

GROEI EN PRODUKTIE VAN AARDAPPELEN

with summary

H. G. WITTENROOD, A. J. REESTMAN EN K. B. A. BODLAENDER

I. HET VERBAND TUSSEN BLAD- EN KNOLPRODUKTIE

1. INLEIDING EN OVERZICHT DER RESULTATEN

Periodieke bemonsteringen geven inzicht in de ontwikkeling van een gewas. Worden bovendien blad-, stengel-, knol- en wortelgewichten afzonderlijk bepaald, dan is ook voor de aardappelplant een onderzoek naar de samenhang der groeiverschijnselen van deze orgaanstelsels mogelijk, zoals door VAN DE SANDE BAKHUYZEN voor tarwe (1), bieten (3) en andere gewassen (2) werd verricht. Om met deze wijze van interpretatie en grafische voorstelling vertrouwd te raken, wordt aangeraden het hiervoor geplaatste artikel op pag. 87 te lezen (10).

In deze mededeling bepalen wij ons voornamelijk tot de relatie tussen de ontwikkeling van blad (loof) en knollen.

De gegevens, waarop de volgende beschouwingen zijn gebaseerd, zijn afkomstig van nog niet gepubliceerde periodieke bemonsteringen, welke in 1943 door REESTMAN werden uitgevoerd met de rassen: Rode Eersteling, Bintje, Eigenheimer, Record en Gloria. Deze werden in tweevoud verbouwd op een proefveld op lichte zandgrond te Ede, met het doel rasverschillen in produktie en opname van bemestingscomponenten na te gaan. De rassen zijn genoemd in volgorde van zeer vroeg tot zeer laat. Wij bepalen ons hier tot de beschouwing van het drooggewicht (tabel 1). Daarnaast wordt aandacht besteed aan de resultaten van een periodieke bemonstering van een proefveld van VAN DER PAAUW (6). Deze betreffen het oude ras Triumphf, bemest met 4 opklimmende hoeveelheden fosfaat.

In de ontwikkeling van de aardappelplant blijken hier 3 fasen te kunnen worden onderscheiden:

- I. De ontwikkeling tot het begin van de knolvorming.
- II. De periode van knolvorming tot het bereiken van een maximum drooggewicht van de bladmassa (bladmaximum).
- III. De periode, waarin door afsterven het drooggewicht van de bladmassa teruggaat.

Binnen een fase blijkt de distributie van de gevormde droge stof over de verschillende organen constant te zijn.

In fase I kan de gewichtstoename exponentieel verlopen, omdat de gevormde organen bijdragen tot de assimilatie. In fase II is dit anders, omdat een sterk groeiend onderdeel van de plant (de knollen) niet assimileert.

Het is mogelijk, dat het einde van fase II (gekenmerkt door het bereiken van het bladmaximum) wordt bepaald door een fysiologische overbelasting van het blad, die optreedt als de niet-assimilatorische organen een bepaald aandeel in het totale plantgewicht hebben bereikt.

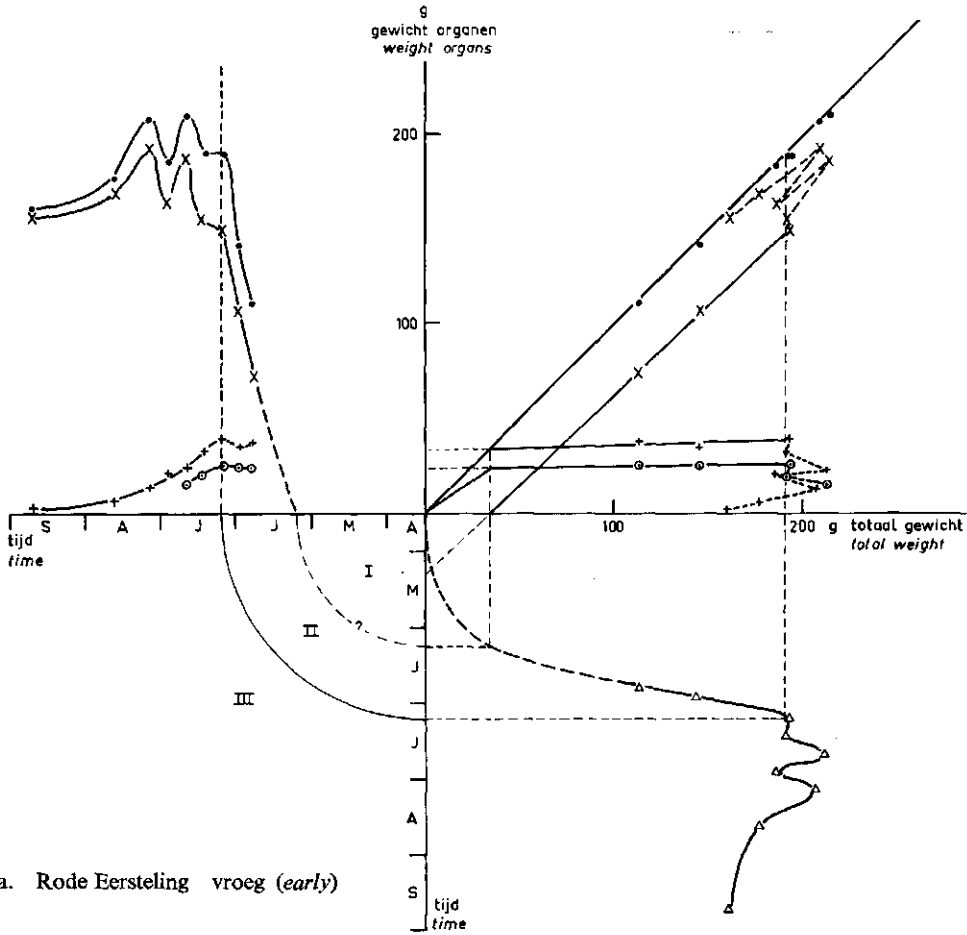
Het bladmaximum schijnt bepalend voor de knolgroei; niet alleen in fase III, maar

Tabel 1. Drooggewichten van periodieke bemonsteringen van blad, stengel, knol, wortel en totaal van vijf aardappelrassen in volgorde van zeer vroeg tot zeer laat; *vet* gedrukt: de maximale gewichten van blad, stengel, loof (= blad + stengel), knol en wortel. Alle gewichten in grammen per plant.

Dry weights of periodic samplings of leaves, stems, tubers, roots and totals of five potato varieties enumerated in sequence from very early till very late varieties; italics: the maximal weights of leaves, stems, tops (leaves + stems), tubers and roots. All weights in grams per plant.

ras variety	nr nr	datum date	Drooggewichten in g per plant van <i>Dry weights in gram per plants of</i>						pootdatum plantdate
			blad leaf	stengel stem	loof top	knol tuber	wortel root	totaal total	
Rode Eerste- ling	1	21/6	26	12	38	73	2	113	12/4
	2	28/6	25	10	35	107	3	145	
	3	5/7	27	13	40	150	3	193	
	4	12/7	20	13	33	156	2	191	
	5	19/7	16	8	24	187	2	213	
	6	26/7	-	-	21	163	1	185	
	7	3/8	-	-	(14)	194	1	(209)	
	8	16/8	-	-	7	169	1	177	
11	20/9	-	-	3	157	-	(160)		
Bintje	1	21/6	32	17	49	52	5	106	12/4
	2	28/6	29	14	43	99	6	148	
	3	5/7	30	18	48	138	6	192	
	4	12/7	31	20	51	176	4	231	
	5	19/7	33	16	49	204	4	257	
	6	26/7	22	10	32	201	5	238	
	7	3/8	-	-	(24)	211	3	(238)	
	8	16/8	-	-	14	226	1	241	
11	20/9	-	-	8	214	-	222		
Eigenheimer	1	21/6	41	23	64	39	9	112	13/4
	2	28/6	36	20	56	80	7	143	
	3	5/7	37	26	63	132	6	201	
	4	12/7	41	26	67	165	3	235	
	6	26/7	26	18	44	228	5	277	
	7	3/8	-	-	(33)	244	5	(282)	
	8	16/8	-	-	22	252	2	276	
	10	6/9	-	-	(17)	254	(2)	(273)	
11	20/9	-	-	12	219	-	231		
Record	1	21/6	34	14	48	39	10	97	13/4
	2	28/6	35	13	48	77	5	130	
	4	12/7	35	15	50	166	3	219	
	6	26/7	26	12	38	206	4	248	
	7	3/8	28	11	39	232	4	275	
	8	16/8	-	-	10	226	1	237	
	9	23/8	-	-	9	218	2	229	
	10	6/9	-	-	(10)	228	(2)	(240)	
11	20/9	-	-	11	206	-	217		
Gloria	1	21/6	35	12	47	30	10	87	13/4
	2	28/6	27	15	42	55	5	102	
	4	12/7	38	22	60	144	5	209	
	6	26/7	35	25	60	191	6	257	
	7	3/8	39	21	60	217	6	283	
	8	16/8	27	21	48	242	3	293	
	9	23/8	22	19	41	240	4	285	
	10	6/9	-	-	27	260	2	289	
11	20/9	-	-	18	231	1	250		

() is geschat



a. Rode Eersteling vroeg (early)

Verklaring (Legenda)

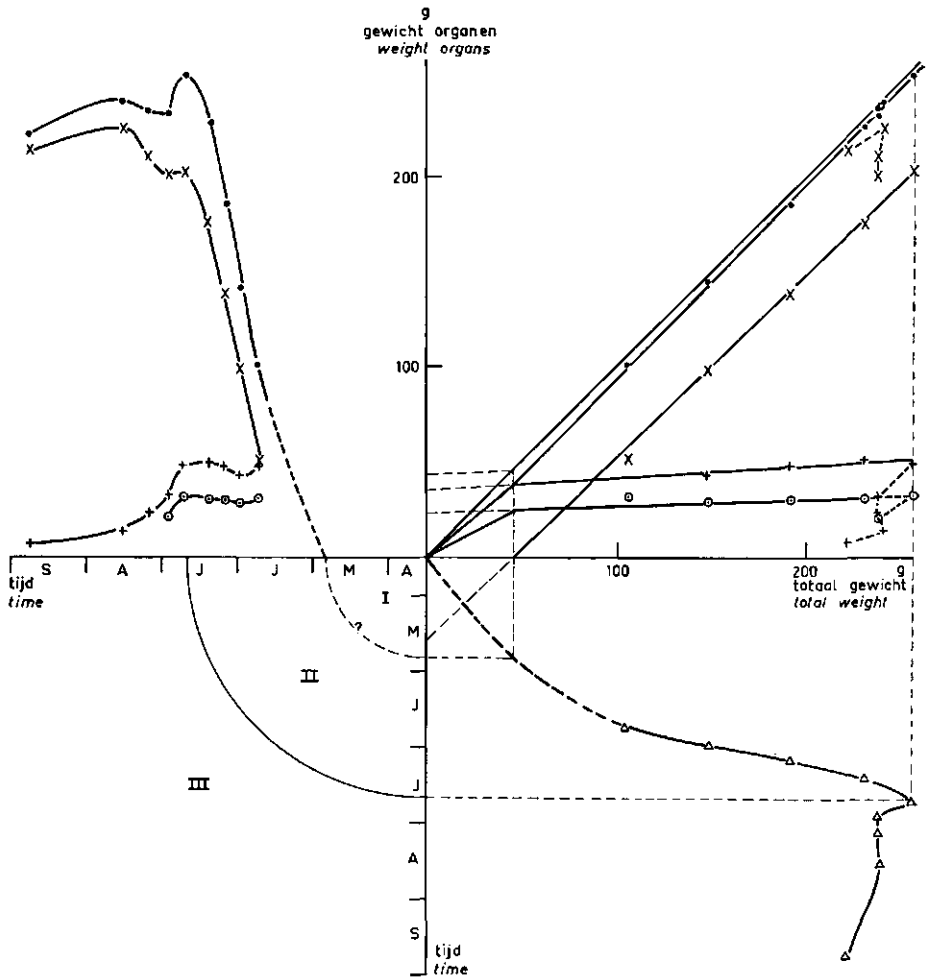
○ — ○	blad	leaves
+ — +	loof (blad + stengel)	tops (leaves plus stems)
x — x	knol	tubers
● — ●	totaal minus wortel	total weight minus roots
△ — △	totaalgewicht	total weight

Figuur 1a t/m 1e.

De gegevens van tabel 1, voorgesteld in een ontwikkelingsdiagram. In het eerste kwadrant staat het verband tussen totaalgewicht (horizontaal) en gewicht van delen van de plant (verticaal), in het vierde kwadrant het verband tussen de tijd en het totaalgewicht en in het tweede kwadrant het verband tussen de tijd en het gewicht van delen van de plant.

The data of table 1 presented in a development diagram. In the first quadrant the relation between total weight (horizontal) and weight of parts of the plants (vertical), in the fourth quadrant the relation between time and total weight and in the second quadrant the relation between time and weight of parts of the plant.

ook in de voorafgaande fase, waarin dit maximum wordt bereikt. Hoe meer droge stof in fase II naar het blad wordt gevoerd, des te minder knolgroei treedt in deze fase op, des te groter is het bladmaximum, waardoor ook een des te grotere knolproductie in fase III plaats heeft.



1b. Bintje

Zie verklaring pag. 97 (See legenda page 97).

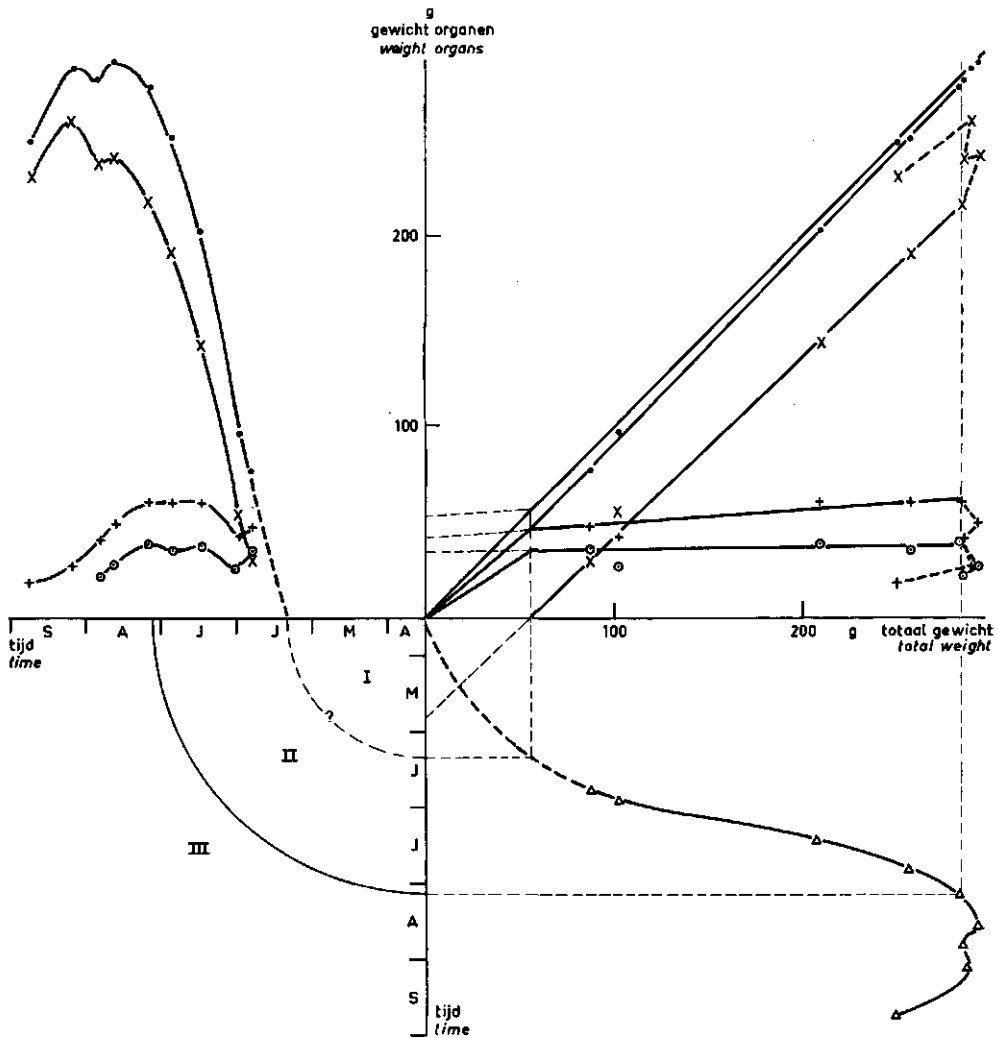
Het is ook plausibel, dat er een negatieve samenhang bestaat tussen de knolopbrengst van fase II en die van fase III.

Er bestaat ook een goede samenhang tussen het drooggewicht van de totale plant aan het einde van fase I en de uiteindelijke knolopbrengst, althans bij vergelijking van verschillende rassen of fosfaatbemestingen op één perceel in één bepaald jaar.

Nog beter is de samenhang tussen het bladmaximum (aan het einde van fase II) en de uiteindelijke knolopbrengst. De verhouding hiertussen is wellicht zelfs constant, wanneer het gewas niet in de ontwikkeling wordt gestoord, zoals in het behandelde materiaal door droogte het geval was.

2. GRAFISCHE VOORSTELLING VAN DE GEGEVENS

De gegevens van de proef met de vijf rassen (tabel 1) zijn grafisch voorgesteld in de figuren 1a t/m 1e. De gegevens zijn gerubriceerd in blad-, loof- (= blad plus stengel),



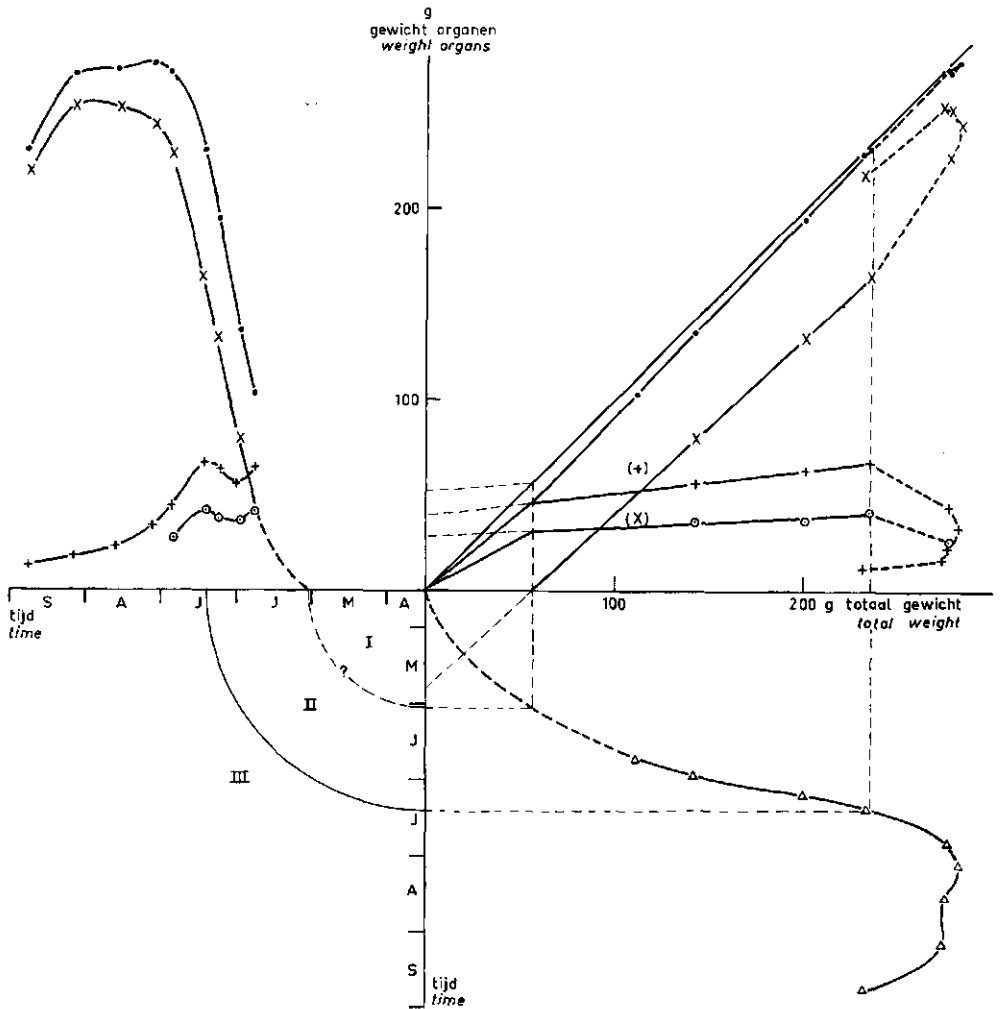
1c. Eigenheimer

Zie verklaring pag. 97 (See legenda page 97).

knol-, totaal- minus wortel- en totaalgewichten. Deze wijze van voorstellen is besproken in een ander artikel in dit jaarboek (blz. 87), waar ook de gegevens van VAN DER PAAUW bij een gift van 60 kg P_2O_5 /ha grafisch zijn weergegeven.

Uit de figuren (2e kwadrant) blijkt, dat bij alle vijf rassen :

1. het blad reeds vroeg een hoogtepunt bereikt,
2. de stengelgewichten hiermee enigszins parallel verlopen,
3. de knolgewichten daarna nog sterk toenemen, terwijl
4. het loof reeds afneemt in gewicht en
5. het knolgewicht zijn hoogtepunt pas bereikt als het blad (c.q. het loof) is afgestorven.

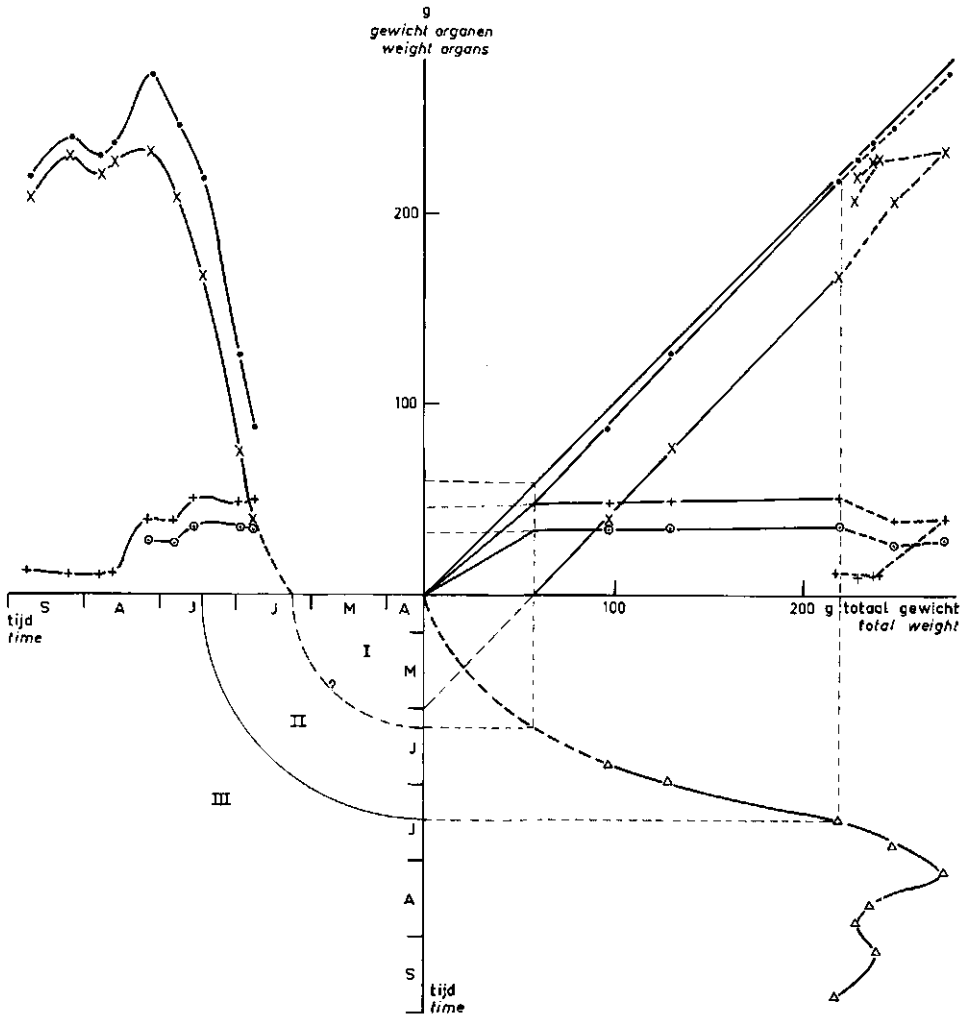


1d. Record

Zie verklaring pag. 97 (See legenda page 97).

Aan de wortelgewichten mag slechts geringe waarde worden toegekend, omdat de bemonstering van de wortels onvolledig was.

Deze ontwikkelingsgang is wel te begrijpen. Het blad is immers bij uitstek het orgaan voor de fotosynthese en dus de voornaamste leverancier van de organische stof, zodat, als het blad gaat afsterven, de groei van de overige delen ook wordt beperkt, zo niet direct, dan toch op den duur. De knollen, die a.h.w. parasiteren op de rest van de plant, bereiken dus pas later hun maximum, terwijl blad en stengel in hun groei en afsterven zo met elkaar gecorreleerd zijn, dat ze gelijk opgaan. Dat na de dood van de plant het knolgewicht door verademing nog iets terugloopt heeft geen betekenis, hoewel DE JONGE en DE LINT (5) deze waarden nog tot de groeicurve rekenen.



1e. Gloria laat (*late*)

Zie verklaring pag. 97 (*See legenda page 97*).

3. GROEICURVEN

Een wetmatig verband tussen tijd en gewichten (in het vierde en tweede kwadrant van de figuren 1a t/m e) is uit de tijdsdiagrammen niet verder af te leiden, tenzij we beschikken over „groeiwetten”, d.w.z. regels waaruit grafieken volgen die met de gevonden groeilijnen overeenstemmen.

Dikwijls wordt gebruik gemaakt van de door de Belgische onderzoeker VERHULST omstreeks 1830 opgestelde logistische formule, die is gebaseerd op enige, misschien voor de hand liggende veronderstellingen, wat de wiskundige eenvoud van het geval aangaat, maar niets heeft uit te staan met de toen nog onbekende werkelijkheid. De groei zou exponentieel verlopen, maar tegelijkertijd eveneens exponentieel worden afgeremd. Door deze exponentiële toename van groei en afremming beide gelijk te

stellen, verkreeg VERHULST een symmetrische curve, die de bevolkingsgroei beter zou voorstellen dan het beeld, dat MALTHUS gaf.

Toen later ROBERTSON eenzelfde symmetrische curve gebruikte om de overeenkomst van de individuele organische ontwikkeling met een autokatalytisch proces aan te tonen, kwam er van biologische zijde gegronde kritiek op de oppervlakkigheid van de overeenkomsten. D'ARCY THOMPSON stelde, dat de ontwikkeling van een organisme zulk een gecompliceerd verschijnsel is, dat een min of meer nauwkeurige overeenstemming o.a. juist met zo'n symmetrische „groeicurve” wel zeer onwaarschijnlijk moet zijn (9).

Beoogt men echter slechts bij benadering het groeiverloop in een niet te ingewikkelde lijn vast te leggen, dan is de vraag, of theoretisch deze curve de meest juiste voorstelling van de groei geeft, van geen belang. Dan gaat het er slechts om, of de strooiing van de gevonden punten om de lijn klein genoeg is, om de lijn voor het doel geschikt te doen zijn. Het voordeel van zo'n lijn is, dat door de bijbehorende formule het gehele verloop vastgelegd wordt in een stel constanten, die de lijn karakteriseren; hier dus door:

1. de bovenste grens (en, indien niet nul, ook de onderste),
2. het buigpunt (hier dus juist op het midden) en
3. de raaklijn door dit punt als index voor de helling van de lijn, dus als maat voor de snelheid van toename.

Natuurlijk zou in de tijdsdiagrammen in kwadrant 2 en 4 van figuur 1a t/m 1e het lijnenverloop veel toegankelijker voor onderlinge vergelijking zijn, als elk der groei-lijnen door een stel constanten was gekarakteriseerd, waardoor dus de positie van elk punt op zo'n lijn niet meer toevallig is, maar door de gehele lijn wordt bepaald.

Op zo'n vergelijking van toenemingskrommen van suiker en biet berust VAN GINNEKENS methode om de suikerproductie uit de bietgroei af te leiden. Hij komt tot de formulering van een „constante”, welks constantheid echter door VAN DE SANDE BAKHUYZEN werd ontkend (3, blz. 11). Ook DE JONGE en DE LINT, die het schema van VAN GINNEKEN voor andere bietenproeven nawerkten, bevonden de bedoelde factor evenmin constant (5). Deze schrijvers berekenden ook de bedoelde „groeicurven” voor de knolgewichten van het in deze publikatie verwerkte materiaal, en hun conclusie was: „... dat men een droge-stofopbrengst kan krijgen, die zowel 10 % boven als 10 % beneden de werkelijke droge-stofopbrengst kan liggen. De methode is dus niet geschikt om kleine opbrengstverschillen tussen de aardappelpercelen aan te tonen” (5, blz. 16). Het grote bezwaar van VAN GINNEKENS methode is, zoals VAN DE SANDE BAKHUYZEN opmerkte, dat men „de oorspronkelijke vorm van de kromme verwingt, zodat alle fitnesses verloren gaan” (3, blz. 13). Zijn voornaamste bezwaar was, dat de aanwezigheid van fasen in de ontwikkeling geheel over het hoofd wordt gezien.

4. DE DISTRIBUTIEDIAGRAMMEN

De distributiediagrammen staan in het eerste kwadrant van figuur 1a t/m 1e. De voordelen van deze wijze van uitzetten zijn besproken in het eerdergenoemde artikel in dit jaarboek, waarnaar voor nadere toelichting zij verwezen.

Opvallend in de figuur is het veelal rechtlijnig verband tussen de drooggewichten van de afzonderlijke organen en de totaal drooggewichten, die simultaan in een nieuw verband met andere waarden overgaan, ofschoon aan het eind de rechtlijnigheid is gestoord door droogte (zie par. 8). VAN DE SANDE BAKHUYZEN heeft het eerst deze rechtlijnigheid gevonden bij tarwe, erwten, bieten enz. (1, 2, 3) en dit geïnterpreteerd als een constante distributie van de assimilaten over de verschillende orgaanstelsels,

vandaar het woord „distributiediagram”. Bij aardappels heeft VAN DER PAAUW (6) hetzelfde geconstateerd (verg. figuur 4b op bladzijde 93 van dit jaarboek) en onze distributiediagrammen komen overeen met wat door VAN DER PAAUW gevonden werd; zijn gegevens zijn zelfs vollediger door de vijf bemonsteringen in de beginfase, die in de figuren 1a t/m 1e voor zover het eerste kwadrant betreft slechts door een reconstructie is bereikt.

Bovendien is de eindfase in VAN DER PAAUW's resultaat niet gestoord, maar duidelijk rechtlijnig.

5. FASEN

Evenals VAN DER PAAUW, kunnen wij drie fasen onderscheiden: fase I gekenmerkt door de afwezigheid van de knolvorming; fase II, die met de knolvorming begint en eindigt met het bereiken van de grootste bladmassa en ten slotte fase III, waarin het blad begint af te sterven en de knolproductie aan het eind het maximum bereikt als de plant dood is. Deze verdeling van de ontwikkeling van het gewas in fasen komt in figuur 1, 1e kwadrant duidelijk aan het licht. Wij hebben slechts de verhoudingen van de afzonderlijke delen tot het geheel weergegeven, maar het spreekt vanzelf, dat ook de verhoudingen van de organen onderling constant moeten zijn, althans binnen deze fasen en dus rechtlijnige diagrammen op moeten leveren.

6. BEREKENING DER DISTRIBUTIELIJNEN IN HET EERSTE KWADRANT

De distributielijnen vindt men door volgens de bekende methode van de kleinste kwadraten de regressielijnen door de punten te berekenen. Hun standaardafwijkingen zijn in ongestoorde gevallen, zoals hier in fase II, klein, zodat men ze als rechtlijnige functies beschouwen kan, mits bij beschouwing van een groot aantal gevallen de spreiding van de punten om de lijn volkomen toevallig is. Heeft men bijvoorbeeld 10 gevallen van een fase met 3 punten en is onveranderlijk het middelste punt boven de lijn gelegen en de twee andere eronder, dan is die verdeling niet toevallig meer, maar is de lijn in werkelijkheid krom. Er bestaat een statistische methode om dit te onderzoeken, welke door VAN DE SANDE BAKHUYZEN is toegepast. Hierbij bleek, dat het resultaat bevredigend was (3).

De richtingscoëfficiënten en de constanten (het stuk, dat van de verticale as wordt afgesneden) van de regressielijnen zijn met hun standaardafwijkingen in tabel 2 weergegeven.

7. RECONSTRUCTIE FASE I

De lijnen die in figuur 1 (eerste kwadrant) het verband aangeven tussen totaalgewicht en knolgewicht, kunnen doorgetrokken worden tot de horizontale as.

Uit een vergelijking met figuur 4b op bladzijde 93 van dit jaarboek blijkt, dat dit snijpunt het gewicht aangeeft van de plant op het eind van fase I. De lijnen voor loof- en bladgewicht kunnen tot de ordinaat van dit totaalgewicht doorgetrokken worden en geven dan het loof- en bladgewicht aan het eind van fase I aan. Deze reconstructie is mogelijk dank zij VAN DE SANDE BAKHUYZEN's distributiediagrammen. Daar er volgens ons geen eenvoudige formule is, welke de door ons verworpen logistische curve kan vervangen, is het hier niet mogelijk het tijdstip waarop deze fase-overgang van I naar II plaatsvindt te berekenen. De fasegrens van I naar II in het derde kwadrant is daarom gestippeld.

Tabel 2. Regressies en standaardafwijkingen (σ) van blad-, loof-, knol- en (totaal - wortel)gewichten tegen totaalgewicht (x), zoals berekend en de regressies van stengel- en wortelgewicht tegen totaalgewicht, welke laatste zijn verkregen door afrekken van de reeds berekende. Alles fase II betreffend. De kleine letters stellen de helling en de hoofdletters de constanten van de regressievergelijkingen voor.
Regressions and standard deviations (σ) of leaf, top, tuber and total minus root weights against total weight (x), as calculated and regressions of stem and root weights against total weight obtained by subtraction from the computed ones. All regressions concerning phase II. The small letters present the slopes and the capitals the constants of the regression equations.

Ras Variety	Blad Leaves		Loof Tops			Knol Tubers			Totaal - wortels Total - roots			
	b	B	σ	l	L	σ	k	K	σ	w	W	σ
Rode Eersteling . . .	0,01480 + 23,775		1,967	0,03125 + 32,969		3,082	0,95724 - 33,905		2,597	0,98849 - 0,936		0,487
Binjtje	0,03411 + 23,690		0,733	0,06131 + 35,060		2,134	0,95751 - 43,955		2,254	1,01882 - 8,895		0,645
Eigenheimer	0,05037 + 28,279		1,738	0,11969 + 38,901		0,053	0,92098 - 52,082		1,281	1,04067 - 13,182		1,812
Record	0,00649 + 33,702		0,577	0,01766 + 46,041		0,427	1,03243 - 59,489		2,877	1,05010 - 13,448		2,452
Gloria	0,01306 + 34,020		2,108	0,06999 + 42,124		2,807	0,95155 - 53,375		1,386	1,02153 - 11,250		1,456
				Stengel Stems						Wortel Roots		
				s	S					w	W	
	R.E.			0,01645 + 9,194						+ 0,01151 + 0,936		
	B.			0,02720 + 11,370						- 0,01882 + 8,895		
	Eig.			0,06932 + 10,622						- 0,04067 + 13,182		
	Rec.			0,01119 + 12,339						- 0,05010 + 13,448		
	Gl.			0,05692 + 8,104						- 0,02153 + 11,250		

Het eerdergenoemde wordt uitgewerkt in volgende afleiding:

$$\left. \begin{array}{l} \text{Schrijven wij voor de bladregressie: } y_b = bx + B \\ \text{de stengelregressie: } y_s = sx + S \\ \text{de knolregressie: } y_k = kx - K \\ \text{de wortelregressie: } y_w = wx + W \end{array} \right\} \dots \dots (1)$$

waarin de kleine letters (b, s, k en w) de richtingscoëfficiënten van de hellingen en de hoofdletters (B, S, K en W) de x_0 -waarden zijn, dan is:

$$y_b + y_s + y_k + y_w = y_{\text{tot}} = bx + B + sx + S + kx - K + wx + W = x \dots (2)$$

We kunnen hiervoor ook schrijven:

$$\frac{y_{\text{totaal}}}{x} = \frac{bx + B + sx + S + kx - K + wx + W}{x} = \frac{x}{x} = 1 \text{ of wel}$$

$$b + s + k + w + \frac{B + S - K + W}{x} = 1$$

Het tweede lid van deze vergelijking is dus constant = 1, terwijl het eerste lid bestaat uit de som van vier constanten (nl. b, s, k en w) en een vorm met de variable in de noemer. Dit is alleen mogelijk indien de teller van deze breuk = 0, d.w.z.

$$B + S - K + W = 0, \text{ of wel: } B + S + W = K \dots \dots \dots (3)$$

$$\text{waaruit tevens blijkt, dat: } b + s + k + w = 1 \dots \dots \dots (4)$$

Nu ontstaan de x_0 -waarden, doordat in fase II blad, stengel en wortel van richting veranderen, omdat de knollen er bij komen, terwijl de drie genoemde organen in fase I nog het rijk alleen hadden. Deze x_0 -waarden zijn dus een maat voor de voorsprong en achterstand van de knol- en bladgewichten en formule 3 geeft nu aan, dat voorsprong en achterstand steeds gelijk zijn. De werkelijke voorsprong is echter de waarde aan het eind van fase I (zie tabel 3). Zo geeft formule 4 aan, dat de som der hellingen steeds = 1 moet zijn. Deze twee formules kunnen ter controle van het rekenwerk gebruikt worden.

Tabel 3. Plant- en bladdrooggewicht aan het eind van fase I en de richtingscoëfficiënten van de hellingen in fase I en II.
Plant and leaf dry weights at the end of phase I and coefficients of direction of slopes in phase I and II.

Ras Variety	Gewicht eind fase I <i>Weight end phase I</i> (g)		Richtingscoëfficiënt van helling <i>Coefficient of direction of slope</i>			
	plant <i>plant</i>	blad <i>leaf</i>	blad/ <i>leaf</i>		loof/ <i>top</i>	
			<i>phase I</i>	II	I	II
Rode Eersteling	35,4	24,3	0,69	0,0148	0,96	0,0313
Bintje	45,9	25,3	0,55	0,0341	0,83	0,0631
Eigenheimer	56,6	31,1	0,55	0,0504	0,81	0,1197
Record	57,7	34,1	0,59	0,0065	0,82	0,0177
Gloria	56,2	34,8	0,62	0,0131	0,82	0,0700

Fase II begint met een knolwaarde 0, zodat we hieraan de knolregressie uit formule 1, waarvan de berekende waarden in tabel 2 zijn te vinden, kunnen gelijkstellen om het totaalgewicht (x) van de plant op dat ogenblik te kunnen vinden:

$$y_k = kx - K = 0, \text{ dus } x = \frac{K}{k}$$

Deze waarde van x kunnen wij nu weer in de andere regressievergelijkingen substitueren en zo vindt men dus de eindpunten van fase I, die immers ook de beginpunten van fase II zijn. Nu moeten we voor de eenvoud van de voorstelling de moederknol tot de milieufactoren rekenen. Aangezien dan de jonge plant uit het „niets” van een klein knopje ontstaat, lopen de distributielijnen in fase I door de oorsprong tot de zo juist berekende waarden aan het eind van deze fase. Zo zijn de waarden in tabel 3 gevonden. Het geheel lijkt als twee druppels water op het resultaat van VAN DER PAAUW!

8. AFWIJKINGEN

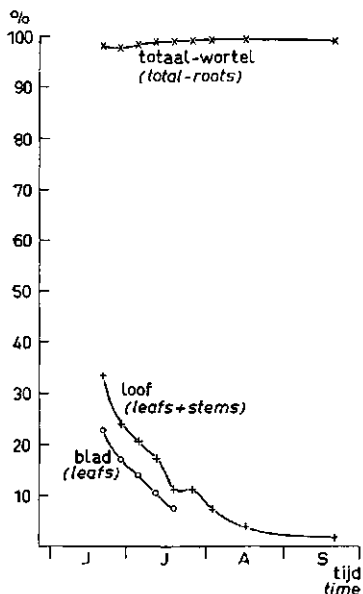
Bij droogte kan de groei tot stilstand komen, wat te merken is aan het gelijkblijven der gewichten bij twee opeenvolgende bemonsteringen. Treedt beschadiging van het blad op, dan ligt in het distributiediagram het volgende punt lager voor het blad en automatisch de punten voor de andere organen hoger. Ook hier blijken blad en stengel blijkbaar gelijk op te gaan en zakken beide in waarde, terwijl het knolgewicht relatief hoger komt te liggen. De onvolledig bemonsterde wortels kunnen we buiten beschouwing laten. Omdat het totaalgewicht, waartegen hier alle organen zijn uitgezet, een optelling is van de afzonderlijke onderdelen, is dit antagonisme tussen knollen en loof bij deze breuk zelf dus slechts schijn. Toch is het bestaan der distributielijnen op zichzelf reeds een bewijs voor het bestaan van een dergelijk antagonisme (zie § 10 en 11).

In fase II zijn bij Bintje en Eigenheimer punt 1 en bij Gloria punt 2 te afwijkend om in de berekening van de regressielijnen te worden opgenomen. Omstreeks de tijd waarin de bij deze punten behorende monsters zijn genomen, zijn de planten aangeard, waardoor het loof gedeeltelijk bedolven is geraakt en ook de wortels zijn beschadigd, hetgeen de afwijking verklaart. Uit het lijnenverloop van figuur 1, 1e kwadrant is af te leiden, dat Gloria zich vrijwel herstelde, maar dat Bintje en Eigenheimer mogelijk iets van richting veranderden.

Volgens de officiële gegevens van het K.N.M.I. in de Bilt (4) kwam er tussen de 6e en 7e bemonstering resp. op 26 juli en 3 augustus een hittegolf voor, terwijl de gehele maand juli reeds abnormaal droog was; juni was daarentegen abnormaal vochtig. De laatste hittegolf bij de 8e bemonsteringsdatum op 16 augustus kan slechts Eigenheimer, Record en Gloria beïnvloed hebben en wel in fase III; de eerste viel voor Gloria duidelijk in fase II, voor Bintje waarschijnlijk aan het eind van deze fase en voor de overige rassen in fase III. Aan deze droogteperiode is dus het bij de 5 rassen synchroom optreden van een deuk in de tijdsdiagrammen voor het totaal (figuur 1 4e kwadrant) op 26/7 toe te schrijven, terwijl merkwaardigerwijze bij 3/8 een soort herstel optreedt. Ook in de distributiediagrammen (fig. 1) zien we de waarden teruglopen (Rode Eersteling en Bintje), terwijl Gloria blijkbaar onbeïnvloed blijft. Fase III is dus duidelijk door droogte gestoord, want aan het aantal planten kan het niet liggen; 110 (2×55) per monster, terwijl VAN DER PAAUW met 6 planten reeds een regelmatig resultaat verkreeg.

9. VOORSTELLING DOOR PERCENTAGES

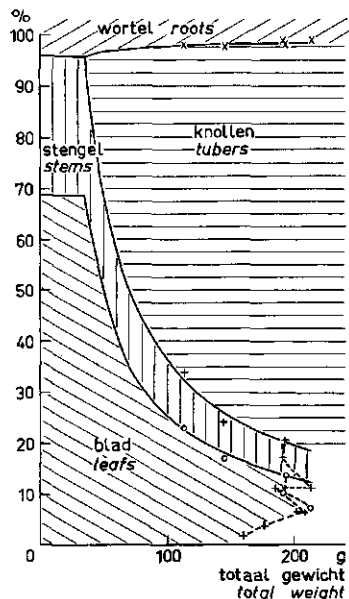
Men kan de ontwikkeling van de onderdelen van een gewas ook, zoals algemeen gebruikelijk is, weergeven door op de y -as de percentages der onderdelen van het totaal uit te zetten tegen de tijd op de x -as, wat in figuur 2 voor Rode Eersteling is geschied. Deze figuur is uit tabel 1 berekend en de berekende percentages zijn door vloeiende lijnen tot een „aantrekkelijk” geheel verbonden. Geldt het een ontwikkelingsserie van planten of dieren, waarvan de opeenvolgende data van bemonstering



Figuur 2

Rode Eersteling. Percent drooggewicht van blad, stengel, knol en wortel als summatie tot 100% uitgezet tegen de tijd.

Per cent dry weight of leaves, stems, tubers and roots as summation to 100% plotted against time.



Figuur 3

Dezelfde percentages als in fig. 2 uitgezet tegen de totaaldrooggewichten. Afgeleid van de distributiediagrammen.

The same percentages as in fig. 2 plotted against total dry weights. Derived from the distribution diagrams.

niet bekend zijn, dan neemt men gewoonlijk het totaalgewicht in plaats van de tijd als x-as. In tegenstelling met het gewone tijdsdiagram, leidt men zoals hier bij figuur 3, deze percentages van het distributiediagram af en hiervan zijn – voor zover het verloop althans ongestoord is – niet alleen de punten, maar ook de lijnen bekend en deze zijn gemakkelijk om te rekenen. Indien nl. percentage betekent:

$$y' = 100 \cdot \frac{\text{onderdeel}}{\text{geheel}},$$

dan kan voor elke willekeurige waarde van x uit de regressieformules het percentage van blad, stengel, wortel of knol worden berekend. Voor het blad in fase II wordt dit:

$$y'_b = 100 \cdot \frac{bx + B}{x} = 100 \left(b + \frac{B}{x} \right),$$

waarin de breuk $\frac{B}{x}$ met het toenemen van x steeds kleiner wordt en tot 0 nadert, want

de lijn is een hyperbool. In fase I echter, waarin geen x_0 -waarde voorkomt, valt de tweede term van de som tussen haakjes weg en blijft dus slechts de constante term over, zodat hier een constante waarde overblijft, hetgeen grafisch een horizontale lijn betekent. Degenen, die gebogen lijnen „natuurlijker” vinden, kunnen dus met figuur 3 tevreden zijn, maar deze gebogen lijnen zijn inderdaad uit rechte verkregen en de

hyperbolen ontstaan dus uit de x_0 -waarden (de „hoofdletters”, zie § 7). In plaats van uit zomaar een paar vloeiende verbindingslijntjes, zoals figuur 2, bestaat figuur 3 uit exact geformuleerde lijnen.

10. ALGEMEEN ASPECT VAN HET DISTRIBUTIEDIAGRAM

De rechtlijnigheid binnen eenzelfde fase betekent een constantheid van de groei der onderdelen ten opzichte van het geheel of ten opzichte van elkaar, wat VAN DE SANDE BAKHUYZEN toeschreef aan een constante verdeling der assimilaten over de verschillende groeiende organen; vandaar de naam distributie.

Wij zullen niet op VAN DE SANDE BAKHUYZEN's verklaring voor het verschijnsel van de distributie ingaan. Volgens hem zou een distributie slechts kunnen voorkomen tussen groeiende orgaanstelsels, dus steeds positief zijn. Zo'n verklaring verliest echter direct haar kracht, als ook negatieve distributies worden gevonden, zoals VAN DER PAAUW weergeeft voor het blad ten opzichte van het totaal in fase III. Beter is te overwegen, dat men twee wegen kan inslaan:

1. voor deze klaarblijkelijke wetmatigheid een verklaring zoeken, of
2. deze vondst als een instrument hanteren om verdere samenhangen in de organische ontwikkeling te ontdekken. Deze fenomenologische methode lijkt ons voorshands het vruchtbaarst.

Reeds hebben wij in § 7 twee formules afgeleid, die natuurlijk algemeen zijn, dus voor elke fase gelden. Op zichzelf zijn ze slechts van formele betekenis, tenzij men door hun toepassing op constellaties komt, die fysiologisch iets beduiden.

11. DISTRIBUTIEDIAGRAM EN GROEIFACTOREN

Zoals algemeen bekend zijn blad, stengel en wortel de organen voor de stofproductie. Zij staan nl. met de buitenwereld in verbinding om te fotosynthetiseren (blad) water en ionen op te nemen (wortel), de producten te verdelen en door de juiste stand in de ruimte, aan het blad zijn beste rendement te geven (stengel). De knollen echter parasiteren als het ware op de rest van de plant en wel zo, dat, zodra deze optreden, het leeuwendeel van de gewichtstoename aan de knollen toevalt, terwijl blad, stengel en wortel maar weinig toenemen en zelfs in de laatste fase afnemen. Dit wil niet zeggen, dat het blad in fase II al haast niet meer verandert. Integendeel: er kunnen tot zelfs vlak voor het afsterven aan het eind van fase III nog bladeren bijkomen, terwijl oudere afsterven. Dit kan met alle plantedelen het geval zijn, zelfs met de knollen, hoewel het afsterven hier eerder jongere knolletjes betreft. Bovendien bestaan alle plantedelen nog uit cellen, die in ieder geval toch ademen, dus stof verbruiken. Er is dus een voortdurende omzetting van stoffen aan de gang, die veel groter is dan uit de totale droge-stoftoename blijkt. Deze laatste is dus slechts de nettotoename, terwijl de werkelijke stofomzetting veel groter moet zijn, evenals de waterdoorstroming veel groter moet zijn dan de hoeveelheid water die in het vers gewicht is begrepen.

Dat binnen eenzelfde fase de gewichtstoename van een deel ten opzichte van het geheel (of van een ander deel) constant blijft, betekent echter niet, dat er niets verandert! Integendeel, er treden vooral in fase II zeer snel grote veranderingen in, zoals één blik op figuur 3 reeds leert: de gewichtsverhoudingen (percentages) nemen vooral aanvankelijk zeer snel toe of af.

Nu is strikt genomen deze wijze van uitdrukken, als zouden er „snelle veranderingen” plaats hebben, volkomen onjuist, want het betreft hier niet het tijdsdiagram van figuur 1, 2e en 4e kwadrant, maar de percentages ten opzichte van de toename van het totaalgewicht. Slechts als dit laatste regelmatig, dus rechtlijnig toe zou nemen, zou de uitdrukking juist zijn. Nu toont figuur 1, 4e kwadrant duidelijk, dat van een rechtlijnige toename van het totaalgewicht geen sprake is.

Hier dienen we een groeiwet in te voeren. Voor de hand ligt dan de veronderstelling, dat de toename een constant percentage bedraagt van de reeds bereikte produktie, dus dat althans onder bepaalde omstandigheden het verloop van de groei exponentieel is. Indien nl. één orgaan – het blad – alle organische stof produceert, welke de gehele plant moet gebruiken, kan een exponentieel verloop slechts dan verwacht worden, als alle gewichtspercentages gedurende de groei gelijkblijven, d.w.z. in fase I; niet echter in fase II en verder. De exponentiële toename zal dan met elk bereikt totaalgewicht zoveel afgeremd zijn, als het bladpercentage op dat ogenblik kleiner is, zodat zij op den duur in plaats van steeds versneld, vertraagd zal worden, wat ook inderdaad in figuur 1, 2e en 4e kwadrant te zien is. Voor fase I kan men uit de figuren van VAN DER PAAUW opmaken, dat fase I ook werkelijk een exponentieel verloop toont. Vanzelfsprekend is dan de groei van het totaalgewicht in fase III nog verder vertraagd.

Als premissen kunnen wij dus aannemen, dat de capaciteit tot consumptie door ademhaling en groei of produktie van organische stof evenredig is met het drooggewicht van het desbetreffende orgaan; dat het blad voorzien moet in de nodige organische stof voor de gehele plant (inclusief het blad zelf) en dat blijkbaar de constantheid der distributies wijst op een antagonistisch evenwicht tussen de organen, dat per fase echter verschillend ligt.

Na deze voorlopige toetsing van onze overwegingen wordt ineens iets duidelijk van het ontstaan van de groeikromme: in fase I, waarin de plant a.h.w. onbelemmerd groeit, is de groeicurve dus exponentieel, waarna in fase II een neerwaartse afbuiging van de opwaartse curve de kromme weer recht moet maken, doordat de distributiewaarde (b) ineens zeer klein is geworden en daardoor op den duur haar voorsprong (B) inboet, die immers met het toenemen van het totaal (x) percentsgewijs afneemt

met $100 \cdot \frac{B}{x}$ (zie § 9), en ten slotte in fase III wordt de distributiehelling zelfs negatief,

waardoor de „voorsprong” wel virtueel groter wordt, maar in werkelijkheid gelijk is aan het bladgewicht zelf, dat zodoende dus aan het eind van fase II zijn maximum bereikt, waarna het door zijn afname de groei van het geheel wel vrijwel tot stilstand moet brengen. Zo onderscheidt VAN DE SANDE BAKHUYZEN ook in de groei van de biet in het eerste jaar in fase I een exponentieel stuk, een recht stuk in fase II en een naar het horizontale afbuigend stuk in fase III (3). En onveranderlijk liggen de punten van het eind van fase I tot begin van fase II duidelijk boven de berekende VERHULST-kromme; het vervolg van fase II en het eerste begin van fase III eronder en de rest van fase III daarna erboven (3 en 5), waaruit de grofheid van de benadering wel blijkt. Weliswaar is met het groter worden van de plant een toenemen van inwendige weerstanden, hoewel hier nog niet in beschouwing genomen, mogelijk, maar dat deze de uitsluitende oorzaak voor het bereiken van een groeilimiet zou zijn, blijkt hieruit geenszins. Bovendien is gewoonlijk het weer veel te afwisselend om een regelmatige groei te kunnen verwachten; iets dat in de distributiediagrammen er eigenlijk niet toe doet, omdat de punten toch op de lijn blijven.

12. CONSEQUENTIES

Fysiologisch heeft dus het bereiken van het maximum bladgewicht aan het eind van fase II de betekenis van het bereiken van een plafond. Indien immers fase II zich onbeperkt kon voortzetten, zou dit voor het bladpercentage betekenen, dat (§ 9)

$100 \cdot \frac{B}{x}$ tot 0 zou naderen en het percentage tot $100 \cdot b$ en dit is, zoals uit tabel 2 kan worden afgeleid, zeer laag, nl. resp. 1,5, 3,4, 5,0, 0,6 en 1,3, terwijl het blad toch de

organische stof moet leveren niet alleen voor de toename, maar ook voor de ademhaling. Lang vóór het bereiken van die lage limieten moet het plafond dus reeds bereikt zijn.

Nadat we in § 11 door een vluchtige analyse van de groeikromme de juistheid van onze premissen hebben getoetst, begrijpen we nu, dat het bladmaximum een maat is voor het produktievermogen, niet alleen – vanzelfsprekend – op dat ogenblik bij de overgang van fase II in III, maar ook tevoren. Dit hoogtepunt is immers bereikt onder voortdurend antagonisme met de andere organen, in het bijzonder met de knolgroei, althans in fase II, waar deze een helling dicht bij 1 heeft, zodat er voor de andere organen samen niet veel meer dan een helling in de buurt van 0 overblijft (formule 4, § 7) terwijl de waarden van blad- en knolhelling ook enigszins (gestoord door stengel en wortel natuurlijk) omgekeerd evenredig variëren. De richtingscoëfficiënt van de knolhelling is a.h.w. ook een maat voor de „zuigkracht” van de knollen en deze moet in fase III evenredig zijn met die in fase II. Onze fase III is echter gestoord, zodat we er slechts de duur van kennen, die dus omgekeerd evenredig moet zijn met deze richtingscoëfficiënt in fase II, zoals uit tabel 4 blijkt.

Tabel 4. Duur van fase III vergeleken met de richtingscoëfficiënt van de knolhelling in fase II.
Duration of phase III compared with coefficient of slope of tubers in phase II.

Ras <i>Variety</i>	Data van fase III <i>Data of phase III</i>		Duur in dagen van fase III <i>Duration, days of phase III</i>	Coëfficiënt knolhelling in fase II <i>Coefficient slope of tubers in phase II</i>	
	begin <i>enter</i>	eind <i>end</i>		k	1 - k
Eigenheimer .	12/7	6/9	56	0,921	0,079
Gloria	3/8	6/9	34	0,952	0,048
Rode Eersteling	5/7	3/8	29	0,957	0,043
Bintje	19/7	16/8	28	0,958	0,042
Record	12/7	3/8	22	1,032	-0,032

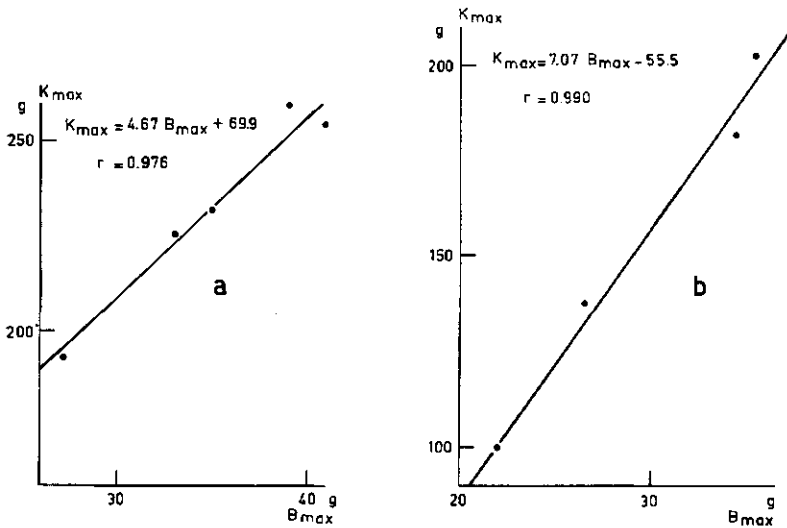
We gaan nu de volgende correlaties beschouwen:

a. *Correlatie tussen bladmaximum en knolmaximum.* De veronderstelling ligt voor de hand, dat hoe hoger het plafond ligt, des te groter de knolproduktie moet zijn, zodat $\frac{\text{knolmaximum}}{\text{bladmaximum}}$ misschien wel een constante waarde zou kunnen opleveren.

In tabel 5 zijn blad- en knolmaxima (de hoogste waarden uit tabel I en tabel I van VAN DER PAAUW, 6, p. 46) weergegeven in de volgorde van de opklimmende bladmaxima. Men ziet dat de getallen voor elke proef niet ver uiteenlopen, maar dat er toch een „gang” in de reeksen zit en wel, dat in het geval van de vijf rassen het quotiënt met opklimmende bladmaxima steeds kleiner en in het geval van de fosfaatgiften steeds groter wordt, wat in beide gevallen toch op een correlatie wijst. Zoals uit figuur 4a en b blijkt, is de correlatie zelfs zeer goed en overschrijdt de 1 % significantie. De regressie is in het geval van de fosfaatgiften steiler.

b. *Correlatie van loof-, stengel- en wortelmaximum met het knolmaximum.* Men zou kunnen opmerken, dat de figuren 1a t/m e 1e kwadrant, misschien wel vergrotingen of verkleiningen van elkaar zijn. Natuurlijk zouden dan de orgaangewichten met elkaar gecorreleerd zijn. Van de uitzonderlijke positie van de correlatie tussen bladmaximum en knolmaximum (die liefst 0,976, resp. 0,990 bedraagt, zie figuur 4) zou dan niets overblijven.

Daarom hebben we loof-, stengel- en wortelmaximum ook met het knolmaximum



Figuur 4

Correlatie tussen het maximum knolgewicht (K_{max}) en het maximum loofgewicht (B_{max}) voor de vijf rassen (figuur 4a) en de vier fosfaatgiften bij Triumpf (figuur 4b).

De regressievergelijkingen en de correlatiecoëfficiënten (r) staan in de figuur.

Correlation between the maximum tuber weight (K_{max}) and the maximum leaf weight (B_{max}) for the five varieties (figure 4a) and the four phosphate dressings (figure 4b).

The regression equations and the correlation coefficients (r) may be found in the figures.

Tabel 5. Vergelijking van de blad- (B_{max}) en knolmaxima (K_{max}) en de verhouding K_{max}/B_{max} met elkaar bij de vijf rassen en de vier fosfaatgiften gerangschikt naar opklimmende waarden van B_{max} . II en III zijn de knolproducties in de 2e en 3e fase.

Comparison of the maximal leaf and tuber weights (B_{max} and K_{max} , respectively) and K_{max}/B_{max} in the five varieties and the four phosphate dressings arranged according to increasing leaf weights (B_{max}). II and III are the tuber productions in the second and third phase.

Ras Variety	Bladgewicht Leaf weight g B_{max} .	Knolgewicht Tuber weight g			$\frac{K_{max}}{B_{max}}$	
		totaal/total		fase/phase		
		K_{max} .	II	III		
Rode Eersteling	27	194	150	44	7,19	
Bintje	33	226	204	22	6,85	
Record	35	232	166	66	6,63	
Gloria	39	260	217	43	6,67	
Eigenheimer	41	254	165	89	6,20	
Gemiddelde Mean					6,70	
Triumpf I	22,0	99,5	75,2	24,3	4,52	
II	26,5	138	75,3	62,7	5,21	
III	34,5	182	69,3	112,7	5,28	
IV	35,5	203	63,0	140,0	5,72	
Gemiddelde Mean					5,18	

gecorrleerd. De correlatiecoëfficiënten in deze volgorde bedragen voor de vijf rassen 0,932, 0,887 en 0,884 (alle de 5% significantie overschrijdend).

De grote waarde voor het loof is niet verwonderlijk, omdat dit bestaat uit blad plus stengel. De andere, kleinere correlaties bewijzen echter, dat het hier slechts gaat om enige congruentie en niet om een nauwe relatie zoals door ons gevonden tussen knol- en bladmaximum!

c. *Correlatie tussen plantgewicht aan het eind van fase I en het knolmaximum.* Men mag verwachten dat, hoe groter de plant is bij het begin van de knolvorming, des te krachtiger de plant (blad, stengel en wortel) de knol-, „druk” kan weerstaan en des te hoger ook het bladmaximum kan worden. Inderdaad is – althans in de hier bestudeerde gevallen – fase I het meest bepalend voor de hoogte van het bladmaximum. Dat voor de opbrengst echter niet alleen de verhouding blad-knol van belang is, maar eerder die van de knol tegenover de gehele plant, blijkt uit de veel lagere correlatie ($r = 0,789$) tussen het bladgewicht aan het eind van fase I en het knolmaximum, waar zelfs de 5% significantie niet eens wordt overschreden.

De correlaties van het plantgewicht aan het eind van fase I met het knolgewicht bij de vier fosfaatgiften van Triumf blijken een hogere waarde te vertonen ($r = 0,990$) dan de parallel met de vijf rassen ($r = 0,890$), wat wel daaraan toegeschreven kan worden, dat rassen in de meest willekeurige richtingen kunnen variëren, terwijl eenzelfde ras met trapsgewijze variatie van invloeden allicht ook een regelmatig geschaakte reactie zal vertonen. Overigens toont deze overeenkomst tussen variatie van genotype en fenotype, dat de gevonden wetmatigheden wel van zeer algemene aard moeten zijn.

13. DE KNOLOPBRENGST IN FASE II EN III EN HET BLADMAXIMUM

Fase II en III zijn gescheiden door het bladmaximum. Indien de hierboven genoemde correlatie tussen bladmaximum en knolmaximum zou resulteren uit een congruentie (vergroting of verkleining) zou dit betekenen, dat de knolopbrengst in fase II en die in fase III recht evenredig met elkaar zouden zijn. Dit is echter geenszins het geval, zoals blijkt uit de figuren 5a en b.

Het verband is eerder negatief: des te groter de knolopbrengst in fase II des te kleiner die in fase III, alsof er een soort compensatie bestaat.

In het voorgaande hebben we betoogd, dat wat fase II van fase III onderscheidt niet zozeer aan de knol ligt, maar aan het blad, waarvan de knol door zijn antagonisme de weerslag ondervindt. Het blad geeft in twee etappes zijn in fase I verkregen voorsprong prijs. De voorsprong van de plant in fase I (zie tabel 3) en de zuigkracht van de knollen (zie tabel 2) zijn per ras heel verschillend.

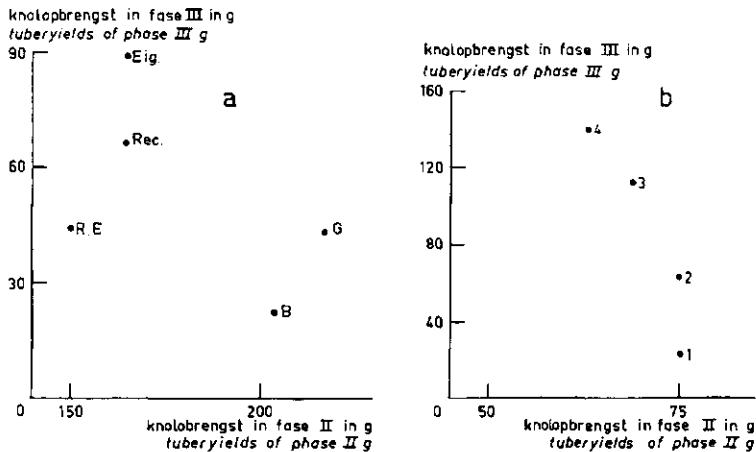
Wanneer $K_{max.}/B_{max.}$ (tabel 5) geheel constant zou zijn, zou de som van de producties in fase II en III, beide gedeeld door $B_{max.}$, constant zijn, en de productie in fase II volledig gecompenseerd zijn door die in fase III.

De verhouding $K_{max.}/B_{max.}$ is echter niet geheel constant, zodat in deze gevallen geen volledige compensatie optreedt.

14. INVLOED VAN DE DROOGTE

In de proef met de vijf rassen is fase III door droogte gestoord en in de proef met de vier fosfaatgiften fase II, nl. van 20–30 juni. De droogte zelf kan dus geen oorzaak van de fase-omslag zijn geweest.

Volgens THOMAS en HILL (8) staat de fotosynthese bij droogte stil en kan de plant in het ergste geval slechts achteruitgaan door verademing. De gestoorde fase moet dus



Figuur 5

Het drooggewicht van de knollen geproduceerd in fase II (II) uitgezet tegen het drooggewicht geproduceerd in fase III (III).

Figuur 5a: Voor de vijf rassen (namen afgekort).

Figuur 5b: Voor de vier fosfaatrassen (1, 2, 3 en 4).

The dry matter weight of the tubers produced during phase II (II) plotted against the dry matter weight produced in phase III (III).

Figure 5a For five varieties (names abbreviated).

Figure 5b For the four phosphate applications (1, 2, 3 and 4).

klein zijn en het verband tussen knol- en bladmaximum als aangegeven in figuur 4 moet beïnvloed zijn.

Nu is het opmerkelijk, dat waar de droogte optrad in fase II de constante van de regressielijn tussen knol- en bladmaximum kleiner is dan nul (figuur 4b) en waar de droogte voorkwam in fase III (figuur 4a) deze constante juist groter dan nul is.

Het lijkt daarom niet onmogelijk, dat, wanneer geen droogte opgetreden zou zijn, de verhouding $K_{max.}/B_{max.}$ toch constant zou zijn geweest en er een volledige compensatie van de knolproductie op zou zijn getreden.

DISCUSSIE

De rechtlijnigheid binnen eenzelfde fase betekent fysiologisch de constantheid van de relatieve groei of afname. Het zijn de onderlinge verhoudingen zelf, die hierdoor exact zijn te bepalen en daarom alleen reeds geeft het distributiediagram een vaste grondslag, die door geen andere is te evenaren. De overgangspunten zijn ook fysiologisch gekarakteriseerd door het optreden van een nieuw orgaan, zoals knol of bloem, of door het afsterven van een reeds aanwezig orgaan, zoals het blad. Dit gebeurt altijd vrij plotseling, van de geleidelijkheid, die dikwijls wordt verondersteld, is nooit iets te bemerken. Op de milieufactoren, die de fasenovergang bewerken, zijn we niet ingegaan. Algemeen bekend als zodanig is b.v. de daglengte.

Door de constantheid van de distributie op te vatten als resulterend uit een antagonistisch evenwicht tussen de verschillende delen van het organisme, kwamen wij op het spoor van enige statistisch wel gefundeerde relaties tussen plant-, blad- en knolontwikkeling. Hun algemeenheid blijkt uit het gelden zowel voor fen- als genotypen. Welbewust kozen wij het normale geval om er de regels van te ontdekken, hoewel dit niet betekent, dat we uitzonderingen onmogelijk achten.

Gewoonlijk bestudeert men de functies, zoals assimilatie, koolhydraten- of ionen-

transport, wederzijdse inductie door hormoonwerking enz. voor de afzonderlijke organen en staat dan voor de moeilijkheid de weerslag van elk dezer invloeden op alle organen van de plant te overzien. Het distributiediagram nu is juist de weergave van dit onderlinge verband. Op zichzelf zou dit diagram slechts een leeg schema zijn, maar reeds een zo eenvoudige veronderstelling over de rol van het blad in de stofproductie als hier werd toegepast, heeft ons geleid tot het aantonen van enige duidelijke correlaties.

Studies in development of potato crops

I. The relation between dry weights of leaves and tubers

Periodic samples of potato plants are used to study the relation between dry weights of leaves, stems, tubers and roots. Data for five varieties are given in figure 1a-1e. The advantages of this way of presentation are discussed in another paper (10) in this yearbook (page 87).

In the 2nd and 4th quadrant the relation between dry weights and time is given, whereas in the 1st quadrant we obtain the direct relations between total and organ weights. These latter relations consist of straight lines and are of utmost simplicity. The discoverer of these relations VAN DE SANDE BAKHUYZEN (1, 2, 3) considered this constancy of relative growth to be due to the constant proportionality of the supplies of photosynthates to the various organs of the plant and called the graphs: distribution diagrams. The straight lines, which are the regressions (table 2) computed from the obtained samples (table 1), are called „the distributions” and occur in phases: viz. phase I in which only leaves, stems and roots are formed; phase II which begins with tuber production and phase III (senescence) which starts when the leaves are beginning to decay and ends with the tubers attaining their maximal weight, the other plant organs being dead. In our case (with five varieties from very early to very late ones) phase III was disturbed by drought so that no straight line could be drawn, but in a case published by VAN DER PAAUW (6) with four degrees of P_2O_5 dressing of the variety Triumpf, phase III was normal and also phase I could be computed from 5 consecutive samples, whereas in our case we had to reconstruct it.

In phase I, mainly assimilatory organs are formed and the growth curve may be exponential.

In phase II a growing part (the tubers) is non-assimilatory and dependant on the leaves. It is supposed that the end of phase II (the leaf maximum, followed by decay) is determined by an overcharging of the leaves occurring when non-assimilatory parts of the plant reach a high level.

The leaf maximum determines tuber yield not only in phase III, but also in phase II.

The more favourable in this latter phase the distribution for the leaves, the higher the leaf maximum and the lower the tuber weight. A high leaf maximum, however, gives much tuber growth in phase III and in this way tuber weight in phase II and phase III are more or less inversely proportional (fig. 5). The duration of phase III is also negatively correlated with the slope of tuber regression in table 4. Top yield at the beginning of tuber formation is related with total tuber yield. Even better is the correlation between leaf maximum and total tuber yield (table 5, fig. 4). The relation is perhaps even constant, when growth is not disturbed by drought.

LITERATUUR

1. BAKHUYZEN, H. L. VAN DE SANDE: Studies on wheat grown under constant conditions. 1937 *Miscell. Publ. no. 8 Ford research Inst. Stanford Univ. California.*
2. BAKHUYZEN, H. L. VAN DE SANDE: Wetten van de groei van tarwe en andere landbouwgewassen. 1937 *Landbouwkundig Tijdschrift* 49, 885.

3. BAKHUYZEN, H. L. VAN DE SANDE: Groei en produktie van suikerbieten I. 1950 *Verst. v. Landbouwk. Onderz. no. 55. 2.*
4. K.N.M.I. De Bilt: Officiële gegevens.
5. JONGE, C. DE en M. M. DE LINT: Resultaten van het productie-niveauonderzoek III. Rooitijd en opbrengst van voederbieten en aardappelen. 1953 *C.I.L.O. Gestencilde Meded. Jaarg. 1953 no. 14.*
6. PAAUW, F. VAN DER: Opname, vorming en verdeling van de stof door de aardappelplant bij gevarieerde fosfaatvoeding. 1948 *Verst. Landbouwk. Onderz. no. 54. 3.*
7. PATERSON, D. D.: *Statistical Technique in Agricultural Research.* Mc Graw-Hill Book Company 1939.
8. THOMAS, M. D. and G. R. HILL: Photosynthesis under field conditions. 1949 *In Photosynthesis in Plants* edited by James Franck & W. E. Loomis The Iowa State College Press, Iowa.
9. THOMPSON, D'ARCY WENTWORTH: *On growth and form.* Cambridge University Press (1952).
10. WITTENROOD, H. G.: Grafische voorstelling van de ontwikkeling van een plant. *Jaarboek 1957 v. h. I.B.S., p. 87.*