

Nederlandsch Boschbouw-Tijdschrift

Orgaan van de

Nederlandsche Boschbouwvereniging

Oprichter Dr. J. R. Beverluik

4e Jaargang

No. 3

Maart 1931

Oorspronkelijke Bijdragen

IETS OVER DE ZOOGENAAMDE RUSTPERIODE VAN ONZE BOOMEN

door wijlen E. HESSELINK.

INLEIDING.

Van ouds spreekt men van eene *groeiperiode* en eene *rustperiode* van de boomen.

De *groeiperiode* zou ongeveer samenvallen met den tijd, dat de meeste onzer loofboomen blad dragen, terwijl met het afvallen der bladeren de *rustperiode* zou aanvangen.

Voor een ieder, die het *groeiproces* nader bestudeert, is het duidelijk, dat eene dergelijke indeeling onjuist, althans zeer onvolledig is. De boomgroei begint niet met het verschijnen van het blad en eindigt niet met den bladval. De groenblijvende boomen hebben even goed hunne *rustperiode* als de winterkale soorten. Voorts begint het *groeiproces* reeds vóór het verschijnen van het blad. Niet alleen worden voor dien tijd reeds nieuwe wortels gevormd, doch ook is in de meeste gevallen reeds diktegroei van stam en takken waar te nemen. Ten slotte eindigt de groei niet met het afvallen van het blad, want nadien is o.a. nog wortelgroei aan te toonen.

Niettegenstaande deze bedenkingen tegen het woord „*rustperiode*” zal hierachter onder *rustperiode* verstaan worden het jaargetijde, waarin de massa-vermeerdering van de boomen ongeveer stil staat en dat ongeveer samenvalt met den tijd, dat onze loofboomen geen blad dragen.

Als we een definitie van de *rustperiode* willen geven, dan kunnen we denken aan

I stilstand van alle levensverrichtingen;

II uitblijven van bepaalde in 't oog vallende levensfuncties.

Stilstand van alle levensfuncties is bij zaden te constateren, die door uitwendigen dwang (aitiogene werkloosheid) niet kunnen kiemen.

Als voorbeeld van het uitblijven van bepaalde in 't oog vallende levensfuncties zijn te noemen de winterknoppen, die reeds vroeg in den zomer gevormd, onder normale omstandigheden niet uitloopen, terwijl toch de overige deelen van den boom nog functionneeren. Daar spreekt men van eene *autogene* rustperiode, d.w.z. rust door inwendige factoren. We komen hier nader op terug.

De rust in het boomlichaam is niet absoluut, doch slechts betrekkelijk.

De z.g.n. rustperiode is te beschouwen als een fase in het algemeen groeiproces. In het voorjaar neemt de groei na het openen van de knoppen snel toe, om na een maximum te hebben bereikt, spoedig ten deele te eindigen, o.a. wat betreft de vorming van knoppen, waarmee het proces het volgend jaar wordt voortgezet.

Is deze fase-vorming, deze periodiciteit veroorzaakt door inwendige of uitwendige factoren?

Wat de periode van sterken groei betreft, is bekend, dat de uitwendige omstandigheden van grooten invloed zijn op de snelheid en mate van ontwikkeling. De afzonderlijke exemplaren van eenzelfde boomsoort kunnen echter door individueele verschillen meer of minder van gunstige omstandigheden profiteren en van slechte omstandigheden lijden. Ook de gezondheidstoestand van een boom heeft daarop invloed.

In het algemeen kan men zeggen, dat de meer of mindere groei voor een bepaalden boom het gevolg is van *uitwendige omstandigheden*.

In verband met de beteekenis van de uitwendige omstandigheden voor den groei ligt het voor de hand, deze ook aansprakelijk te stellen voor het ophouden van den groei, de z.g.n. rustperiode en de ontwaking in het voorjaar.

Door verschillende onderzoekers is inderdaad dit standpunt ingenomen. Zij meenden eerst, dat de knoppen na den bladval niet konden uitloopen door lage temperatuur en/of droogte, resp. verkeerde samenstelling van het licht in den winter. Proeven hebben echter aangetoond, dat de gedwongen rust niet aan deze factoren kan worden toegeschreven.

Coster (1927) heeft door waarnemingen in de tropen duidelijk aangetoond, dat het klimaat niet de oorzaak van de periodiciteit is.

Daarna is door Klebs vermoed, dat voedselgebrek in den bodem de oorzaak was. Lakon heeft n.l. in 1912 aangetoond, dat men planten „trekken” kan door ze sterk te mes-

ten. Jost en Kniep staan op het standpunt, dat uit dit resultaat niet mag worden afgeleid, dat de rust het gevolg is van gebrek aan minerale voedingsstoffen. Lakon zelf heeft het resultaat van den voedseltoevoer beschouwd als een prikkel op ferment-werkzaamheid. Czapek (1913) is van meening, dat we hier te doen hebben met een chemischen groeiprikkel.

Indien voedselgebrek in den bodem de oorzaak van het niet uitgroeien der knoppen in het najaar zou zijn, dan zou het volgens Friedl. Weber niet mogelijk zijn de boompjes ook te laten uitloopen met een anderen prikkel. Zelf nam ik waar, dat bemesting¹⁾ van grove-den op armen zandgrond niet alleen den lengtegroei vergrootte, doch ook het tijdstip van uitloopen vervroegde. De bemeste dennen waren reeds lang uitgelopen, voordat de contrôle-planten zich begonnen te ontwikkelen.

Ten slotte hebben Klebs en Lakon als oorzaak van de rust in de boomen aangewezen een bepaalde verhouding tusschen de hoeveelheden reservestoffen en minerale voedingsstoffen. Lakon meent, dat overmaat van assimilaten den groei belemmert. Inderdaad komen er gevallen voor van overproductie van organische stof, waarbij b.v. assimilaten niet of slechts gedeeltelijk worden vervoerd naar de groeipunten, zoodat geen groei plaats heeft. Zoo trof mij in den drogen voorzomer 1921 de donkerblauwe kleur der eikebladeren. Niettegenstaande St. Jan voorbij was, waren nog geen zomerloten gemaakt. Plotseling na een paar heftige onweersbuien was de vochtvoorziening van de eiken weer verbeterd, de eiken vormden zomerloten van meer dan 1 m lengte en de kleur der bladen werd normaal. Mij dunkt, dat er evenveel reden is om den vertraagden groei toe te schrijven aan gebrek aan vocht als aan overmaat van assimilaten. In elk geval is de oogenblikkelijke reactie op den regenval een bewijs, dat de betrekkelijke zomerrust der eiken niet in verband staat met belemmeringen, zooals in het najaar.

Het wil mij voorkomen, dat de verhouding van assimilaten en minerale voedingsstoffen van beteekenis is voor de verplaatsing van de assimilaten naar andere deelen van den boom, d.w.z. voor den groei van wortels, stam, takken en knoppen. Indien nu de winterknopvorming plaats heeft in een periode van moeilijke verplaatsing van assimilaten, zullen de knoppen in verband met hunne vorming in de bladoksels sterker gevoed kunnen worden dan in gewone omstandigheden. Het gevolg is dan bij een aantal boomsoorten de aanleg van bloemknoppen.

De overmaat van assimilaten behoeft dus niet beschouwd

¹⁾ Mededeelingen van het Rijksboschbouwproefstation, Deel II, bl. 160.

te worden als eene belemmering voor den groei. De groei wordt ten deele verplaatst, gewijzigd!

Hoewel niet te bewijzen is, dat L a k o n en K l e b s ongelijk hebben, is ook het omgekeerde niet aan te toonen. M u n k (1914) heeft echter aangetoond, dat ook onder gelijk blijvende uitwendige omstandigheden fasen optreden. Het afsluiten der knoppen kan in geen geval het gevolg zijn van overmaat van assimilaten, want Fr. W e b e r heeft linden in December laten uitloopen en deze planten hebben na volledige ontwikkeling der bladen eind December nieuwe knoppen gevormd. Die knoppen liepen dien winter niet meer uit.

Resumeerende kan op grond van het bovenstaande gezegd worden, dat nog niets bewezen is over het tot stand komen van de z.g.n. rustperiode.

K l e b s (1917) meent, „dat de planten allengs in een rusttoestand komen, zoodra een groeifactor, zooals warmte, „licht, vocht, minerale voeding, zoodanig vermindert, dat de „groei belemmerd wordt. Parallel aan den minderen groei, „dus geringer verbruik gaat een toename van de reserve- „stoffen, en hoe grooter de laatste wordt, des te meer houdt „zij de stofwisseling tegen, vooral de fermentwerking wordt „belemmerd. De knop gaat tot rust over met een uiterst be- „perkte stofwisseling”.

Ten opzichte van deze meening van K l e b s moet opgemerkt worden, dat S i m o n (1914) er op heeft gewezen, dat een tot stilstaan komen van de ferment-werking in de knoppen niet is aangetoond.

Voorts heeft J o h a n n s e n (1906) de ferment-werking bij uien en aardappels kunnen vergrooten, zonder dat van uitloopen sprake was.

W e b e r wijst op het feit, dat in de knoppen gedurende den herfst omzettingen van reservestoffen plaats vinden, waaruit blijkt, dat de ferment-werking niet stopgezet is.

In tegenstelling van K l e b s meent Dr. Fr. W e b e r (1918), dat de rustperiode te beschouwen is als een lang aanhoudende weerstand, die eerst allengs wordt opgeheven. De rust is niet absoluut, doch slechts relatief. Langen tijd zijn gewone prikkels geheel onvoldoende. Na een zekeren tijd is de weerstand zoodanig verminderd, dat een bijzondere prikkel nieuwen groei veroorzaakt. Indien geen bijzondere prikkel optreedt, blijft de knop in rust, totdat de weerstand geheel is opgeheven. Dan volgt van zelf uitloopen.

W e b e r komt tot deze opvatting op grond van diverse proeven, waarvan hij er vele heeft genomen. Hij heeft vooreerst aangetoond, dat de weerstand vermindert onder invloed van de temperatuur en voorts, dat allerlei soort van prikkels in staat zijn groei te veroorzaken. We komen hier in hoofdstuk II en III op terug.

Uit een en ander blijkt, hoe ingewikkeld de kwestie, waarom het hier gaat, is. Hierachter kan dan ook alleen iets aangestipt worden over onderdeelen van het geheele groeiproces, voor zoover ze een inzicht geven in het probleem van de z.g.n. rustperiode.

Voor een juist begrip van deze kwesties wordt het beste uitgegaan van het oogenblik, dat de jaarscheut aan de boomen gevormd wordt. In hetgeen daar geschiedt is de eerste aanleiding te zoeken voor de vermindering, resp. stilstand van de activiteit der groeipunten en het intreden van de z.g.n. rustperiode.

Vervolgens zal de studie van het boomleven tijdens de z.g.n. rustperiode inzicht kunen geven in de oorzaken van den duur van deze fase.

Ten slotte moet dan nog worden nagegaan, door welke factoren de z.g.n. rustperiode eindigt.

I. KORTE BESCHOUWINGEN OVER DE Z.G.N. GROEIPERIODE.

In het voorjaar neemt de groei meer of minder snel toe, al naar mate de weersomstandigheden en de overige groei-plaatsfactoren meer of minder gunstig zijn.

Voor een juist inzicht in de processen, die zich aan den top van de zich ontwikkelende loot afspelen, is het onderzoek van Berthold (1918) van belang.

Onder den top van het groeipunt is een zône, waar de cellen gevuld zijn met fijnkorrelig zetmeel, daarachter volgt een looistofzône, dan een zône met reduceerende suikers, amiden, zouten en organische zuren. Deze laatste zône ligt in de reeds volledig uitgegroeide cellen. In de nog oudere cellen hoopt zich allengs zetmeel op.

Deze lengtegroei duurt voor de diverse boomsoorten en individuen niet even lang, maar dit is voor ons vraagstuk van minder beteekenis dan het feit, dat aan den nieuwe jaarscheut knoppen worden gevormd, die in de meeste gevallen dat jaar niet meer uitloopen.

We laten op het oogenblik in het midden de vorming van St. Jansloten bij eik en beuk en de vorming van zijtakken bij enkele andere soorten, zonder dat vooraf volledige knoppen gevormd zijn, b.v. bij elzen (*Alnus incana*)¹⁾.

¹⁾ W. Johannsen: Artikel „Ruheperioden“ in *Handl. d. Naturw.* 1913.

Men kan onderscheid maken tusschen knoppen, die korter of langer tijd rusten en knoppen, die niet rusten, doch direct uitloopen. Terwijl de rustknoppen ingesloten zijn in „knopschubben“, vertoonen de andere deze bescherming niet. Men zou ze „open“ knoppen kunnen noemen. Dergelijke vormingen vindt men bij kruiden, maar ook bij vele boomen (*Alnus incana*, verschillende wilgen en eschdoorns). Späth noemt de daaruit ontwikkelde takken „sylleptische loten“. Ze komen vooral voor aan jonge

Bij de vorming van den nieuwen scheut worden bladeren gevormd. Het is voornamelijk de verdamping uit de bladeren (en jonge stengeldeelen), die de stijging van den sapstroom en daardoor den aanvoer van minerale voedingsstoffen veroorzaakt. Nu verdampen jonge, nog niet uitgegroeide bladeren belangrijk meer dan uitgegroeide bladen. Hierin is de aanleiding te zoeken voor de wijzigingen in de levensverrichtingen van den boom in den loop van het groeiproces.

De bladeren van de boomen hebben bovendien een beperkten levensduur, ze verouderen vrij snel, en aangezien de bladvorming bij de meeste boomsoorten slechts tijdelijk plaats heeft, komt er een tijdstip, dat de bladen minder en eindelijk niet meer functioneeren. Hiermee komt een einde aan de productie van organisché stof.

De levensduur der bladen is bij verschillende boomsoorten ongelijk, er zijn o.a. groenblijvende soorten, doch ook bij exemplaren, die hun loof laten vallen, is het oogenblik van afsterven der bladeren individueel zeer verschillend. Waarschijnlijk is de oorzaak van het afsterven te zoeken in de vorming van stoffen, die verder functioneeren belemmeren. Omgekeerd kan de bladval worden verschoven door sterke voeding der boomen. De bladval is vermoedelijk het eindstadium van een proces, dat naar stilstand in de productie van organische stof voert.

Hierboven is er reeds op gewezen, dat de winterknoppen reeds gevormd worden tijdens de vorming van den jaarscheut, dus in een rust-toestand verkeeren lang voor den bladval.

Hier begint het probleem van de rust.

Als de knoppen nog jong zijn, loopen ze uit bij kunstmatige ontbladering van den boom. Er zijn dus een of meer factoren, die het uitgroeien der knoppen direct na hunne vorming beletten. Deze kunnen gezocht worden in de volgende omstandigheden :

boomen. Aan de sylleptische loten ontstaan den weer de winter- of rustknoppen.

Deze sylleptische loten moet men niet verwarren met de St. Jansloten. Hier staan we voor een geval van rust midden in de groei-periode, dus feitelijk staan we hier voor 2 groei-periodes in één seizoen. In de warme kas kan men zelfs meerdere, malen in één seizoen uitloopen van de knoppen waarnemen.

Johannsen wijst ten slotte op het voorkomen van verkapte St. Jansloten bij eschdoorn, esch, prunus, sering, e.a. Deze boomen vertoonen in het voorjaar vaak een afnemen van de lengte der internodiën, gepaard gaande met de vorming van kleinere bladen en het in beginsel vormen van een eindknop, terwijl daarna de groei weer krachtiger wordt, grootere bladen en langere internodiën worden gevormd. Deze worden weer gevolgd door afname van het groei-proces en de vorming van een eindknop. Ook hier weer autogene periodiciteit als bij de echte St. Jansloten.

1. de jonge scheut en de bladen nemen te veel organische en minerale plantenvoedingsstoffen in beslag ;
2. de door de bladeren gevormde koolhydraten belemmeren de knopontwikkeling ;
3. er worden mogelijk door de bladen stoffen gevormd, die het uitloopen belemmeren ;
4. de knopschubben belemmeren de verdamping ; er is dus weinig of geen toevoer van vocht c.a. naar de groeipunten en daarmee ontbreekt het noodige voor de strekking der cellen in het groeipunt.

Men kan ook vermoeden, dat 2 of meer werkingen tegelijk plaats hebben. Daarop wijst, dat verschillende oorzaken hetzelfde gevolg hebben. Kunstmatige ontbladering prikkelt tot ontgroeiing der knoppen. Sterke regenbuien na een droogteperiode in het begin van Augustus doen de verspeende grovedennen doorschieten.

Voor deze kwestie is ook van belang, dat de knopschubben eerder gevormd worden dan de inwendige deelen van de knoppen.

Ook is het denkbaar, dat verschillende invloeden achtereenvolgens werkzaam zijn om het uitloopen tegen te gaan.

We moeten hierbij niet denken, dat alleen inwendige factoren werkzaam zijn. Zooals uit de gegeven voorbeelden blijkt, hebben de uitwendige omstandigheden een grooten invloed, althans op de werkzaamheid der inwendige factoren.

Iedere levensuiting is de resultante van den inwendigen toestand van de plant en de wisselende uitwendige omstandigheden.

Alvorens van den rusttoestand der knoppen in den zomer af te stappen en het vervolg van deze fase in herfst en winter na te gaan, is het noodig iets te weten over de wijzigingen in den aard der reservestoffen in de boom en van de verdeeling van de reservestoffen in de knoppen.

Fischer¹⁾ wijst op de omzettingen der reservestoffen in den boom. Dit proces begint met het terugbrengen van allerlei stoffen uit de bladen naar de takken ; het proces gaat voort van af de jongste takken naar omlaag.

Fischer vindt in stam en takken :

- 1) zetmeel-maximum in den herfst (van bladval-begin Nov.).
- 2) .. oplossing van eind Oct. (resp. begin Nov.).
- 3) .. minimum Dec.-Jan.-Febr.
- 4) .. nieuwvorming begin Maart (resp. begin April).
- 5) .. maximum April.
- 6) .. oplossing begin Mei.
- 7) .. minimum midden—eind Mei.
- 8) .. opstapeling in den zomer.

¹⁾ A. Fischer: *Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse*, Jahrbuch für wissenschaft. Bot. XXII, 1890.

In de knoppen: October, zetmeel-maximum in het *knop-merg* onder het vegetatiepunt en vooral in het oxalaat-nest van het merg. Het vegetatiepunt en de embryonale organen zijn in October vrij van zetmeel.

20 November 1889 was weinig verandering te bespeuren. Op 17 Januari 1890 was het oxalaat-nest vrij van zetmeel. In het groeipunt en de embryonale organen veel *vet* in het plasma, geen glyucose. Kort voor het uitloopen is ook in het oxalaat-nest weer zetmeel aanwezig.

Begin Mei wordt de glyucose (uit het opgeloste zetmeel) in de knoppen gebracht. Vandaar, dat de omzettingen in de takken enz. van belang zijn voor het bladvormen der boomen.

Zetmeelvorming kan in den winter beginnen bij 5° C.

Aan het einde van den zomer is het inwendige van den knop ontwikkeld tot een bebladerden tak *in miniatuur*, omhuld door de onderste bladen, vervormd tot schubben. Volgens K u s t e r heeft hier gedurende den winter ook eenige groei der onderdeelen plaats.

Uit het onderzoek van F i s c h e r (1890) is gebleken, dat in den knop gedurende den winter allerlei omzettingen plaats hebben. In October, na den bladval, bevatten de knopschubben groote hoeveelheden zetmeel, terwijl het groeipunt met de bladbeginselen vrij van zetmeel is. Gedurende den winter komen vette olie en andere stoffen voor een deel van het zetmeel in de plaats, de rest van het zetmeel verhuist naar het groeipunt.

Eerst als deze processen voldoende voortgang hebben gehad, kunnen de knoppen bij voldoende warmtetoevoer uitloopen.

Volgens Th. Hartig begint de verplaatsing van de reservestoffen:

bij eschdoorn midden Februari en

bij eik midden Maart (Bot. Zeitung 1858, bl. 332).

S c h r ö d e r bericht, dat bij den eschdoorn te Dorpat de verplaatsing begint in Juni.

Overigens zijn de reservestoffen in den knop slechts voldoende om den knop te laten zwellen. Voor verdere ontwikkeling is voeding uit den tak noodig, totdat de jonge bladen zelf gaan produceeren. Naast den toestand in de knoppen is dus ook die in de takken van belang voor het tijdstip van het uitloopen.

(Wordt vervolgd).