J., DOORENBOS, J. and ZEEUW, D. DE: The mechanism of photoperiodism. 8th Intern. Congress Bot. Paris 1954, in the press.
120. WHITING, A. G. and MURRAY, M. A.: Abscission and other responses induced by 2, 3, 5-tiiiodobenzoic acid in bean plants. Bot. Gaz. **109**, 1948: 447–473.
121. WITHROW, R. B. and BENEDICT, H. M.: Photoperiodic responses of certain greenhouse annuals as influenced by intensity and wavelength of artificial light used to lengthen the daylight period. Pl. Physiol. **11**, 1936: 225–249.
122. WITHROW, R. B. and RICHMAN, M. W.: Artificial radiation as a means of forcing greenhouse crops. Bull. Purdue Univ. Agr. Exp. Sta. Lafayette Indiana **380**, 1933.
123. WYCHERLY, P. R.: Temperature and photoperiod in relation to flowering in three perennial grass species. Meded. Landb. hogeschool Wageningen **52** (2), 1952: 75–92.
124. ŽDANOVA, L. P.: The significance of gaseous exchanges for the progression of the flowering phase in plants. Dokl. Akad. Nauk. S.S.S.R. **70**, 1950: 715–718.
125. ZEEUW, D. DE: Literatuurstudie over toepassing van kunstlicht in de tuinbouw. Meded. Landb. hogeschool Wageningen **52** (5), 1952: 129–166.
126. ZEEUW, D. DE: Flower initiation and light intensity in Perilla. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam C **56**, 1953: 418–422.
127. ZEEUW, D. DE: De invloed van groeistof en antigroeistof op de bloei van hogere planten. Vakbl. Biol. **33** (9), 1953: 165–176.
128. ZEEUW, D. DE: ongepubliceerde gegevens.
129. ZIERIACKS, H.: Über Blüteninduktion durch Keim- und Primärblätter. Biol. Zentr. bl. **71** (3/4), 1952: 210–238.
130. ZIMMERMAN, P. W. and HITCHCOCK, A. E.: Flowering habit and correlation of organs modified by triiodobenzoic acid. Contr. Boyce Th. Inst. **12** (7), 1942: 491–496.
131. ZIMMERMAN, P. W. and HITCHCOCK, A. E.: Triiodobenzoic acid influences flower formation of tomatoes. Contr. Boyce Th. Inst. **15** (7), 1949: 353–361.



1 2



3 4

FIG. 2. *Perilla crispa*. Photoperiode 18 uur; foto 3-9-53.

1. Lichtintensiteit 800 μW/cm² Ø, plant vegetatief;
2. Lichtintensiteit 600 μW/cm² Ø, plant in bloei;
3. Lichtintensiteit 400 μW/cm² Ø, plant uitgebloeid;
4. Lichtintensiteit 150 μW/cm² Ø, plant met bloemprimordia.

Fig. 2. Perilla crispa. Photoperiod 18 hours; photo 3-9-1953.

1. *Light intensity 800 μW/cm² Ø, plant vegetative;*
2. *Light intensity 600 μW/cm² Ø, plant in flower;*
3. *Light intensity 400 μW/cm² Ø, plant fruiting;*
4. *Light intensity 150 μW/cm² Ø, plant with flower primordia.*



FIG. 4. *Lycopersicum esculentum.* Zaai: 7-2-1953; foto 23-5-1953. Links: met blad en met cotylen; Midden: zonder blad en met cotylen; Rechts: zonder blad en zonder cotylen.

Fig. 4. Lycopersicum esculentum. Sown: 7-2-1953; photo 23-5-1953. Left: with leaves and with cotyledons; Centre: without leaves and with cotyledons; Right: without leaves and without cotyledons.



FIG. 5. *Lycopersicum esculentum.* Zaai: 7-2-1953; foto 23-5-1953. Vanaf de zaai volledig en voortdurend ontbladerd. Plant heeft reeds 2 bloemtrossen gevormd. Vergroting 1,2 ×.

Fig. 5. Lycopersicum esculentum. Sown: 7-2-1953; photo 3-25-1953. Completely and conitnuously defoliated since sowing. The plant has already formed 2 flower clusters. Enlargement 1,2 ×.

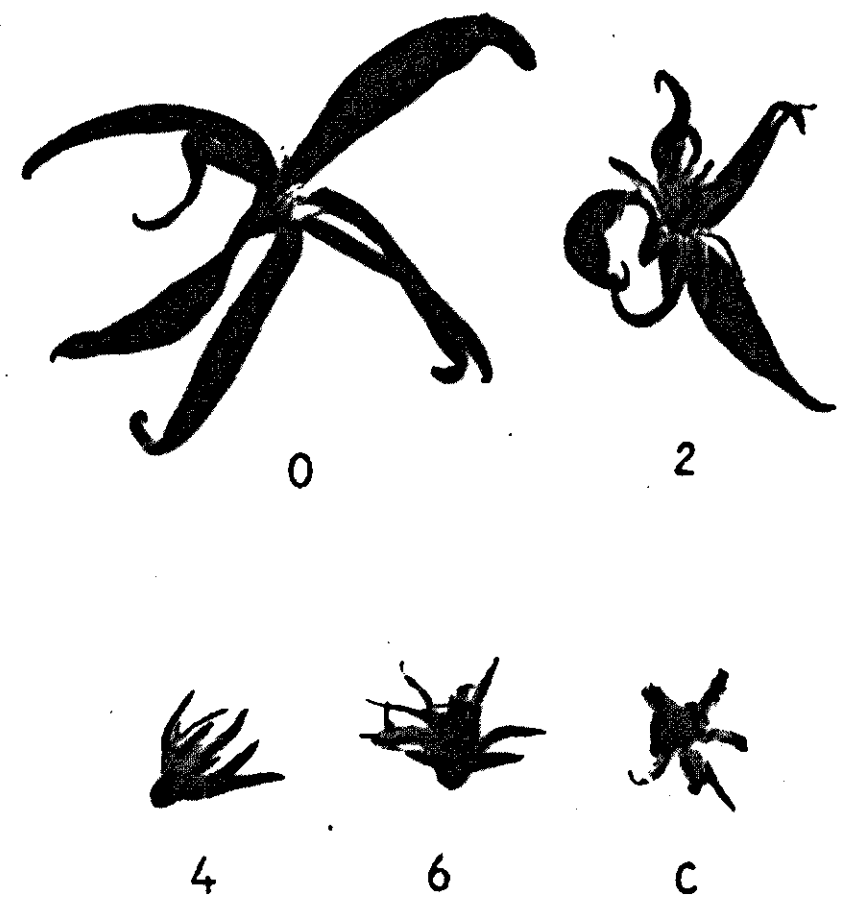


FIG. 6. *Lycopersicum esculentum.* Zaai: 26-11-1952; foto 26-3-1953. Bloemen, afkomstig van planten, die respectievelijk opgekweekt zijn met 0, 2, 4, 6, en alle (c) bladeren.

Fig. 6. Lycopersicum esculentum. Sown: 26-11-1952; photo 26-3-1953. Flowers from plants, grown with 0, 2, 4, 6 and all (c) leaves respectively.

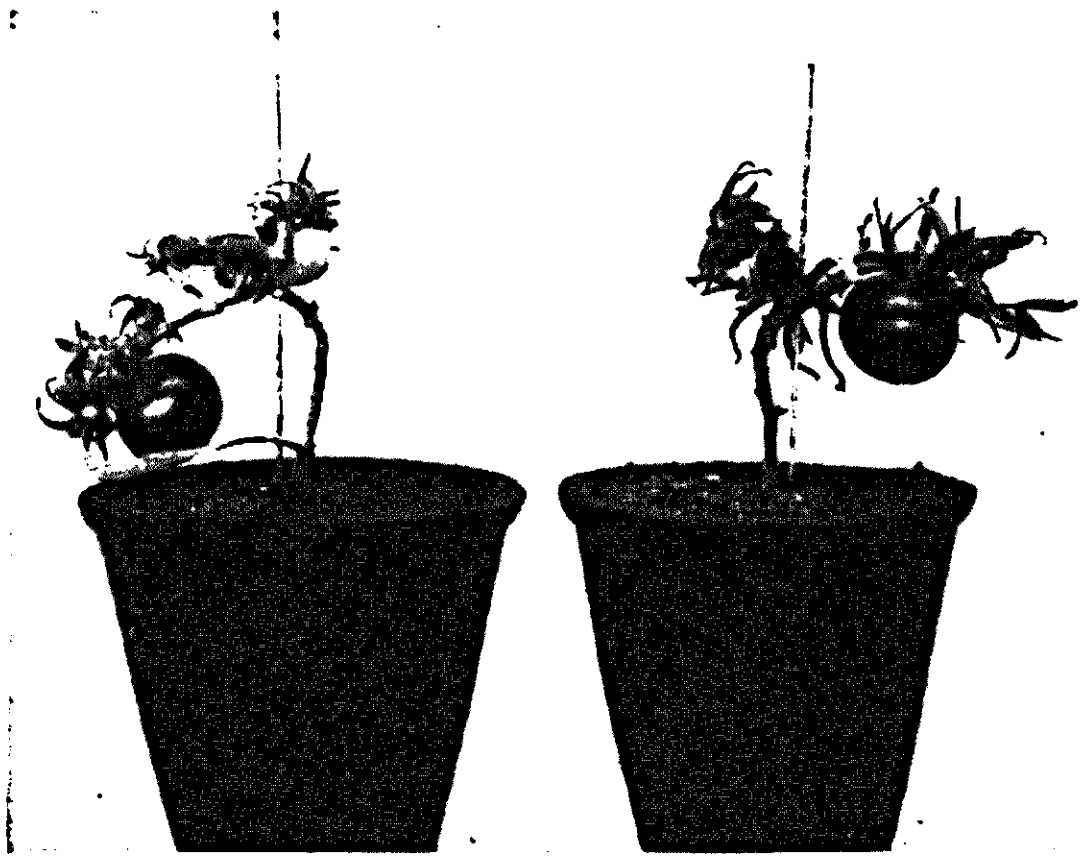


FIG. 7. *Lycopersicum esculentum.* Zaai: 7-2-1953; foto 25-6-1953. Planten, zonder blad opgekweekt, met rijpe vruchten.
Fig. 7. Lycopersicum esculentum. Sown: 7-2-1953; photo 25-6-1953. Ripe fruits on plants, grown without leaves.



FIG. 8. *Lycopersicum esculentum.* Zaai: 7-2-1953; foto 14-4-1953. 1. Met blad boven eerste bloemtros; 2. met 2 bladeren boven eerste bloemtros; 3. zonder blad. Let op de remmende invloed van de bladeren op het uitgroeien van de bloemtros.
Fig. 8. Lycopersicum esculentum. Sown: 7-2-1953; photo 14-4-1953. 1. With leaves above the first flower cluster; 2. with 2 leaves above the first flower cluster; 3. without leaves. Note the inhibiting influence of the leaves on the elongation of the flower cluster.

PLAAT 4
PLATE 4



FIG. 9. *Lycopersicum esculentum.* Zaai 7-2-1953; foto 5-5-1953. Beide planten ontbladerd vóór eerste bloemtros. Links: met blad boven eerste bloemtros; Rechts: met 2 bladeren boven eerste bloemtros. Na een aanvankelijke remming van het uitgroeien der eerste bloemtros bij beide planten groeit nu bij de rechterplant deze bloemtros alsnog uit.

Fig. 9. Lycopersicum esculentum. Sown 7-2-1953; photo 5-5-1953. Both plants defoliated before the first flower cluster. Left: with leaves above the first flower cluster. Right: with 2 leaves above the first flower cluster. In the beginning the elongation of the first flower cluster was inhibited in both plants, but now in the plant to the right this flower cluster is elongating.

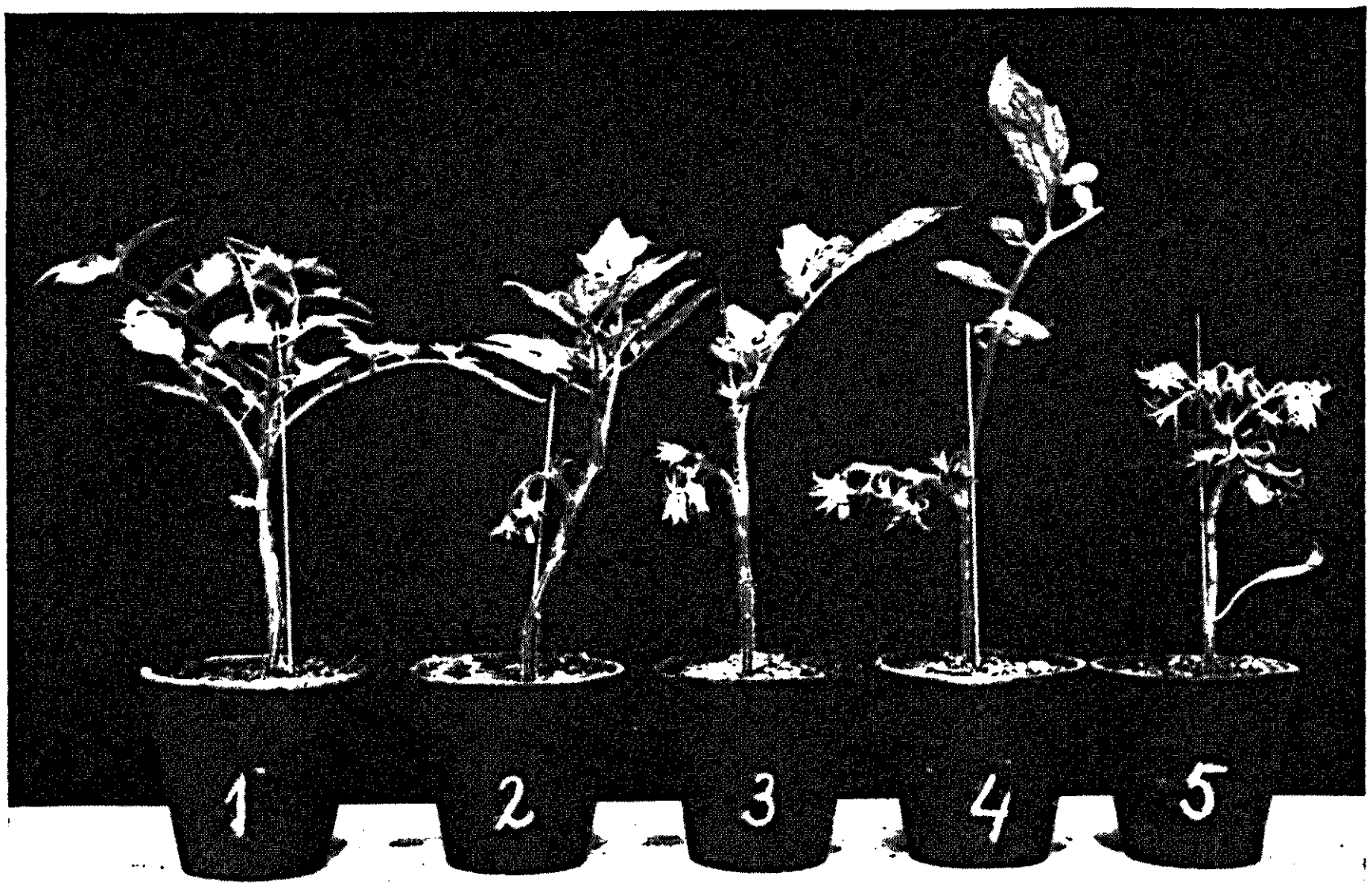


FIG. 10. *Lycopersicum esculentum.* Zaai: 8-4-1953; foto 25-6-1953. Planten, ontbladerd vóór eerste bloemtros. 1. Met blad boven eerste bloemtros; 2. met 2 bladeren boven eerste bloemtros; 3. met 1 blad boven eerste bloemtros; 4. met ½ blad boven eerste bloemtros; 5 zonder blad. Let op de afnemende remming en het groter aantal bloemen van links naar rechts.

Fig. 10. Lycopersicum esculentum. Sown: 8-4-1953; photo 25-6-1953. Plants, defoliated before the first flower cluster. 1. With leaves above the first flower cluster; 2. with 2 leaves above the first flower cluster; 3. with 1 leaf above the first flower cluster; 4. with ½ a leaf above the first flower cluster; 5. without leaves. Note the decreasing inhibition and the greater number of flowers from left to right.