HET VOORKÒMEN VAN ENTINGS-INCOMPATIBILITEIT DOOR EIGEN BLAD AAN DE ONDERSTAM

(THE PREVENTION OF GRAFT-INCOMPATIBILITY BY OWN FOLIAGE ON THE STOCK)

DOOR

S. J. WELLENSIEK

Mededelingen van de Landbouwhogeschool
Deel 49 – Verhandeling 9

(Publicatie No 83 van het Laboratorium voor Tuinbouwplantenteelt te Wageningen)

H. VEENMAN & ZONEN — WAGENINGEN — 1949

568205

631.544

HET VOORKOMEN VAN ENTINGS-INCOMPATIBILITEIT DOOR EIGEN BLAD AAN DE ONDERSTAM

(THE PREVENTION OF GRAFT-INCOMPATIBILITY BY OWN FOLIAGE ON THE STOCK)

door

S. J. WELLENSIEK

(Ingezonden 31 Augustus 1949)

(Publicatie No 83 van het Laboratorium voor Tuinbouwplantenteelt te Wageningen)

INHOUD

Blz.

1. Inleiding 259
2. Materiaal en methoden 260
3. Experimentele resultaten 261
   - 3. 1. De slaging der enkelvoudige entcombinaties 261
   - 3. 2. Gaat de schadelijke invloed van de onderstam of van de bovenstam uit? Eerste aanwijzing van de invloed van eigen blad aan de onderstam 261
   - 3. 3. Herhaling der tweepootentingen 262
   - 3. 4. De invloed van het onderstamblad op de enting van meloen op Cucurbita ficifolia. 263
   - 3. 5. De invloed van een tussenstam 263
   - 3. 6. Samenvatting der experimentele resultaten. 265
4. Bespreking 265

Noot bij de correctie 268

English summary: The prevention of graft-incompatibility by own foliage on the stock 268

Literatuur 271

1. INLEIDING

Er bestaat een zeer uitgebreide literatuur over de wederzijdse betrekkingen tussen onderstam en bovenstam bij geënte planten, een complex van vraagstukken, die zowel uit theoretisch als uit practisch oogpunt van uitermate groot belang zijn. Voor overzichten zie men WINKLER (12), KRENKE (5, speciaal pp. 475–557) en, zeer recent en allereerst beperkt tot Citrus, doch ook uit algemeen oogpunt zeer lezenswaard, WEBBER, in BATCHELOR en WEBBER (3, pp. 73–103). Desondanks zijn wij omtrent bepaalde onderdelen zeer onvoldoende ingelicht en één hiervan is de entings-incompatibiliteit, het verschijnsel, dat bepaalde combinaties van entpartners resulteren in een voortijdige dood, ook al lijkt aanvankelijk het succes verzekerd. Hiermede hangt de invloed van een tussenstam nauw samen en over dit onderdeel is onze kennis nog zeer fragmentarisch.

De besproken verschijnselen zijn allereerst van belang voor houtige gewassen, met name de fruitgewassen, doch deze vormen uit hun aard minder gelukkig materiaal voor onderzoek. Veel gunstiger zijn éénjarige gewassen, die makkelijker hanteerbaar zijn en sneller resultaat leveren. Door bestudering van dergelijk materiaal kunnen aanwijzingen worden verkregen voor de richting van onderzoek bij houtige gewassen.

Prachtig studiemateriaal wordt geleverd door de Cucurbitaceae. VAN DER KROFT (6) heeft de originele gedachte gehad de Fusariumziekte van komkommers te bestrijden door hen te enten op onvatbare onderstammen. MAAN (7) heeft als voor dit doel zeer geschikte onderstam gevonden Cucurbita ficifolia, een vertegenwoordiger van een ander geslacht dan komkommer uit dezelfde familie. Het enten van komkommers op C. ficifolia wordt in de practijk thans op grote schaal toegepast. Analoge gevallen zijn het enten van watermeloen op Lagenaria, zoals dit in Japan is ontwikkeld, eveneens ter bestrijding van Fusarium-ziekte (mondelinge mededeling van Dr V. J. BOSWELL te Beltsville, Md., U.S.A.) en het enten van tomaat op aubergine in Java ter bestrijding van de bacteriële slijmziekte, zoals BAKKER (2) mededeelt.

Aangezien ook meloen aangetast wordt door een Fusarium uit de grond, zou enting van meloen op C. ficifolia van belang kunnen zijn. Doch bij deze enting doen zich verschijnselen van incompatibiliteit voor. Na aanvankelijke groei sterven de entplanten plotseling af, meestal binnen een maand na het enten. De vraag of tegen dit onaangename verschijnsel iets gedaan kan worden, is het uitgangspunt geweest van het onderzoek, waarvan de resultaten in het volgende zullen worden beschreven. Gebleken is, dat het laten ontwikkelen van enige eigen bladeren aan de onderstam tot succes leidt, welke uitkomst een nieuw licht werpt op de onderstam-bovenstam relatie en speciaal op de incompatibiliteit.

Enige mededelingen in de literatuur over verwante kwesties zullen bij de bespreking in 4 worden genoemd.

2. MATERIAAL EN METHODEN

Van Cucurbita ficifolia werd in 1947 zaad ontvangen van IR G. W. VAN DER HELM, rijkstuinbouwconsulent te Amstelveen. In volgende jaren werd met zelf geteeld zaad gewerkt. Van komkommer en meloen werd gewoon handelszaad gebruikt. Ter wille van de eenvoud zullen in het volgende voor de genoemde gewassen de afkortingen F, K en M worden gebruikt en wel:

F = Cucurbita ficifolia, in de practijk bekend als onderstam F.
K = Komkommer, ras Lentse Gele.
M = Meloen, ras Suikermeloen.

De zaden werden gezaaid in pannen, waarna verspeend werd in tabletten met electrische bodemwarmte, waarna opgepot werd. In verband met de verschillende groeisnelheden werd aanvankelijk K een week na M gezaaid, en F wederom een week na K. Wanneer zeer vele entingen gemaakt moeten worden, zoals in 1948 en 1949, wordt elke week van alle drie de gewassen iets gezaaid, teneinde te allen tijde over de juiste ontwikkelingsstadia te beschikken.

Als entmethode voor de enkelvoudige entingen werd spleetenting toegepast met gebruik maken van de entklem, welke methoden uitvoerig door MAAN (7) zijn beschreven, evenals de behandeling der geënte planten. Ook bij de dubbele entingen werd spleetenting met entklemmen toegepast. Het bleek hierbij het beste de enting van bovenstam op tussenstam en van tussenstam op onderstam gelijktijdig te maken en niet de eerste enige dagen na de tweede (figuur 13).

Om straks nader uiteen te zetten redenen werden ook entingen gemaakt van één bovenstam op twee onderstammen. De beide onderstammen worden hiertoe bij het oppotten vlak naast elkaar geplant in één pot. Bij de enting worden beide op een zelfde hoogte met één snede van een scheermesje horizontaal afgesneden en vervolgens van boven naar beneden gespleten, dusdanig dat de beide spleetwonden niet in elkaars verlengde liggen, maar loodrecht op deze richting evenwijdig aan elkaar. Het entrijs wordt van onderen gespleten, terwijl aan de buitenzijden twee vlakke wonden worden gemaakt, die in dezelfde richting lopen als de spleetwond. De beide lippen van het entrijs worden vervolgens in de beide spleten der onderstammen gebracht, waarna met raffia wordt dicht gebonden. Voor deze vrij moeilijke enting, die in de wandeling de naam van „tweepootenting" verkreeg, kunnen geen entklemmen worden gebruikt.

De geënte planten werden in een kas onder dubbel glas geplaatst en, na vergroeid en afgehard te zijn, in een koud warenhuis uitgeplant.

Teneinde begripsverwarring te voorkomen, zullen de termen entrijs en ent worden vermeden, en zal alleen worden gesproken van onderstam, van bovenstam en van entplant, met welke laatste term dan de combinatie van onderstam en bovenstam na de enting is bedoeld.

De entingen zullen worden aangegeven als: K op F, M op K, enz., terwijl voor een dubbele enting geldt: M op K op F. De al of niet aanwezigheid van eigen blad wordt aangegeven door + of –. Aangezien de bovenstam steeds eigen blad heeft, wordt hier een nader symbool weggelaten. Is bij onder- of tussenstam niets vermeld, dan is hiermede bedoeld, dat er op de aan- of afwezigheid van eigen blad niet is gelet, of dat dit niet van belang is. Dus M op F+ en M op F– duiden respectievelijk op wel en op geen blad aan de onderstam, terwijl er bij M op F niet op is gelet.

Bij verschillende onderdelen van het onderzoek, speciaal bij het uitvoeren der entingen, heb ik veel hulp ondervonden van de Heren R. SABARTE BELACORTU en H. C. M. DE STIGTER, die zich tot ware entvirtuozen hebben ontwikkeld. Alle foto's werden verzorgd door de Heer J. W. GREVERS.

3. EXPERIMENTELE RESULTATEN

3. 1. *De slaging der enkelvoudige entcombinaties*

De toepassing van K op F in de practijk wijst er op, dat deze enting goed slaagt en, voor zover dit nodig was, hebben eigen proeven het bevestigd. In 1947 werd echter waargenomen, dat M op F niet slaagt. Na aanvankelijk de indruk van een goede vergroeiing te hebben gegeven, beginnen de entplanten enige weken na het uitplanten plotseling te verwelken, waarna zij spoedig afsterven (figuren 1 en 2). Binnen de maand zijn alle planten dood. Meestal vertoont de meloen-bovenstam vlak boven de entplaats een vrij krachtig callusgezwel. Het is moeilijk aan de indruk te ontkomen, dat dit gezwel de onderstam dicht knijpt, waardoor deze afsterft, gevolgd door het afsterven van de bovenstam (figuur 3). Dit is duidelijk een geval van entings-incompatibiliteit met uitgestelde symptomen. Het is ook door anderen dan door mij op andere plaatsen waargenomen.

De beide reciproke entingen, dus F op K en F op M gelukken goed, hetgeen wil zeggen, dat de entplanten rijpe vruchten voortbrengen. Er doet zich echter een zeer opvallende onderstam-invloed gelden. In vergelijking tot F op eigen wortel of tot de autoplastische enting F op F is de groei van F op K en van F op M sterk verzwakt, de bladeren zijn veel kleiner, de bloei begint enige weken eerder en de entplanten komen tot een veel betere vruchtvorming. Hierin ligt ongetwijfeld een mogelijkheid tot verbetering der zaadteelt van C. ficifolia, doch dit onderwerp valt buiten ons eigenlijke bestek en is voor toepassing ook nog onvoldoende uitgewerkt. Ik volsta daarom met de verwijzing naar figuur 4, welke entplanten met grote vruchten weergeeft op een moment, dat F op eigen wortel en F op F nauwelijks bloeiden.

De beide resterende combinaties, K op M en M op K, bleken zeer goed te slagen. Vermelden wij ten slotte, dat alle mogelijke autoplastische entingen met succes werden uitgevoerd – waaraan van te voren niet werd getwijfeld –, terwijl ook de entingen van augurk op C. ficifolia en reciprook goed slaagden.

De conclusie is, dat slechts M op F niet gelukt, terwijl het merkwaardig is, dat de reciproke enting wel mogelijk is. Wij hebben dus een geval van reciprook verschillende entings-incompatibiliteit met uitgestelde symptomen. Dadelijk zij hierbij aangetekend, dat deze waarneming geschied is bij planten, die op de gebruikelijke manier zijn behandeld, dat wil thans speciaal zeggen, dat bij het enten een blad aan de onderstamplant is blijven zitten, welk blad kort na het uitplanten is verwijderd.

3. 2. *Gaat de schadelijke invloed van de onderstam of van de bovenstam uit? Eerste aanwijzing van de invloed van eigen blad aan de onderstam*

Reeds werd medegedeeld, dat het lijkt alsof vanuit de bovenstam M een schadelijke invloed op de onderstam F uitgaat. Teneinde dit nader na te gaan, werden in de zomer van 1948 tweepootentingen uitgevoerd: één meloen werd tegelijker-

tijd op een F en op een K onderstam geënt volgens de sub 2 beschreven methode. Hoewel deze enting gecompliceerd is en het seizoen reeds ver gevorderd was, gaven van twintig entingen er elf een dubbele vergroeiing. Deze planten leverden de eerste aanwijzing van de invloed van het eigen blad aan de onderstam, zodat beide boven genoemde punten tegelijkertijd besproken moeten worden.

Toen kort na het uitplanten der entplanten het tijdstip was aangebroken, waarop als regel het eigen blad van de onderstammen wordt afgesneden, heb ik dit vrij willekeurig bij enkele planten wel gedaan, doch bij andere niet. Zodoende bleven 6 planten over met eigen blad aan de F onderstammen. Op één na bleven deze onderstammen in leven. Voorts bleven 5 planten over zonder eigen blad aan de F onderstammen en deze onderstammen gingen spoedig dood. Bij de komkommer onderstammen was de verdeling 8 K+ en 3 K– en deze bleven alle in leven.

In de meeste gevallen begon het afsterven van de F– onderstammen vlak onder de entplaats, waarna het van boven naar beneden voortschreed. Dit is duidelijk te zien in figuur 5, goed geslaagde vergroeiingen, vergroot weergegeven in figuur 6, terwijl figuren 7 en 8 verschillende afstervingsstadia weergeven, gekenmerkt door bleek worden van de onderstam. Figuur 9 geeft een tweepootenting weer met links een F+ onderstam. Hoewel één der onderstamlippen bij de vergroeiingsplaats is losgelaten, iets wat vaker geschiedt, is de vergroeiing van de andere hecht gebleven en vertoont deze onderstam generlei tekenen van afsterven.

Dit beeld wijst reeds op een invloed, die van de bovenstam uitgaat en de F onderstam doet afsterven. Deze conclusie wordt versterkt, doordat geen der M bovenstammen is afgestorven. Ging er van de F onderstammen een positief schadelijke invloed op de bovenstammen uit, dan zou het vreemd zijn, wanneer de K onderstam deze invloed weer te niet zou doen.

Wij vinden in de beschreven resultaten aanwijzingen, dat:

1e de F onderstam niet afsterft, wanneer deze eigen blad heeft en wel afsterft, wanneer het eigen blad wordt verwijderd;
2e het afsterven van de F onderstam teweeggebracht wordt door een invloed, die van de M bovenstam uitgaat, zonder ons thans nog maar enigermate uit te laten over de aard dezer invloed.

Uit deze aanwijzingen volgen allerlei consequenties. Allereerst moet herhaling der proef een bevestiging brengen. Voorts moet de invloed van het onderstamblad aan enkele en dubbele entingen worden nagegaan.

3. 3. *Herhaling der tweepootentingen*

In 1949 werden enige tientallen geslaagde tweepootentingen verkregen. Er was in het warenhuis plaats voor vier groepen van elk zeven planten. Na het uitplanten werden de vier groepen dusdanig behandeld, dat zij de combinaties F+K+, F+K–, F–K+ en F–K– voorstelden. Van de combinatie F+K+ mislukte één plant, alle overige bleven in leven.

De resultaten zijn:

1e alle M bovenstammen bleven in leven;
2e alle K onderstammen bleven in leven, zowel K+ als K–;
3e alle F+ onderstammen bleven in leven;
4e alle F– onderstammen gingen dood.

Deze resultaten bevestigen de aanwijzingen van 1948 volkomen. Zij tonen bovendien duidelijk aan, dat de K onderstammen nooit dood gaan, ook niet zonder eigen blad; het betreffende materiaal van 1948 was nog fragmentarisch.

Eén aanvullende waarneming mag niet onvermeld blijven. De indruk werd gewekt, dat de F– onderstammen der combinatie F–K– ongeveer een week eerder waren afgestorven dan die der combinatie F–K+. Het eigen blad aan de K onderstam zou dus het afsterven van de F– onderstam vertragen. Deze waarneming is moeilijk te begrijpen. Voor hiertoe een poging wordt gedaan, moet echter de waarneming worden herhaald, want deze berust slechts op een indruk, welke intussen behalve door mijzelf volkomen onafhankelijk opgedaan is door de Heer H. C. M. DE STIGTER, die mij bij het onderzoek assisteerde.

3. 4. *De invloed van het onderstamblad op de enting van meloen op Cucurbita ficifolia*

In 1949 werden twee rijen M op F entplanten, elk in 16 exemplaren, in een warenhuis uitgeplant. Kort na het uitplanten werden de onderstambladeren bij één der rijen verwijderd, terwijl zij bij de andere rij min of meer intact werden gelaten. Alle M op F– planten waren binnen twee weken dood, terwijl alle M op F+ planten nog leefden. Van de laatste zijn er enkele gesneuveld. Het waren planten, aan welke slechts één onderstamblad was gelaten, dat echter afstierf.

Figuren 10 en 11 illustreren dit resultaat, terwijl figuur 12 laat zien, dat de M op F+ entplanten behoorlijke vruchten hebben voortgebracht.

Met dit resultaat zal de totnogtoe ondervonden moeilijkheid bij de toepassing der enting van meloen op C. ficifolia wel opgelost zijn. Men late eenvoudig aan de onderstam eigen blad staan. Direct rijst nu de vraag hoeveel bladeren dit moeten zijn. In de rij M op F+ werd enige variatie aangebracht door van voren naar achteren in vier groepen steeds iets meer eigen blad te laten staan. Dit komt natuurlijk neer op bladeren, die zich ontwikkelen aan de okselscheut van het ene blad, dat bij de enting als regel aanwezig blijft. Het volledig wegnemen van de okselscheut, dus het laten zitten van slechts het aanvankelijk aanwezige blad, is riskant, omdat dit blad gemakkelijk schijnt af te sterven. De beste resultaten werden verkregen met entplanten, voorzien van vier tot vijf onderstambladeren.

Thans wordt een waarneming van 1947 begrijpelijk. In dat jaar werden ter oriëntering allerlei entcombinaties gemaakt. Hierbij bevond zich één plant, samengesteld uit een meloenscheut, die groeide op een ficifolia-plant, voorzien van eigen takken en bladeren. Deze meloenscheut heeft rijpe vruchten voortgebracht. De oorzaak hiervan werd toen nog niet onderkend.

3. 5. *De invloed van een tussenstam*

Voordat omtrent de invloed van een onderstamblad iets bekend was, is gezocht in de richting van het invoegen van een tussenstam. Hoewel dit principe uit practische overwegingen thans geen waarde meer heeft, zijn de verkregen resultaten van voldoende theoretische interesse er onze aandacht aan te schenken.

Uitgegaan is van de feiten, dat M op K en K op F goede entplanten leveren. Verwacht werd, dat M op K op F mogelijkerwijze ook goed zou gaan en dit leek aanvankelijk ook zo. Want bij de eerste proeven in 1948 waren de dubbele entplanten in volle groei, toen de enkele entplanten van M op F reeds waren afge-

storven. Doch omstreeks een maand later gingen ook de dubbele entplanten dood, zonder dat een nawijsbare oorzaak kon worden vermoed. Achteraf beschouwd zal dit afsterven een gevolg zijn geweest van het wegnemen der onderstambladeren, hetgeen niet systematisch, dus op vrij willekeurige tijdstippen is geschied. Ter vergelijking was ook de dubbele enting K op M op F gemaakt en deze trof hetzelfde lot.

Figuur 13 illustreert een pas gemaakte dubbele enting. Het aanvankelijke succes hiervan is geïllustreerd in figuren 14 en 15, die respectievelijk een gehele entplant en de beide vergroeiingsplaatsen bij de enting M op K op F weergeven. Deze planten zijn twee maanden en één week oud, gerekend vanaf het enten en stierven kort na het fotograferen af met een zelfde beeld als in figuren 1 en 2 is weergegeven.

Toen aanwijzingen omtrent de invloed van het onderstamblad waren verkregen, moesten natuurlijk de dubbele entingen vanuit dit gezichtspunt worden bestudeerd. Dit is in 1949 gebeurd door bij de beide dubbele entingen M op K op F en K op M op F al of geen eigen blad aan tussen- of onderstam te laten zitten, hetgeen dus in beide gevallen vier combinaties opleverde.

Zien wij eerst naar M op K op F. Bij de combinaties F+, dus met onderstamblad, was aanvankelijk de groei volkomen goed en de al of niet aanwezigheid van blad aan de K tussenstam had geen invloed. Bij vergelijking met de enkele entplanten M op F+ bleef de groei later echter iets achter, waaruit volgt, dat de K tussenstam een enigermate verzwakkende werking heeft. De combinaties F–, dus zonder onderstamblad, waren direct sterk in groei verzwakt en hierbij trad het merkwaardige verschijnsel op, dat deze verzwakking minder sterk was bij aanwezigheid van tussenstamblad, dus bij K+, dan zonder dergelijk blad, dus bij K–. Figuren 16 en 17 illustreren dit. In figuur 16 worden de objecten M op K+ op F+ en M op K+ op F– vergeleken, terwijl in figuur 17 de objecten M op K– op F+ en M op K– op F– worden vergeleken. Geleidelijk zijn alle planten op onderstam F– achteruit gegaan en geen heeft een enigermate normale ontwikkelingsgang vertoond, echter met één merkwaardige uitzondering. Men ziet deze plant achter in de rechter rij van figuur 17. Onderzoek wees uit, dat bij deze plant de tussenstam een eigen wortel had gemaakt, waardoor wij dus feitelijk een entplant van M op K hebben gekregen, een volkomen compatibele combinatie.

Geconcludeerd moet worden, dat bij F+ een K tussenstam de groei enigermate verzwakt, doch dat bij F– een K tussenstam het afsterven remt en dan speciaal wanneer er tussenstamblad aanwezig is.

Zien wij thans naar de combinatie K op M op F. Bij afwezigheid van onderstamblad, dus bij F–, sterven de entplanten direct af, ongeveer even snel als bij M op F–. Binnen twee weken na het verwijderen van het blad zijn alle entplanten dood en het maakt hierbij geen verschil of de M tussenstam al of geen blad heeft. Er moet echter melding worden gemaakt van twee niet verklaarde uitzonderingen op de 32 proefplanten. Deze uitzonderingen hebben lang geleefd, doch vertoonden sterke dwerggroei en zijn niet tot bloei gekomen. Daarentegen ontwikkelen zich de combinaties K op M+ op F+ en K op M– op F+ normaal, zonder zichtbaar onderling verschil. Figuren 18 en 19 illustreren dit.

Klaarblijkelijk oefent meloen als tussenstam op C. ficifolia als onderstam een soortgelijke invloed uit als wanneer meloen als bovenstam op C. ficifolia als onderstam staat. Hierbij is het dan vooral opvallend, dat komkommer, die rechtstreeks

op C. ficifolia geënt prachtige entplanten levert, niet vermag de ongunstige werking van de M tussenstam op te heffen. Voorts moet ook uitdrukkelijk worden vastgesteld, dat al of geen blad aan de M tussenstam generlei verschil maakt.

3. 6. *Samenvatting der experimentele resultaten*

Vatten wij, als uitgangspunt voor de bespreking, de experimentele resultaten samen, dan kan het volgende worden vastgesteld:

1. Cucurbita ficifolia (F), komkommer (K) en meloen (M) kunnen in alle mogelijke combinaties twee aan twee met succes worden geënt, behalve M op F. Bij de gebruikelijke behandeling van aanvankelijk onderstamblad laten zitten en dit na het uitplanten der entplanten verwijderen, vertonen F en M reciprook verschillende entings-incompatibiliteit met uitgestelde symptomen.

2. Bij enting van M tegelijkertijd op F en op K blijven de M bovenstammen en de K onderstammen steeds in leven, doch de F onderstammen blijven slechts in leven, wanneer zij eigen blad hebben (F+), terwijl zij zonder dit blad (F–) afsterven. Een waarneming, die nadere bevestiging vereist, is dat F– bij K+ iets langer in leven blijft dan bij K–.

3. Bij de enting van M op F– sterft de onderstam af onder een invloed, die van de bovenstam uitgaat.

4. Dit afsterven heeft niet plaats, wanneer F eigen blad heeft, zodat hiermede de entings-incompatibiliteit wordt opgeheven en toepassing der enting van meloen op C. ficifolia ter bestrijding van de Fusariumziekte mogelijk wordt.

5. Bij de dubbele enting M op K op F verzwakt bij F+ de K tussenstam de groei in zeer geringe mate, doch bij F– wordt het afsterven vertraagd en dan speciaal bij aanwezigheid van tussenstamblad.

6. Bij de dubbele enting K op M op F oefent de tussenstam een soortgelijke werking uit op F als wanneer M als bovenstam op F als onderstam was geënt, dus afsterven bij F–, volkomen normale ontwikkeling bij F+. Tussenstamblad oefent hierop geen invloed uit.

4. BESPREKING

Het kernpunt van de experimentele resultaten is de gunstige invloed van het onderstamblad bij de enting van meloen op C. ficifolia, welke enting zonder dit blad op mislukking uitloopt. Een geval van entings-incompatibiliteit wordt dus voorkomen door aan de onderstam eigen blad tot ontwikkeling te laten komen. De invloed van dit blad is overduidelijk geconstateerd, doch daarmede allerminst verklaard. De voorhanden gegevens laten een dergelijke verklaring niet toe. Hiertoe is een geheel apart onderzoek nodig en er vallen van allerlei technische richtlijnen voor op te stellen. Ik wil hier echter thans niet op ingaan, speciaal omdat de voortzetting van het onderzoek grotendeels in andere handen overgaat. Wel wil ik het vraagstuk in een iets ruimer verband stellen dan alleen het constateren van de invloed van het onderstamblad, door na te gaan in welke richtingen gezocht kan worden om tot een beter begrip te geraken.

In het voorgaande (pp. 262 en 265 sub 3) is gesproken van een invloed, die van de bovenstam M uitgaat en de onderstam F doet afsterven. Dit is een vage aandui-

ding, die thans wat scherper geformuleerd kan worden. De bedoelde „invloed" kan positief schadelijk zijn en dan denken wij aan een vergiftigende werking. Hij kan ook negatief schadelijk zijn en dan denken wij aan het onthouden aan de onderstam van een voor diens groei noodzakelijke stof. Twee argumenten pleiten min of meer tegen de eerste opvatting. Eén argument pleit voor de tweede opvatting.

De resultaten van de tweepootentingen zouden wijzen op een vergiftigende werking, uitgaande van de M bovenstam, en alleen werkende op de F onderstam, niet echter op de K onderstam. Dit zou wijzen op een zeer specifieke vergiftiging, die niet waarschijnlijk moge lijken, doch geenszins a priori uitgesloten mag worden. Doch het feit, dat deze vergiftigende werking van de bovenstam te niet wordt gedaan door de werking van het eigen blad aan de onderstam klinkt hoogst onwaarschijnlijk. Tegen een vergiftigende werking pleit ook de betrekkelijk lange levensduur van de dubbele entingen M op K op F–, speciaal bij K+. Een eventueel in de bovenstam geproduceerd vergift komt waarschijnlijk snel in de onderstam en zou deze dus vrijwel even snel moeten doen afsterven als M op F–.

Juist de werking van het eigen blad aan de onderstam pleit krachtig voor de tweede opvatting. Het klinkt namelijk zeer aannemelijk, dat M als bovenstam een voor de groei van de F onderstam noodzakelijke stof niet aan die onderstam doet toekomen. Het tekort wordt dan aangevuld door de werking van het eigen blad.

Over de aard van deze laatst bedoelde stof wil ik thans volstaan met op twee mogelijkheden te wijzen. Wij kunnen met een gewone voedingsstof te doen hebben, misschien wel met een eenvoudige suiker. Wij kunnen ook met een groeihormoon te doen hebben en dan denken wij uiteraard direct aan een stof als de, overigens nog hypothetische, rhizocaline van F. W. WENT. In dit verband zij er op gewezen, dat door WENT (10), HAYWARD en WENT (4) en WENT (11) in een uitvoerig onderzoek is aangetoond, dat bij entingen van erwten het caulocaline de entplaats van beneden naar boven passeert.

De vraag rijst dan thans of in M als bovenstam de bewuste stof niet wordt gemaakt, dan wel of deze stof de entplaats van M op F niet kan passeren, waardoor de enting M op F– mislukt. Met het eerste deel dezer vraag hangt de al of niet specificiteit van de stof samen. Wanneer de entplaats geen belemmering voor het transport is, vormen de verschillende resultaten der entingen M op F– en K op F– een argument voor specificiteit: M zou de specifieke stof niet en K zou hem wel maken. Doch de mislukking van K op M op F– spreekt hier weer tegen en zou wijzen in de richting van niet passeren door de entplaats, speciaal de entplaats van M op F. Verschillende verschijnselen worden verklaard, wanneer de entplaats van M op F inderdaad een belemmering zou vormen voor het passeren van een voor groei der F onderstammen noodzakelijke stof. Ook het verschil tussen M op F en F op M vindt dan een mogelijke verklaring. Doch de slechte groei van M op K op F– wordt er niet begrijpelijk door.

Het is natuurlijk denkbaar, dat wij zowel met een specifieke stof als met een niet passeren door de entplaats van M op F te doen hebben. Bewijzen voor een dergelijke opvatting zijn er thans echter niet, doch alle experimenteel vastgestelde feiten zouden een eenvoudige verklaring kunnen vinden.

Uiteraard vormt anatomisch onderzoek van de entplaatsen één der eerst nodige onderdelen bij de uitbreiding van het onderzoek. Hiermede werd reeds een begin gemaakt en het zal uitermate interessant zijn te weten of en welke verschillen er

tussen de entplaatsen van M op F en van F op M bestaan, en of het onderstamblad de aard der vergroeiing tussen onder- en bovenstam beïnvloedt. Anatomisch onderzoek is ook nodig bij een poging tot verklaring van de bij de tweepootentingen gemaakte waarneming, dat de F– onderstam waarschijnlijk iets later afsterft, wanneer er aan de K onderstam eigen blad zit. Dit kan moeilijk anders begrijpelijk zijn dan door de aanname van een tot stand gekomen verbinding tussen de beide onderstammen, iets wat via een callus op de horizontale wonden helemaal niet uitgesloten is.

De incompatibiliteit van Citrus sinensis („sweet orange"), geënt op C. aurantium („sour orange") is één van de weinige gevallen van entings-incompatibiliteit, waarschijnlijk wel het enige, dat een bevredigende verklaring heeft gevonden. Het betreft hier wèl een vergiftigende werking, die uitgaat van het blad van de bovenstam. TOXOPEUS (9) heeft op Java in een serie experimenten, die wat opzet betreft verschillende punten van analogie vertonen met het boven beschreven onderzoek, alle twaalf mogelijke entingen 2 aan 2 en 3 aan 3 gemaakt tussen de reeds genoemde sweet orange en sour orange en bovendien Japanse citroen. Hij vond, dat slechts de drie combinaties met sweet orange als bovenstam en sour orange als tussenstam of als onderstam incompatibel waren. Werden op sour orange zowel sweet orange als Japanse citroen geënt, dan stierven beide bovenstammen, omdat de onderstam stierf. Werd sweet orange aangeënt met zowel sour orange als Japanse citroen, dan ging alleen de sour orange dood. Hieruit werd geconcludeerd, dat het blad van sweet orange een stof produceert, die de entplaats van boven naar beneden passeert en giftig is voor sour orange als onderstam. Latere onderzoekingen, zoals van OBERHOLZER (8), hebben aangetoond, dat de schadelijke stof een virus is.

De incompatibiliteit van meloen op C. ficifolia, wanneer deze laatste geen eigen blad heeft, is in alle opzichten in wezen verschillend van het Citrus-geval. Wel worden in de literatuur zo nu en dan uitingen aangetroffen, die er op wijzen, dat een anders niet mogelijke enting door aanwezigheid van onderstamblad wel mogelijk wordt en die dus op analogie met het meloen-geval duiden. Goed vergelijkend onderzoek is mij echter niet bekend. Wat mij uit de literatuur het meest heeft gefrappeerd, is de mededeling van WEBBER, in BATCHELOR en WEBBER (3, pp. 72, 156–157), dat volgens SWINGLE grapefruit niet met succes kan worden geoculeerd op „wampee" (Clausena Lansium), doch dat de dubbele enting van grapefruit op „rough lemon" op wampee wel succesvol is, *mits aan de onderstam enige kleine takjes met blad tot ontwikkeling komen.* Deze takjes mogen echter niet te groot worden.

In het literatuur-overzicht van ARGLES (1) uit 1937 wordt geconcludeerd, dat omtrent de oorzaak van entings-incompatibiliteit eigenlijk niets bekend is. Het Citrus-geval van Toxopeus was toen nog niet herkend als een virus-infectie. Het geval van meloen op C. ficifolia is zonder twijfel van geheel andere aard, hoewel iets positiefs over deze aard nog niet gezegd kan worden. Wel is het zeker, dat in dit geval de incompatibiliteit kan worden voorkomen door aan de onderstam eigen blad tot ontwikkeling te laten komen.

Ik wil nu, tot slot, wijzen op de mogelijkheid, dat door aanwezigheid van onderstamblad ook andere gevallen van entings-incompatibiliteit worden voorkomen.

Zekerheid hieromtrent kan slechts door het experiment worden verkregen, doch dit is zeker de moeite waard. Ik hoop zelf gelegenheid te vinden voor onderzoek van enkele incompatibele combinaties van vruchtbomen, zoals peer op kwee.

Wageningen, 27 Augustus 1949

NOOT BIJ DE CORRECTIE

Dr H. J. de Fluiter was zo vriendelijk mij er op te wijzen, dat zich ook bij koffie een geval van entings-incompatibiliteit voordoet, dat door het laten zitten van blad aan de onderstam kan worden voorkomen. Men zie p. 165 van de „Vraagbaak voor de koffiecultuur en koffiebereiding", door C. Coolhaas en medewerkers, uitgegeven door de Centrale Vereniging tot beheer van proefstations voor de overjarige cultures in Nederlands Indië (niet in de boekhandel), waar ook literatuur is vermeld. De ontdekking van de gunstige invloed van het blad komt aan H. H. Mulder toe.

Voorts vond de Heer H. C. M. de Stigter een publicatie van J. A. Mc Clintock: A study of uncongeniality between peaches as scions and the Marianna plum as a stock (J. agr. res. *77*, 1948: 253–260), waarin op pp. 257 en 258 eveneens de gunstige invloed van onderstamblad is vermeld. Kenmerkend voor dit geval van incompatibiliteit is, dat geen verbinding tussen de phloeemweefsels van onderstam en bovenstam tot stand komt.

27 October 1949.

ENGLISH SUMMARY:

THE PREVENTION OF GRAFT-INCOMPATIBILITY BY OWN FOLIAGE ON THE STOCK

1. INTRODUCTION

In spite of the enormous amount of literature on the mutual relations between stock and scion (3, pp. 73–103; 5, pp. 475–557; 12), many details await an explanation and one of them is the incompatibility. Annuals present much better material for research than woody perennials and among them Cucurbitaceae offer excellent material. The work of VAN DER KROFT (6) and MAAN (7) has resulted in the application of grafting cucumbers on Fusarium immune Cucurbita ficifolia in general horticultural practice in Holland. Muskmelons, grafted on the same stock, are incompatible, however, when the same technique is applied. It turned out that this incompatibility can be prevented by leaving some foliage on the stock.

2. MATERIALS AND METHODS

We abbreviate Cucurbita ficifolia as F, cucumber (variety Lentse Gele) as K – cucumber being „Komkommer" in Dutch –, muskmelon (variety Suikermeloen) as M. As grafting-method, both for simple and double grafting, an ordinary cleft graft was applied, using the graft-clip, as described by MAAN (7); see figure 13. Grafts of one M scion on two stocks, F and K, were made as pictured in figure 5; in these grafts rafia is used as binding-material. These grafts are indicated as „two leg grafts"; another name, mentioned to me by Mr R. J. Garner at East Malling, is "double stock grafts".

Simple grafts are indicated as: K on F, M on F, etc., double grafts as: M on K on F. Presence or absence of own foliage on stock or interstock is indicated as + or –. Hence M on F+ and M on F– indicate respectively absence and precence of stock foliage, while M on F indicates that no attention has been paid to this foliage or that it is of no importance.

3. EXPERIMENTAL RESULTS

3. 1. *The success of the simple grafts*

F, K and M can successfully be grafted two by two, with the exception of M on F. After the grafts of M on F have taken and the plants have grown for some time, they suddenly wilt and die (figures 1 and 2). Frequently the scion makes a large swelling just above the place of union (figures 3). The attention be drawn to the fact that the wilting plants have been treated like K on F which means that the stock-foliage has been removed some time after the grafts have taken.

It is remarkable that the combination of F on M takes very well. Hence we deal with a case of reciprocally different graft-incompatibility with delayed symptoms.

Both K and M as stocks exert a decided weakening influence on F as scion. The grafted plants are very much dwarfed compared with F on its own roots or with F on F, while they flower and fruit much earlier (figure 4). This offers possibilities for the seed-growing of F, but this point has not definitely been worked out yet.

Although no further reference to gherkin will be made, it is worth wilhe to state that gherkin and F can be successfully grafted reciprocally.

3. 2. *Does the detrimental influence start from the stock or from the scion? First indication of the influence of own foliage on the stock*

Preliminary experiments with two leg grafts were made in 1948 by grafting one M scion simultaneously on both an F and a K stock. In this material the first indication of the influence of stock foliage was obtained. When the time had come to remove this foliage, I left it in about half of the plants. The scions never died, nor did the K stocks, but the F stocks died, however only if they had no own foliage. Figures 5–9 illustrate these observations.

Evidently the detrimental influence starts from the M scion and kills the F stock, which influence is undone by own foliage on the F stock.

3. 3. *Replication of the two leg grafts*

The experiments were extended in 1949 to 4 × 7 plants, all of which besides 1 took. The 4 groups were treated so that they represented F+ K+, F+ K–, F– K+, F– K–. All M scions, all K stocks, both K+ and K–, and all F+ stocks remained alive, while all F– stocks were killed rapidly after removal of the foliage. The impression was obtained that the F stocks in the combination F– K– were killed about a week earlier than in F– K+, but this needs confirmation.

3. 4. *The influence of the stock foliage with M on F*

Two rows, each of sixteen plants of the graft M on F, were planted out under Dutch lights. Shortly after planting, the stock foliage of the plants of one row was

removed. These plants were dead within a fortnight, while those of the other row have fruited normally. See figures 10, 11 and 12.

This result evidently solves the difficulty in applying grafting muskmelons on the Fusarium immune C. ficifolia. It is dangerous to retain only one leaf, since this frequently dies. An axil sprout with four or five leaves gives excellent results.

3. 5. *The influence of an interstock*

The investigations with an intermediate stock, started in 1948, have lost their practical importance, since according to 3.4 M on F can be successfully grafted. However, they have yielded theoretically interesting results.

Figures 13–15 illustrate double grafts of M on K on F. Although these plants have outlived the single grafts of M on F, they prematurely died. When the influence of stock foliage became known, the experiments had to be repeated. This was done with the double grafts M on K on F and K on M on F, each of which were divided into 4 groups with or without own foliage on interstock or stock.

Let us first consider M on K on F. The F+ combinations have developed normally, only a little weaker than M on F+, without influence of K+ or K–. The F– combinations were very much weakened, but in the case of K– decidedly more so than with K+. See figures 16 and 17. Hence, with F+ a K interstock slightly weakens the growth, but with F– a K interstock retards the dying considerably, especially when it has own foliage.

The double grafts of K on M on F in the case of F– are killed immediately upon removal of the stock foliage, but in the case of F+ they develop normally without a visible influence of the interstock foliage. See figures 18 and 19 .Hence M as an interstock exerts a similar influence on F as a stock as M as a scion exerts on F as a stock. It is striking that K as a scion does not influence the detrimental effect of M as an interstock.

4. DISCUSSION

The prevention of incompatibility when grafting muskmelons on C. ficifolia by leaving foliage on the stock has been clearly demonstrated. The mechanism of the influence of this foliage is not at all clear, however, without further research. Some remarks are made about possibilities for interpreting the stock foliage's influence.

First of all the „detrimental influence" starting from the M scion and killing the F stock is discussed. If this influence would be some poisonous action, the results of the two leg grafts would suggest a specific poison. It sounds strange that such an action is undone by the stock foliage. Also, the relatively long duration of life of M on K on F–, especially with K+, speaks against poisoning. It sounds more plausible that M as a scion does not provide F stocks with a substance which is necessary for its growth, while the deficiency can be supplied by its own foliage.

This substance might be an ordinary food substance. It might also be a growth hormone like WENT's rhizocaline. Caulocaline has been demonstrated to pass the graft union in peas in upward direction (10, 4, 11).

The failure of M on F– can be explained by supposing that M does not produce the substance, necessary for F's growth, or by supposing that this substance does not pass the graft union. In favour of the latter supposition is the failure of K on

M on F–, while the difference between M on F and F on M might find an explanation in differences in the graft union. But the poor development of M on K on F– remains a puzzle, unless we assume that a specific substance is needed which is not produced by M. This substance is expected to be produced by K, but does not pass the graft union of M on F in the double graft of K on M on F.

Anatomical research is the most needed in order to arrive at better understanding and a start has been made already.

Probably the only case of graft-incompatibility which has found a clear explanation is the incompatibility of sweet orange when grafted on sour orange. TOXOPEUS (9) has clearly demonstrated that a toxic action is exerted from the scion to the stock. Later investigators, like OBERHOLZER (8), found that the toxic action is due to a virus. The case of muskmelon on C. ficifolia is fundamentally different.

Some indications are found in literature that stock foliage is necessary to make certain grafts succeed, but experimental investigations are unknown to me. A striking fact has been mentioned by WEBBER (3, pp. 72, 156–157) that grapefruit cannot be successfully budded on „wampee" (Clausena Lansium), but that introducing an interstock of rough lemon is successful, provided that some small branches with leaves are retained on the stock.

In ARGLES' review (1) it is concluded that practically nothing is known about the cause of incompatibility. The Citrus case was not recognized yet as caused by a virus at that time. The muskmelon case is entirely different, although something definite about its cause cannot be said yet. The prevention of imcompatibility in this case by the influence of stock foliage is beyond doubt, however. The possibility exists that also in other cases graft-incompatibility can be prevented by stock foliage. Only further research can decide this.

LITERATUUR

1. ARGLES, G. K.: A review of the literature on stock-scion incompatibility in fruit trees, with particular reference to pome and stone fruits. (*Imp. Bur. Fruit Production techn. comm.* no 9, 1937, 115 pp.).
2. BAKKER, B. M.: Enige beschouwingen over de zaadteelt van Europese groenten en bloemen in Indië. (*Zaadbelangen 1* (5), 1947: 50–51).
3. BATCHELOR, LEON DEXTER, en WEBBER, HERBERT JOHN: The Citrus Industry II. Production of the crop. – Univ. California Press, Berkeley en Los Angeles, 1948, XV + 933 pp.
4. HAYWARD, H. E., en WENT, F. W.: Transplantation experiments with peas II. (*Bot. Gaz. 100* (4), 1939: 788–801).
5. KRENKE, N. P.: Wundkompensation, Transplantation und Chimären bei Pflanzen. – Julius Springer, Berlin, 1933, XVI + 934 pp.
6. KROFT, W. G. VAN DER: De bestrijding van Fusarium bij komkommers door middel van enting op resistente onderstammen. (*Meded. Tuinbouwvoorlichtingsdienst* no *31*, 1942: 19 pp).
7. MAAN, W. J.: Het enten van komkommers. (*De Tuinbouw 1* (6), 1946: 9–15).
8. OBERHOLZER, P. C. J.: The bitter Seville rootstock problem. (*Farming South Africa 22*, 1947: 489–495; ook in *Citrus Gr.* 1947, no 163: 18–20; referaat in *Hort. Abstr. 17* (4), 1947: 294).

9. TOXOPEUS, H. J.: Stock-scion incompatibility in Citrus and its cause. (*J. Pomol. and Hort. Science 14* (4), 1937: 360–364).
10. WENT, F. W.: Transplantation experiments with peas. (*Amer. J. Bot 25* (1), 1938: 44–55).
11. WENT, F. W.: Transplantation experiments with peas III. (*Bot. Gaz. 104* (3), 1943: 460–474).
12. WINKLER, HANS: Untersuchungen über Pfropfbastarde I. Die unmittelbare gegenseitige Beeinflussung der Pfropfsymbionten. – Gustav Fischer, Jena, 1912, VIII + *186* pp.

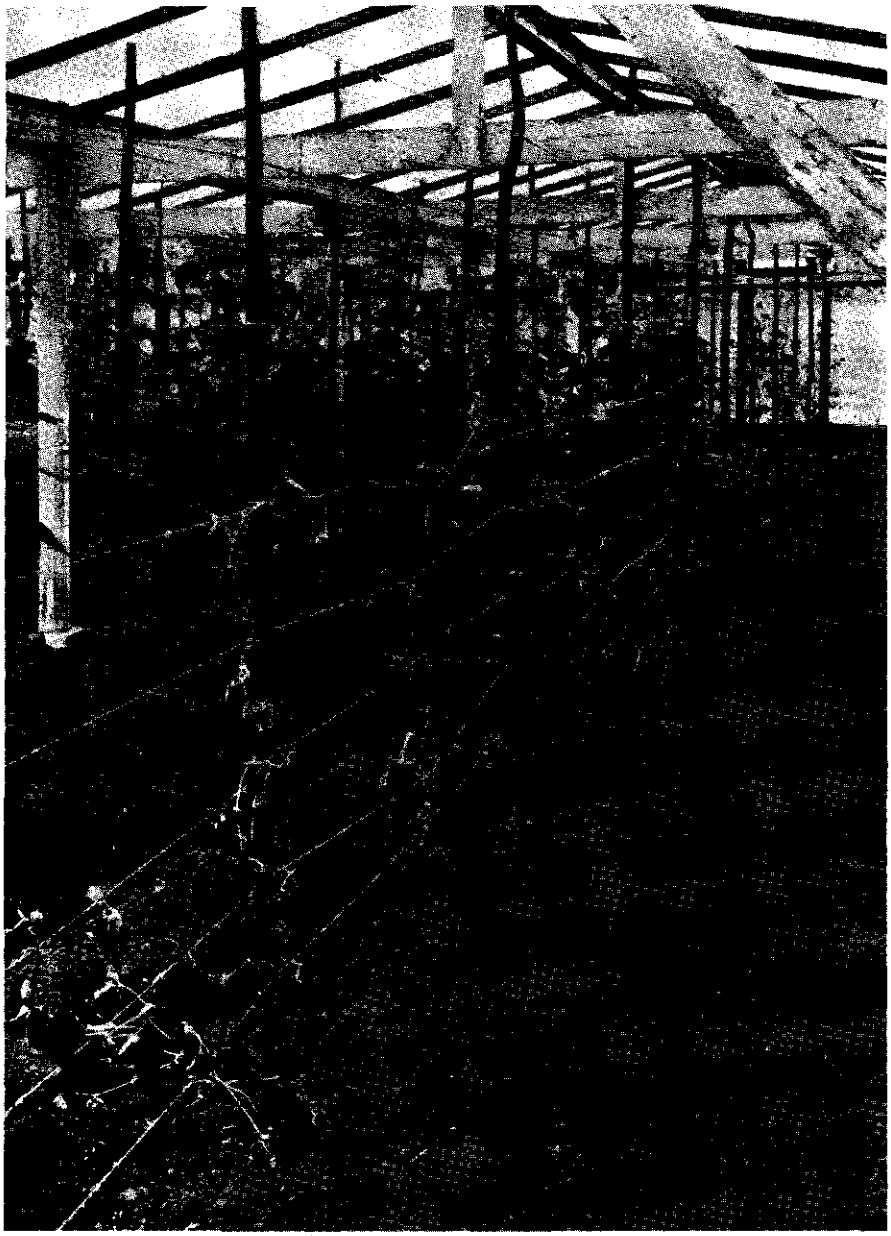


Fig. 1. Een rij entplanten van meloen op C. ficifolia, kort na het begin der verwelking.
(Fig. 1. A row of muskmelons grafted on C. ficifolia, shortly after wilting has started).

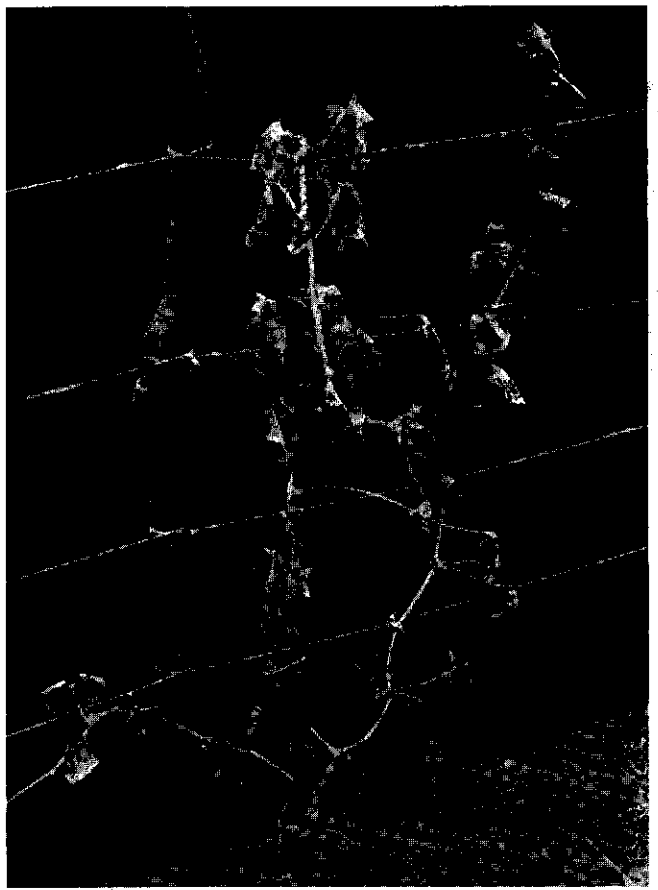


Fig. 2. Eén der planten uit de rij van figuur 1.
(Fig. 2. One of the plants from the row in figure 1).

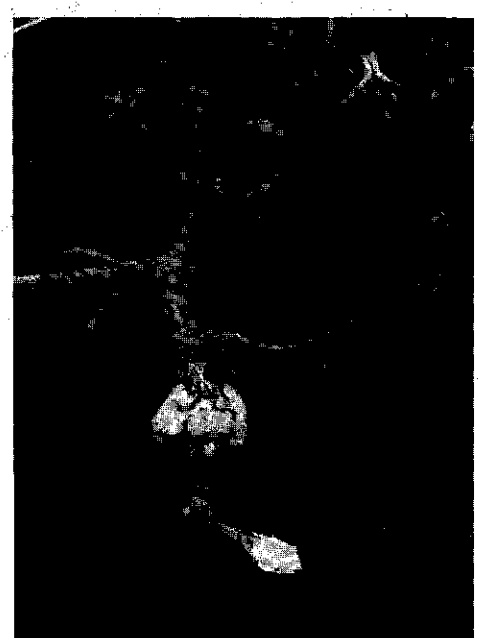


Fig. 3. Het onderste deel van een afstervende meloen op C. ficifolia.
(Fig. 3. The lower part of a muskmelon grafted on C. ficifolia).



Fig. 4. Entplanten van C. ficifolia op meloen met grote vruchten.
(Fig. 4. Grafts of C. ficifolia on muskmelon. Note the large fruits).



Fig. 5. Aanvankelijk geslaagde enting van meloen op C. ficifolia (links) èn op komkommer (rechts).

(Fig. 5. Originally successful two leg graft of muskmelon both on C. ficifolia (left) and on cucumber (right).



Fig. 6. Onderste deel der plant uit figuur 5 vergroot.

(Fig. 6. The lower part of figure 5 enlarged).

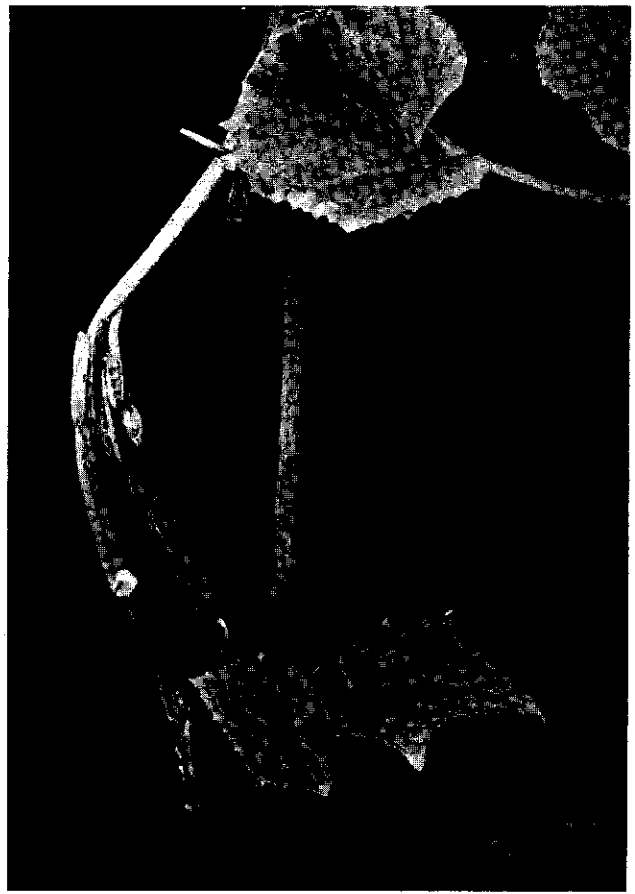


Fig. 7. Begin der afsterving bij de C. ficifolia-onderstam van meloen op C. ficifolia (links) èn op komkommer (rechts).

Fig. 7. Early stage of dying of the C. ficifolia stock with muskmelon grafted both on C. ficifolia (left) and on cucumber (right).

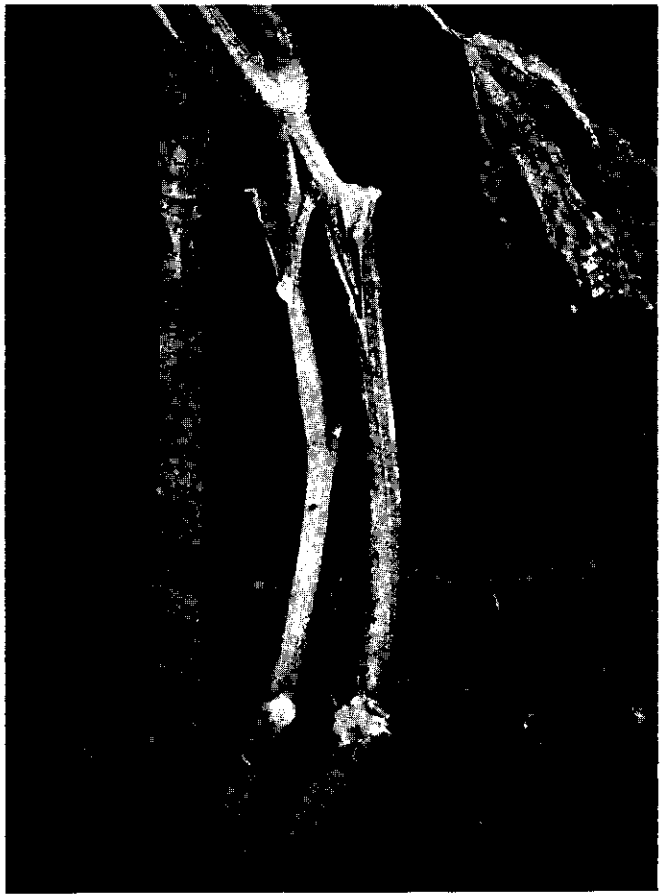


Fig. 8. Verder stadium der afsterving dan in figuur 7.
(Fig. 8. Further stage of dying than in figure 7).

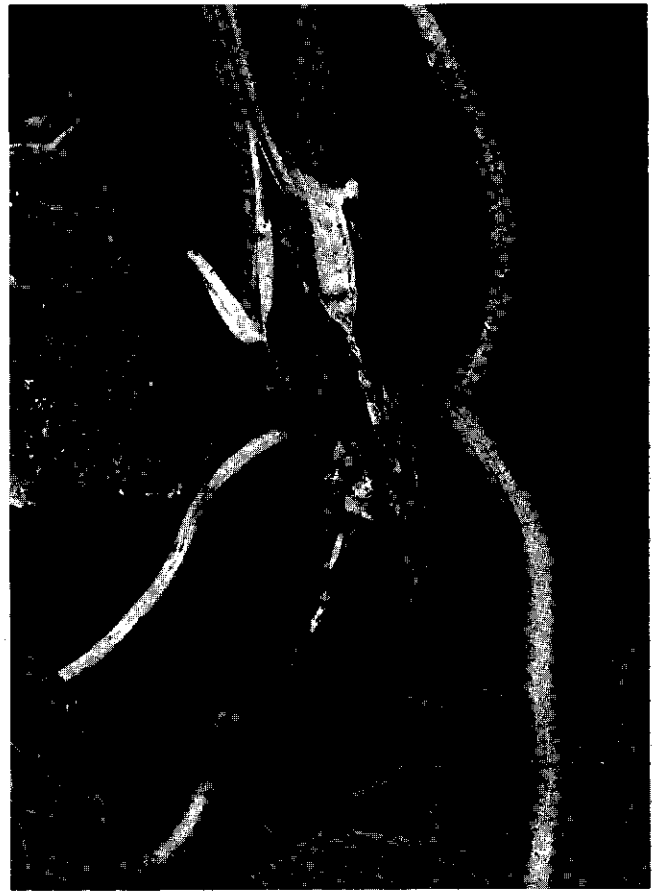


Fig. 9. Niet afstervende C. ficifolia-onderstam (links), wanneer deze eigen blad heeft.
(Fig. 9. C. ficifolia stock (left) remaining alive when provided with own foliage).



Fig. 10. Linker rij: Entplanten van meloen op C. ficifolia, voorzien van onderstamblad. Rechter rij: Entplanten van meloen op C. ficifolia, 2 weken na het verwijderen van het onderstamblad.

(Fig. 10. Left row: Grafts of muskmelon on C. ficifolia, provided with stock foliage. Right row: Grafts of same, 2 weeks from removal of stock foliage).



Fig. 11. Dezelfde rijen van figuur 10, doch 10 dagen later.

(Fig. 11. Same as figure 10, but 10 days later).



Fig. 12. Entplant van meloen op C. ficifolia, voorzien van onderstamblad, met vruchten.

(Fig. 12. Graft of muskmelon on C. ficifolia, provided with stock foliage, bearing fruit).

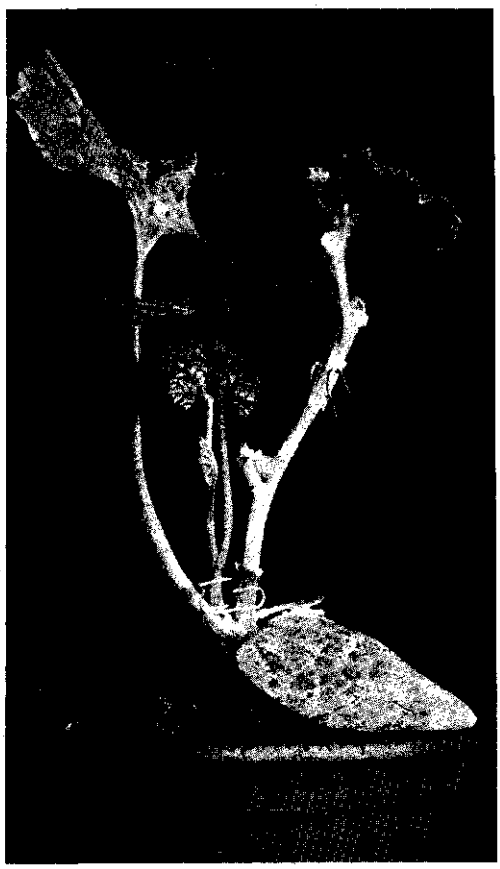


Fig. 13. Pas gemaakte dubbele enting van meloen op komkommer op C. ficifolia.

(Fig. 13. Double graft of muskmelon on cucumber on C. ficifolia, just made).

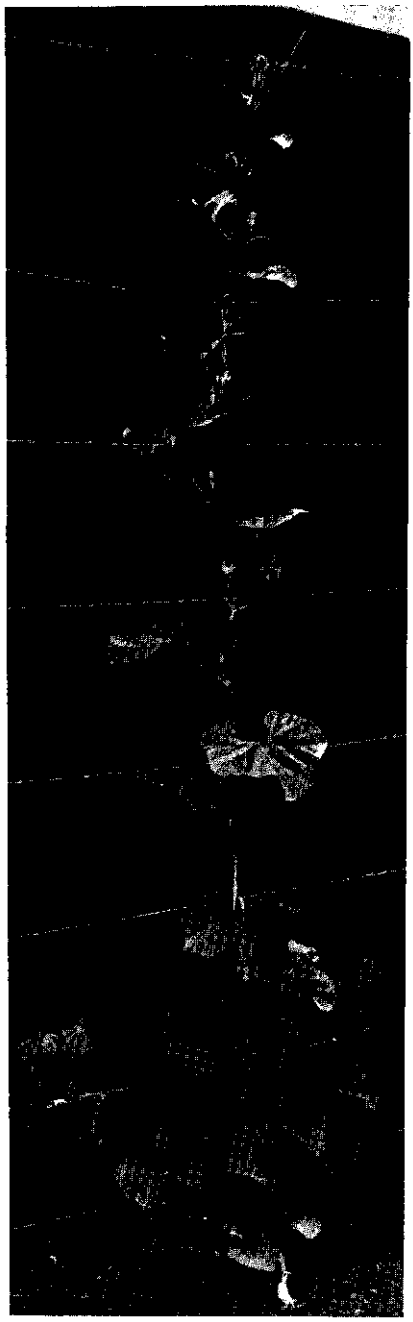


Fig. 14. Entplant van meloen op komkommer op C. ficifolia, 2 maanden en 1 week na het enten, kort voor het afsterven.

(Fig. 14. Double graft of muskmelon on cucumber on C. ficifolia, aged 2 months and 1 week from grafting, shortly before dying).



Fig. 15. De entplaatsen bij één der planten als van figuur 14.

(Fig. 15. The graft unions in one of the plants as of figure 14).



Fig. 16. Meloen op komkommer op C. ficifolia, links met onderstamblad, rechts zonder onderstamblad, beide *met* tussenstamblad. Gefotografeerd 3½ week na het verwijderen van het blad.

(Fig. 16. Muskmelon on cucumber on C. ficifolia, at left with stock foliage, at right without stock foliage, both *with* interstock foliage; 3½ weeks from removal of foliage).



Fig. 17. Meloen op komkommer op C. ficifolia, links met onderstamblad, rechts zonder onderstamblad, beide *zonder* tussenstamblad. Gefotografeerd 3½ week na het verwijderen van het blad.

(Fig. 17. Muskmelon on cucumber on C. ficifolia, at left with stock foliage, at right without stock foliage, both *without* interstock foliage; 3½ weeks from removal of foliage).



Fig. 18. Komkommer op meloen op C. ficifolia, links met onderstamblad, rechts zonder onderstamblad, beide *met* tussenstamblad. Gefotografeerd 3½ week na het verwijderen van het blad.

(Fig. 18. Cucumber on muskmelon on C. ficifolia, at left with stock foliage, at right without stock foliage, both *with* interstock foliage; 3½ weeks from removal of foliage).

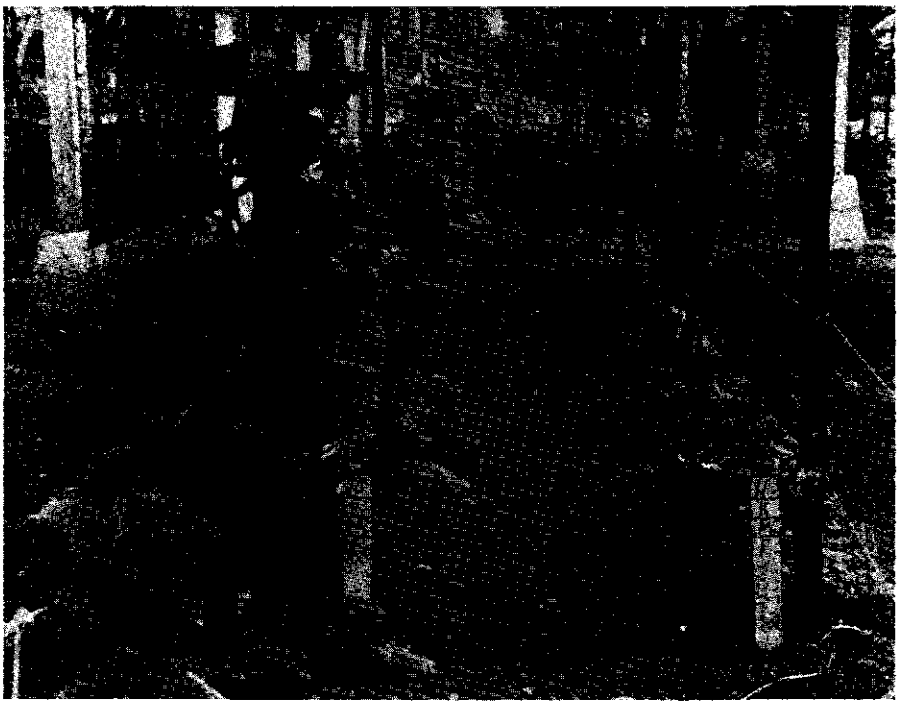


Fig. 19. Komkommer op meloen op C. ficifolia, links met onderstamblad, rechts zonder onderstamblad, beide *zonder* tussenstamblad. Gefotografeerd 3½ week na het verwijderen van het blad.

(Fig. 19. Cucumber on muskmelon on C. ficifolia, at left with stock foliage, at right without stock foliage, both *without* interstock foliage; 3½ weeks from removal of foliage).