

DE BETEKENIS VAN DE FOTOPERIODICITEIT VOOR DE PRAKTIJK VAN DE BOSBOUW

[161.4]

door

J. H. WIERSMA

Summary :

THE SIGNIFICANCE OF PHOTOPERIODICITY FOR THE PRACTICE OF FORESTRY

The photoperiodic responses of plants can be used for choice of exotics and selection within them and for tree improvement as follows :

1. *Introducing species of corresponding areas, i.e. similar latitude. Complications are altitude, exposition and continentality of the climate, a.o. determining the length of the vegetation period, which also influences photoperiodic responses.*

2. *Using species from more southern origin, but higher altitude.*

3. *It might be possible with some species to use plants of more southern origin, but not from higher altitude, so that the vegetation period may be more completely used for growth, especially height growth.*

4. *Crossing of species or ecotypes from more northern with such from more southern origin to obtain plants with intermediate reaction, with retention of special, desirable properties.*

5. *Using individuals with deviating photoperiodic properties in areas with other latitude or altitude or altitude.*

6. *Photoperiodic experiments can be used to determine the possible origin of certain stands of which the seed source is unknown.*

Furthermore alterations in photoperiod are only possible in the juvenile stage, in which fast growth can be forced, a.o. to get faster transition into the reproductive stage ; this is of importance for tree improvement.

Tegenwoordig speelt de fotoperiodiciteit, dat is de specifieke reactie van de plant op de daglengte, reeds een grote rol in de praktijk en het onderzoek van de tuinbouw. In land- en bosbouw, die zich bezig houden met minder intensieve teelten, zijn kennis en gebruik van de fotoperiodiciteit nog vrijwel niet doorgedrongen tot de praktijk en nog maar nauwelijks tot de toegepaste wetenschap. Dit gebied van de wetenschap is hierbij toch wel degelijk van betekenis, hetgeen voor de bosbouw in dit artikel zal worden uiteengezet.

Vroeger meende men, dat alleen de totale, in de vorm van licht op-

genomen hoeveelheid energie een rol speelde. In 1912 veronderstelde Tournois (25) voor het eerst, dat ook de lengte van de „dag”, dus de belichtingstijd, belangrijk was.

H. Bos (3) noemt ongeveer in 1917 ook reeds de langere dagbelichting in de zomer op hogere breedtegraden als één der factoren, die de „plantenfasen” regelen, maar was te veel onder invloed van Klebs om dit duidelijk als een faktor, onafhankelijk van de totaal ingestraalde lichthoeveelheid te zien, hoewel hij feiten in verband met de beuk noemt, die duidelijk in die richting wijzen. Door het onderzoek van Garner en Allard in 1920 en volgende jaren (5,6) werd de betekenis van de daglengte meer algemeen bekend. Tegenwoordig neigt men er toe om te spreken over „nachtlengte-invloeden”, daar een korte onderbreking van de nacht gewoonlijk een zelfde effect heeft als een lange dag en dus blijkbaar de lengte van de nacht bepalend is.

Verder moet het feit worden genoemd, dat voor de „dagverlenging” licht van lage intensiteit reeds werkzaam is. Een zogenaamde „basisbelichting” van hoge intensiteit is nodig om voldoende fotosynthese te verkrijgen, waarbij die stoffen worden gevormd, die voor de opbouw van het plantenlichaam nodig zijn.

Garner en Allard constateerden de invloed van de daglengte op de bloemvorming. Op grond daarvan heeft men de planten ook wel ingedeeld in langedagplanten, die eerst bij een lange dag (meer dan 12 uren) bloeien, kortedagplanten, die bijvoorbeeld in een „dag” van minder dan 12 uren bloeien, en dagneutrale planten, die onder alle daglengteomstandigheden kunnen bloeien. Over deze bloeireactie is in de bosbouw nog slechts weinig onderzoek gedaan. Als hier wordt gesproken over lange- en kortedagplanten, dan worden bedoeld planten van hoge of lage breedtegraad, die gewoonlijk aan de ter plaatse heersende daglengteomstandigheden zijn aangepast.

De daglengte heeft voorts ook invloed op de lengtegroei en de vorm van de planten, hetgeen in de bosbouw van grote betekenis is. Zo is het bekend, dat bomen van hoge breedtegraad vaak dwerggroei vertonen, als zij in zuidelijker streken worden aangeplant.

Ten slotte is de daglengte in 't algemeen bepalend voor het tijdstip, waarop de groei wordt afgesloten en het tijdstip van de bladval. Bosbouwkundig is het van betekenis of de bomen al of niet met uitgerijpt hout de winterrust zullen ingaan en dus al of niet bestand zullen zijn tegen vroege vorst.

De mogelijkheden tot toepassing van de fotoperiodiciteit zijn in de bosbouw beperkt tot boomsoortenkeuze, „rassen”-keuze (keuze van ecotype) en herkomstenkeuze, daarnaast tot tijdelijke daglengteverandering in het jeugd stadium (op kweekbedden, in kassen enz.).

Allereerst wil ik daarom in een zestal punten behandelen de mogelijkheden van toepassing bij de veredeling en bij de invoer van exoten en daarna enkele toepassingen van daglengteverandering in het jeugd stadium.

De mogelijkheden bij veredeling en invoer van exoten zijn :

1. Het gebruik van soorten uit overeenkomstige gebieden, dat zijn in dit geval dus gebieden met dezelfde daglengte als het te bebossen gebied. Gedacht is dus zowel aan het gebruik van deze soorten of ecotypen direct in het bos, als aan het gebruik voor veredelingsdoeleinden. Hierbij

treden echter nog complicaties op. Op de fotoperiodische reactie hebben namelijk ook invloed de hoogteligging van het gebied van oorsprong, de expositie en het meer of minder continentale karakter van het klimaat, wat zich tezamen onder andere uit in de duur van de vegetatieperiode.

2. In verband met het bovenstaande moet als mogelijkheid worden genoemd het gebruik van soorten zuidelijker gebieden, maar van groter hoogte boven zeeniveau of uit noordelijker en lager gelegen gebieden. Planten van grotere hoogte vertonen namelijk meer een langedagkarakter, al komen ze niet in alle opzichten overeen met planten van hoger breedtegraad. Zo raadde Houtzagers (9) reeds aan om bij de import van de Libanonceder uit te gaan van materiaal afkomstig uit Klein-Azië (zo noordelijk mogelijk dus) en hoog uit het Taurusgebergte. Zo ook bij de Himalajaceder, waar men typen van grotere hoogte dan tot heden gedaan is, zou moeten importeren, daar het nu aanwezige materiaal te vorstgevoelig is.

Men heeft hiermee ook wel willen verklaren de krachtige groei in West-Europa van sommige exoten uit de Verenigde Staten. Dit valt moeilijk te beoordelen; bij de meeste soorten is de groei ook krachtig in het gebied van oorsprong (17).

3. Als derde mogelijkheid zou, met enig voorbehoud en slechts voor bepaalde soorten, mogen worden genoemd het gebruik van soorten uit gebieden van ongeveer gelijke hoogteligging, maar zoveel zuidelijker, dat bij verplaatsing naar het noorden de vegetatieperiode vollediger voor groei, speciaal lengtegroei, wordt gebruikt. Men moet er dan op bedacht zijn, dat de groei toch tijdig genoeg wordt afgesloten om het hout gelegenheid te geven uit te rijpen, opdat er geen beschadiging door najaarsvorst optreedt.

Pauley (17) zegt in dit verband: „Als middel om de netto-opbrengst aan hout of vezels te verbeteren, zouden genencombinaties „nauwkeurig aangepast aan het volledig gebruik van het groeiseizoen van een bepaalde groeiplaats, wel eens even veelbelovend' kunnen blijken te zijn als het zoeken naar heterotische hybriden". En Wareing (30) zegt: „Bij het introduceren van exoten is het daarom noodzakelijk om genotypen te selecteren, die een duur van de lengtegroei hebben, passend bij de vorst-vrije periode, die optreedt wanneer ze worden geteeld onder de daglengte-omstandigheden van de nieuwe omgeving".

4. Een volgende mogelijkheid ligt in het kruisen van soorten of rassen, van noordelijker herkomst dan de plaats van aanplant, met die van zuidelijker herkomst, om rassen te kweken met de juiste daglengtereactie, zulks natuurlijk met behoud van bijzondere gewenste eigenschappen. (Over de genen, die de reactie op daglengte bepalen, is nog niets bekend). Volgens Hoffmann (8) zou dit in ieder geval bij het geslacht *Populus* mogelijk moeten zijn. Ook Pauley en Perry (18) vonden, dat hybriden van *Populus*klonen van noordelijke en zuidelijke herkomst een intermediaire reactie op de daglengte gaven.

5. Men kan gebruik maken van individuen uit een bepaald gebied afwijkende fotoperiodische reactie, om deze in een ander, meer noordelijk of zuidelijk, hoger of lager gelegen gebied aan te planten. Zo noemen Wettstein-Westersheim en Grüll (3) de mogelijkheid van selectie van *Pinus sylvestris*-planten, die vrij laag in het gebergte groeien, om deze uit te planten op grotere hoogte: „Door onderzoek naar hun reactie op

de daglengte is een selectie van nakomelingen voor het gebruik op andere plaatsen zeker mogelijk en is tegelijk ook het uitkiezen van nakomelingschappen, die een 'betere aanwas vertonen, uitvoerbaar". Planten van ver noordelijke herkomst zijn echter wel zo extreem aangepast aan de daar heersende daglengte-omstandigheden, dat er geen individuen bij voorkomen met afwijkende daglengtereactie.

6. Verder zij gewezen op de mogelijkheid om daglengteproeven te gebruiken ter bepaling van de mogelijke herkomst van bepaalde opstanden. Zo werkte Karschon (11) in 1949 een methode uit om snel de oorsprong te bepalen van *Pinus sylvestris*-zaad van Zwitserse opstanden. Behalve de fotoperiodische reactie gebruikte hij daarbij ook de snelheid van kieming en de fototropie van de kiemplanten.

Ook Wettstein-Wettersheim en Grüll (33) wijzen op de mogelijkheid om door daglengteproeven het al of niet autochtoon zijn van zaden te onderzoeken. Ten slotte is ook in een publikatie van Wassink en Wiersma (31) een methode voorgesteld om de breedtegraad van de herkomst van *Pinus-sylvestris*-opstanden te bepalen, die misschien eveneens voor andere soorten is toe te passen.

Tenslotte noem ik nog enige praktische toepassingen van daglengteverandering in het jeugd stadium.

In de eerste plaats is invloed van de daglengte geconstateerd op de kieming van zaad (1, 2, 3, 10, 28) en op de beworteling van stekken (14). In het laatste geval waren van invloed zowel de daglengte-omstandigheden van de ouderplanten in het voorafgaande seizoen, als die van de stekken zelf.

Voorts heeft men zowel in Noorwegen (19) als in Japan (20) betere winterhardheid van zaailingen bereikt, door deze enige tijd korte dag te geven, bijvoorbeeld door de zaaibedden af te dekken.

Verder heeft men verschillende middelen toegepast om versnelde jeugdgroei te veroorzaken. Of er daarbij zijn, die economisch toegepast kunnen worden, zal dienen te worden onderzocht. Een snelle jeugdgroei kan van belang zijn voor het verkrijgen van goed ontwikkeld plantsoen in de kwekerij, van snelle sluiting op moeilijk te bebossen plaatsen en een sneller overgaan in de reproductieve fase, door meerdere groeicycli per jaar te forceren, hetgeen van belang is voor de veredeling.

Snelle jeugdgoei wordt verkregen door onmiddellijk van de kieming af gedurende een kleine periode korte dag te geven. Zowel de daglengte, als de duur van de kortedagperiode, is afhankelijk van de boomsoort en varieert van 4 tot 15 dagen met een daglengte van 5 tot 9 uren. De nwerking van deze behandeling, die in het begin een tweemaal zo snelle jeugdgroei kan veroorzaken, is nog na vele jaren te zien. De planten schijnen hierbij echter langer dan normaal in de jeugdfase te blijven (22, 23, 24, 37). Daarentegen heeft men, door bij eik gedurende vijf maanden na de kieming continue belichting te geven, de tijdsduur tot de manbaarheid verkort van gemiddeld 50 tot slechts 8 jaren (15). Men krijgt hierbij sterk de indruk, dat er een gevoelige periode bestaat kort na de kieming van het zaad.

Ook een korte onderbreking in het midden van de donkere periode door middel van kunstlicht, waarbij de duur afhankelijk is van de intensiteit van het licht, kan een tweemaal zo sterke hoogtegroei veroorzaken als zonder deze onderbreking (34). Ook door lange dag of continue

belichting, eventueel onderbroken door een korte periode van korte dag ter voorkoming van het schadelijk effect van continue belichting op sommige planten kan men iets dergelijks bereiken. Deze laatste methode werd toegepast om bij lariks de groei van een heel seizoen reeds in 2 maanden te verkrijgen, waarbij men tot 6 cycli per jaar kon forceren (35, 36). Iets dergelijks heeft alleen maar zin bij veredeling, waarbij men meer intensieve methoden kan toepassen.

In het algemeen kan dus worden gezegd, dat het gebruik maken van fotoperiodische verschijnselen ook voor de bosbouw perspectieven biedt, maar dat nog veel onderzoek nodig zal zijn. Voordat men tot toepassing overgaat, zal men zich verder terdege moeten afvragen of het in het voorliggende geval economisch verantwoord zal zijn om verandering van daglengte, of wel nachtonderbreking toe te passen.

Literatuur :

1. M. Black and P. F. Wareing. Photoperiodic control of germination in seed of Birch (*Betula pubescens* Ehrh.). *Nature*, 174, 1954 (705—706).
2. M. Black and P. F. Wareing. Growth studies in woody species. VII. Photoperiodic control of germination in *Betula pubescens* Ehrh. *Physiol. Plantarum* 8 (2), 1955 (300—316).
3. H. Bos. De natuurlijke volgorde der plantenverschijnselen en haar verschuiving. *Phytophaenologische waarnemingen over 1915 en 1916*. Assen z. j.
4. J. Doorenbos. Review of the literature on dormancy in buds of woody plants. *Meded. Landbouw Hogeschool, Wageningen* 53 (1) 1953 (1—24).
5. R. J. Downs and H. A. Borthwick. Effects of photoperiod on growth of trees. *Bot. Gaz.* 117, 1956 (310—326).
6. W. W. Garner and H. A. Allard. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. *Journ. of Agr. Research* 18, 1920 (11).
7. W. W. Garner and H. A. Allard. Further studies in photoperiodism, the response of the plant to relative length of day and night. *Journ. of Agr. Research* 23 (11) 1923 (871—920).
8. J. Grehn. Über Spaltungserscheinungen und photoperiodische Einflüsse bei Kreuzungen innerhalb der Sektion *Populus Leuce* Duby. *Z. Forstgenet.* 1 (3) 1952 (61—69).
9. D. Hoffmann. Die Rolle des Photoperiodismus in der Forstpflanzenzüchtung. *Z. Forstgenet.* 2 (2) 1953 (45—47).
10. G. Houtzagers. *Houtteelt der gematigde luchtstreek. Deel I: De Houtsoorten*. Zwolle 1954.
11. S. Ishikawa and S. Araki. Effect of light upon the germination of forest tree seeds (2). On the photoperiodic tendency. *J. Jap. For. Soc.* 37 (11) 1955 (485—487) (Jap. e.).
12. R. Karschon. Untersuchungen über die physiologische Variabilität von Föhrenkeimlingen autochtoner Populationen. *Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchsw.* 26 (1) 1949 (205—244).
13. O. Langlet. Photoperiodismus und Proventienz bei der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris* L.). *Meddelanden från Statens Skogsförsöksanstalt* 33, 1944 (295—330).
14. B. S. Moschkov. Photoperiodismus und Frosthärte ausdauernder Gewächse. *Planta* 23, 1935.
15. B. S. Moschkov and I. E. Kocherzhenko. Rooting of woody cuttings as dependent upon photoperiodic condition. *C. R. Acad. Sci. U.R.S.S.* 24, 1939 (1392—1395). *Abstr. in For. Abstr.* 1, 1939/1940 (235).
16. I. N. Nikitin. *Les i Steppe* 2, 1949 (zie bij Wareing 31).
17. S. S. Pauley. Variation in time of break of dormancy among altitudinal ecotypes of *Populus trichocarpa*. *Abstr. in Genetics, Madison* 39, 1954 (986—987).

18. S. S. Pauley. The periodic response and its importance in tree improvement. (Pap.) 8th Int. Bot. Congr. Paris, Sect. 13, 1954 (13—16).
19. S. S. Pauley and T. O. Perry. Ecotypic variation of the photoperiodic response in *Populus*. *J. Arnold Arbor.* 35 (2) 1954 (167—188).
20. H. Robak. Litt om årsakene till dårlig övervintring hos japansk lerk i kystplanteskolen. *Arsskr. norske Skogplantesk.* 1953/1954 (34—40) (Nor.). Abstr. in *For. Abstr.* 15, 1954 (3502).
21. Y. Sato. Factors affecting resistance to cold of tree seedlings. (I). The effect of the length of a period of photoperiodic treatment. *Res. Bull. exp. For. Hokkaido Univ.* 15 (1) 1951 (63—80) (Jap. e.). Abstr. in *For. Abstr.* 13, 1951/1952 (2819).
22. W. Schmidt. Wärmeklima und Ökotypus. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 66 (2) 1953 (101—113).
23. F. L. Shchepotiev. Growth of woody plants as affected by curtailed day length. *C. R. Acad. Sci. U.R.S.S.* 23, 1939 (722—725) (E.). Abstr. in *For. Abstr.* 1, 1939/1940 (235).
24. F. L. Shchepotiev. Influence of short-term, short-day treatments on the growth and development of Pedunculate Oak. *Dokl. Akad. Nauk. S.S.S.R.* 56 (4) 1947 (429—431) (Russ.). Abstr. in *For. Abstr.* 11, 1949 (1733).
25. F. L. Shchepotiev. On the length of the "photoperiodic after-effect" in woody species. *Priroda, Moskva* 37 (11) 1948 (57—59). (Russ.). Abstr. in *For. Abstr.* 10, 1948/1949 (2533).
26. M. J. Tournois. Influence de la lumière sur la floraison du Houblon japonais et du Chauvre. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Paris*, 155, 1912 (297—300).
27. O. Vaartaja. Photoperiodism in Finnish trees. *Metsät. Aikak.* (4) 1951 (105—107) (Fi. e.).
28. O. Vaartaja. Photoperiodic ecotypes of trees. *Can. J. Bot.* 32 (3), 1954 (392—399).
29. O. Vaartaja. Photoperiodic response in germination of seeds of certain trees. *Can. J. Bot.* 34, 1956 (377—388). Abstr. in *Bull. ecol. Soc Amer.* 36 (4) 1955 (110).
30. P. F. Wareing. Photoperiodism in woody species. *Forestry* 22 (2) 1948 (211—221).
31. P. F. Wareing. Photoperiodism in woody plants. *Ann. Rev. of Pl. Phys.* 7, 1956 (191—214).
32. E. C. Wassink and J. H. Wiersma. Daylength responses of some forest trees. *Act. Bot. Neerl.* 4 (5) 1955 (657—670).
33. W. Wettstein-Westersheim. Einfluss der Tageslänge auf das Wachstum der Kiefer (*Pinus sylvestris*). Abstr. in *Z. Forstgenet.* 3 (6), 1954 (142).
34. W. Wettstein-Westersheim und H. Grill. Das photoperiodische Verhalten von Kiefernherkünften (*Pinus sylvestris* S. L.) (Pap.) 8th int. bot. Congr. Paris, Sect. 13, 1954 (17—19).
35. R. Zahner. Effect of interrupted dark period on height growth of two tree species. *For. Sci.* 1 (3), 1955 (193—195).
36. W. Zelawski. (Photoperiodism and length of the growth period in seedlings of *Larix decidua*). *Sylwan* 98 (3) 1954 (200—203) (Pol. russ.). Abstr. in *For. Abstr.* 16, 1955 (1501).
37. W. Zelawski. The yearly growth cycle of woody plants with special reference to photoperiodism in seedlings of *L. decidua*. *Acta Soc. Bot. Polon.* 25 (2) 1956 (245—274) (Pol. e.). Abstr. in *For. Abstr.* 18, 1957 (184).
38. B. Zlateric. Effects of varying the photoperiod on *Morus alba*, *Robinia pseudo-acacia* and *Pinus nigra* of two provenances. *Sum. List* 76 (7) 1952 (229—239). (Croat. e.). Abstr. in *For. Abstr.* 15, 1954 (1162).