

CENTRAAL INSTITUUT VOOR LANDBOUWKUNDIG ONDERZOEK
WAGENINGEN

BLOEI EN BLOEIHORMONEN IN HET BIJZONDER BIJ TARWE. I

WITH SUMMARY:

FLOWERING AND FLOWERING HORMONES

ESPECIALLY IN WHEAT. I

H. L. VAN DE SANDE BAKHUYZEN



RIJKSUITGEVERIJ

VERSL. LANDBOUWK. ONDERZ. No. 53 **4** B (145—212) - 'S-GRAVENHAGE - 1947

4184

INHOUD¹ Contents

	Blz.
I. INLEIDING <i>Introduction</i>	3
II. THEORETISCH GEDEELTE <i>Theoretical part</i>	10
§ 1. Het schema der orgaanvormende stoffen <i>The scheme of the organ forming substances</i>	10
§ 2. Deducties I-X uit het schema der orgaanvormende stoffen. <i>Deductions I-X from the scheme of the organ forming substances</i> . .	13
III. EXPERIMENTEEL GEDEELTE. <i>Experimental part</i>	
§ 1. Jarowisatie van zaad of van jonge planten. <i>Yarowisation of the seed or of young plants</i>	17
§ 2. Versnelling der progressieve ontwikkeling door korte dag-behandeling (korte dag-vernalisatie). <i>Acceleration of the progressive development by short-day treatment (short-day vernalisation)</i>	22
§ 3. Korte dag-behoefte en koude-behoefte. <i>Short-day requirement and cold-requirement</i>	23
§ 4. Verklaring der korte dag-versnelling in de interphase. <i>Explanation of the short-day acceleration in the interphase</i>	30
§ 5. Vertraging der progressieve ontwikkeling door korte dag-behandeling in de photophase. Latente bloeirijpheid. <i>Retardation of the progressive development by short-day treatment in the photophase. Latent ripeness to flower</i>	33
§ 6. Lange dag-behoefte in de photophase. <i>Long-day requirement in the photophase</i>	35
§ 7. Quantitatieve aspecten van het bloeischema. <i>Quantitative aspects of the flowering scheme</i>	36
§ 8. Lange dag- en korte dag-planten. <i>Long-day and short-day plants</i>	43
§ 9. Physiologische distributie en de groeifasen. <i>Physiological distribution and the phases of growth</i>	46
§ 10. Jarowisatie, daglengte en schieten. <i>Yarowisation, day-length and shooting</i>	46
IV. SLOTBESCHOUWING. <i>Conclusion</i>	50
SUMMARY	56
LITERATUURLIJST <i>Bibliography</i>	62
AANHANGSEL <i>Appendix</i>	66

¹ Manuscript ontvangen Juli 1946

I. INLEIDING ¹

Indien we de rol van minerale voedingsstoffen, speciaal van stikstof (School van KLEBS, 21), waarvan de invloed nog niet duidelijk is, buiten beschouwing laten, zijn de twee uitwendige factoren die het in bloei komen van planten in het algemeen en van granen in het bijzonder beheerschen, de temperatuur (GASSNER, 14; MAXIMOV, 26) en de daglengte (GARNER en ALLARD, 13). Het is de groote verdienste van LYSENKO (40) dat hij de progressieve ontwikkeling der een- en tweejarige planten, die leidt tot de bloemvorming, in twee op elkaar volgende fasen verdeeld heeft, waarin deze twee factoren achtereenvolgens een rol spelen. Deze twee fasen zijn voor onze granen de eerste fase, door hem „thermophase” genoemd, waarin de plant een zekere hoeveelheid koude, afhankelijk van het ras, moet ontvangen alvorens deze te voltooien, na welker beëindiging de „photophase” intreedt, die voor zijn voltooiing warmte + lange dag noodig heeft. Een andere belangrijke vondst van LYSENKO was, dat de thermophase bij granen voltooid kan worden vóór het zaaien, door het gezwollen zaad koude toe te dienen (jarowisatie).

Daar anderen (LEBEDINCEVA, 25; MC. KINNEY en SANDO, 27; PURVIS, 34; PURVIS en GREGORY, 35; FEEKES, 12; VAN DE SANDE BAKHUYZEN, 3) hebben aangetoond dat, behalve koude, ook een korte dag versnellend kan werken, noem ik de fase, die aan de photophase voorafgaat, *vernaliseringsfase* in plaats van thermophase.

EREMENKO (11) heeft het bestaan gepostuleerd van nog een derde fase, door hem „transitional phase” genoemd, die tusschen de thermophase en de photophase in ligt, gedurende welke zomertarwes of volledig gejarowiseerde wintertarwes ongevoelig zijn voor lange dag en die versneld zou worden door warmte en korte dag. WHYTE (45) noemt deze fase „dark phase”, hoewel hij hier zelf geen verdere proeven over genomen heeft.

Ook over den aard der veranderingen die deze uitwendige factoren, temperatuur en daglengte, in het inwendig milieu van de plant zouden teweegbrengen, heeft men zich een voorstelling kunnen maken. Zoo zijn de veranderingen, die tengevolge van de jarowisatie optreden, gelocaliseerd in het groeipunt (PURVIS en GREGORY, 35; GERHARD, 15); deze zijn fysiologisch van aard (SCHOOL VAN RICHTER, 40; WORT, 46). De photoperiodische prikkel wordt evenwel in de bladen gepercipieerd en hierbij wordt een hormoon, florigeen^v (Cailachjan, 7) gevormd, dat waarschijnlijk van de bladen naar het groeipunt overgebracht wordt.

MELCHERS (28) stelt zich bij het tweejarig ras van *Hyoscyamus niger* voor, dat er twee stoffen in het spel zijn: vernaline, die door natuurlijke of kunstmatige koude zou ontstaan en die door lange dag-behandeling (photophase) zou overgaan in florigeen.

De ontdekkingen van LYSENKO hebben het mogelijk gemaakt, de experimenten over bloei-problemen in veel sterker mate dan voorheen quantitatief te maken. Door de methode, als door KRASNOSELSKY—MAXIMOV (22) gebruikt, nauwkeuriger te calibreren, zal het zelfs mogelijk zijn de getallen re-

¹ Deze onderzoekingen werden verricht deels voor de Nederlandsche Centrale Organisatie T.N.O. en de Technische Tarwe Commissie (1938—1943), deels voor het Centraal Instituut voor Landbouwkund'g Onderzoek (vanaf 1943).

produceerbaar te maken. Indien men evenwel wil komen tot een schema waarin de vorming van bepaalde stoffen door de temperatuur- en korte- en lange dag-behandeling wordt voorgesteld, moet zulk een werkhypothese, de proeven met rassen met zeer verschillende winterbehoeften (koude, korte dag) en proeven met korte- en lange dag-behandeling gedurende verschillende tijdsduur, proeven met verschillende daglengten en proeven met verschillende zaaitijden kunnen verklaren. Dat de proefresultaten, in de literatuur vermeld, vaak zoo tegenstrijdig zijn, komt doordat de verschillende proefnemers zich vaak slechts met één zaaitijd, één ras, één daglengte, enz. vergenoegd hebben. Bovendien moet zulk een werkhypothese quantitatief zijn in zoover dat de bloemvorming ook quantitatief (pakjes per aar, enz.) verklaard kan worden en verder moet ze steunen op de resultaten van het micro-morphologisch onderzoek der aar- (resp. bloem-)ontwikkeling. De werkhypothese, die we in dit artikel voorstellen, is dan ook gebaseerd op velerlei proeven met tarwe, door ons in de jaren 1939—1944 verricht. De gebruikte rassen zijn de winter-tarwes: Carsten's V, Juliana, Astra, de overgangstarwes: Yeoman, Bersée, Chanteclair en de zomertarwes: van Hoek, Blanka, Carma en Florence $\times$ Aurore. Zaaitijdenproeven werden van 1941—1944 elk jaar uitgevoerd met de rassen Carsten's V, Juliana, een overgangstarwe en een zomertarwe met zaaitijden vanaf eind Maart tot eind Mei waarbij tevens de jarowisatieduur en de duur der K.D.-behandeling gevarieerd werden. Van dit materiaal werden op bepaalde tijden monsters genomen voor micro-morphologisch groeipunts (aar)-onderzoek. In de laatste jaren zijn door ons meer dan 1500 tarweplanten uitgepeld, op aaraanleg onderzocht en van vele het aantal bladen aan de hoofdas geteld. We zullen in dit artikel telkens van de resultaten van dit groeipunts-onderzoek, dat gedeeltelijk samen met Ir. W. A. WIEBOSCH is uitgevoerd, gebruik maken; uitvoeriger zal hierover elders gerapporteerd worden.

Verder werden nog proeven met jarowisatie van jonge planten, castratieproeven en andere proeven, die in den loop van dit artikel besproken zullen worden, genomen.

Het meest gedetailleerde schema, dat tot nog toe ontworpen is voor granen, is dat van PURVIS en GREGORY (35) voor rogge. Uit hun proeven bleek dat bij winterrogge de koude en daglengte alleen een quantitatieve, d.i. een versnellende of verlangzamende invloed hebben, zoodat ook de planten, die steeds in lange- of korte dag in zomertemperatuur (zaai 6 resp. 14 Mei) groeiden, een aar aanlegden. Volgens mijn eigen proeven geldt dit ook voor tarwe, daar niet gearowiseerde Carsten's V en Juliana, op 28 Mei 1943 gezaaid, eind October een eersten aanleg van aartjesprimordia vertoonden, doch door den korten dag geremd werden in hun verdere ontwikkeling en strekking. Ik noem deze progressieve ontwikkeling *autonoom*; deze komt automatisch tot stand door het ouder worden. Bij rogge worden volgens PURVIS en GREGORY aartjes primordia steeds gevormd nadat er aan de hoofdas in totaal ± 25 primordia aangelegd zijn; bij mijn laatgezaaide tarwes Carsten's V en Juliana bedroeg dit getal eveneens 24—27 gemiddeld $25\frac{1}{2}$. Daar de aartjesprimordia in de oksels van bracteeën staan, zou men de primordia, die na dit maximale aantal bladprimordia worden aangelegd, *stabiele bracteeprimordia* kunnen noemen.

Naast dit maximale aantal bladprimordia onderscheiden PURVIS en GREGORY nog een minimaal aantal bladprimordia, die steeds bladen worden en die

we voorloopig *stabiele bladprimordia* zouden kunnen noemen. Bij rogge is dit aantal volgens hun proefcondities 7; bij Harvest Queen wintertarwe was dit aantal 7 (Mc KINNEY en SANDO, 27) en in mijn proeven met Hard Federation tarwe (1) was dit aantal extreem laag, nl. 5.

Volgens deze voorstellingswijze kunnen we dus naast, of beter nog, gesuperponeerd op de „inherente” of *autonome* progressieve ontwikkeling de *aitionome* progressieve ontwikkeling onderscheiden, waarbij successievelijk verschillende combinaties van temperatuur en daglengte een versnellenden invloed uitoefenen. Tengevolge van deze versnelling wordt het aantal bladprimordia lager dan het maximale, doch kan niet dalen beneden het minimale aantal, zoodat dit aantal bij rogge kan varieeren tusschen 7—25 en bij tarwe van 5—7 tot 27, al naar gelang van de constellatie dezer twee factoren: temperatuur en daglengte. De primordia die in deze speelruimte tusschen minimaal en maximaal bladaantal aangelegd worden en dus naar gelang der omstandigheden blad of bractee kunnen worden, worden door PURVIS en GREGORY labiele primordia genoemd. Wij krijgen dus achtereenvolgens: *stabiele bladprimordia*, *labiele primordia* en *stabiele bracteeprimordia*.

Volgens onze definitie is een LD.-plant *bloeirijp* (mogelijkheid tot bloem- of aaraanleg) geworden, zoodra een lange dag en warmte snel tot aaraanleg voeren terwijl korte dag remt (photophase)¹. Wanneer bij een bloeirijpe plant door korten dag deze aaraanleg uitgesteld wordt, verkeert ze in een toestand die we „*latente bloeirijpheid*” noemen. Een *natuurlijke* latente bloeirijpheid treedt in bij in de herfst zaaien van wintertarwes, zoodat de thermophase reeds vroeg in het voorjaar voltooid is en bij vroeg in het voorjaar zaaien van zomertarwes; er treedt dan eerst bloeirijpheid en in de nog korte voorjaarsdagen een periode van latente bloeirijpheid op. Een stadium van *kunstmatige* latente bloeirijpheid kan men laten intreden door zomertarwes bij laten zaai kunstmatig korten dag te geven.

Naarmate de plant ouder wordt, worden meer labiele primordia aangelegd en daar deze sneller aangelegd worden dan het uitgroeien tot bladen plaats heeft, neemt het aantal niet uitgegroeide (bractee-achtige) primordia toe. De vegetatiekegel wordt dus steeds hoger en verkrijgt een *aarchtig aanzien*. *De eigenlijke aaraanleg treedt echter eerst op, zoodra de eerste aartjesprimordia gevormd worden*. Het aantal bladen is dan tevens vastgelegd; er groeien dan geen labiele primordia meer tot blad uit. *Dit beteekent het einde der photophase t.o.v. den aaraanleg*. We kunnen nu voor tarwe onderstaand schema ontwerpen, dat laat zien, hoe het aantal labiele primordia toeneemt met voor den aaraanleg ongunstiger wordende omstandigheden: koudetekort en een te langdurige korte dag.

De horizontale lijnen geven de verschillende niveaus der progressieve ontwikkeling aan: bloeirijpheid, aanvang van de vorming der bracteeën en die der aartjesprimordia. Vanaf de snijpunten der L.D.- en K.D.-lijnen met de bractee-lijn worden er geen bladen of overgangsvormen meer gevormd, doch blijven de aanwezige en de nieuw gevormde labiele primordia bracteeën. Deze

¹ Het verschil van onze definitie van bloeirijpheid met die van PURVIS en GREGORY wordt op p. 52 nader besproken.

FIG. 1 Schema der progressieve ontwikkeling en der vorming van primordia en bladen bij:

- zomer- of gejarowiseerde wintertarwe;
- korte dag-vernalisatie van onvoldoende gejarowiseerde winter- of overgangstarwes;
- ongejarowiseerde wintertarwe in warmte + L.D.

Na de bloeirijpheid komen of blijven de planten in L.D. of K.D.
Verklaring in den tekst.

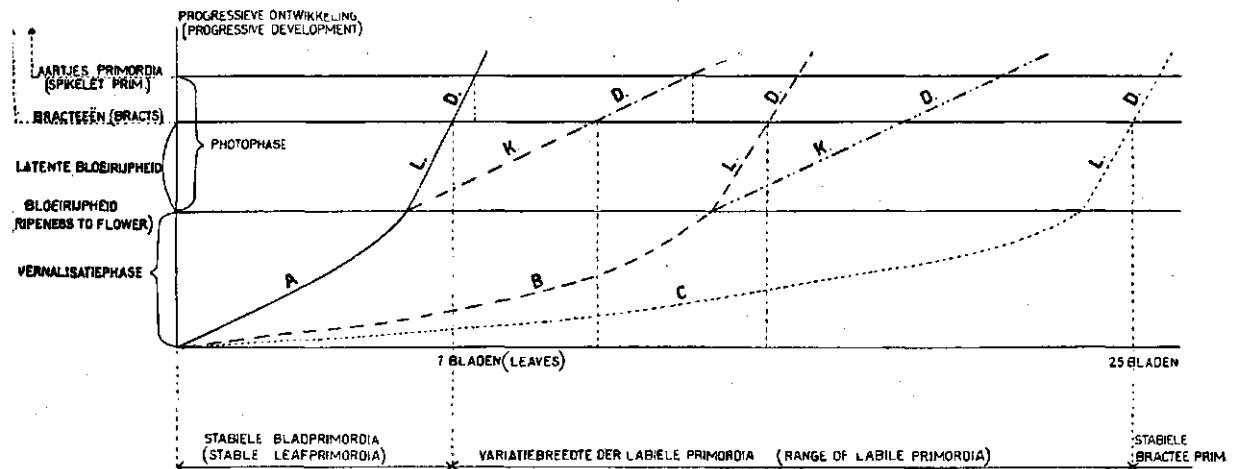


FIG. 1 Diagram of the progressive development and of the formation of leaves and primordia in:

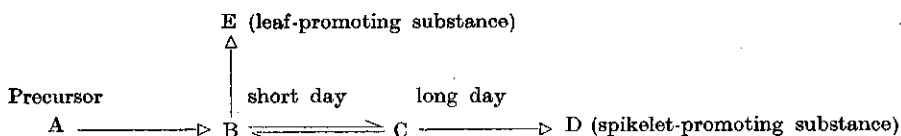
- spring- or yarowised winter wheat;
- short-day vernalisation of insufficiently yarowised winter- or semi-winter wheat;
- non-yarowised winter wheat at high temperature + L.D.

After ripeness to flower the plants come or remain in long days (L.D.) or short days (K.D.). Explanation in text.

bracteevorming gaat door totdat de bractee van het toekomstig terminale aartjesprimordium is gevormd; vanaf het snijpunt met het volgende niveau worden er tevens aartjesprimordia gevormd.

Hoewel men in het schema geen absolute getallen kan interpoleren, geeft het toch een algemeen inzicht in het totaal aantal bladen aan de hoofdas (afstand van 0-punt tot de voet der gepuncteerde lijnen) en het aantal bracteeën, die onder de verschillende condities in de vernalisatiephase resp. photophase gevormd worden. Daar het minimum aantal bladen 5—7 en het maximum aantal bladen ongeveer 25 is, is de variatiebreedte van het aantal labiele primordia ± 18 .

Voor rogge hebben PURVIS en GREGORY een schema ontworpen dat de vorming van successievelijk verschillende orgaanvormende stoffen onder verschillende omstandigheden voorstelt:



Door de koude behandeling zou een „stof A”¹, die we jarowisatiestof zouden kunnen noemen, worden gevormd. Door een auto-catalytisch proces zou uit „A” een „stof B” opgehoopt worden; het is noodig dit aan te nemen, omdat de aaraanleg niet aan het pas gekiemde gearowiseerde zaad, doch, als een nawerking pas na aanleg van het minimum bladaantal, d.i. van alle stabiele bladprimordia, kan plaats hebben. Doch ook in het ongejarowiseerde zaad, dat laat d.i. in de warmte, gezaaid is, zou er jarowisatiestof, hoewel zeer langzaam, gevormd worden, die autocatalytisch in „B” omgezet wordt (een progressieve ontwikkeling die wij autonoom genoemd hebben). Aan den anderen kant is in het embryo van zomergranen genetisch reeds een optimale concentratie van jarowisatiestof aanwezig. Wanneer nu het zaad of de jonge plant voldoende gearowiseerd en de dag lang is, dan „the high concentration of B in spring and vernalised winter rye leads to the formation of C even though the reaction proceeds slowly in long days” (ibid. p. 588), terwijl de reactie „C—D” in den langen dag juist snel verlopen kan. Wanneer dan de concentratie van „D” een bepaalden drempel overschreden heeft, kunnen er aartjesprimordia gevormd worden. Indien de plant na de voltooiing van den aanleg der stabiele bladprimordia (7) nog niet volledig gearowiseerd is, zou de critische drempel van „D” nog niet bereikt zijn, zoodat nu de labiele bladprimordia zich tot bladen ontwikkelen en het uiteindelijk bladaantal groter dan 7 is. In continu korte dag zou bij volledige jarowisatie de reactie „C—D” grootendeels worden geblokkeerd, zoodat, daar nu de concentratie van „C” hoog wordt, de reactierichting wordt omgekeerd en de labiele primordia weer bladen vormen in plaats van aartjesprimordia; pas na het 25e primordium zou de critische drempel van „D” worden bereikt en zou, wat wij de stabiele bracteeprimordia noemen, gevormd worden. Indien bij onvolledig gearowiseerde planten slechts 6 weken korte dag gegeven wordt, zijn er reeds 25 primordia aangelegd en zouden sommige van deze labiele primordia die onder korten dag aangelegd en nog niet te ver in hun bladontwikkeling zijn, in de daaropvolgende lange dag bracteeën kunnen worden en in hun oksels aartjesprimordia ontwikkelen. Daardoor zou het uiteindelijke bladaantal na 6 weken korte dag geringer dan 25 zijn; op deze wijze zou de korte dag versnellend kunnen werken (korte dag-vernalisatie).

PURVIS en GREGORY nemen hierbij aan dat de labiele primordia uit twee deelen bestaan, die ze „double ridges” noemen. Wanneer we de 2 in het spel zijnde factoren: de jarowisatiefactor „J” en de photophasefactor „P” noemen, zou, naar gelang der voorbehandeling (J) en nabehandeling (P), elk der twee deelen kunnen uitgroeien: het onderste deel van deze dubbele richel zou tot blad kunnen uitgroeien (J of P of beide beperkende factor) resp. in zijn verderen groei geremd worden en als bractee functionneeren, terwijl het bovenste deel, dat a.h.w. de reeds opgezwollen okselknop van de onderste richel voorstelt,

¹ Zie noot 2, p. 12.

in zijn *verderen* groei geremd wordt resp. tot aartjesprimordium kan uitgroeien (J noch P beperkende factor). Pas wanneer 25 primordia aangelegd zijn, zouden de factoren J en P de vorming van aartjesprimordia niet meer kunnen beïnvloeden.

Hoewel dit schema, wat stoffelijke voorstelling der processen, die aan den bloei voorafgaan, betreft, een groote stap voorwaarts is, meenen wij dat verschillende voorstellingen van PURVIS en GREGORY, op tarwe overgebracht, op verschillende bezwaren stuiten en dat uiteindelijk dezelfde bezwaren ook voor rogge zullen blijken te gelden:

1°. Bij tarwe zijn de labiele primordia op een jong stadium $\frac{3}{4}$ -omvattend en de bracteeprimordia steeds $\frac{1}{2}$ -omvattend, zoodat aan den open kant de as bloot komt. Deze vrije ruimte van primordium $n + 1$, gelegen tusschen de apicale zijden der primordia n en $n + 2$, noemen we *interbracteale ruimte* (i.br.r.). Bij tarwe is nu in de vroege stadia van het labiele primordium of bracteeprimordium nooit sprake van een „double ridge”, daar het bovenste deel dat de i.br.r. voorstelt, steeds vlak is. Dit is vooral duidelijk bij late zaaitijden, waarbij de labiele primordia juist een belangrijke rol spelen. Ik verwijs hier naar Fig. 11a Juliana 2—4¹ zaai 28/4, verzameld 4/8 in mijn vorig artikel (3), waarin het vegetatiepunt reeds zeer hoog is geworden, de vele labiele primordia reeds duidelijk het karakter van bracteeën hebben maar waarin de i.br.r. nog volkomen vlak zijn. Zoodra de i.br.r. begint te zwellen, zijn we in het irreversibele deel der photophase, dat tot ontwikkeling van een aartjesprimordium leidt; de bractee kan na de zwelling van de i.br.r. nooit meer tot een blad uitgroeien. Eerst nu is van een „double ridge” sprake, gevormd door de bractee en zijn okselknop, de gezwollen i.br.r.;

2e. is het traject van hun zaaitijden (6 Mei in 1936 en 14 Mei in 1935) veel te gering om tot een juist inzicht in het korte dag-effect te geraken. Nu vinden PURVIS en GREGORY dat bij winterrogge alleen een K.D.-behandeling gedurende 4-6 weken versnellend werkt en brengen dit in causaal verband met het feit dat 6 weken na de kieming 25 primordia, d.w.z. alle labiele primordia aan de hoofdas, gevormd zijn. Bij onze proeven met tarwe bleef echter bij juist gekozen zaaitijden het 0-object van niet gejarowiseerde Carsten's V en Chantclair gras, terwijl een 2 weken korte dag-behandeling reeds aanleiding tot schieten gaf (3). Hun verklaring van het korte dag-effect bij rogge gaat dus voor tarwe niet op, daar na afloop van de 2 weken K.D.-behandeling dit maximale aantal labiele primordia nog niet is aangelegd. Waarschijnlijk zou ook voor rogge een korte dag-behandeling van 2 of 4 weken effect gesorteerd hebben bij een zaaitijd vroeger dan 6 Mei².

¹ 2—4 beteekent 2 weken gejarowiseerd bij + 2° C en 4 weken korte dag van 9 uur na opkomst der planten; de niet gejarowiseerde zaden werden steeds voorgeweekt. 2—4 means yarowised during 2 weeks at + 2° C and 4 weeks short day (9 hours) after appearance of the plants; the non-yarowised seeds were presoaked.

² Proeven met winterrogge in 1944 in samenwerking met mej. Dr. D. E. Reinders genomen, bevestigen dit vermoeden. Trouwens Purvis (*Sci. Hort.* 1936, 4) constateert: „Later experiments (unpublished) show that an exposure of even one week to short days (after germination at 64° F) has some effect in initiating flower formation” (p. 161).



FIG. 2

Juliana, gezaaid 12 Mei 1943, 6 weken voor het zaaien bij $+ 2^{\circ}$ C gejarowiseerd. Links: na het zaaien 2 weken 's nachts in de ijskast bij $+ 2^{\circ}$ C; rechts: de ongeschoten controle (tabel I). Foto 6 October.

Juliana, planted May, 12 1943, 6 weeks jarowised on the seed. Left: after planting 14 nights in refrigerator at $+ 2^{\circ}$ C. Right: control still vegetative (table I). Foto taken October 6.



FIG. 3

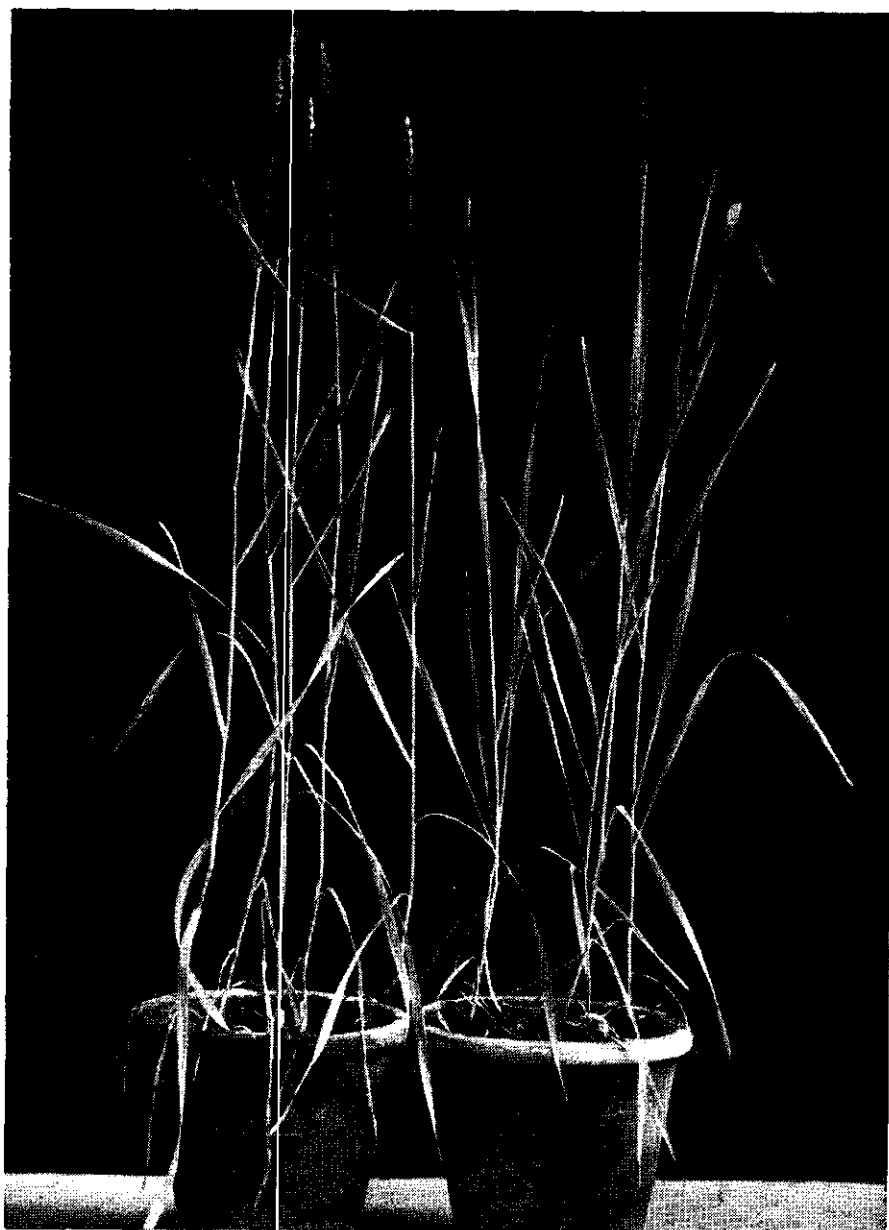
Yeoman, zaai 5 Mei 1943. Van links naar rechts 0, 2, 4, 6 weken gejarowiseerd. Van beneden naar boven 0 weken gejarowiseerd 0, 2, 4 en 6 weken K.D. na opkomst (tabel 3a). Foto 23 September.

Yeoman, planted May 5, 1943. From left to right yarowised for 0, 2, 4 and 6 weeks. From bottom to top non-yarowised, after appearance short-day treatment during 0, 2, 4 and 6 weeks (table 3a). Foto taken September 23.

FIG. 4

Carsten's V, 4e zaai (4 November). Inzetdatuminkas (15° C) 1 April 1943. De linker pot kreeg warmte + L.D., de rechter pot warmte + normalen dag. Foto 29 Mei.

Carsten's V, 4th planting (November 4). In greenhouse on April 1, 1943. The left plant received high temperature (15° C) + L.D., the right pot high temperature + normal day. Foto taken May 29.



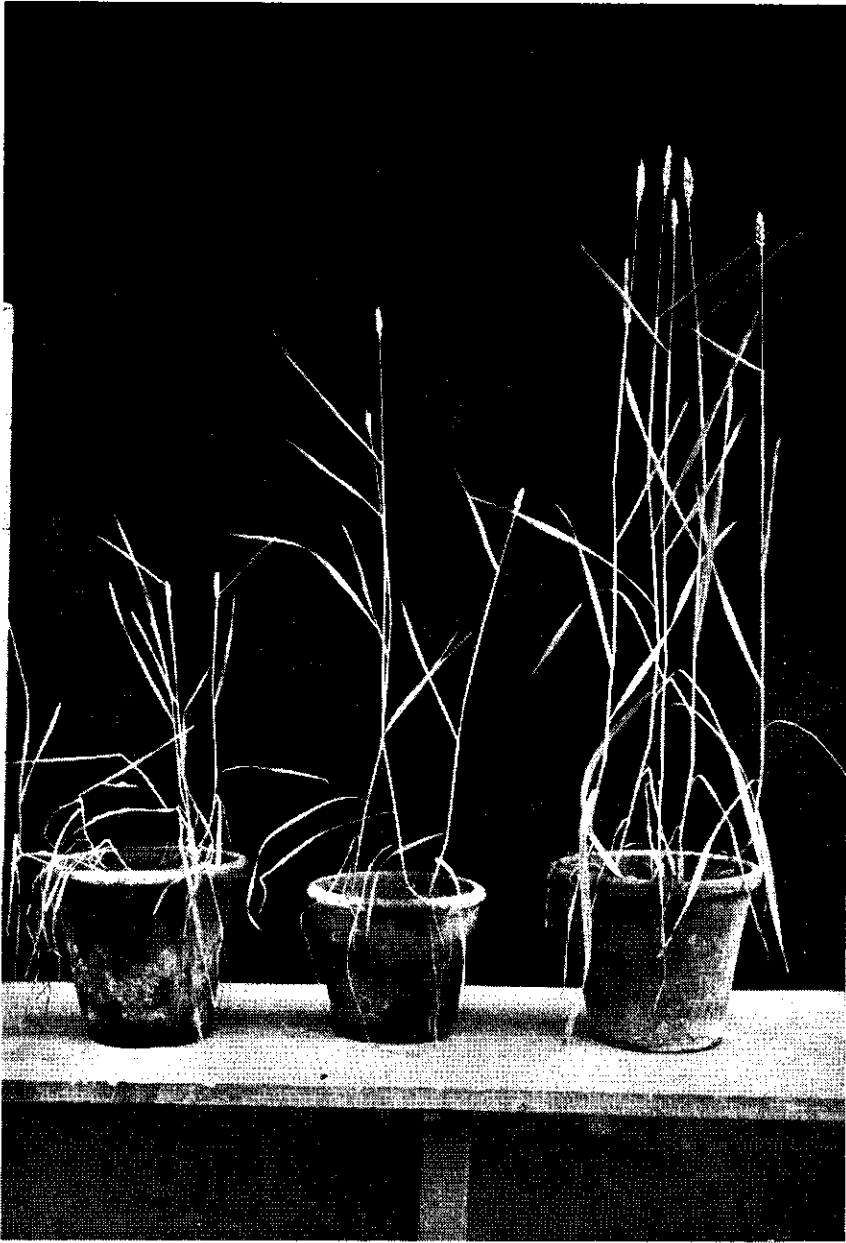


FIG. 5

Carsten's V, 4e zaai (4 November). Van links naar rechts is deinzetdatum in warmte (15°C) + L.D. 2 Maart, 17 Maart en 1 April 1943. Foto 29 Mei.

Carsten's V, 4th planting (November 4). From left to right the plants came in the greenhouse (15°C) + L.D. on March 2, March 17 and April 1, 1943. Foto taken May 29.

3°. mist het schema van PURVIS en GREGORY symmetrie en aanhechtingsplaatsen voor andere orgaanvormende stoffen. Bovendien lijkt het onwaarschijnlijk dat de bladvormende stof, een van de meest elementaire orgaanvormende stoffen, zou ontstaan uit een soort jarowisatiestof („B”), vooral bij ongejarowiseerde winterrogge, waarbij de concentratie van „B” in het begin zeer laag is. Dit zou de verbreeding van bijzonder schema voor rogge tot algemeen schema voor andere planten in den weg staan.

II. THEORETISCH GEDEELTE

§ 1. Het schema der orgaanvormende stoffen

In 1939¹ heb ik een algemeen schema ontworpen dat de vorming van orgaanvormende stoffen voorstelt en dat verklaren moet waarom de fysiologische distributie van assimilaten enz. tusschen de verschillende organen binnen één phase constant blijft (1,2). Hierin veronderstellen we het bestaan

Schema van orgaanvormende stoffen bij tarwe I

Hormonen	Werking	Optimaal milieu
Diagram illustrating the relationships between hormones and their precursors in wheat: - pyllo-caline ↔ proto-caline - rhizo-caline ↔ proto-caline - caulo-caline ↔ proto-caline - vernalase ↓ vernaline - stof A — antho-caline - stof B ↔ vernaline - antho-caline ↔ vernaline	qualitatief organiseerend aanleg en karakter der organen; voor optimale concentratie van: vernalase = vernaline = antho-caline = qualitative organising initiation and character of the organs	koude cold warmte + event. korte dag high temp. + event. short day warmte + lange dag high temp. + long day
auxine	quantitatief realiseerend celstrekking; voor strekking is: quantitative realising cell elongation	warmte + lange dag high temp. + long day
Hormones	Action	Optimal milieu

Scheme of organ-forming substances in wheat I

Caulo = stengel (*stem*), pyllo = blad (*leaf*), rhizo = wortel (*root*), antho = bloem(aar) (*flower(ear)*) - caline = vormend hormoon (*forming hormone*), proto-caline = moederstof (*mothersubstance*).

¹ In een lezing over „Groeirhythme bij planten”, gehouden voor het Natuurwetenschappelijk Gezelschap te Wageningen. Feekes (12) heeft dit in zijn boek niet geheel juist overgenomen, daar het milieu: koude en korte dag, daarna warmte en lange dag alleen optimaal is voor den aanleg van de aar.

van een moederstof (voorlooper der orgaanvormende stoffen), waaruit door reversibele reacties verschillende orgaanvormende stoffen gevormd kunnen worden: blad-, wortel-, stengel-, bloem- enz. vormend hormoon of volgens de nomenclatuur van F. W. WENT (44): phyllo-, rhizo-, caulo-, antho-enz. caline. De moederstof noem ik *protocaline*. Ik neem nu aan, dat deze organiserende hormonen *qualitatief* het karakter van een orgaan, dat uit een bepaalden aanleg zal groeien, bepalen, als hierna de aanleg *quantitatief* gerealiseerd wordt door het celstrekkingshormoon, de auxine, die overal aanwezig is, waar cellen zich gaan strekken. We kunnen dit zoo uitdrukken door te zeggen dat *de organisators organiseren en dat de auxine realiseert wat de organisators georganiseerd hebben en gedurende den groei blijven organiseren*.

In het oorspronkelijk in 1939 ontworpen schema werd tusschen de „voorlooper” der orgaanvormende stoffen (protocaline) en anthocaline geen verdere differentiatie van tusschenliggende reacties gemaakt. Dit eenvoudige schema is echter in den loop der proeven uitgegroeid tot een vollediger werkhypothese waarin het proces van de vorming der bloemvormende stoffen beschouwd wordt als een kettingreactie van opeenvolgende schakels. Elke schakel stelt een physiologische groeifase voor, waarin een specifieke stof gevormd wordt. Hoewel het schema dus een uitvloeisel der genomen proeven is, geven wij er de voorkeur aan dit voorop te zetten en uit dit schema een aantal deducties af te leiden aan de hand waarvan de proefresultaten besproken worden.

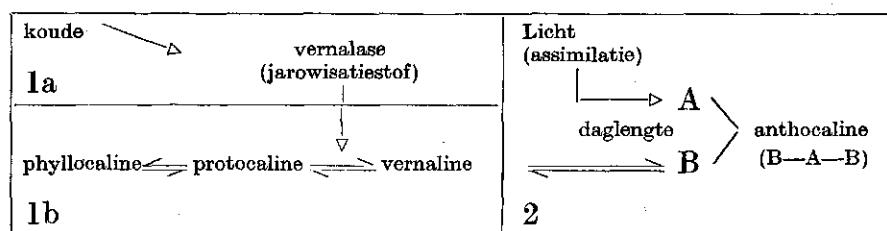
Men ziet dat in dit schema uit de protocaline door een reversibele reactie eerst vernaline ontstaat, dat het eindproduct van de vernalisatiephase is. Uit de vernaline ontstaat in de photophase de eigenlijke bloemvormende stof (anthocaline). Ook de andere orgaanvormende stoffen ontstaan uit een algemeene moederstof, de protocaline.

Wij stellen ons nu voor, dat door de koude behandeling (jarowisatie) van het zaad of van de jonge plant in de thermophase een enzymachtige jarowisatiestof, die we *vernalase* zullen noemen, ontstaat, die de reactie protocaline $\rightarrow$ vernaline catalyseert en dus slechts zijdelings op de vernalinevorming invloed uitoefent. De ophooping van vernaline wordt nu bij onvoldoende gearowiseerde tarwes door korten dag begunstigd.

Een belangrijk verschil van onze voorstellingswijze met die van vroegere onderzoekers is dus dat volgens vroegere opvattingen de stof, die bij de jarowisatie ontstaat (eindproduct van de thermophase), overeenkomt met (MELCHERS, 28), of rechtstreeks — al of niet geholpen door korten dag (PURVIS en GREGORY, 35) — overgaat in vernaline, terwijl volgens onze zienswijze de jarowisatiestof een enzymachtige stof is, die de vorming van vernaline slechts catalyseert. Ter verduidelijking geven wij, omljnd, het bloeigedeelte van bovenstaand schema op pag. 12 meer gedetailleerd weer.

Daar het optimaal milieu voor de reactie protocaline $\rightarrow$ vernaline (warmte en korte dag) geheel anders is dan gedurende de thermophase (koude) en de photophase (warmte + lange dag), kunnen we hier van een aparte sub-phase spreken, die BREMENKO (11): „transitional phase” en WHYTE (45): „dark phase” noemt en die wij met *interphase* zullen betitelen. Deze begint dus als in het voorjaar de temperatuur begint te stijgen. Daar 1°. de reactie protocaline $\rightleftharpoons$ vernaline omkeerbaar is en 2°. de vernaline het eindproduct van

Schema II



Scheme II

Bloeirijpheid (*Ripeness to flower*)

Alleen de vorming van stof A en de verdere verwerking der stoffen A en B worden beheerscht door de daglengte. *Only the formation of substance A and the further elaboration of the substances A and B are controlled by day length.*

1a = thermophase, 1b = interphase, 1a + 1b = vernalisatiephase, 2 = photophase.

deze reactie is, behoort de interphase, als 2e subphase (1b), nog bij de vernalisatiephase.

Wij maken dus een scherp onderscheid tusschen jarowisatie en vernalisatie. De jarowisatie (thermo)phase voldoet aan de koudebehoefte van het gewas en heeft als eindproduct de vernalase, de vernalisatiephase (thermophase + interphase) voldoet aan de winterbehoefte (koude + korte dag) en heeft als eindproduct de vernalline.

Zoodra de vernalline een drempelwaarde bereikt heeft, is de interphase „voltooid”¹ en is de plant bloeirijp. In de nu volgende photophase vormt volgens ons de vernalline dag en nacht, al naar gelang van zijn concentratie en van de temperatuur, een bepaalde hoeveelheid lichtgevoelige stof B. Deze stof B verbindt zich bij bloeirijpe L.D.-planten in het licht direct met een lichtstof A, tijdens het assimilatieproces ontstaan, tot de bloemvormende stof. Deze stoffen A en B zijn ontleend aan HAMNER (18) (v.g.l. ook HARDER en BODE, 19), die zich voorstelt dat — en wel in het bijzonder bij K.D.-planten — een lichtstof A zich met een lichtgevoelige stof B verbindt tot een stof C, die de bloemvormende stof zou zijn.²

Hoewel we ons voorstellen de photophase pas in een volgend artikel te bespreken (zie ook § 8), moeten we hier toch, al is het dan eenigszins oppervlakkig, de processen beschrijven, die zich volgens ons in de photophase afspelen. Wij nemen n.l. aan dat B zich met A op tweeërlei wijzen kan verbinden en wel:

1e. tot de verbinding B—A, die eveneens lichtgevoelig is, zoodat door (zwak) licht uit deze verbinding B vernietigd wordt en slechts A overblijft,

¹ Ook na de voltooiing van de interphase wordt de drempelconcentratie der vernalline natuurlijk op peil gehouden door het voortgaan der reactie protocaline-vernalline. Hetzelfde geldt voor de voltooiing der photophase, waarbij de reactie vernalline-anthocaline doorgaat na het zwellen der aartjesprimordia. Over de vorming van eventuele andere stoffen en de optimale condities, die na den aanleg (bloemaanleg, verdere bloemontwikkeling) noodig zijn, wordt hier niet gesproken.

² Begrijpelijkerwijze zijn de stoffen A, B en C van HAMNER en onze stoffen A en B niet identiek met de gelijknamige stoffen van PURVIS en GREGORY („A” — „D”).

2e. tot de lichtstabiele verbinding $B-A-B$ of $\begin{array}{c} B \\ | \\ B \end{array} \rangle A$, die de bloemvor-

mende stof (anthocaline, florigeen) is. Teneinde ons bloeischema een meer universeel karakter te geven, hebben we tusschen de pijlen, die de productie van stof B en stof A aangeven, de factor „daglengte” geplaatst. Het zal n.l. blijken dat voor bloeirijpe L.D.-planten de optimale daglengte een lange dag, voor nog niet bloeirijpe planten een korte dag is. Voor K.D.-planten is een korte dag (waarbij de daglengte afhangt van het ras) optimaal.

De anthocaline wordt uit de bladen, waarin ze gevormd was, naar de oksels der bracteeën getransporteerd. *De photophase is „voltooid”, zoodra in eenige i.br.r. de anthocaline een drempelwaarde bereikt heeft.* Hierdoor gaan deze interbracteale ruimten, die tot nu toe recht waren, opzwellen tot aartjes primordia en begint de eigenlijke aaraanleg¹. Daar voor de meristematische bloemaanleg weinig plastische stoffen noodig zijn, kan het verbruik van anthocaline per tijdseenheid bij deze aanleg onder lange dag zeer hoog zijn, zoodat de concentratie van de anthocaline zeer laag blijft en de kettingreactie stormachtig naar rechts verloopt. *Daardoor wordt direct na het begin van den aaraanleg, d.i. na de zwelling der eerste i.br.r., weinig phyllocaline meer gevormd en groeien geen verdere labiele primordia meer tot blad uit, doch blijven de vorm van bracteeën behouden.*

Wanneer onder korte dag door gedeeltelijke blokkeering van de photophase de concentratie der vernaline zeer hoog wordt en de richting der kettingreactie naar links omslaat, wordt veel phyllocaline gevormd (vegetatieve tendens). Daar voor de verdere ontwikkeling der bladen evenwel niet alleen phyllocaline, maar ook veel plastische stoffen noodig zijn, wordt bij toename der phyllocaline-vorming het verbruik van deze stof spoedig beperkt door de toevoer van plastische stoffen. De reactie naar links kan dus nooit stormachtig verlopen.

§ 2. Deducties uit het schema der orgaanvormende stoffen

Wanneer we nu dit schema op tarwerassen van verschillende koude- en lange dag-behoefte toepassen, kunnen we hieruit de volgende deducties afleiden:

I. Door lage temperatuur-behandeling van het gezwollen zaad of van de jonge plant wordt een enzymachtige jarowisatiestof, de vernalase gevormd. Bij meer winterbehoefte rassen moet men of bij lager temperatuur (minimum + 1° C), of langer jarowiseeren omdat de hoeveelheid genetisch aanwezige vernalase geringer is, naarmate het ras koude-behoeftiger is. Bij volledig gejarowiseerde planten en bij zomerrassen is de concentratie der vernalase optimaal of bijna optimaal.

II. *De concentratie van de, in de interphase gevormde, vernaline is een functie van het product van de concentratie der vernalase en van den tijd gedurende welke dit enzym op de reactie protocaline—vernaline ingewerkt heeft; dit geldt dus*

¹ Zie noot 1 p. 12.

ook voor de kritische concentratie der vernaline (bloeirijpheid). Een hogere temperatuur gedurende de interphase heeft een versnellenden invloed op de vernaline-vorming, omdat het enzym vernalase blijkbaar een hoog temperatuur-optimum heeft.

De reden waarom een L.D.-plant, die de interphase voltooid heeft en bloeirijp is geworden (p. 12), nu in een langen dag en warmte snel tot bloem (aar)-aanleg komt (p. 5), wordt nu duidelijk. Bij deze hoge concentratie van vernaline kan blijkbaar bij L.D.-planten de vernaline 2 moleculen van stof B vormen tegen 1 molecuul A, die in het assimilatieproces ontstaat. Daardoor kan bij deze planten de stof B zich direct in het licht met stof A verbinden tot een voldoende productie van de lichtstabiele anthocaline B—A—B.

Wanneer men nu verder aanneemt, dat bij bloeirijpe K.D.-planten de verhouding der productie van B/productie van A slechts een waarde kan bereiken, die tusschen 1.0 en 2.0 ligt, kan men op eenvoudige wijze verklaren waarom bij deze planten de bloemvormende stof B—A—B hoofdzakelijk in het donker gevormd wordt (vgl. § 8).

De temperatuursfactor van de photophase moet bij bloeirijpe planten gezocht worden in de reactie vernaline—stof B.

Hoewel volgens ons de korte dag geen invloed heeft op de catalytische reactie protocaline—vernaline, wordt, bij onvoldoende gearowiseerde tarwes, vooral bij laten zaai, de bloeirijpheid, de aaraanleg en het schieten vervroegd, wanneer deze reactie onder korte dag verloopt (vgl. IV).

III. Bij eenzelfde late zaaitijd is, om bij winterrassen bloeirijpheid te bereiken, dus een langer inwerkingstijd der vernalase (een langer korte dag-behandeling) noodig, naarmate het ras koudebehoeftiger is. Omgekeerd moet men, teneinde een zelfde vervroegend effect van een korte dag-behandeling, b.v. van slechts 2 weken, te verkrijgen, vroeger zaaien, naarmate het ras koudebehoeftiger is. Indien een koudebehoefte ras te laat gezaaid wordt, zal de vernalase-concentratie zoo laag zijn, dat men veel langer b.v. 6 weken korte dag moet geven om de planten tot snel schieten te krijgen. Zoodra een langere korte dag-behandeling den aaraanleg gaat vertragen, is de plant bloeirijp geworden.

IV. Bij laatgezaaide (warmte + L.D.), onvoldoende gearowiseerde wintertarwes is de vernalase concentratie zeer laag en loopt, tengevolge van onvoldoende koude nachten, slechts zeer weinig op. Ook de vernaline concentratie en de productie van B blijft dus laag. Er zijn daarom in deze *lang uitgerekte interphase* verschillende oorzaken, waardoor de vernaline weglekt en het intreden van bloeirijpheid geremd wordt (§ 4). De photophase wordt in dit geval a.h.w. reeds ingegaan, voordat de interphase, of zelfs de thermophase, voltooid is. Deze combinatie van uitwendige omstandigheden doorbreekt schijnbaar den regel van LYSENKO (4), dat eerst de thermophase moet voltooid worden, voordat de photophase aanvangt en gaat samen met een sterk treuzelen van den aaraanleg en met het optreden van teratologische afwijkingen.

Men kan dit weglekken van vernaline grootendeels tegengaan door de photophase, door middel van een K.D.-behandeling gedeeltelijk te blokkeeren, zoodat de vernaline-concentratie opgestuwd wordt. *Een korte dag-regime*

versnelt in dit geval dus het optreden der drempelwaarde van de bloeirijpheid en wanneer daarna lange dag gegeven wordt, kan de reactie vernaline-anthocaline snel verlopen en tot aaraanleg voeren (korte dag-vernalisatie).

V. Terwijl bij bloeirijpe planten in warmte + L.D. de reactie vernaline-anthocaline zeer snel verloopt en direct tot aaraanleg voert, wordt deze reactie door K.D. gedeeltelijk geblokkeerd, zoodat de *photophase sterk verlengd wordt*. De plant maakt daardoor een periode door, die we latente bloeirijpheid (p. 5) noemden. Daar tengevolge van de min of meer sterke blokkeering van deze reactie de concentratie der vernaline nu hoog is, wordt de reactierichting omgekeerd en wordt de reactie vernaline $\rightarrow$ protocaline $\rightarrow$ phyllocaline begunstigd (vgl. PURVIS en GREGORY, 35). De labiele primordia, die in lange dag bracteeën zouden zijn geworden, krijgen nu meer phyllocaline en groeien daarom tot bladen uit, zoodat bij voortgezette korte dag het bladaantal tot een bepaald aantal toeneemt. Met de sterkere bladvorming neemt dus de *vegetatieve tendens* toe.

VI. Daar bij L.D.-planten overdag, in het licht, B—A—B en 's nachts alleen de stof B gevormd wordt, zal de aar- (resp. bloem) aanleg des te sneller plaats vinden, naarmate de dag langer is. Deze treedt dus het snelst in bij een continue belichting van 24 uur. Aan den anderen kant wordt deze aanleg vertraagd door K.D. (blokkeering van de photophase) daar naast een sterke bladvorming weinig B—A—B gevormd wordt.

De snelheid der reactie vernaline—anthocaline wordt bij verschillende rassen door eenzelfde korte daglengte niet gelijkelijk vertraagd; hoe meer deze reactie in korte dag geblokkeerd wordt, des te grooter is de lange dag-behoefte van het ras, des te langer wordt de photophase uitgerekt en des te hooger is het maximale bladaantal voor dien korten dag. Terwijl er binnen de vernalisatiephase een nauw verband bestaat tusschen koude-behoefte en korte dag-behoefte, houdt bij te lang voortgezette korte dag-behandeling dit verband op te bestaan, zoodra de drempelwaarde der vernaline-concentratie bereikt is, omdat van dat oogenblik (bloeirijpheid) af, de korte dag remmend gaat werken.

VII. Ons schema laat niet alleen een kwalitatieve behandeling van het bloeiprobleem (vroeg, late of geen bloei) bij tarwe, resp. andere planten toe, maar ook t.o.v. het aantal pakjes resp. bloemen zijn aan de hand van dit schema voorspellingen te doen. Wanneer we b.v. bij bloeirijpe planten de L.D. direct laten ingaan en de reactie vernaline—anthocaline onder optimale omstandigheden stormachtig verloopt, kan de bloemvormende stof, *in een zeer kort tijdsbestek, dus in een zeer klein aantal i.br.r. gelocaliseerd*, snel een drempelwaarde bereiken en aaraanleg veroorzaken; de photophase is in dit geval kort. Wanneer evenwel in K.D. (latente bloeirijpheid) de reactie protocaline-phyllocaline (vegetatieve tendens) de overhand krijgt en meer labiele primordia tot bladen uit gaan groeien, zal het langer duren voordat de bloemvormende stof, nu *over een langer tijdsverloop en een grooter aantal i.br.r. verdeeld*, de drempelwaarde bereikt; de photophase zal dan uitgerekt worden.

Indien men hier, evenals bij de auxine, over eenheden zou mogen spreken, zou men kunnen zeggen dat gedurende de periode van latente bloeirijpheid in verscheiden i.br.r. reeds een aantal eenheden anthocaline neergelegd waren.

Dit leidt in de daaropvolgende lange dag tot een grooter aantal eenheden anthocaline, dat zich uit in een grooter aantal aartjesprimordia, die later tot pakjes uitgroeien. Aan den anderen kant kan men het aantal pakjes reduceeren door de lange dag direct na het bloeirijp worden, bij een minimale beginconcentratie der anthocaline, te laten ingaan.

VIII. Indien een schema, dat voor lange dag-planten geldt, een eenigszins universeel karakter wil hebben, moet het ook voor K.D.-planten gelden, met dit verschil, dat de photophase van bloeirijpe K.D.-planten door K.D. versneld wordt inplaats van door L.D. Ook hier zal een interphase d.i. vernalinevorming aan de photophase moeten voorafgaan, terwijl waarschijnlijk de vernalase meestal reeds genetisch optimaal aanwezig is, omdat tengevolge van hun meestal zuidelijke afkomst de korte dag planten zomerplanten zijn. Er is voor de vernaline-vorming dus eenige tijd en, gezien de zuidelijke herkomst, ook veel warmte nodig (LYSENKO (40) gebruikt hier de term „thermophyten“). Deze warmte werkt echter niet in de thermophase doch in de interphase.

IX. Daar we de reactie $\text{protocaline} \rightleftharpoons \text{phyllocaline}$, $\text{pr. cal} \rightleftharpoons \text{rhizocaline}$ en $\text{pr. cal.} \rightleftharpoons \text{caulocaline}$ als evenwichtsreacties beschouwen, moet er voor het schieten binnen een phase een constante verhouding bestaan tusschen de 2 calines, na het schieten tusschen de 3 calines, die per tijds-eenheid gevormd worden, m.a.w. er moet een constante verhouding bestaan tusschen het aantal bladcellen, wortelcellen en stengelcellen, dat per tijdseenheid *aangelegd* wordt. Voor de verdere ontwikkeling (strekking) van deze organen is evenwel ook auxine nodig. Indien we nu aannemen dat de hoeveelheid auxine, die deze ontwikkelende organen ter beschikking staat, evenredig is met de hoeveelheid orgaanvormende stoffen, zal er binnen een phase ook een constante verhouding moeten bestaan tusschen *celstrekking* van blad, wortel en stengel en ook tusschen den *toevoer van assimilaten* naar deze organen. Langs dezen weg kunnen we theoretisch verklaren waarom binnen één phase de distributie der assimilaten tusschen de verschillende organen constant is en verandert, zoodra in een nieuwe phase een nieuwe caline zijn werking doet gevoelen. De constante distributie binnen één phase, die ik bij vele planten kon constateeren (1, 2, verder ongepubliceerd), heeft dus een hormonalen grondslag.

X. Het is niet onmogelijk dat bij planten in het algemeen ook andere calines pas ontstaan of geactiveerd worden door koude. Daar volgens onze voorstellingen een knop zich pas kan ontwikkelen, indien de auxine samen met de orgaanvormende stoffen, die behooren bij de in de knop geborgen embryonale organen, aanwezig is, zou men wellicht de invloed van de koude op de blad- en bloemknopontwikkeling van boomen of heesters (WEBER, 43; GOUWEN-TAK, 16) kunnen verklaren door een activeerenden invloed van de koude op de orgaanvormende stoffen.

We zullen nu in de volgende paragrafen de experimenteele grondslagen van deze deducties punt voor punt behandelen.

III. EXPERIMENTEEL GEDEELTE

§ 1. Jarowisatie van zaad of van jonge planten

Door voldoende te jarowiseeren kan men, zelfs bij laten zaaitijd, een winter-tarwe of wintergraan tot schieten krijgen of zelfs in een phenotype: zomergraan veranderen. In mijn proeven schoot de Januari I-tarwe¹ Juliana, ongejarowiseerd bij een 24 Maart-zaai, doch niet meer bij een 14 April-zaai; om schieten bij een 29 Mei-zaai te verkrijgen moet met 10 weken jarowiseeren (Tabel 2). Een 12 weken gearowiseerde Juliana op 24 Mei 1944 gezaaid, gedroeg zich geheel als zomertarwe en stond 64 dagen na zaai in aar. Als vergelijking geef ik de zomertarwes Carma in 1942 en Blanka in 1941 en 1943 op 28 Mei gezaaid, die na resp. 62, 63 en 61 dagen in aar stonden. MC. KINNEY en SANDO (27) vonden dat Harvest Queen wintertarwe, die steeds groeiend bij 21—24° C en een daglengte van 16—17 uur, ongejarowiseerd, 155 dagen noodig heeft voor het in aar komen, na een jarowisatie van het zaad gedurende 67 dagen reeds na 66 dagen in aar staat.

Ook PURVIS en GREGORY (35) vonden dat Petkuser winterrogge, 10 Juni 1936 gezaaid, na 14 weken jarowisatie zich geheel als een zomerrogge (7 bladen) gedroeg.

Terwijl men nu bij zaaitijden, die voor dat ras niet al te laat zijn, met 6 weken jarowiseeren kan volstaan, is dit niet langer het geval indien men te laat zaait. De reden daarvan kan zijn:

1e. dat het gekiemde zaad en de jonge plant de natuurlijke jarowisatie missen (te lage vernalase-concentratie),

2e. is het mogelijk dat door de hooge temperatuur na de kieming een de-jarowisatie (EFEJKIN, 10) plaats vindt,

3e. dat de dag te lang is, zoolang de jarowisatie nog niet voldoende is (te lage vernaline-concentratie, zie § 4).

Dat bij jonge planten de afwezigheid van koude nachten een belangrijke rol bij late zaaitijden speelt, kon ik bewijzen door potproeven in 1943 met Carsten's V en Juliana die na het zaaien 'snachts gedurende 14½ uur bij + 2° C, overdag buiten stonden; bij alle potten was de koudebehandeling 's nachts afgelopen op 25 Mei, waarna ze steeds buiten bleven. Na 9 September werden de potten in een kas aan een lange dag van 16 uur onderworpen, waarbij de extra-belichting verkregen werd door een lampje van 20 Watt (Arga gematteerd), dat 75 cm boven den potrand hing; potten en lampjes werden met het oog op de verduisteringsmaatregelen onder een papieren hoes geplaatst. Deze proeven lijken op die van Voss (41) (vgl. § 6), met dit verschil dat onze planten overdag buiten (niet bij 20° C), 's nachts bij 2° C (niet bij 9,7° C) en ten deele reeds als zaad gearowiseerd waren.

¹ Volgens de nomenclatuur van FEEKES (12). According to the nomenclature of FEEKES (12).

TABEL 1 Potproeven met jarowisatie aan zaad of jonge planten van Juliana (Januari I-tarwe¹) 1943².

Jarowisatie van zaad in weken	Zaaitijd	Jonge planten, aantal weken in ijskast + 2° C 17 u.—7½ u.	In aar of verder, eind October	Totaal aantal bladen
0	13 April	6	+	18
0	27 April	4	—	25
6	27 "	4	+	20
0 ³	27 "	0 (contrôle)	—	± 24
0	12 Mei	2	—	> 22
6	12 "	2	+	15—16
6	12 "	0 (contrôle)	—	24
0	25 Mei	0	—	27
6	25 "	0	—	27
Yarowisation of seed in weeks	Planting date	Young plants, number of weeks in icebox + 2° C 5 PM—7½ AM	Ear emerged or further, end of October	Total number of leaves

TABLE 1 Pot experiments on yarowisation of seed or of young plants of Juliana (January I-wheat), 1943.

¹ Zie noot 1, p. 17. See footnote 1, p. 17.

² Carsten's V kwam in geen enkel geval tot schieten. In no case Carsten's V began to shoot.

³ Volgens tabel 2 kwam de 6 weken gearowiseerde contrôle niet tot schieten. According to table 2 the 6 weeks yarowised control did not shoot.

Het interessantste resultaat van deze proeven (tabel 1) is, dat de planten van gearowiseerd zaad van den 12 Mei-zaai reeds bij een koudebehandeling gedurende 14 nachten in aar kwamen (totaal 15—16 bladen), terwijl deze zonder koudebehandeling (24 bladen) niet in aar kwamen (Fig. 2). De planten van ongearowiseerd zaad met koudebehandeling (meer dan 22 bladen) kwamen evenmin in aar. De korte dag gedurende de koudebehandeling speelt bij dezen zaaitijd geen rol omdat de planten pas ± 22 Mei boven den grond kwamen. Dit bewijst dat bij laten zaai het ontbreken van natuurlijke jarowisatie (koude nachten) een belangrijke rol speelt gedurende de eerste twee weken na de kieming, zelfs bij 6 weken gearowiseerde Juliana.

Dit resultaat komt overeen met de bevinding van EFEJKIN (10), dat, wanneer jonge planten, afkomstig van 6 weken gearowiseerd zaad, blootgesteld werden aan een temperatuur van 27—33° C, deze behandeling, alleen dan sterk remmend op het schieten werkte, indien deze plaatsgreep, vóórdat 2—3

bladen gevormd waren. Daar bij onze planten van Carsten's V en Juliana op het moment dat 2—3 bladen zichtbaar zijn, ongeveer 8—9 bladen + primordia gevormd zijn, is de vorming der stabiele bladprimordia op dit stadium afgeloopen. Het blijkt dus, dat *bij wintertarwes de vorming van deze stabiele bladprimordia onder lage of betrekkelijk lage temperatuur moet verlopen, wil de voorafgegangene jarowisatie van 6 weken tot uiting komen*. Het is voorloopig een kwestie van woorden, of we over de-jarowisatie bij hoge temperatuur (EFEJKIN¹) spreken, dan wel of we constateeren, dat de jonge plant niet voldoende natuurlijke koude d.w.z. een koude-tekort gehad heeft. We komen op dit probleem der stabiele bladprimordia later terug.

Zooals reeds besproken (zie ook § 3), is de lage temperatuur na de kieming ten deele te vervangen door korte dag. Voor onvoldoende gejarowiseerd zaad zijn bij laten zaai dus het ontbreken van koude nachten, gecombineerd met het ontbreken van korte dag, de oorzaken van niet schieten. Bij zulk een laten zaai moet men, zooals we hierboven zagen, langer jarowiseeren.

Men mag hier, volgens onze terminologie, niet spreken van een „de-vernalisatie” of van een afnemen van den „vernalisiertoestand”, termen die veelvuldig in de literatuur gebruikt worden, daar er hier geen sprake is van vernaline, doch van jarowisatiestof (vernalase); we zouden deze termen moeten vervangen door de-jarowisatie resp. jarowisatietoestand.

Het zou beter zijn in dergelijke proeven de contrôleplanten steeds, en de proefplanten overdag, in een constante temperatuur van 15° of 20° C te houden. Gebrek aan kasruimte verhinderde ons evenwel zulke proeven te nemen (vgl. proeven van Voss op p. 28).

Men moet met de termen „voldoende” of „volledig” gejarowiseerd zeer voorzichtig zijn, daar de uiteindelijke jarowisatiegraad, zelfs bij zomertarwes, grotendeels afhangt van de temperatuur, waaronder de jonge planten groeien. Terwijl de jonge planten van 6 weken gejarowiseerde wintertarwes b.v. Juliana bij een zeer late zaai b.v. 12 Mei 1943 een temperatuur van 2° C nodig hebben (tabel 1), kunnen zomertarwes bij zulk een zaai door de natuurlijke jarowisatie (koude nachten) reeds een volledige jarowisatietoestand bereiken en behoeven dus geen reactie op kunstmatige jarowisatie te vertoonen (b.v. Voss, 41, zaaitijd 7 Mei). Indien ze echter te laat, b.v. 29 Mei gezaaid worden, werkt een kunstmatige jarowisatie wel versnellend: bij Blanka (tabel 3c) werkt zelfs

Carma, zaai 29 Mei 1942, opgenomen 4 Augustus

Aantal weken gejarowiseerd <i>Number of weeks jarowised</i>	0	1	2
Morphologisch ontwikkelingscijfer ² <i>Morphological stage of development ²</i>	10 a—c	d bl. 2	d bl. 3—u

Carma, planted May 29, 1942, recorded on August 4

¹ Zie ook EFEJKIN, Ueber Devernalisierung vernalisierten Winterweizens, C. R. Acad. Sci. URSS N.S. 30 (1941) : 656, waarvan ik alleen een referaat zag in Bot. Zentralbl. 35 (1941) : 109.

² Voor beteekenis der morphologische ontwikkelingscijfers, zie aanhangsel. *For the significance of the morphological stages of development, see appendix.*

1 week jarowisatie versnellend. Hetzelfde geldt voor de nog minder koude-behoefteige Carma (staatje op pag. 19); een K.D.-behandeling gedurende 2 weken of langer remde.

Ook PAPADAKIS (32), WORT (46) e.a. vonden een jarowisatie-effect bij zomertarwes, indien in een warm klimaat of bij kunstmatig hoge temperatuur gezaaid wordt.

Bij Florence x Aurore, een extreme zomertarwe uit Tunis, kan de jonge plant elke temperatuur verdragen en vertoonde b.v. bij een 13 Juli zaai 1942 reeds op 8 Augustus, d.i. na 24 dagen duidelijke aartjesprimordia met kelk-kafjes en een eerste begin van schieten. Ook de voorbeelden in het begin van § 1 gegeven: Juliana 12 weken gearowiseerd, zaai 24 Mei 1944 of Harvest Queen 67 dagen gearowiseerd, steeds groeiend bij 21—24° C of 14 weken gearowiseerde winterrogge, zaai 10 Juni, doen duidelijk uitkomen dat volledig gearowiseerde wintergranen zich als extreme zomergranen gedragen. Indien zulke planten bij zeer hoge temperatuur groeien, wordt de interphase sterk verkort doordat het catalytisch effect der vernalase op de reactie protocaline-vernaline aanmerkelijk vergroot wordt; ook de photophase wordt hierdoor sterk verkort (temperatuurfactor van de reactie vernaline—B, zie p. 14).

Men kan het aantal dagen zaai- in aar en het totaal aantal bladen nog sterker verminderen door bij de hoge temperatuur nog een zeer lange dag b.v. 24 uur te geven. Bij mijn proeven met Hard Federation (1) (22° resp 26° C, 24 uur kunstlicht van 6000 Lux) waren de lengte van inter- en photophase dermate verkort, dat het 1e halmlid reeds op den 14en dag na het zaaien volgroeid was en de planten reeds op den 27en—28en dag in aar stonden; het aantal bladen bij alle planten bedroeg 5 (vgl. § 6). Dit komt overeen met wat MC KINNEY en SANDO (27) vonden bij de wintertarwe Harvest Queen, die na een jarowisatie van 67 dagen, groeiend bij 21—24° C en een daglengte van 24 uur, na 33 dagen in aar stond (7 bladen).

De omstandigheden van temperatuur en daglengte waaronder de jonge wintertarweplant moet groeien, zijn ook door Voss (41, tabel I—IV) bestudeerd. Deze onderzoeker jarowiseerde vanaf de kieming jonge planten van tarwerassen met verschillende koudebehoefte bij 2° C (16 uur donker, 8 uur $\pm$ 250 lux); na de jarowisatie kwamen de planten bij 20° C + L.D. Hij vond dat extreme wintertarwes („schwere Schossauslösung”) een langere jarowisatie behoeven dan minder extreme wintertarwes, die bij een korter jarowisatie reeds schieten („leichte Schossauslösung”). Nu schieten bij Voss rassen zooals Tassilo (Januari II-tarwe) na een jarowisatie van de jonge plant gedurende 34 dagen en daarna bij 20° C + L.D. wel, terwijl bij onze proeven Juliana (Januari I-tarwe), 6 weken aan het zaad gearowiseerd en op 28 April 1942 op het veld gezaaid, niet schoot (tabel 2). Dit verschijnsel is zeker grootendeels toe te schrijven aan het feit, dat in dat jaar 6 weken jarowisatie + natuurlijke jarowisatie gedurende de ontwikkeling der stabiele primordia niet voldoende was om Juliana tot een phenotype: zomertarwe te maken, zoodat de lange dag begin Mei (daglengte > 15 uur) het bereiken der bloeirijpheid vertraagde en het hierboven vermelde treuzelen (sub. IV p. 14) veroorzaakte. Trouwens in het koude jaar 1944 stond een 6 weken gearowiseerde Juliana, op bijna denzelfden datum gezaaid (26 April), reeds half Augustus in aar; in dit jaar was de natuurlijke jarowisatie van de jonge plant dus wel voldoende voor het snel bloeirijp

TABEL 2 Juliana (Januari I-tarwe) Wageningen

1942 (klei) 4 rijen van 1 m 1942 (clay) 4 rows 1 m long		1943 (zand) 4 rijen van 65 cm 1943 (sand) 4 rows 65 cm long	
Zaaitijd Planting date			
24 Maart	14 April	28 April	28 Mei
Morphologisch ontwikkelingscijfer op Morphological stage of development on			
24 Juli	23 September	23 September	18 September
0-0 5-7 ¹	0-0 5	5-0 5	6-0 ² 5
0-2 9½	0-2 5	5-2 5	6-6 32 pl. ³ ; 8-10a
0-4 10a	0-4 5	5-4 5	6-8 37 pl.; 8-bl. 2
0-6 10a	0-6 ± geheel in aar. ² ± all plants eared ²	5-6 ± geheel geschoten. ² ± all plants shooting ²	6-12 39 pl. ⁴ ; 8-9½
			10-0 9½-u

¹ Later geheel in aar. Carsten's 0-0 bleef gras. Voor de betekenis van 0-0 enz. zie p. 8, noot 1, voor die der morphologische ontwikkelingscijfers zie aanhangsel. Later all plants eared. Carsten's 0-0 still grassy. For the significance of 0-0 etc. cf. p. 8 footnote 1, for the significance of the morphological stages of development cf. appendix.

² Onregelmatig. Irregular.

³ Per strekkenden meter. Per m.

⁴ Nog vele planten > 7. Furthermore many plants > 7.

worden. Bij late of zeer late zaai zijn er dus verschillen in de jarowisatie van jaar tot jaar.

Wanneer we deze bespreking samenvatten, is het duidelijk dat de verwar- ring, die in de literatuur (bv. Voss) heerscht over de vraag of een bepaalde zomer- tarwe al dan niet reageert op jarowisatie, het gevolg is van den zaaitijd d.w.z. van het feit dat bij den eenen auteur de jonge plant (ontwikkeling der stabiele bladprimordia) in een warmer milieu is opgegroeid dan bij den andere.

Tenslotte zij nog opgemerkt dat een lange jarowisatieduur, die voor een wintertarwe, b.v. Juliana, optimaal is (12 weken) en dus de snelste ontwikke- ling mogelijk maakt, zooals we op p. 17 aantoonde, voor overgangs- of zomer- tarwes supra-optimaal is en een vertraging t.o.v. een korter, optimalen jarowi- satieduur veroorzaakt (FEEKES, 12).

§ 2. *Versnelling der progressieve ontwikkeling door korte dag-behandeling (korte dag-vernalisatie)*

Indien de jarowisatie van zaad of jonge plant nog niet voldoende is t.o.v. ras en zaaitijd, heeft de jonge plant een korte dag nodig. Hoe lager de jarowi- satietoestand der plant is, des te langer moet de korte dag-behandeling duren om de planten volledig te laten schieten (Tabel 2, pag. 21). Bij den 24 Maart- zaai 1942 van een niet gearowiseerde Juliana geeft een 2 weken K.D. ¹-behandeling (0—2) al een aanmerkelijke versnelling ($9\frac{1}{2}$, tegen 5 tot 7 bij 0—0); bij den 14 April-zaai is voor volledig schieten reeds 6 weken nodig, terwijl men bij den 28 April-zaai 5 weken moet jarowiseeren en 6 weken korte dag geven om vol- ledig schieten te verkrijgen. Bij den 28 April-zaai in 1943 versnelde een 8 weken korte dag-behandeling (8—bl. 2) t.o.v. de 6 weken K.D. (8—10a), terwijl bij de 12 weken K.D. (vanaf opkomst op 10 Mei—2 Augustus) een vertraging op- trad, die aantoonde dat vóór 2 Augustus de plant reeds bloeirijp was. Wanneer 28 Mei gezaaid wordt, moet men 10 weken jarowiseeren teneinde schieten te verkrijgen. *Hoe later de zaaitijd is, des te langer moet men of jarowiseeren of (en) des te langer moet de K.D.-behandeling duren teneinde bij een wintertarwe (Juliana) schieten te verkrijgen.*

Het verschijnsel dat men de koude-behandeling ten deele kan vervangen door een K.D.-behandeling kan men op eenvoudige wijze met behulp van ons schema en de deducties II en III, daaruit afgeleid, verklaren. Naarmate men later zaait, neemt de natuurlijke jarowisatie en dus de bereikte vernalase con- centratie af. Daar de hoeveelheid gevormde vernaline — dus ook de critische concentratie der vernaline — een functie is van het product van de vernalase concentratie en de duur van den inwerkingstijd op de reactie protocoline— vernaline, moet, naarmate de vernalase-concentratie afneemt, de inwerkings- tijd d.i. de duur van de interphase toenemen. Deze moet, zooals in § 4 aan- getoond zal worden, bij onvoldoende gearowiseerde tarwes onder korten dag

¹ In al onze proeven met K.D. (9 uur dag) werd de verduistering verkregen door een dubbele laag, kruiselings gelegde rietmatten en begon direct na opkomst der planten. Voor de beteekenis der morphologische ontwikkelingscijfers zie aanhangsel. *In all our experiments with short day (K.D.) a 9-hour day was obtained by a double layer of reed mats laid crosswise. Short-day treatment started as soon as the plants appeared. For the significance of the figures representing the morphological stage of development, see appendix.*

verloopen. Daarom moet de K.D.-vernalisation langer duren, naarmate later gezaaid wordt.

Een zeer fraai voorbeeld van K.D.-versnelling vonden we ook in de 24 Maart-zaai 1942 van de ongejarowiseerde herfsttarwe Carsten's V. Op 12 Augustus was het 0 weken K.D.-object nauwelijks geschoten; het 2 weken K.D.-object stond in aar, terwijl de 4 en 6 weken K.D.-objecten reeds bloeiden (vgl. 3, fig. 8). Op dezen datum waren de 2, 4 en 6 weken K.D.-objecten van de bovengenoemde ongejarowiseerde Juliana van den zelfden zaaidatum reeds uitgebloeid.

Terwijl de herfsttarwe Carsten's V en de Januari I-tarwe in het ongejarowiseerde zaad een extreem lage, resp. lage concentratie bezitten, is deze in de ongejarowiseerde overgangstarwes veel hoger. Men kan deze dus veel later zaaien en de verschijnselen der K.D.-vernalisation zullen pas op een later datum aangetoond kunnen worden, daar bij vroeger zaaitijden de natuurlijke jarowisation van de jonge plant nog voldoende is om samen met de genetisch reeds aanwezige vernalase tot een voldoende concentratie hiervan te leiden.

§ 3. *Korte dag-behoefte en koude-behoefte*

FEEKES (12) vond bij een 3 Mei-zaai van de Februari II-tarwe Jonequois een duidelijke korte dag-versnelling; de daglengte na opkomst bedroeg 8 uur gedurende 0, 14, 27, 37 of 67 dagen. Deze versnelling was het sterkst bij het ongejarowiseerde object; het aantal dagen zaai- in aar (10a) was minimum bij 27 dagen K.D., een langer K.D.-behandeling remde. Jarowisation verminderde het effect der K.D.-vernalisation en wel des te meer, naarmate langer gejarowiseerd was; na een jarowisation van 37 dagen remde elke K.D.-behandeling. In een zelfde soort proef met de veel minder koude-behoefte Maart II-tarwe Chanteclair, op denzelfden dag (3 Mei) gezaaid, vond FEEKES evenwel geen korte dag-versnelling (10 uur daglengte), het aantal dagen van zaai-in aar nam integendeel steeds toe, naarmate de K.D.-behandeling langer duurde, ook bij het ongejarowiseerde object.

Daar bij een gegeven koude-behoefte ras de gevoeligheid voor korte dag-vernalisation afhangt van de kunstmatige jarowisation aan het zaad en van de natuurlijke jarowisation die de jonge planten ontvangen, was het waarschijnlijk dat bij een later zaaitijd van Chanteclair wel een K.D.-versnelling zou optreden. Daarom deden we in 1942 proeven met Chanteclair bij verschillende zaaitijden (12 en 29 Mei) 0, 4 of 6 weken gejarowiseerd en 0, 2, 4 of 6 weken K.D. van 9 uur daglengte. Bij de 12 Mei-zaai vertoonde, ook bij het ongejarowiseerde object, een 2 weken K.D.-behandeling inderdaad geen versnelling t.o.v. 0 weken K.D., terwijl een langer K.D.-behandeling remde. Bij de 4 en 6 weken gejarowiseerde objecten remde echter zelfs een 2 weken K.D.-behandeling reeds en wel des te meer, naarmate het zaad langer gejarowiseerd was geweest. Dit komt dus geheel overeen met wat FEEKES bij een zaaitijd van 3 Mei vond.

Geheel anders gedroegen zich echter de Chanteclair-objecten van de 29 Mei-zaai. Tabel 3b, deze overgangstarwe betreffende en reeds in mijn vorig artikel (3) gepubliceerd, geef ik hier nog eens weer om te laten zien dat de korte dag-behandeling des te sterker versnelt, hoe lager de jarowisation-toestand van het zaad is. Bij het 0 weken gejarowiseerde object (29 Mei

(24) B 24

TABEL 3 A EN B Morphologische ontwikkelingscijfers bij verschillende jarowisatie en K.D.-behandeling. A. Yeoman (Februari I-tarwe) op 16 Sept., gezaaid 4 Mei 1943. Begin K.D. 12 Mei. B. Chanteclair (Maart II-tarwe) op 11 Aug., gezaaid 29 Mei 1942. Begin K.D. 5 Juni. 4 rijen van 65 cm.

K.D.	A					Weken korte dag Weeks of short days	B					K.D.
	10c (62)	10c (57)	10a (55)	10c (54)	6							
12/5—23/6	10 (46)	10b (48)	10 (53)	10b (55)	4	8½		6—	5½	5/6—17/7		
12/5—9/6	9½ (15)	9½ (24)	10 (27)	10 (33)	2	7 (6 pl.: 8½)		9½	8½	5/6—3/7		
12/5—26/5	5½ (0)	9½ (5) rest 5½	9½ (22) rest 5½	10 (18) rest 5½	0	4½ (3 pl.: 7½)		8½ enkele a few pl. 9½	9½ gelijk- matig uniform	5/6—19/6		
0	0	2	4	6	0	0	2	4	6	0		
										weken jarowisatie weeks of jarowisation		

TABEL 3 A en B Morphological stages of development of plants with different jarowisation and K.D. treatment. A. Yeoman (February I-wheat) on Sept. 16, planted on May 4, 1943. Beginning of K.D. on May 12. B. Chanteclair (March II-wheat) on August 12, planted on May 29, 1942. Beginning of K.D. on June 5. 4 rows 65 cm long.

Tusschen haakjes het halmgetal per strekkenden meter. () number of ears per m.

— betekent grens tusschen ontwikkelingsversnelling en -remming door korten dag.
— represents demarcation line between acceleration and retardation of development by K.D.

1942 gezaaid) is 0—0 praktisch geheel ongeschoten en versnelt een 2 of 4 weken K.D. aanmerkelijk, terwijl de 6 weken K.D. remt; bij het 4 weken gearowiseerde object versnelt 2 weken K.D. nog slechts 1 punt en remt een voortgezette K.D.-behandeling sterker naarmate deze langer dan 2 weken duurt. Indien 6 weken gearowiseerd wordt, is het ontwikkelingscijfer na 2 weken K.D. gelijk aan dat van 0 weken K.D. (mogelijk zou 1 week K.D. nog versneld hebben) en remt een langer K.D.-behandeling; dit object gedraagt zich dus als het ongejarowiseerde object van de 12 Mei zaai. Bij onvoldoende gearowiseerde overgangstarwes kan *korte dag de koude dus steeds vervangen*.

De overgangs (Maart II)-tarwe Bersée (0, 3 en 5 weken gearowiseerd, 0, 2, 4 en 6 weken K.D.), gedroeg zich bijna geheel als Chanteclair en vertoonde bij een 12 Mei-zaai 1941 geen K.D.-versnelling, doch wel bij een 29 Mei-zaai. Bij deze laatste zaai was het eenige verschil met Chanteclair het feit, dat op 15 Augustus 1941 het ontwikkelingscijfer van alle objecten van Bersée hooger was dan dat van Chanteclair op 12 Augustus 1942 (zelfde zaaitijd, tabel 3b). Deze sneller ontwikkeling kan echter niet geheel aan warmer weer in 1941 worden toegeschreven, daar eenerzijds de volledig gearowiseerde Bersée 5—0 verder (bl. 3—u) was, dus meer warmte moest gehad hebben dan Chanteclair 6—0 (9½, tab. 3b), terwijl anderzijds Bersée 0—0 (9½) echter eveneens verder was en dus meer koude gehad moest hebben dan Chanteclair 0—0 (4½, 3 pl. 7½, tabel 3b). De eenige verklaring voor dit verder zijn van Bersée 0, 3 of 5 weken gearowiseerd, is dan ook dat dit ras minder koudebehoefte is dan Chanteclair en meer Blanka (tabel 3c) nadert.

De meer koude-behoefte Juliaana op 12 Mei 1942 gezaaid, gedraagt zich echter geheel anders dan deze overgangstarwes en heeft een zeer lange K.D.-behandeling — wellicht 8 tot 12 weken (vgl. de 28 April-zaai 1943 in tabel 2) — noodig, daar zelfs het 6 weken gearowiseerde object na 0, 2 en 4 weken K.D.-behandeling niet, en na 6 weken K.D. pas begin November begon te schieten. Daar bij dezen zeer laten zaai voor dit ras de natuurlijke jarowisatie niet voldoende is, kan men beter óf langer jarowiseeren óf kan een 2 weken koudebehandeling van de jonge plant, snel tot aaraanleg en schieten voeren (tabel 1).

Wij verklaren deze verschillen op de volgende wijze: de overgangstarwe heeft volgens zijn genetisch karakter meer vernalase in het nog ongekiemde zaad dan de 6 weken gearowiseerde wintertarwe Juliaana. Nadat bij de 29 Mei-zaai van Chanteclair de genetisch aanwezige en door natuurlijke jarowisatie (koude nachten) gevormde vernalase tot 3 Juli (tabel 3b) catalytisch heeft gewerkt op de reactie protocoline — vernaline, is de ongejarowiseerde plant bloeirijp geworden, zoodat een langere K.D.-behandeling remt. Daar bij het 6 weken gearowiseerde object de vernalase-concentratie hooger is, behoeft de inwerkingstijd der vernalase iets korter dan 3 weken (29 Mei—19 Juni) te duren, om de plant bloeirijp te maken, m.a.w. de 6 weken gearowiseerde Chanteclair is een zomertype geworden. Bij de 12 Mei-zaai krijgt het 0-0 object van Chanteclair 's nachts nog voldoende koude voor een ongeveer optimale jarowisatie t.o.v. die zaaitijd.

Daar bij het 0—0 object van de 29 Mei-zaai van Chanteclair na 12 Augustus nog meer schieters voorkwamen, was het duidelijk dat deze bij een later zaaitijd zouden verdwijnen. Daar het ontwikkelingsproces zich dan evenwel te laat in het jaar zou afspelen, wilde ik deze proef liever met een koudebehoeftiger

ras doen, n.l. met Yeoman, een Engelsch Februari I-ras van niet Franschen oorsprong. Een eenvoudige berekening, berustend op de koude-behoefte van beide rassen (Februari I resp. Maart II-tarwe) toonde aan, dat wanneer Yeoman 4 Mei gezaaid werd, dit voor Yeoman een 14 dagen later zaai beteekende dan de 29 Mei-zaai voor Chanteclair. Terwijl voor dit laatste ras een koude-behandeling van 6 weken het zaad volledig gejarowiseerde, zoodat een 2 weken K.D.-behandeling (van de 7e—21e dag na zaaien) reeds niet meer versnelde, zou eenzelfde koude-behandeling van Yeoman het zaad dus slechts onvolledig moeten jarowiseeren, zoodat een K.D.-behandeling van 2 of wellicht nog van 4 weken bij zulk een object nog versnellend zou moeten werken.

Tabel 3a toont aan dat deze voorspelling geheel uitkomt, zelfs het object 6—6 is vóór bij 6—4, zoodat het ontwikkelingscijfer niet alleen van links naar rechts toeneemt, zooals bij Chanteclair (tabel 3b), maar ook bij alle gebruikte jarowisatieduren van beneden naar boven. Hetzelfde geldt voor het aantal halmen per m (halmgetal). Indien langer dan 6 weken gejarowiseerd was, zou het 6 weken K.D.-object waarschijnlijk geremd zijn geweest.

Dat bij een optimalen jarowisatie-toestand van het zaad een zeer korte K.D.-behandeling reeds kan remmen, bewijst volgende tabel 3c voor de zomer-tarwe Blanka, 28 Mei 1943 gezaaid.

TABLE 3 C Morphologische ontwikkelingscijfers bij verschillende jarowisatie en K.D.-behandeling. Blanka (April-tarwe) op 1 Aug., gezaaid 28 Mei 1943. Begin K.D. 2 Juni.

Weken korte dag
Weeks of short days

3	9 +	9½	9½
2	9½	10 — eenige a a few pl.	10 — eenige a
1	10b	10 b—c eenige bl V. 1	10c eenige bl V. 1
0	10c bl V. 1	10d bl V. 2	10d—e bl V. 2
	0	1	2

Weken jarowisatie
Weeks of yarowisation

TABEL 3 C Morphological stages of development of plants with different jarowisation and K.D. treatmeet. Blanka (April-wheat) on Aug. 1, planted on May 28, 1943. Beginning of K.D. on June 2

Het geringe effect dat een jarowisatie gedurende 1 of 2 weken gehad heeft, bewijst dat de vernalase-concentratie in het ongejarowiseerde zaad, voor dezen laten zaai bijna (doch niet geheel) optimaal was; deze planten hadden dus voor het schieten geen natuurlijke koude meer nodig. Daarom konden deze planten, voorzover de temperatuur dit toeliet, met groote snelheid hun vernaline opbouwen en kon de drempelwaarde (bloeirijpheid) reeds spoedig

bereikt worden. De onverduisterde, ongejarowiseerde planten van Blanka waren daarom reeds op een vroeg stadium in bloei (1 Augustus), terwijl de 6 weken gejarowiseerde Chanteclair op 12 Augustus nog op $9\frac{1}{2}$ stond. Het is duidelijk dat bij Blanka 1 week K.D. reeds een duidelijke vertraging geeft. We zullen in § 6 bespreken dat dit ras bijzonder lange dag-behoefte is.

Ook de op p. 17 vermelde 12 weken gejarowiseerde Juliana, 24 Mei 1944 gezaaid, was volledig zomertarwe geworden, daar 12—0 op 29 Juli in aar stond, terwijl een K.D.-behandeling van 2 weken of langer remde. Deze Juliana 12—0 had 10 bladen evenals de practisch op denzelfden datum in 1943 gezaaide Blanka 0—0.

Wanneer men in tabel 3a, 3b en 3c de dikke lijnen beschouwt, die de grens tusschen ontwikkelingsversnelling en -remming door de K.D. voorstellen, ziet men, dat naarmate de jarowisatietoestand van het zaad, hetzij door kunstmatige, hetzij door genetische oorzaken, hooger is, het gebied waarin de K.D. de progressieve ontwikkeling versnelt, inkrimpt van meer dan 6 weken tot 0 weken.

Verder zien we dat bij zeer laat zaaien van niet al te koude-behoefte tarwes (tabel 3a) een K.D.-behandeling gedurende een aantal weken niet alleen de jarowisatie kan vervangen maar zelfs veel effectiever dan de jarowisatie is, en wat ontwikkelingscijfer aangaat en wat betreft het aantal halmen dat omhoog gaat (fig. 3). Dit is toe te schrijven aan het verschijnsel dat de K.D.-vernalisisatie het Sub IV vermelde weglekken van de vernaline in L.D. verhindert. Zooals we zagen en voor zoover onze ervaringen reiken, kan men uit de koude-behoefte van een ras de korte dag-behoefte voorspellen. *Er bestaat binnen de vernalisatiephase dus een nauw verband tusschen deze twee factoren.*

Nu leidt Voss (41) uit zijn proeven af dat er geen verband zou bestaan tusschen dit effect der K.D.-vernalisisatie en de koudebehoefte. Voss doet twee series potproeven (zaaitijd 18 Augustus), waarin hij bij 9 meer of minder extreme winter- (resp. overgangs) tarwes het effect van koude- en korte dag-behandeling met elkaar vergelijkt. In de eene serie (koude serie) kregen de planten direct na de kieming $3\frac{1}{2}$, $4\frac{1}{2}$ of 6 weken 's nachts ($15\frac{1}{2}$ uur) $9,7^{\circ}$ C, overdag ($8\frac{1}{2}$ uur) 20° C, in de andere serie (warmte serie) kregen de planten 3, 4, 5 of 6 weken eveneens korte dag, maar bleven steeds bij 20° C; in beide series kwamen de jonge planten na de behandeling in langen dag. De gegevens van Voss bestaan uit een tabel VIII, die we hier overnemen (tabel 4) en die het al of niet schieten of het aantal aren 5 resp. $5\frac{1}{2}$ maanden na het zaaien aangeeft en uit foto's van de planten eveneens 5 maanden oud. We kunnen nu het aantal aren dat gevormd wordt, als criterium nemen voor het effect in de koude + K.D. serie en warmte + K.D. serie, evenals we dit in tabel 3a gedaan hebben en zooals we dit op onze zaaitijden-jarowisatie-K.D.-proefvelden plegen te doen (mits niet op een te laat tijdstip opgenomen). Naast de tabel VIII van Voss, die we volgens het al of niet schieten en het aantal aren gerangschikt hebben, voegen we duidelijkheidshalve eveneens de (microscopische) neiging tot schieten, die Voss door koudebehandeling alleen (Schossauslösung, vgl. p. 20) bepaalde. Deze methode van koudebehandeling (Voss, tabel I—IV) waarbij de zaailingen steeds bij lage temperatuur verbleven, verschilt dus eenigszins van die in de koude-serie van zijn tabel VIII waar de planten overdag bij 20° C kwamen.

TABLE 4 Invloed van korte dag-behandeling van jonge planten, 's nachts bij 10° C., overdag bij 20° C (koude-serie) of steeds bij 20° C (warmte-serie), op het schieten.

Overgenomen van (*taken from*) Voss (41) tabel VIII. Gezaaid (*sown*) 18-8-1937; opgenomen (*recorded*) 15-1-1938

Aantal weken K.D. Nacht temp.		3½ 10° C	4½ 10° C	6 10° C	3 20° C	4 20° C	5 20° C	6 20° C
Ras	Schoss auslösing	Koude-serie			Warmte-serie.			
Griewener	schwer	nicht sch. ¹	nicht sch.	nicht sch.	nicht sch.	nicht sch.	nicht sch.	nicht sch.
Svalov's Kronen	schwer	nicht sch.	vereinz. sch.	vereinz. sch.	nicht sch.	schoss.	schoss.	schoss.
Carsten's V.	schwer	2 Aehren	4 Aehren	4 Aehren	nicht sch.	vereinz. sch.	schoss.	schoss.
Salzmünder Standard .	mittel	3 Aehren	5 Aehren	7 Aehren	nicht sch.	2 Aehren	schoss.	schoss.
Ackerm. Bayern König	leicht	6 Aehren	9 Aehren	3 Aehren	vereinz. sch.	vereinz. sch.	schoss.	vereinz. sch.
Janetzki's Kreuzung L.	leicht	7 Aehren	7 Aehren	7 Aehren	nicht sch.	1 Aehre	schoss.	2 Aehren
Strube's Dickkopf. . . .	mittel	7 Aehren	11 Aehren	3 Aehren	schoss.	2 Aehren	2 Aehren	3 Aehren
Strube's Stöcken	mittel	6 Aehren	12 Aehren	8 Aehren	schoss.	9 Aehren	1 Aehre	5 Aehren
Rimpau's Bastard. . . .	leicht	5 Aehren	20 Aehren	12 Aehren	schoss.	10 Aehren	13 Aehren	13 Aehren
Variety	Schoss auslösing	Cold-series			High temperature-series			
Number of weeks Temp. at night	K.D.	3½ 10° C	4½ 10° C	6 10° C	3 20° C	4 20° C	5 20° C	6 20° C

TABLE 4 Effect of short-day treatment on shooting of young plants, at night at 10° C and by day at 20° C ((Cold-series) or at 20° C continuously (high temperature-series))

1 Nicht schossend.

Uit deze tabel blijkt dat de volgorde in beide series dezelfde is, onafhankelijk van de behandeling (korter dan 6 weken), doch dat de koude + K.D. planten steeds meer aren hebben dan de warmte + K.D. planten. De kleine afwijkingen van de volgorde hier en daar kunnen bij deze potproeven verklaard worden door de ongelijkmatigheid van zulke onvoldoende gearowiseerde gewassen, die door K.D. gevernaliseerd moeten worden (vgl. Fig. 3). De foto's toonen hetzelfde als de tabel. Ook de volgorde van de „Schossauslösung” is op twee uitzonderingen na geheel gelijk aan die van de koude- en van de warmte-serie.

In de koude-serie is bij een behandeling gedurende $4\frac{1}{2}$ week de ontwikkeling verder, resp. het aantal aren aanmerkelijk grooter dan bij een behandeling gedurende $3\frac{1}{2}$ week, uitgezonderd bij de wintertarwe Janetzki's Krenzung L. waar ze gelijk blijft. Anders wordt dit evenwel bij een behandeling gedurende 6 weken, waarbij het aantal aren vanaf Ackermann's Bayernkönig aanmerkelijk geringer is dan dat van $4\frac{1}{2}$ week, soms zelfs minder dan dat van $3\frac{1}{2}$ week behandeling. Het is duidelijk dat in de koude + K.D. de planten reeds na $4\frac{1}{2}$ week bloeirijp geworden waren en dat een voortgezette koude + K.D.-behandeling remt, en in deze potproef het aantal aren doet verminderen. De eerste 6, meer koude-behoefte rassen zijn dan evenwel nog niet bloeirijp geworden zoodat het aantal aren niet afneemt (Carsten's V) of zelfs nog toeneemt (Salzmünder Standard).

Ook in de serie warmte + K.D. hebben de planten na 5 weken hun bloeirijpheid nog niet bereikt, zoodat zelfs bij planten met een grooter neiging tot schieten het effect van den korten dag gedurende $3 < 4 < 5 < 6$ weken. Er is hier bij voortgezette K.D.-behandeling geen omkeering, evenmin als dit het geval was bij de Februari I-tarwe Yeoman (tabel 3a).

Wanneer we deze beide series proeven van Voss met onze tabellen 3a en 3b vergelijken, voegen niet alleen de warmte serie (0—3, 0—4, 0—5, 0—6), maar ook de koude-serie ($3\frac{1}{2}$ — $3\frac{1}{2}$, $4\frac{1}{2}$ — $4\frac{1}{2}$, 6—6), die de diagonaal van het vierkant voorstellen, zich geheel in ons schema. Het 0—0 object (warmte + L.D.) bleef nog gras, daar het wel microscopisch, maar nog geen macroscopisch schieten vertoonde, ook niet de planten met grooter neiging tot schieten (lichte Schossauslösung). De andere objecten van het vierkant zijn door Voss niet onderzocht, zoodat de dikke lijn die in tabel 3a en 3b de grens tusschen versnelling en remming voorstelt, voor elk ras bij de proeven van Voss niet te trekken is.

Dat de groepeerings volgens de koude-behoefte (koude-serie) een andere zou zijn dan volgens het effect van de K.D.-vernalisation (warmte-serie), zooals Voss meent te moeten concludeeren, is dus niet uit zijn gegevens af te leiden.

In een vorig artikel (3) vonden we dat bij laat gezaaide Carsten's V en Chanteclair reeds een 2 weken K.D.-behandeling een sterk vernalisation-effect geeft. Hierboven vonden we dat dit eveneens het geval is bij Juliana, Yeoman en Bersée, mits op den juisten tijd gezaaid. De bezwaren tegen de theorie van PURVIS en GREGORY (35) die reeds op p. 8 te berde gebracht werden, gelden dus voor tarwe in het algemeen (eveneens voor rogge, zie p. 8 noot 2), daar na

het eind van deze behandeling het totale aantal stabiele + labiele primordia (n.l. 25) nog niet aangelegd is.

§ 4. Verklaring der korte dag-versnelling in de interphase

Bij normale zaai van wintertarwes wordt de drempelwaarde der vernaline (eind der interphase = bloeirijpheid) bereikt, voordat de lange dag intreedt. Dit wordt anders wanneer we onvoldoende gearowiseerde planten door te late zaai aan de warmte + lange dag blootstellen; hier begint dus de lange dag reeds voordat de interphase voltooid is, m.a.w. de interval tusschen einde interphase en begin lange dag wordt negatief. Daar bij deze late zaaitijden eveneens de hoeveelheid gevormde vernalase beperkende factor is en de vernaline-vorming grootendeels autonoom (ongecatalyseerd), dus zeer traag verloopt, verlopen de thermophase, interphase en lange dag gelijktijdig.

Er zijn nu twee oorzaken, waardoor zulke niet bloeirijpe planten in warmte + lange dag treuzelen voor ze een eigenlijke aar (zwellingen der i.br.r.) aanleggen; beide veroorzaken een gedeeltelijk verloren gaan van de vernaline:

1e. worden in deze uitgerekte interphase vele nieuwe labiele primordia aangelegd en doordat de concentratie der vernaline laag blijft, wordt er elken dag slechts een geringe hoeveelheid anthocaline gevormd. Deze anthocaline wordt, in sterk onderdrempelige hoeveelheden, over telkens nieuwe labiele primordia met hun interbracteale ruimten verspild, die daarom lang vlak blijven (3, Fig. 11a). Daar tengevolge van de weinige natuurlijke konde de concentratie der vernalase slechts langzaam stijgt, neemt ook de concentratie der vernaline en de daarmee samengaannde productie van anthocaline slechts langzaam toe.

Pas na vorming van een groot aantal labiele primordia wordt in eenige i.br.r. de critische drempel bereikt en kan de swelling van deze optreden. Vele labiele primordia met een subliminale hoeveelheid anthocaline in hun oksel zijn intusschen uitgroeid tot bladen, hetgeen een totaal verlies van anthocaline beteekent. Van sommige, latere labiele primordia is het niveau van de aan hen toebedeelde anthocaline zoo laag, dat er van de bracteeën veel overgangsvormen zijn. Deze kunnen, zooals door ons geconstateerd werd, soms uitgroeien tot kleine blaadjes en verder vertoonen de okselknoppen soms overgangen tusschen zijspruiten en aartjesprimordia.

2e. Bij deze nog niet bloeirijpe planten is de concentratie der vernaline nog te laag en kan de vernaline dagelijks niet voldoende B t.o.v. de productie van A leveren om de combinatie B—A—B in het licht mogelijk te maken, zoodat hoofdzakelijk B—A gevormd wordt. De belangrijkste oorzaak, waardoor de vernaline bij laatgezaaide, onvoldoende gearowiseerde planten weglekt en verloren gaat, is dan ook een reactie, waarbij *in deze nog niet bloeirijpe planten onder lange dag B in de combinatie B—A door het licht vernietigd wordt; deze reactie wordt door een korte dag-behandeling gedeeltelijk geblokkeerd*. Dit is dus de verklaring der korte dag-vernalisatie, zooals die voortvloeit uit ons schema. Daar het ons te ver zou voeren dit onderwerp hier uitvoeriger te bespreken, zullen we dit in een volgend artikel behandelen, waarin de photophase nader geanalyseerd wordt.

Deze verspilling van vernaline verlengt noodzakelijkerwijze de interphase en doet de plant lang treuzelen voor ze tot aaraanleg komt. Tenslotte kan in een klein aantal i.br.r. de drempelwaarde der anthocaline juist bereikt worden, zoodat het aantal fertiele pakjes klein blijft; bovendien is de kwaliteit der geproduceerde aartjesprimordia en later van de korrels slecht (3).

Naarmate bij steeds later zaaien de lange dag in steeds vroegere stadia van de interphase doordringt, des te meer lekt er vernaline weg en des te langer duurt het treuzelen, tot tenslotte de plant in hetzelfde jaar niet meer in bloei komt tengevolge van de korte herfst dagen.

Dit weglekken van de vernaline bij laat zaaien is dan ook de reden waarom onvoldoende jarowisatie van het zaad zooveel minder effect heeft dan een korte dag-behandeling, die dit weglekken blokkeert (tabel 3a). Door de K.D.-vernalisation ontstaat een stuwing, waardoor de concentratie der vernaline — zij het dan ook langzaam, want grotendeels autonoom — ongestoord kan oploopen tot de drempelwaarde der bloeirijpheid. Zelfs een korte dag-behandeling van 2—3 weken, d.i. gedurende de vorming der stabiele bladprimordia en de eerste vorming der vernaline kan het optreden van bloeirijpheid en later, als naverwerking onder L.D., den aaraanleg aanmerkelijk versnellen. De snelheid, waarmee vernaline onder verschillende omstandigheden wordt opgehoopt, is uitgedrukt in Fig. 1, daar de hellingen der lijnen, die van het 0-punt (zaai) tot het niveau der bloeirijpheid, d.i. de drempelwaarde der vernaline, loopen, hiervoor een maat zijn. Deze snelheid is het grootst bij voldoende gearowiseerde wintertarwes of bij zomertarwes, waar bloeirijpheid snel optreedt en minimaal slechts 7 bladen gevormd worden. Bij onvoldoende gearowiseerde tarwes onder warmte + L.D. treuzelt de ophooping der vernaline sterk, zoodat in het geheel ± 25 bladen worden gevormd, voordat de drempelwaarde bereikt wordt. Een K.D.-vernalisation, gevolgd door L.D. kan, naar gelang van ras, zaaitijd en lengte der K.D.-behandeling, een min of meer sterke versnelling van het intreden der bloeirijpheid geven; hierbij worden 7—25 bladen gevormd.

Omgekeerd wijst een snel tempo van vorming der aartjesprimordia, en later van het schieten, op een hooge vernalineconcentratie. Het verschijnsel dat een snel tempo gecorreleerd is met de vorming van een stevig gelijkmatig gewas met flinke aren (vgl. § 7), zooals in de practijk bekend is, komt dus geheel met de deducties uit ons algemeen hormonale schema overeen. Onvoldoende gearowiseerde planten schieten traag en ongelijkmatig en hebben slecht ontwikkelde aren.

Het is dus onjuist te zeggen, dat onvoldoende gearowiseerde tarwe t.o.v. den aaraanleg een K.D.-plant is (Voss, 41; vgl. PURVIS, 34 voor rogge). Bij deze tarwes begunstigt een K.D.-behandeling immers niet de vorming van bloemvormende stof in de korte dag, zooals dit bij K.D.-planten geschiedt, doch ze stuwt de concentratie van vernaline op, zoodat in een daaropvolgende lange dag snel bloemvormende stof gevormd kan worden.

De korte dag-vernalisation versnelt dus niet de photophase, doch het optreden van bloeirijpheid. Daarom is van de K.D.-vernalisation niet het *directe effect* (bloeirijpheid) uiterlijk waar te nemen, doch alleen de *nawerking onder L.D.*, die zich in de zwelling der i.br.r. uit. Men behoeft bij deze verklaring dus niet aan te nemen dat in de bladen eerst onder korte dag één stof gevormd zou worden, die vlak daarop en onder lange dag in een andere stof omgevormd

zou worden, zooals het bijv. noodig is aan te nemen in het schema van PURVIS en GREGORY (35). Bij onze voorstellingswijze is tarwe een lange dag-plant, die evenwel tot aan het bloeirijp worden een afwezigheid van lange dag vereischt, daar anders een lichtgevoelige verbinding van B met A ontstaat die door het licht vernietigd wordt en die het ophoopen der vernaline remt. Daar bij een bloeirijpe tarwe deze reactie niet meer optreedt, doch integendeel een lange dag den aaraanleg versnelt door vorming van B-A-B in het licht, is deze „stemmingsverandering” reeds bij het intreden der bloeirijpheid voltrokken. We komen in § 8 nader op dit punt terug.

De minimum-duur van de interphase bij een bepaald ras wordt bereikt bij een optimale hoeveelheid in de korrel aanwezige vernalase, gecombineerd met een hooge temperatuur na kieming. Wanneer we een zomertarwe zeer laat zaaien, zijn beide factoren gunstig voor een snel verloop der vernalinevorming. Zoo werd bij een proef in 1942 de zomertarwe Carma bij den 29 Mei-zaai door een 2 weken korte dag-behandeling (van den 10e—24e dag na het zaaien) duidelijk geremd (daling van het ontwikkelingscijfer op 24 Juli van 10a tot 8½). Een berekening, waarop hier niet verder zal worden ingegaan, toont aan, dat de interphase reeds 14—16 dagen na het zaaien voltooid en de plant dus bloeirijp was, zoodat de korte dag van ongeveer den 15e—24e dag geremd heeft. Blanka, die een sterke lange dag-behoefte heeft (zie § 6), gezaaid op 28 Mei 1943, werd zelfs door één week K.D. (van den 5e—12e dag na het zaaien, tabel 3c) geremd, zoodat de interphase reeds voor den 12e dag voltooid was.

Uit deze gegevens blijkt dat bij laten zaai van zomertarwes en volledig gearowiseerde wintertarwes de minimum-lengte der interphase vanaf de kieming ongeveer 2 weken bedraagt, een getal dat overeenkomt met de resultaten van EREMENKO (11), die constateert dat de „transitional phase”, gedurende welke de plant indifferent t.o.v. daglengte zou zijn, bij zulke tarwes 14—18 dagen duurt. *Het vroegst mogelijke begin der gevoeligheid voor de L.D. (bloeirijpheid) valt dus samen met het voltooiën van den aanleg der stabiele bladprimordia en is hiermee waarschijnlijk causaal verbonden.*

Daar dus bij zeer late zaai van zomertarwes de drempelwaarde der vernaline reeds in ruim 2 weken bereikt is en direct daarna de lange dag kan ingaan, is er in dit geval geen gevaar voor weglekken van vernaline of voor weglekken van anthocaine naar ongewenschte i.br.r. en heeft de korte dag-behandeling 1—2 weken na het zaaien geen versnelling, doch reeds een vertraging tengevolge. *Korte dag-behandeling versnelt dus alleen bij niet voldoende gearowiseerde planten.* De functie van de korte dag-factor is dus een tweeledige:

A. een vervroegende (vernaliseerende): bij niet volledig gearowiseerde planten kan korte dag de koude grootendeels vervangen en zoodoende de vernaline-concentratie tot de bloeirijpe drempel-concentratie brengen.

B. een vertragende (zie § 5): in de practijk is deze remmende invloed van buitengewoon veel belang, daar bij volledig gearowiseerde planten van alle zomer- en winterrassen de korte dag in het voorjaar, door verlenging van het latente bloeirijpheidstadium het gewas gelijkmatiger maakt en het aantal later in lange dag te vormen pakjes tot een hoog peil brengt (vgl. § 7).

Ad. A. We kunnen nu naar gelang van de jarowisatie-temperatuur bij winterrassen onderscheiden:

1°. de jarowisatie verloopt bij ongeveer $+ 2^{\circ}$ C. Er wordt practisch geen phyllocaline (of bladen) en vernaline gevormd. Dit is de thermophase van LYSENKO (40) in zijn zuiversten vorm. Bij niet al te late zaaitijden, waarbij de plant nog natuurlijke koude $+$ korte dag krijgt, is 6 weken jarowiseeren meestal voldoende. Indien we evenwel zeer laat zaaien, moeten we ook zeer lang (bv. voor Juliana 12 weken, voor andere rassen nog langer) jarowiseeren om een optimum vernalase-concentratie te verkrijgen. De plant heeft dan de eigenschappen van een zomergraan gekregen en kan zijn interphase bij zomertemperaturen in ongeveer 2 weken na het opkomen voltooien, zoodat warmte en een lange dag niet meer schaadt.

2°. de jarowisatie (van jonge planten) verloopt bij hooger temperatuur, zooals bij mijn proeven in 1943—'44 bij een constante temperatuur van $+ 8^{\circ}$ C. Daar deze temperatuur nog jarowiseerend werkt (vgl. bijv. Voss, 41), wordt er vernalase gevormd; tevens wordt er evenwel ook phyllocaline (bladen) en vernaline gevormd. De thermophase en interphase verlopen hier min of meer gelijktijdig. Bij deze proeven, die in den winter, in de korte dag dus, gedaan werden, vertoonden de planten na eenige maanden een aaraanleg en begonnen langzaam te schieten.

3°. Terwijl de planten sub 2 slechts langzaam groeien, is bij zeer laten zaai, in den voorzomer, de groei zeer snel. Er wordt dan practisch geen vernalase gevormd en de vernalinevorming verloopt practisch autonoom. Daar de temperatuur evenwel hoog is, zal deze autonome snelheid en ook het catalytisch effect van een geringe hoeveelheid vernalase nog aanzienlijk kunnen zijn en zal de vernaline zich ophoopen, indien een korte dag-regime gegeven wordt. Indien evenwel de natuurlijke lange dag na dien zaaitijd gehandhaafd blijft, verlopen thermophase, interphase en lange dag gelijktijdig, gepaard gaande met het hierboven besproken treuzelen, tengevolge van het weglekken der vernaline.

§ 5. *Vertraging der progressieve ontwikkeling door korte dag-behandeling in de photophase. Latente bloeirijpheid*

Bloeirijpe planten, onder warmte en lange dag gebracht, maken in een snel tempo nieuwe primordia, die niet meer zullen uitgroeien tot bladen doch als practeeën in hun oksels aartjesprimordia zullen vormen. De oorzaak van dit niet meer uitgroeien tot blad moet gezocht worden in het feit dat deze primordia weinig phyllocaline meer ontvangen omdat de reactie protocoline-anthocaline nu snel verloopt ten koste van de reactie protocoline-phyllocaline. Daar bij optimale temperatuur in L.D. dagelijks een voldoende hoeveelheid anthocaline gevormd wordt, wordt reeds na zeer korten tijd in eenige i.br.r. de drempelwaarde bereikt en treedt zwelling op. Daar deze snel differentieerende aartjesprimordia van nu af een groote hoeveelheid anthocaline tot zich trekken en verbruiken, wordt binnen zeer korten tijd de geheele dagelijksche productie van dit hormoon door een klein aantal zich snel ontwikkelende aartjesprimordia $+$ nog eenige ongezwollen i.br.r. gemonopoliseerd, zoodat nu de vorming van nieuwe

bracteeën + i.br.r. geremd en de aar afgesloten wordt. De aar blijft onder L.D. bij laatgezaaide zomertarwes dus klein.

Wanneer bloeirijpe planten onder K.D. verblijven, wordt de reactie vernaline-anthocaline gedeeltelijk geblokkeerd en wordt, doordat de ketting-reactie nu grootendeels naar links verloopt, een groter hoeveelheid phyllocline gevormd, zoodat eerst labiele primordia nog tot blad blijven uitgroeien (vgl. PURVIS en GREGORY, 35). Hoe korter de dag en hoe meer het ras lange dag behoeftig is, des te meer bladen zal de plant vormen (§ 6) en des te meer wordt de vegetatieve tendens begunstigd. Daardoor duurt het veel langer voor in eenige i.br.r. de drempelwaarde bereikt wordt en een zwelling optreedt die slechts langzaam verder gaat. Dit slechts langzame voortschrijden van de zwelling der i.br.r. onder K.D. is a.h.w. de morphologische parallel van de onder deze omstandigheden langzaam verlopende reactie vernaline—anthocaline. Er kunnen dus, nu ongeremd, nog een aantal nieuwe primordia + i.br.r. ontstaan, zoodat *de dagelijksche productie van anthocaline over een groot aantal rechte of bijna rechte, nog weinig verbruikende, i.br.r. verdeeld wordt*. Het sterk verlengde groeipunt heeft echter reeds een aarachtig voorkomen (p. 5). Pas na zwelling van eenige i.br.r. wordt de vorming van verdere bracteeën geremd en wordt de aar, nu met meer i.br.r. (later aartjesprimordia) afgesloten. Hoe korter de daglengte, of hoe langer de periode van latente bloeirijpheid is, des te later zwellen de eerste i.br.r. en des te grooter is het aantal aartjesprimordia, dat aangelegd en het aantal pakjes, dat later gevormd wordt (§ 7). Als voorbeeld geven we tabel 5, die voor de zomertarwe Carma, 2 weken gearowiseerd, 29 Mei 1942 gezaaid, den datum van in aar komen en het aantal pakjes per aar geeft bij 0, 2, 4 en 6 weken K.D. Deze proef toont aan dat de datum van in aar komen later valt en dat het aantal pakjes aanmerkelijk toeneemt, naarmate de K.D.-behandeling langer duurt.

TABEL 5 Aantal pakjes en datum van in aar komen (10a) van Carma (zomertarwe) 2 weken gearowiseerd, gezaaid 29 Mei 1942

Weken korte dag	Datum in aar	Aantal pakjes
0	24 Juli	14,8
2	6 Augustus	15,7
4	15 "	19,1
6	31 "	21,7
<i>Weeks of short days</i>	<i>Date of earing</i>	<i>Number of spikelets</i>

TABLE 5 Number of spikelets and date of earing (10a) in Carma (spring wheat) yarowised for 2 weeks, planted on May 29, 1942

Deze tabel vertoont dezelfde verschijnselen, die ook in fig. 1 te zien zijn:

1°. daar de eerste bractee niet meer tot blad zal uitgroeien, geeft de afstand van het 0-punt tot de projectie van het snijpunt van de L.D.- resp.

K.D.-lijn met de bracteelijn het totaal aantal uitgegroeide bladen + labiele primordia aan, die nog tot bladen zullen uitgroeien, d.i. het uiteindelijk aantal bladen;

2°. geeft de afstand van het 0-punt tot de projectie van het snijpunt der L.D.-resp. K.D.-lijn met de aartjesprimordia-lijn het totaal aantal tot op dat moment gevormde primordia aan;

3°. geeft het verschil van 2 en 1 de afstand van beide projectielijnen, d.i. het aantal bractee-primordia, dat nooit tot blad zal uitgroeien, aanwezig op het moment van de zwelling der eerste aartjesprimordia. Dit aantal is bij de planten onder K.D. veel groter dan bij de planten onder L.D. Zoo waren bij de zomertarwe Janetzki's Frühe (40 dagen gejarowiseerd, 14 April 1938 door FEEKES gezaaid en door WIEBOSCH en mij nader onderzocht, zie § 6) bij een daglengte van 15—17 uur, reeds op 17 Mei 7 bracteeprimordia aanwezig met in de oksels 7 duidelijk gezwollen aartjes primordia; bij een daglengte van 8 uur waren op 1 Juli 14 bracteeprimordia aanwezig, waarvan 6 i.br.r. nauwelijks een zwelling vertoonden. Het uiteindelijk aantal pakjes per aar bedroeg resp. 14 en 22. Dit is dus ook de oorzaak, waardoor het aantal pakjes onder tijdelijke K.D. groter is dan onder L.D. (tabel 5).

De verlenging van de periode zaai-aaraanleg wordt bij bloeirijpe planten (latente bloeirijpheid) dus door een verlengde photophase, bij onvolledig gejarowiseerde planten onder warmte + L.D. door een verlengde interphase teweeggebracht.

§ 6. Lange dag-behoefte in de photophase

Bij het reeds eerder besproken materiaal, dat ik van proeven van FEEKES (12), waarbij hij verschillende overgangs- en zomerrassen aan verschillende daglengten (van opkomst—rijpheid) onderwierp, liet verzamelen, vonden WIEBOSCH en VAN DE SANDE BAKHUYZEN (tabel 6, verder ongepubl.) dat het aantal bladen bij deze rassen toenam naarmate de dag korter was. De daglengten waren 8, 10, 12 en 15—17 uur, de jarowisatieduur van het zaad was 0, 40 en 80 dagen (zaaitijd 14 April). Het laagste aantal bladen hadden de 40

TABEL 6 Totaal aantal bladen van 40 dagen gejarowiseerde objecten, zaai 14 April 1938

Daglengte in uren	Joncquois	Chanteclair	Blanka	Janetzki's Frühe	Florence × Aurore
8	13	14	15—16	13	10
10	13	14	15	14	9
12	13	11	13	11	9
15—17	8	7—8	8	7	6
<i>Day length in hours</i>					

TABE 6 Total number of leaves, seeds yarowised for 40 days, planted April 14, 1938

dagen gearowiseerde objecten bij de 15—17 uur daglengte, waarbij Joncquois 8, Chanteclair 7—8, Blanka 8, Janetzki's Frühe 7 en Florence x Aurore 6 bladen vormden.

De diverse rassen schoten bij alle daglengten, ofschoon de termijn tusschen zaaien en de zwelling der eerste i.br.r. of het eerste *microscopisch zichtbare schieten* aanmerkelijk langer werd naarmate de daglengte korter was. Hierbij kwamen dezelfde rasverschillen voor den dag als bij het aantal bladen. Zooals PURVIS en GREGORY voor rogge (35) en latere onderzoekers (20,28) voor andere planten vonden, kan het aantal bladen als criterium voor deze termijn genomen worden.

Evenals bij de factor koude kunnen we dus ook t.o.v. de factor daglengte in de photophase een autonome progressieve ontwikkeling onderscheiden, die door een gunstige of ongunstige daglengte versneld resp. geremd wordt.

Blanka heeft een zeer lange dag voor zijn photophase noodig, d.w.z. dat de snelheid der reactie vernaline—anthocaline bij korte dag laag is, terwijl Florence x Aurore, een extreme zomertarwe uit Tunis, juist weinig lange dag-behoefte heeft.

Dat het aantal bladen (6—7) bij 15—17 uur nog niet het minimale blad-aantal is, wordt waarschijnlijk gemaakt doordat — zooals reeds vermeld (p. 20) — ik bij Hard Federation, een „100-day wheat” (er verlopen op het veld 100 dagen van zaad tot zaad), die in 1925 en 1926 (1) onder continue kunstbelichting (6000 Lux), bij 22 resp. 26° C groeide, in alle planten slechts 5 bladen vond. Het „minimale bladaantal” van PURVIS en GREGORY (35) hangt dus niet alleen van de jarowisatie, maar ook van het ras, van de temperatuur in de interphase en de temperatuur en de daglengte in de photophase af en de laagste limiet der „stabiele bladprimordia” is het aantal bladprimordia dat reeds bij de kieming aanwezig is. Evenzoo hangt waarschijnlijk het nummer van het eerste „stabiele bracteeprimordium” (p. 5) af van het ras, daglengte (korte dag bij voldoende en onvoldoende gearowiseerde objecten) en temperatuur (bij niet gearowiseerde wintertarwes). We kunnen de termen stabiele blad- en bracteeprimordia evenwel toch handhaven, indien we ons slechts bewust zijn dat deze wellicht ten deele ook van de uitwendige omstandigheden — temperatuur en daglengte — afhangen.

Uit het maximale aantal bladen onder korte dag en uit het verschil tusschen het aantal onder korte en lange dag (tabel 6) blijkt, dat het de photophase t.o.v. den aaraanleg is, waarin deze duidelijke rasverschillen t.o.v. lange dag-behoefte bestaan. Immers het aantal bladen is reeds vastgelegd op het moment van aanleg der eerste aartjesprimordia. Deze resultaten kloppen volkomen met de op een veel later tijdstip geconstateerde verschillen in duur zaai — stad. 7 (*macroscopisch zichtbaar schieten*), zooals FEEKES (12) die in zijn fig. 22 besproken heeft: Blanka is sterk lange dag-behoefstig, Florence x Aurore heeft slechts weinig lange dag-behoefte.

§ 7. *Quantitatieve aspecten van het bloeischema*

Daar in de proef met de laatgezaaide, gearowiseerde zomertarwe Carma (Tabel 4) bleek dat, naarmate de korte dag-behandeling langer duurde het aantal pakjes per aar toenam, werd in 1943 het belang dat de korte dag-remming in

TABEL 7 Morphologische ontwikkelingscijfers op 12 Mei 1943, uiteindelijke lengte der planten en aantal pakjes per aar bij verschillende behandeling der planten, verschillende zaaitijd en verschillende inzetdatum in kas (15° C) + N.D. resp. kas + L.D.

	Zaaitijd	Inzetdatum	Kas	L.D.	Veld	Ontwikk.- cijfer 12/5	Uiteinde- lijke lengte (cm)	Aantal pakjes/aar 1 2
Carsten's V	1e zaai 25 Sept.	2/3	+	+	—	9½-10a	50	15,0 (11,5)
	idem	2/3	+	—	—	8½	73	
	idem	—	—	—	+	8—	98	16,7
Carsten's V	4e zaai 6 Nov.	2/3	+	+	—	9	25	10,5 (7,5)
	idem	2/3	+	—	—	7	52	
	idem	—	—	—	+	6½	101	14,9
Carsten's V	1e zaai 25 Sept.	17/3	+	+	—	9½-10b	42	17,7 (14,4)
	idem	—	—	—	+	8—	98	16,7
Carsten's V	3e zaai 16 Oct.	17/3	+	+	—	9½-10	45	16,3 (13,0)
	idem	—	—	—	+	7	100	16,7
Carsten's V	4e zaai 6 Nov.	17/3	+	+	—	9½	34	9,9 (8,0)
	idem	—	—	—	+	6½	101	14,9
Carsten's V	5e zaai 27 Nov.	17/3	+	+	—	9½-10	38	
	idem	—	—	—	+	6	105	16,3
Carsten's V	3e zaai 16 Oct.	1/4	+	+	—	9½	45	
	idem	1/4	+	—	—	7	55	
	idem	—	—	—	+	7	100	16,7
	Sowing date	Date in greenhouse	Greenhouse	L.D.	Field	12/5 Stage of develop- ment	(cm) Final length	Number of spikelets/ear 1 2

TABEL 7 Morphological stage of development on May 12, 1943, final length and number of spikelets per ear in plants with different treatment, different sowing date and different date on which treatment in the greenhouse (15° C + normal day or 15° C + L.D.) started.

¹ De getallen der pakjes/aar geven het totaal aantal pakjes weer, waarvan de getallen tusschen haakjes het aantal fertiele pakjes voorstellen. *The number of spikelets/ear represents the total number of spikelets of which number the figures between brackets represent the number of fertile spikelets.*

² Het aantal pakjes/aar van de planten, die allben hogere temperatuur, doch normalen dag kregen, was hooger dan het aantal pakjes van de planten in hogere temperatuur + L.D. In de tabel zijn evenwel hier en daar voor de kasplanten geen getallen gegeven, daar de aren voor den oogst door muizen werd opgegeten. *The number of spikelets/ear of the plants which received higher temperature but normal day was higher than that of the plants in higher temperature + L.D. Here and there in the table no figures could be given since the ears were eaten by mice before harvest.*

Vervolg tabel 7 (continued)

	Zaaitijd	Inzetdatum	Kas	L.D.	Veld	Ontwikk.- 12/5 cijfer	Uiteinde- lijke lengte (cm)	Aantal pakjes/aar 1 2
Carsten's V	4e zaai 6 Nov.	1/4	+	+	—	9 $\frac{1}{2}$ 10	53	15,5 (11,0)
	idem	1/4	+	—	—	7	58	
	idem	—	—	—	+	6 $\frac{1}{2}$	101	14,9
Bersée . .	3e zaai 16 Oct.	17/3	+	+	—	10e	43	13,3 (9,5)
	idem	—	—	—	+	9+	91	13,0
Bersée . .	4e zaai 6 Nov.	17/3	+	+	—	10e	36	8,0 (5,0)
	idem	—	—	—	+	7 $\frac{1}{2}$	97	14,6
Bersée . .	5e zaai 27 Nov.	17/3	+	+	—	10d	39	
	idem	—	—	—	+	6 $\frac{1}{2}$	96	14,0
Bersée . .	7e zaai 20 Jan.	17/3	+	+	—	10c	20	6,3 (5,0)
	idem	—	—	—	+	6+	95	13,0
Juliana . .	3e zaai 16 Oct.	1/4	+	+	—	9 $\frac{1}{2}$	53	
	idem	1/4	+	—	—	8	58	
	idem	—	—	—	+	7 $\frac{1}{2}$	91	13,8
Juliana . .	4e zaai 6 Nov.	1/4	+	+	—	8 $\frac{1}{2}$	49	
	idem	—	—	—	+	6 $\frac{1}{2}$	98	14,0
	Sowing date	Date in greenhouse	Greenhouse	L.D.	Field	12/5 Stage of develop- ment	Final length (cm)	Number of spikelets/ear 1 2

het voorjaar heeft op het aantal pakjes per aar van veldplanten, nader onderzocht.

Voor deze proef stonden mij van een zaaitijdenproef met verschillende rassen, die Dr. W. H. VAN DOBREN in den winter van 1942-'43 op zandgrond te Wageningen had aangelegd, planten ter beschikking, die zorgvuldig uitgegraven en in potten overgeplant werden. Op verschillende data, dus op verschillende ontwikkelingsstadia, werden planten van Carsten's V, Astra, Juliana en Bersée in de warme kas gebracht, waar de temperatuur steeds op $\pm 15^{\circ}$ C constant werd gehouden¹. In de kas kregen de planten normale of lange dag, de contrôle planten bleven steeds op het veld. De lange dag werd verkregen op dezelfde wijze als beschreven op p. 17. Uit sommige potten werden eenige planten vóór het schieten voor groeipuntsonderzoek gebruikt. De resultaten zijn in tabel 7 samengevat en eenige potten in Fig. 4 en 5 op 29 Mei gefotografeerd.

¹ Voor deze proeven was ik in de gelegenheid gebruik te maken van een kas van het Instituut voor Plantenphysiologie, waarvoor ik hierbij mijn dank betuig aan Mevr. Olivier—Luyten, waarnemend directrice van het Instituut.

Daar er in deze proef 3 varianten zijn, kunnen we de resultaten t.o.v. de ontwikkelingscijfers op een bepaalden dag, bv. 12 Mei, de uiteindelijke lengte der planten en aantal pakjes per aar in drie verschillende combinaties samenvatten:

A. Bij eenzelfde inzetdatum in de kas en bij planten van eenzelfde zaaitijd:

1. Het morphologische ontwikkelingscijfer is hoger bij warmte + lange dag dan bij warmte + normale, korte dag en dit is weer hoger dan op het veld, terwijl

2. de uiteindelijke lengte der planten en het aantal pakjes per aar in dezelfde volgorde juist toeneemt.

B. Bij eenzelfde inzetdatum bij planten van verschillenden zaaitijd:

1. Naarmate de plant van een later zaaitijd afkomstig is, daalt het ontwikkelingscijfer weinig, terwijl

2. de uiteindelijke lengte en eveneens het aantal pakjes per aar afneemt.

C. Bij verschillende inzetdata bij planten van eenzelfde zaaitijd:

1. Naarmate de plant op een later datum in de kas gezet wordt, daalt het ontwikkelingscijfer niet, doch heeft eerder een neiging tot stijgen terwijl

2. de uiteindelijke lengte en het aantal pakjes per aar toeneemt.

De resultaten sub A 1 zouden ook zonder interphase te verklaren zijn uit het feit dat onder de kunstmatige L.D. de photophase direct ingaat, daar de plant reeds voldoende koude gehad en zijn thermophase afgesloten heeft. Hoewel de dag geleidelijk langer wordt (op 15 Mei is de duur zonsopgang—zonsondergang reeds 15 $\frac{3}{4}$ uur), is toch de normale dag-plant in de kas verder dan die op het veld, daar hier de temperatuur beperkende factor voor de photophase is.

Bij de planten met warmte + normale dag (warmte-planten), die dus een periode van latente bloeirijpheid doormaken, is het totaal aantal bladen groter dan bij de planten bij warmte + L.D. (L.D.-planten) omdat meer labiele primordia tot bladen uitgroeien. Tevens wordt gedurende de korte dag de vegetatiekegel sterk, aarachtig verlengd, door het groter aantal onuitgegroeide labiele primordia, zoodat de anthocaline in onderdrempelige hoeveelheden over een groot aantal i.br.r. verdeeld wordt en geen invloed op de verdere vorming van nieuwe primordia uitoefent (§ 5). De warmte-planten kunnen dus meer pakjes per aar vormen dan de L.D.-planten. Daar evenwel tijdens de rijping, d.i. voor de telling, muizen in een weekend alle aren van de warmte-planten en eenige aren der L.D.-planten opaten, kan voor deze planten geen aantal pakjes per aar opgegeven worden. Volgens voorloopige notities was dit aantal groter dan dat der L.D.-planten. Dit resultaat komt overeen met de getallen in tabel 4. Fig. 4 laat een foto zien, op 29 Mei genomen,

van potten Carsten's V, 4e zaai, die 1 April in de kas kwamen; de linker pot is de L.D., de rechter de warmte-pot. Ook op deze datum is bij beide groepen de ontwikkelingstoestand der L.D.-planten nog aanmerkelijk verder dan van de warmte-planten; de gemiddelde uiteindelijke lengte der L.D.-planten (53 cm) is geringer dan die van de warmte-planten (58 cm). Dit geldt ook voor de andere proeven b.v. 4e zaai, inzetdatum 2 Maart (25 tegen 52 cm).

De verschijnselen sub B zijn moeilijk te verklaren door aan te nemen dat de vroegere zaaisels meer koude gehad hebben dan de latere, vooral omdat dezelfde verschijnselen bij dezelfde zaaitijden zich eveneens, zelfs nog duidelijker, voordoen bij de overgangstarwe Bersée. Het is zeker dat de thermophase van alle planten voltooid was. Indien men evenwel weer een interphase aanneemt, hebben de vroeger gezaaide planten een langer inwerkingstijd van de vernalase op de enzym-reactie protocaline-vernaline gehad. Deze planten hebben dus bij het inzetten in de kas reeds meer vernaline gevormd en zijn verder gevorderd op den weg naar bloeirijpheid of verkeerden reeds in het stadium van latente bloeirijpheid. Tevens hebben ze op dit moment meer uitgroeide bladen en meer labiele primordia (een hoogere vegetatiekegel) en zullen later een grooter aantal bladen bezitten. Door de aanwezigheid van meer labiele primordia is de ontwikkeling in warmte + lange dag verder gevorderd en vormen ze ook meer pakjes per aar, omdat de anthocaline over meer i.br.r. verdeeld wordt dan bij de later gezaaide planten. Op het moment van inzetten is er dus een parallelisme tusschen het aantal aanwezige bladen en de hoeveelheid gevormde vernaline; in de uitgroeide plant bestaat er een correlatie tusschen het totaal aantal bladen en het aantal pakjes per aar.

Van de verschillende inzetdata sub C geeft Fig. 5 een foto op 29 Mei van 3 potten Carsten's V, 4e zaai, die op 2 Maart, 17 Maart en 1 April in de warmte + L.D. kwamen. De uiteindelijke lengte was resp. 25, 34 en 53 cm, het aantal fertiele pakjes bedroeg resp. 7,5, 8,0 en 11,0.

Deze verschijnselen zijn in het geheel niet te verklaren door aan te nemen, dat de planten, die eind September—begin November gezaaid zijn, bij een inzet b.v. op 17 Maart minder koude gehad zouden hebben dan de planten bij een inzet 14 dagen later, op 1 April. Verder is het aantal stabiele bladprimordia (7) reeds aangelegd nadat 2—3 bladen volgroeid zijn, dus reeds geruimen tijd vóór den inzet in de kas. Deze resultaten zijn echter een sterk argument voor het bestaan van een interphase, die minder vergevorderd geweest is en dus in het voorjaar minder vernaline geproduceerd heeft naarmate de inzet vroeger was. Het reeds boven vermelde parallelisme tusschen het totaal aantal bladen en het aantal gevormde pakjes per aar moet ook hier verklaard worden, doordat de reacties protocaline—phyllocaline en protocaline—vernaline tot aan den inzetdatum *beide* een langer looptijd gehad hebben, naarmate deze inzet later was.

Het grooter aantal bladen zal later in staat zijn het grooter aantal pakjes (korrels) minstens even goed en zelfs nog beter te voeden. Dit komt ook duidelijk uit in Fig. 5, daar het volume van elk pakje en de lengte van de aar per pakje toeneemt, naarmate de inzet later was. *De grootere looptijd van beide reacties veroorzaakt dus a.h.w. een automatische aanpassing van de plant aan de grootere voedingsbehoefte van de aar.*

In een vorig artikel (3) beschreef ik, hoe, afgezien van uitwendige omstandigheden, de uiteindelijke lengte van de tarweplant afhangt van het aantal pakjes per aar. Wanneer bv. 0, 2, 4, 6, 8 of 10 pakjes aan weerszijden van de aar dubbel gecastreerd werden, werd de lengte der bovenste halmleden minder, naarmate het aantal gecastreerde pakjes grooter was. Daar het korter blijven der bovenste halmleden na de verwijdering der aar grootendeels kon worden opgeheven door auxinepasta, moet men concluderen dat door de geslachtsorganen auxine wordt afgescheiden en wel in grooter hoeveelheid per aar, naarmate het aantal pakjes grooter is. Dat de afscheiding van auxine en de regulatie van den groei door auxine reeds bij den aanleg der aartjesprimordia begint, wordt in § 10 waarschijnlijk gemaakt. De uiteindelijke lengte van de plant hangt ceteris paribus dus af van de hoeveelheid auxine door de aar afgescheiden, d.i. van het aantal fertiele pakjes per aar (B2, C2).

Er is echter voor de uiteindelijke lengte van de plant naast de hoeveelheid afgescheiden auxine nog een tweede beperkende factor nl. de hoeveelheid assimilaten¹, die bepaald wordt door het aantal bladen. *Beide factoren, hoeveelheid gevormde assimilaten (aantal bladen) en hoeveelheid gevormde auxine (aantal pakjes per aar) zijn dus via bovengenoemden looptijd van beide reacties indirect met elkaar gecorreleerd.*

Uit al deze proeven blijkt het belang van de korte dag voor de opbrengst op het veld. Het is juist de korte dag-remming, die zorgt voor een hooger, sterker, gelijkmatiger gewas met meer bladen, meer pakjes per aar, een grooter halmgetal (§ 10) en een grooter korrelopbrengst. En al deze factoren zijn via genoemden looptijd indirect met elkaar gecorreleerd.

Niet alleen voor planten, die de bloeirijpheid achter den rug hebben, is de looptijd van beide bovengenoemde reacties van belang, ook bij de jongere plant is de hoeveelheid vernaline en phyllocaline met elkaar gecorreleerd via den looptijd van deze reacties. Indien verder beide reacties op dezelfde wijze van de temperatuur afhangen, zouden ze beide in het voorjaar parallel verlopen, zoodat *bij eenzelfde jarowisatie het aantal verder gevormde bladen + bladprimordia steeds evenredig is met de hoeveelheid gevormde vernaline*. Op deze wijze zou de hoeveelheid vernaline samenhangen met het aantal in het voorjaar gevormde bladen (aan de hoofdas) en met de hoeveelheid gevormde vernalase.

De volledig gearowiseerde tarwes (zomertarwes, 12 weken gearowiseerde Juliana) kunnen gedurende de vorming der stabiele bladprimordia bij laten zaai (bv. 29 Mei) een hooge temperatuur verdragen (vgl. p. 20). Daar de warmte de enzymatische werking van de vernalase d.w.z. de vorming van vernaline versnelt, kunnen deze planten bij laten zaai de drempelwaarde der vernaline eerder (bij een kleiner bladaantal) bereiken en hun interphase eerder voltooien.

Bij onvolledig gearowiseerde tarwes daarentegen, wordt bij laten zaai deze versnelling doorkruist en opgeheven door te hooge temperatuur gedurende de vorming der stabiele bladprimordia (p. 19), zoodat het bereiken dezer drempel-

¹ Naast deze twee zijn er voor de uiteindelijke lengte der plant natuurlijk nog verscheiden andere beperkende factoren, zooals jarowisatiegraad (§ 10), lichtsterkte, vocht, bemesting enz.

waarde sterk vertraagd wordt; hierbij voegt zich dan nog het verschijnsel van het weglekken der vernaline, die eveneens het treuzelen in de hand werkt (§ 4).

Daar bij normale zaai van wintertarwes de vorming van nieuwe bladen en vernaline in het voorjaar pas bij een hogere temperatuur begint door te zetten, volgt de interphase, wat den tijd betreft, op de thermophase. Alleen bij zeer late zaai kan de interphase tegelijk verlopen met de zeer traag verlopende thermophase.

Het is waarschijnlijk dat de minimum temperatuur voor de enzymatische werking der vernalase — en dus ook het begin der vorming van vernaline (en van bladen) in het voorjaar — bij verschillende rassen en granen verschillend is. Dit kan de verklaring zijn waarom bv. rogge de bloeirijpheid eerder bereikt en op een gegeven datum verder in ontwikkeling is (o.a. vroeger in aar) dan tarwes, b.v. Juliana, die ongeveer een gelijke koude-behoefte hebben als Petkuser winterrogge.

Wanneer we nu de vroegheid beschouwen als bepaald door de complexe factoren temperatuur en daglengte, kunnen we dit gezamenlijke complex in de volgende enkelvoudige factoren uiteenleggen:

1°. jarowisatie-duur bij een bepaalde lage temperatuur, noodig om de hoeveelheid genetisch aanwezige vernalase tot een optimum te brengen (thermophase). Winter- en zomerrassen.

2°. temperatuurminimum der vernalinevorming (interphase). Vroegheid van rassen met dezelfde koude-behoefte.

3°. lange dag-behoefte (photophase); bij Blanka is deze groot, bij Florence x Aurore klein.

4°. temperatuur-behoefte in de photophase (24, 33).

Zoodra de drempelwaarde van de anthocaline gepasseerd is, zal — tengevolge van het sterke verbruik der anthocaline bij den aaraanleg — in de reactieketen phyllocaline—protocaline—anthocaline het zwaartepunt zich meer naar rechts verplaatsen, en zullen de meer of minder uitgegroeide labiele primordia minder phyllocaline ontvangen. Dit zal zich uiten eerst in een grooter „fysiologische ouderdom” (o.a. toenemende xeromorphie) der laatst aangelegde bladen, die nu stengelblad zullen worden (1), en daarna in het bractee-karakter van de laatst gevormde primordia, die niet meer tot blad zullen uitgroeien.

Indien we dit overbrengen op planten, waarbij ook de stengelbladen zijknoppen kunnen vormen, zal in de hogere zijknoppen het zwaartepunt eveneens meer naar rechts verplaatst zijn en zullen deze zijknoppen minder blad dan wel bloemen produceeren, een verschijnsel dat we in ons tarweboek (Hoofdstuk XXXV) reeds uitvoerig besproken hebben.

Terwijl er bij planten met terminale bloeiwijzen in het eindvegetatiepunt na het begin der bloemvorming practisch geen phyllocaline meer gevormd wordt, die tot normale bladgroei aanleiding geeft, schijnt er bij planten met zijdelingsche bloeiwijzen tusschen de vorming van phyllocaline (vegetatieve functie) en die van vernaline en anthocaline (reproductieve functie) een zeker evenwicht bewaard te worden. Zoo kunnen er periodieke schommelingen om het evenwicht van internodium tot internodium optreden.

§ 8. Lange dag- en korte dag-planten

Voor zoover we uit gegevens in de literatuur kunnen nagaan, is ons bloei-schema ook van toepassing op korte dag-planten. WHYTE (45) is van meening dat, hoewel L.D.- en K.D.-planten beide een „dark phase” (K.D.- en warmte-behoevend) gevolgd door een photophase (L.D.- en warmte-behoevend) bezitten, de K.D.-planten daarin van L.D.-planten verschillen, dat bij K.D.-planten de korte dag-behoefte in de dark phase sterker uitgesproken is, terwijl bij L.D.-planten de lange dag van de photophase meer op den voorgrond treedt. Wij hebben evenwel hierboven gepostuleerd en waarschijnlijk gemaakt dat bij niet bloeirijpe L.D.-planten (tarwe) de daglengte niet de vorming van vernaline, die zich in de interphase afspeelt, beïnvloedt, doch de ophooping ervan. Het is bovendien zeer onwaarschijnlijk dat bij K.D.-planten de korte dag alleen de vorming van vernaline (interphase) zou begunstigen, daar b.v. bij Soja (var. Biloxi) een begin van bloemaanleg reeds 5 dagen na het begin van de K.D.-behandeling op kan treden (4). Het is dus buiten twijfel dat het bij deze planten de photophase, d.i. de reactie vernaline—anthocaline is, die door de korte dag begunstigd wordt.

Ons schema besproken in § 1 is bedoeld als universeel en moet dus ook gelden voor K.D.-planten, zoodat ook hier uit een stof B en een stof A de anthocaline (florigeen) B—A—B gevormd wordt. Bij deze planten heeft de vorming van bloemvormende stof echter geheel of bijna geheel alleen in het donker plaats. In dit artikel zullen we evenwel de photophase niet nader behandelen, doch hopen hierop spoedig elders terug te komen.

Terwijl bij onvoldoende gearowiseerde L.D.-planten (granen) de korte dag-behandeling versnellend op het optreden van de bloeirijpheid werkt, vertragen bij bloeirijpe lange dag-planten *te lange perioden van duisternis* de bloem-(aar-) aanleg, d.i. de reactie vernaline—anthocaline. Bij deze wordt B—A—B alleen in 't licht gevormd.

Bij bloeirijpe korte dag-planten heeft in de photophase een *te lange licht-periode* een vertragend effect op de bloemaanleg, omdat B—A—B alleen, of hoofdzakelijk in 't donker kan worden gevormd (vgl. sub II p. 14).

De optimale daglengte, waarbij K.D.-planten in bloei komen, hangt vaak af van de temperatuur, waarin de planten opgroeien of verblijven. Hiervoor zijn verschillende oorzaken aan te geven:

1°. is het zeer goed mogelijk, dat ook het verloop der interphase bij sommige K.D.-planten afhangt van de *aan de interphase voorafgaande* lage temperatuur. Ook de L.D.-plant wintertarwe (Carsten's V, Juliana) gedraagt zich alleen na voorafgegane lage temperatuur strikt als lange dagplant, doch kan zonder koudebehandeling, steeds groeiend bij hoge temperatuur, door tijdelijke K.D.-behandeling t.o.v. zijn aaraanleg versneld worden.

2°. is de temperatuur *gedurende de interphase* zeer belangrijk. RUDORF (38) vond, dat korte dag-planten sneller in bloei komen wanneer geweekte zaden van deze planten (soja, mais enz.) vóór hun verdere kieming aan hoge temperatuur (25° C) worden blootgesteld. Russische onderzoekers (40) vinden, dat zoodanig behandelde zaden ook onder lange dag, zelfs onder een 24 uur dag, kunnen bloeien. Hun photophase zouden deze planten dan na het zaaien

(in den donkeren grond) door kunnen maken, waarbij de duisternis dus in één dosis gegeven wordt, zoodat ze daarna indifferent voor het licht zouden zijn. Afgezien van de onwaarschijnlijkheid dat bij deze planten vernalase in de warmte zou ontstaan, is ook de „dosis duisternis in eens” bij kiemende zaden niet aan te nemen, daar voor het percipieeren van de photoperiodiciteit assimilerende bladen noodig zijn (MOSHKOV gecit. door CHOLODNY, 30; CAILLACHJAN, 6, e.a.). Volgens ons schema moeten we het effect van de warmte-behandeling in deze proeven dan ook niet in de thermophase, maar in de interphase zoeken. Evenals bij L.D.-planten: zomertarwes, b.v. Florence $\times$ Aurore, (zie p. 20) zal ook bij de K.D.-planten, die meerendeels van Zuidelijken oorsprong zijn, de vernalase genetisch meestal optimaal aanwezig zijn en dus de vernaline-vorming bij hooge temperatuur snel verlopen. Doordat in de bladerlooze plant de photophase nog niet kan intreden, wordt de vernaline-concentratie zeer hoog (latente bloeirijpheid) en kan de concentratie der anthocaline, ook onder de minder gunstige condities van lange dag, toch hoog genoeg worden voor den bloei. We mogen hier dus niet van warmte-jarowisatie spreken, daar de hooge temperatuur niet op de thermophase, maar op de interphase inwerkt; warmte-vernalisatie is hier de juiste term, daar de vernalinevorming door dit proces versneld wordt. Dat de photophase niet in de duisternis voltooid was en dat de sojaplanten na de warmte-behandeling volstrekt niet indifferent voor de daglengte geworden zijn, blijkt bovendien uit het feit, dat een korte dag-behandeling gedurende 15 dagen nog een verdere versnelling van 2—10 dagen geeft (38).

3°. is zeker in vele gevallen de temperatuur *gedurende de photophase* van invloed zooals PARKER en BORTHWICK (33) voor de K.D.-plant soja (var. Biloxi) en LANG en MELCHERS (24) dit voor de L.D.-plant *Hyoseyamus* vonden. ROBERTS en STRUCKMEYER (37) kweekten K.D.- en L.D.-planten continu bij verschillende temperaturen en vonden dat de photoperiodische reactie sterk beïnvloed werd door de temperatuur. Ook de meeste van hun proeven moeten verklaard worden door aan te nemen, dat de temperatuur de reactiesnelheid vernaline — stof B sterk beïnvloedt (vgl. p. 14) en bij een gegeven concentratie van vernaline bepaalt hoeveel B per tijdseenheid gevormd zal worden.

Waarschijnlijk heeft elk ras zijn eigen optimum temperatuur voor deze reactie.
In elk geval, wil men den invloed der temperatuur op de optimale daglengte onderzoeken, dan zal deze invloed op de afzonderlijke fasen moeten worden bestudeerd.

Ook bij de bestudeering van den invloed van stikstof op het in bloei komen van planten (v. DENFFER, 9), zal men, door dezen invloed gedurende de verschillende fasen te laten werken, wellicht te weten kunnen komen, hoe de stikstof op de afzonderlijke fasen werkt.

Ook de leeftijd van de plant kan de reactiewijze t.o.v. de daglengte wijzigen, een verschijnsel, dat in de literatuur „photoperiodische stemmingsverandering” genoemd wordt. We geven hiervan eenige voorbeelden:

a. Uit onze proeven en uit literatuur opgaven (EREMENKO, 11) bleek dat bij voldoende gearowiseerde tarwe de lange dag pas versnellend gaat werken,

nadat de plant een zekere „physiologische ouderdom” bereikt heeft; daarvoor is de plant ongevoelig voor de daglengte. We hebben dit verschijnsel verklaard door aan te nemen dat de inwerkingstijd (interphase) van de vernalase op de reactie protocaline—vernaline een bepaalden duur moest hebben om een drempelconcentratie van de vernaline (bloeirijpheid) te bereiken. Pas dan kan voldoende B gevormd worden, noodig om zich in het licht met A tot de bloemvormende stof te verbinden. In dit verband bespraken we de mogelijke betekenis der stabiele bladprimordia (p. 32).

b. Terwijl bij volledig gearowiseerde tarwes de leeftijd, waarop de plant gevoelig wordt voor L.D. in optimale temperatuur zeer spoedig bereikt kan worden, bv. bij Blanka 29 Mei-zaai binnen 12 dagen na het zaaien (p. 32), traineert het bloeirijp worden bij onvolledig gearowiseerde planten. Gedurende dit traineeren, dus voor de bloeirijpheid heeft bij deze planten een K.D.-behandeling een versnellende „photoperiodische nawerking”, bij bloeirijpe planten werkt ze vertragend op den aaraanleg. Ook hier treedt dus een stemmingsverandering als gevolg van toenemende physiologische ouderdom op. Het is echter onjuist te zeggen, dat voor wintertarwe of winterrogge de aaraanleg („first development of flowers”, 35, p. 585) door korte dag, de verdere aarontwikkeling door lange dag begunstigd zou worden (PURVIS, 34, Voss; 41). De stemmingsverandering t.o.v. de daglengte is immers reeds voltooid bij het intreden der bloeirijpheid (uiterlijk niet waar te nemen, vgl. p. 31), daar een verder voortgezette K.D.-behandeling remmend op den aaraanleg gaat werken. Voor volledig gearowiseerde wintergranen of voor zomergranen gaat de stemmingsverandering, uitgedrukt in het schema van PURVIS en GREGORY niet meer op, daar bij deze planten een korte dag-behandeling den aaraanleg niet versnelt doch remt.

c. Een voorbeeld van schijnbare verandering van stemming t.o.v. daglengte bij L.D.-planten is het volgende. Zoo vonden we in de reeds genoemde proefreeks (§ 6) dat bij 40 dagen gearowiseerde Blanka, 14 April 1938 gezaaid, het eerste microscopisch zichtbare schieten bij een 15—17 uur dag reeds na 47 dagen, bij een 12 uur dag na 69—78 dagen, bij een 8 uur dag na 83 tot meer dan 92 dagen plaats vindt. Het lijkt dus alsof de jeugdige plant een uitgesproken L.D.-plant is en bij toenemenden ouderdom het daglengte-gebied, waarvoor de plant gevoelig is, zich uitbreidt tot kortere daglengten. De werkelijke verklaring voor dit verschijnsel hebben we reeds hierboven besproken en ligt in het feit dat de reactie vernaline—anthocaline bij deze L.D.-planten door de L.D. alleen maar versneld wordt, terwijl ze ook bij K.D., zij het trager, verloopt. De daglengte heeft hier dus geen kwalitatief, doch slechts een quantitatief effect.

Een dergelijke stemmingsverandering, overeenkomende met het eerste voorbeeld bij L.D.-planten, kan men bij K.D.-planten terugvinden. Zoo reageeren soja (BORTHWICK en PARKER, 5) de eerste weken na het zaaien en jonge planten van Chrysanthemum (MOSHKOV, 30) niet op de daglengte; bloeirijpheid is blijkbaar dan nog niet bereikt. Deze ongevoeligheid moet op dezelfde wijze verklaard worden als bij tarwe en is een verder bewijs voor het bestaan van een interphase bij K.D.-planten; ze pleit wel zeer sterk tegen de hierboven besproken opvatting van WHYTE (45).

Een stemmingsverandering t.o.v. daglengte bij K.D.-planten meenen HARDER en v. WITSCH (20) gevonden te hebben bij *Kalanchoë Blossfeldiana*, die enkele maanden oud alleen bij een 9 uur dag in bloei komt, bij een ouderdom van 5 maanden reeds bij een 12 uur dag, indien 7 maanden oud zelfs bij een 24 uur dag bloeit. Ook Soja (BORTHWICK en PARKER, 5) vertoont dit verschijnsel, zij het in mindere mate. Men zou deze „stemmingsverandering” op dezelfde wijze als bij de L.D.-plant tarwe (3e voorbeeld) kunnen verklaren door weer aan te nemen dat op den langen duur onderdrempelige effecten zich summeeeren. Het is evenwel zeer goed mogelijk dat we hier met een echte stemmingsverandering te doen hebben.

In sommige gevallen kan de photoperiodische nawerking bij L.D.- en K.D.-planten volgens ons bloeischema quantitatief verklaard worden. Hiertoe leent zich bv. het cijfermateriaal van RASUMOV (36) goed, die de planten van gierst (K.D.-plant), Gerst en Haver (L.D.-planten) onderwierp aan een voorafgaand regime van K.D., gevolgd door L.D. en omgekeerd. Men kan hiertoe bij deze zomergranen de termijn opkomst—schieten verdeelen in 1. interphase (indifferent voor daglengte), 2. photophase (vertraagd of versneld door K.D. of L.D. naar gelang van de soort), 3. eind photophase tot begin schieten (indifferent). Indien men in de photophase één L.D. gelijkstelt aan n K.D. en de lengte van de photophase omrekent tot lange of korte dagen alleen, blijkt het dat voor elk der 3 graansoorten de lengte van de 3 termijnen onafhankelijk is van het gegeven regime, doch dat de lengte van een bepaalde termijn en ook het verhoudingsgetal n voor de verschillende graansoorten verschillend is.

§ 9. *Physiologische distributie en de groeifasen*

Men kan de aanwezigheid van groeifasen niet alleen door hun verschillende reactiewijze t.o.v. temperatuur en daglengte aantoonen, doch ook de studie van de physiologische distributie (1, 2) leidt tot de onderscheiding van verschillende groeifasen. Onder physiologische distributie versta ik niet alleen de distributie der assimilaten tusschen de verschillende organen, maar ook de distributie tusschen (regressie van) de toename in drooggewicht en toename in N, aschbestanddeelen of suiker van één orgaan. Op deze wijze was het mogelijk bij suikerbieten in het 1e jaar 3 successieve groeifasen te ontdekken, welker aanwezigheid nog op verschillende andere wijzen kon gestaafd worden; ook bij den aardappel (cijfermateriaal van WAGNER, 42) kan men door middel van distributielijnen successieve groeifasen onderscheiden. Zooals steeds, berusten deze groeifasen hoogstwaarschijnlijk eveneens op hormonale grondslag.

§ 10. *Jarowisatie, daglengte en schieten*

Hoewel men bij tarwe geneigd zou zijn als oorzaak van het schieten ook een ontstaan of een activatie der caulocaline door de koude aan te nemen, wijzen de feiten toch een andere richting uit. Dat er in de ongeschoten plant wel degelijk caulocaline aanwezig is, wordt bewezen door het eventueel zich ontwikkelen van een halmheffer; bij onze planten waren degenen met een halmheffer een blad ten achter. Het eerste begin van schieten (dat pas na het uittellen van de bladen der plant kan geconstateerd worden), heeft volgens

onze waarnemingen plaats op een zeer bepaald, vroeg ontwikkelingsstadium der aartjesprimordia en wordt hoogstwaarschijnlijk veroorzaakt door een plotselinge stijging der netto auxine-productie bij den aanleg dezer primordia (3); correlatief hiermee verbonden is het ophouden der knopvorming en der uitstoeling. Dat het begin van schieten en het ophouden der knopvorming, die bij den aaraanleg optreden, via de auxine met elkaar gecorreleerd zijn, maken de volgende feiten waarschijnlijk:

1°. kan men door den aaraanleg door middel van K.D. te vertragen, niet alleen het schieten, doch ook de knopremming tijdelijk verhinderen en tevens de uitstoeling laten voortduren,

2°. kan men door de jonge aar te verwijderen verdere stengelgroei verhinderen en tevens nieuwe uitstoeling te weeg brengen (3).

3°. kan men, zooals op p. 41 besproken werd, de rol die de aar speelt bij de lengtegroei van de halm, grootendeels vervangen door indolylazijn-zuur-lanoline pasta.

De aartjesprimordia, die eigenlijk zijknoppen in de oksels der bracteeën zijn, gedragen zich dus identiek met de vegetatieve zijknoppen van andere planten b.v. boonen. Ook deze zijknoppen scheiden geen auxine af, zolang ze zich niet ontwikkelen; zoodra echter, b.v. door het verwijderen van den eindknop, deze zijknoppen zich beginnen te ontwikkelen, gaan ze auxine produceeren (31, 39). Volgens onze voorstellingen is dus niet de caulocaline, doch de auxine beperkende factor voor het beginnen van het schieten. Waarnemingen aan in den herfst gezaaide wintergranen wijzen er op, dat de minimum temperatuur van auxine-productie (schieten en knopremming) hooger ligt dan die van den aaraanleg (reactie vernaline—stof B en celdeeling).

Bij planten, die in den korten dag van het voorjaar een latente bloeirijpheid en dus een remming van den aaraanleg doormaken (herfstzaai van winter-tarwes, vroege zaai van zomertarwes) wordt het halmgetal dus groot. Ook hier blijkt dus weer het groote belang voor de opbrengst van de latente bloeirijpheid (vroege zaaïen). Het halmgetal kan klein blijven (bij eenzelfde plantdichtheid):

1e. door te late zaai van zomertarwes, waarbij reeds op jeugdigen leeftijd van de plant aaraanleg en, daarmee samengaande, verhoogde auxine-productie en het *ophouden der uitstoeling* optreedt.

Het afsterven van jonge stoelen, dat optreedt na schieten en het snel gaan groeien van den hoofdhalm + eenige stoelen, is een verschijnsel dat steeds optreedt bij normale zaai. Dit moet verklaard worden doordat de halmen, die verder in hun ontwikkeling zijn dan latere zijhalmen en een hooger auxine-productie van hun aar bezitten, daardoor de verdere ontwikkeling van deze zijhalmen remmen. Ook bij andere planten vindt men voorbeelden van remming van een minder ontwikkelden door een sterker ontwikkelden zijknop (31, 39). Daar in het algemeen sneller groeiende organen tevens stikstofhoudende bestanddeelen aan minder snelgroeiende organen onttrekken (voorbeelden hiervan in I, p. 262) worden de jonge stoelen door de zich snel ontwikkelende halmen uitgezogen en sterven af.

2e. door onvoldoende jarowisatie en te langen dag van te laat gezaaide winter- of overgangstarwes; goede voorbeelden hiervan geven tabel 2, 3a en Fig. 3, waarin *minder planten schieten*, naarmate minder koude of korte dag gegeven wordt. Bij de planten, die slecht schieten, moet men aannemen dat de hoeveelheid bloemvormende stof suboptimaal is, hetwelk tot uiting komt niet alleen in de geringer quantiteit der pakjes aan de aren, die nog gevormd worden, doch ook in de slechter physiologische qualiteit der aartjes-primordia, later in die der geslachtsorganen, die zodoende minder auxine afscheiden. Hierdoor vertoont, tengevolge van het kort blijven van het bovenste halmlid, de aar neiging in de scheede te blijven zitten. Zeer fraai was dit ook te zien bij Juliana in het zaaitijden-proefveld 1944, waarvan evenwel helaas de meeste gegevens verloren gegaan zijn door de oorlogshandelingen. Bij de 12 April-zaai was de aarsteel van $4-0 < 4-2 < 4-4$ en nam dus toe naarmate de plant door den korten dag beter gevernaliseerd was en vroeger in aar kwam. Dat dit langer worden van de aarsteel niet alleen het gevolg is van het op een vroeger datum in aar komen, werd bewezen door het feit dat het 12-0 object van de 24 Mei-zaai, dat zich als zomertarwe gedroeg (p. 17) en op 27 Juli (64 dagen oud) in aar kwam, een langer aarsteel had dan het 4-2 object van de 12 April zaai, dat op ongeveer denzelfden datum, 29 Juli (108 dagen oud) in aar kwam.

Volgens onze beschouwingen regelt dus vóór den bloei het eindvegetatiepunt, eerst als zoodanig, later in den vorm van aaraanleg en van geslachtsorganen, de groei en ontwikkeling van de geheele plant:

a. doordat het na den aaraanleg auxine afscheidt, die in de daaronder gelegen vegetatieve deelen lengtegroei van den halm en het ophouden van knopvorming en uitstoeling veroorzaken;

b. doordat na den aaraanleg minder phyllocaline gevormd wordt, iets dat zich uit in het meer xeromorphe karakter der zich strekkende bladen (stengelbladen) en der zich vormende bracteeën (p. 42). Deze xeromorphie is dus een gevolg en niet de oorzaak der progressieve ontwikkeling.

Verschillende onderzoekers (o.a. 8, 29) hebben waarschijnlijk gemaakt dat auxine als attractiecentrum voor voedselstoffen kan fungeren. Ook eigen proeven met ontknopte tulpen in 1939 wijzen geheel in dezelfde richting, daar de bloemstelen, die lanoline pasta + indolylazijnzuur op de snee vlakke ontvingen (om de 2-3 dagen ververscht), niet alleen vaak een even snelle of nog sneller groei vertoonden dan de intacte planten, maar ook een dikker, krachtiger bloemsteel (zwaarder per cm) vertoonden, terwijl de contrôleplanten met waterpasta weinig groeiden en veel slanker bleven dan de intacte of behandelde planten (verder ongepubl.). Het is daarom waarschijnlijk, dat de auxine, die na de bevruchting van planten in het groeiende eitje aanwezig is (17), en die bij tarwe blijkbaar binnen de vrucht blijft¹, de verdere groei en vulling van de korrel regelt.

¹ Dit is waarschijnlijk niet zoo bij boldragende monocotylen, o. a. tulpen en andere planten met postflorale verschijnselen in de vegetatieve deelen der plant (zie verder 1, p. 329).

Terwijl vóór den bloei het groeipunt dus ten gunste van de vegetatieve plant werkt, houdt na de bevruchting deze auxine-afscheiding naar de vegetatieve deelen op en blijft de auxine binnen de korrel en slechts ten bate van de korrel werken. De verschijnselen na de bevruchting, bestaande uit een waterverlies in blad en stengel, in een „catabolische impuls” (1, p. 258, 326), die zich uit in een afbraak van N-verbindingen in de vegetatieve deelen en in een monopoliseeren van stikstofverbindingen en koolhydraten door de groeiende korrel, werden reeds in mijn tarweboek allen teruggebracht tot het feit dat van dit oogenblik af het eindvegetatiepunt virtueel verloren is voor de vegetatieve plant. Hierbij werd een nauw verband gepostuleerd tusschen de afscheiding van een auxine-complex naar en ademhaling in de vegetatieve deelen (ibid. p. 137, 327 e.v.). Deze postflorale verschijnselen leiden tenslotte tot den dood der vegetatieve plant.

IV. SLOTBESCHOUWING

In ons bloeischema zijn er voor het in bloei komen 6 stoffen werkzaam: vernalase, protocaline, vernaline, stof A, stof B en anthocaline. Zooals hierboven (p. 3 en 12) reeds vermeld werd, is de vorming van vernaline, anthocaline (florigeen), stof A en stof B reeds in de literatuur verondersteld; nieuw zijn de begrippen: protocaline en vernalase.

Wij hebben verondersteld dat door de jarowisatie van zaad of jonge plant een enzymachtige jarowisatiestof zou ontstaan, die we vernalase genoemd hebben en die gedurende een minimum periode, de interphase, op de reactie protocaline—vernaline moet werken om de drempelwaarde der vernaline-concentratie te bereiken. De school van RICHTER (40) beschouwt de verandering, door de jarowisatie in het vegetatiepunt teweeggebracht als een verandering van het protoplasma, die o.a. met kleuringsmethoden aan te toonen zou zijn (zie ook WORT, 46); volgens deze beschouwingswijze zou er door de koudebehandeling dus geen hormoon (of enzym) gevormd worden dat men kan isoleeren en waarmee men onbehandelde korrels of planten bloeirijp kan maken (GERHARD, 15). Het is dus mogelijk dat de vorming van „vernalase” een beschrijving is van een progressieve verandering van het protoplasma, die de reactie protocaline—vernaline begunstigt. Daar evenwel de gevolgen van de natuurlijke jarowisatie pas in het voorjaar bij hooger temperatuur optreden en er een temperatuur- en een tijd-factor (interphase) in het spel zijn, lijkt ons de enzymnatuur der vernalase aannemelijker.

Ook PURVIS en GREGORY (35) nemen als nawerking van de jarowisatie een periode aan, die men met onze interphase zou kunnen vergelijken. In deze periode zou hun jarowisatiestof „A”, gedurende de jarowisatie ontstaan, autocatalytisch hun „stof B” vormen en zouden de stabiele en labiele blad-primordia gevormd worden. In dit opzicht zou de „stof B” van PURVIS en GREGORY overeenkomen met onze vernaline waarvan de vorming sneller is naarmate meer koude voorafgegaan is. Terwijl in deze oudere opvattingen deze stof *rechstreeks* door de koude wordt gevormd, ontstaat in ons schema de vernaline uit een algemeene moederstof, de protocaline en wordt slechts *zijdelings* gecatalyseerd door de enzymachtige jarowisatiestof, de vernalase. Aan den anderen kant is in het schema van PURVIS en GREGORY niet alleen hun „stof B”, doch ook hun „stof C” vergelijkbaar met onze vernaline, daar „under short day conditions C will tend to accumulate” (ibid. p. 588); ook in ons schema kan, bij onvoldoende gejarowiseerde tarwes, de vernaline door een K.D.-behandeling gestuurd worden (§ 4). Deze „stof C” zou echter tevens bloemvormende stof zijn, zijnde „responsible for the early stages of flower initiation” (p. 588), terwijl „the substance D leads to further development of the spikelet” (p. 588). Het is dus niet mogelijk het schema van PURVIS en GREGORY in ons schema te „vertalen”.

Hoewel we op p. 8 nog verscheiden bezwaren tegen het schema van PURVIS en GREGORY besproken hebben, is toch de grondgedachte in beide schema's hetzelfde: *het proces dat aanleiding tot aar (bloem) aanleg geeft, is te beschouwen als een kettingreactie met schakels (physiologische groeifasen) die elk gekenmerkt worden door de productie van een bijzondere stof.*

In ons schema namen we 3 groeifasen aan: 1. de thermophase (koude) die vernalase vormt, 2. de interphase (warmte + event. K.D.), die vernaline vormt en 3. de photophase (warmte + optimale daglengte), waarin de bloemvormende stof of anthocaline (florigeen) gevormd wordt.

Het bereiken der bloeirijpheid is een keerpunt in de progressieve ontwikkeling der planten en een nauwkeurige definitie van bloeirijpheid is zeer vruchtbaar gebleken bij de verklaring van allerlei bloei-problemen. Hierbij was tevens een consequente toepassing van het begrip „interphase” noodig: bloeirijpheid is bereikt zodra de, in de interphase gevormde, vernaline een drempelwaarde bereikt heeft. Deze drempelconcentratie is noodig, opdat na dit moment, in de warmte + L.D. der photophase voldoende stof B gevormd kan worden voor een snelle vorming der bloemvormende stof B—A—B in het licht, die voert tot een snelle aar (bloem)aanleg (zweeling der interbracteale ruimten). Het moment van het bereiken der bloeirijpheid is gemakkelijk te bepalen, daar van dat moment af een K.D.-behandeling remt.

Bij volledig gejarowiseerde planten hangt de duur der interphase af van de temperatuur die de snelheid van de enzymatische reactie protocoline—vernaline bepaalt. Wij bespraken de minimum-duur van deze phase bij laatgezaaide zomertarwes, waar bloeirijpheid reeds twee weken na het zaaien bereikt kan zijn (p. 32).

Bij onvoldoende gejarowiseerde, laat gezaaide, wintertarwes treedt de bloeirijpheid pas zeer laat, na lang treuzelen, in, omdat bij de nog lage concentratie van de vernaline, niet voldoende B geleverd kan worden voor de vorming van de bloemvormende stof B—A—B; onder L.D. wordt echter veel lichtgevoelige B—A gevormd, waarvan B door het licht wordt vernietigd, zoodat de vernaline weglekt en deze slechts zeer aarzelend de drempelconcentratie der bloeirijpheid kan bereiken. Onder een K.D.-regime wordt de photophase echter gedeeltelijk geblokkeerd en kan de vernaline ongestoord de drempel der bloeirijpheid bereiken. Terwijl bij zulke objecten onder L.D. de thermophase, interphase en photophase dooreenloopen, blijft het begrip bloeirijpheid ook hier zijn waarde behouden (§ 3). Men zou evenwel ook kunnen zeggen, dat de *eigenlijke photophase* die, volgens definitie, in warmte + L.D. snel tot aaraanleg voert, pas na het intreden der bloeirijpheid, dus na de voltooiing der interphase, begint; immers vanaf dit moment remt een verder voortgezette K.D.-behandeling. Deze opvatting zou dus ook hier overeenkomen met de oorspronkelijke idee van LYSENKO, dat een volgende phase pas kan worden ingegaan nadat de vorige voltooid is, of in ons geval, nadat in de interphase de vernaline een drempelwaarde bereikt heeft. Wanneer men de *snelheid van tot aaraanleg komen* in het oog vat, is deze opvatting hier zeker de juistere, daar bij voortgezette K.D.-behandeling de versnelling in een vertraging omslaat. We zagen hiervan duidelijke voorbeelden in tabel 2 (Juliana, 28 April 1943 gezaaid), waar 8 weken K.D. versnelt t.o.v. 6 weken K.D., doch 12 weken K.D. remde; hetzelfde is in tabel 3b (Chanteclair) te zien, waar de grens tusschen K.D.-versnelling en K.D.-remming met een dikke lijn is aangegeven. Wanneer men echter niet de snelheid van tot aaraanleg komen beschouwt, maar het *totaal aantal halmen dat omhoog gaat*, is er bij zulke late zaaitijden van onvoldoende gejarowiseerde veld-objecten, geen omslag van het K.D.-effect, daar niet alleen de K.D.-versnelling (het bloerijp maken der planten) maar ook de K.D.-remming

(latente bloeirijpheid) het halmgetal vermeerdert (vgl. § 10). Wij maakten een scherp onderscheid tusschen koude-vernalisatie, die we volgens LYSENKO, den ontdekker van het verschijnsel dat we de koude reeds aan het pas gekiemde zaad vóór het planten kunnen geven, liever jarowisatie noemen en de K.D.-vernalisatie. Hoewel de koude-behandeling en de K.D.-behandeling bij tarwe beiden het intreden van de bloeirijpheid vervroegen, werkt de jarowisatie immers in de thermophase (vorming van vernalase), terwijl de K.D.-vernalisatie in de interphase werkt (verhinderend van het weglekken der vernaline). We moeten hieraan toevoegen dat in de literatuur de term vernalisatie vaak misbruikt wordt voor allerlei verschijnselen, die wel de bloei vervroegen doch die buiten de vernalisatiephase plaats grijpen. Zoo is b.v. de term photovernalisatie, waarmee bedoeld wordt het vervroegen van de bloemaanleg door een geschikte daglengte in de photophase, een onjuiste term, die aanleiding geeft tot verwarring.

We kunnen de hierboven besproken minimumduur der interphase nu ook in verband brengen met het minimum bladaantal. Bij eenzelfde, dus ook bij een optimum jarowisatie, komt met deze minimum looptijd der reactie protocaline—vernaline ook een minimum looptijd der reactie protocaline—phyllocaline overeen (p. 41), zoodat tot op het moment van bloeirijpheid een minimum hoeveelheid phyllocaline gevormd is, d.i. een minimum aantal bladprimordia aangelegd zijn. Indien vanaf dit moment warmte + L.D. gegeven wordt, treedt snel zwelling der i.br.r. op; tengevolge van het snelle verbruik van anthocaline wordt de reactie naar rechts verschoven, zoodat er te weinig phyllocaline gevormd wordt en de bladprimordia niet meer tot blad uitgroeien doch bracteeën blijven. *Zoodoende wordt er, mede afhankelijk van de daglengte, een minimum aantal bladen gevormd.* Dit minimum aantal bladen was bij normale lengte van den zomerdag (15—17 uur) meestal 7 soms 6 bladen (tabel 5), bij Hard Federation onder continu licht bij 22 of 26° C zelfs 5. In dit laatste geval was dus ook de duur der latente bloeirijpheid, d.i. de periode van bloeirijpheid tot het moment der afsluiting van het bladaantal (in Fig. 1 als bracteeën-lijn aangegeven), eveneens minimum. *Hierbij is het bereiken der bloeirijpheid dus niet het gevolg van een zekere quantiteit vegetatieve ontwikkeling die eerst moet plaats hebben*, doch beide, de periode tot de bloeirijpheid en de hoeveelheid vegetatieve ontwikkeling, zijn met elkaar gecorreleerd via den looptijd van bovengenoemde reacties.

De definitie van PURVIS en GREGORY (35): „„Ripeness to flower” may therefore be said to have been attained when seven leaf primordia are present” (p. 580), geldt dus alleen voor graanplanten waarvan het zaad genetisch of kunstmatig volledig gejarowiseerd was en voor een bepaalde daglengte. Bij onze definitie, die een plant bloeirijp noemt, zoodra de vernaline een drempelwaarde bereikt heeft (p. 12) en een lange dag + warmte snel tot aaraanleg voeren (p. 5), hangt het tijdstip van bloeirijpheid af van de duur noodig voor thermophase + interphase en hangt het aantal bladen af van de duur der thermophase + interphase + periode van latente bloeirijpheid. Hiermee wordt het begrip „minimal leaf number” (PURVIS en GREGORY), een aantal dat wij stabiele bladprimordia noemden, ontgaan van:

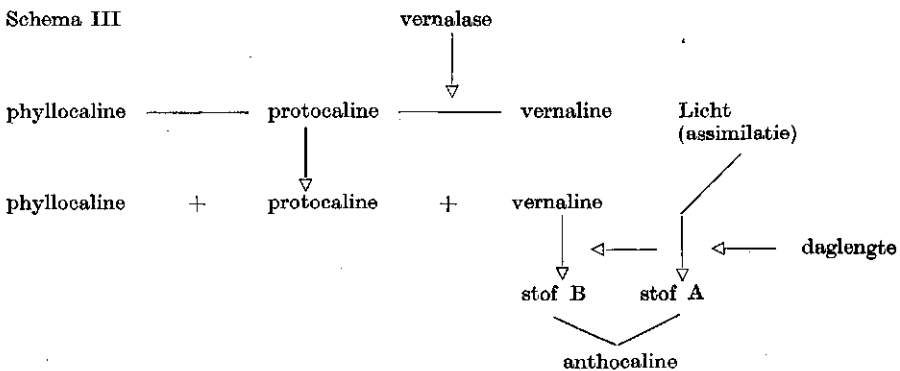
1. een constant minimum te zijn, daar dit aantal van temperatuur in interphase en photophase en van daglengte en ras (tabel 6) afhangt;
2. zijn algemeen verband met de bloeirijpheid.

Wij hebben dit begrip evenwel voorloopig gehandhaafd, daar de plant gedurende de ontwikkeling der eerste 7 bladprimordia bijzonder gevoelig blijkt te zijn voor temperatuur (p. 19) en daglengte (p. 31).

Daar een minimumduur der interphase tevens een vroegst mogelijke bloeirijpheid beteekent, kunnen we nu ook begrijpen waarom bij volledig gejarowiseerde planten de gevoeligheid voor L.D. eerst ontstaan kan na het voltoeien van den aanleg van het minimum aantal bladen, een mogelijkheid, die we op p. 32 opperden.

Daar voor het niet schieten van planten, die nog geen aartjesprimordia gevormd hebben, volgens ons niet de caulocaline, doch de nettoproductie van auxine, beperkende factor is (§ 10), bieden onze proeven geen aanknoopingspunten t.o.v. de caulocaline, die volgens WENT (44) in de wortel zou gevormd worden.

Voor het bestaan van een moederstof der calines spreken niet alleen de deducties uit ons bloieschema maar ook de regel der physiologische distributie. Omtrent het chemische karakter van zulk een moederstof kunnen we alleen vermoedens uiten. Het zou natuurlijk mogelijk zijn, dat het een eenvoudige stof was, waaruit de verschillende calines voor blad, wortel, stengel en bloem (de laatste via de vernaline) werden gesynthetiseerd met behulp van enzymen (o.a. vernalase), die synthetiseerend werken. Het is evenwel ook mogelijk dat deze protocaline een zeer ingewikkeld molecuul is, waarvan deelen losgemaakt kunnen worden met behulp van afbrekende enzymen (o.a. vernalase), die dan zelfstandig als orgaanvormende stoffen, als organisators kunnen werken, evenals dit o.a. het geval is bij *Chlamydomonas* (23). Hierbij zou de protocaline dan mogelijk de rol van een drager der specifieke calines kunnen vervullen. Indien we ons verder beperken tot blad en bloemaanleg, zouden we ons schema zoodoende kunnen vereenvoudigen tot :



De afsplitsing der vernaline zou dan versneld worden door het enzym vernalase. Na de afsplitsing der vernaline zou de daglengte, lange dag voor

L.D.-planten, korte dag voor de K.D.-planten, het ontstaan van anthocaline begunstigen. Aan den eenen kant is het bestaan van een gepreformeerd reuzen-molecuul in het vegetatiepunt en primordia aantrekkelijk door de grootere eenvoud van voorstellingswijze, die bovendien aansluit bij die van MOEWUS en KUHN voor *Chlamydomonas*, maar aan den anderen kant heeft men juist door deze nauwkeuriger gedachtebepaling een aantal hulphypotheses noodig, die men bij de voorstelling van protocoline als moederstof der calines kan ontberen.

Wij meenen in ons artikel aangetoond te hebben dat men uit het schema, waarin de calines door reversibele chemische reacties uit een moederstof ontstaan, de veelvuldige verschijnselen van den bloei, hier speciaal bij tarwe, kan deduceeren en dat daarom dit schema als voorloopige werkhypothese waarde heeft.

Ten eerste heeft dit schema waarde voor het vinden van de optimale condities voor het geheele ontwikkelingsverloop, i.e. de bloei, niet alleen kwalitatief (snelheid van in bloei komen), doch ook kwantitatief (aantal pakjes per aar, aantal bloemen). Het belang van ons schema is, dat het niet slechts geldt voor tarwe, maar dat het ook toepasselijk is op alle K.D.- en L.D.-planten.

Ten tweede kan men door de hier uitgevoerde fasenanalyse niet alleen de algemeene uitwendige factoren leeren kennen, die bij elk ras den afloop der opeenvolgende fasen beheerschen, maar ook de verschillen in reactiewijze, welke de verschillende rassen — phase bij phase — op deze uitwendige omstandigheden, d.w.z. op het momenteel heerschende locale klimaat, vertoonen.

Uit het feit dat bij eenzelfde bemestingstoestand de vroegheid (p. 42) en de eindopbrengst (2, 3) resultanten zijn van de reactiewijzen in de successieve fasen, blijkt reeds het belang dezer physiologische factorenanalyse.

Bij eenzelfde voorgeschiedenis zijn evenwel de verschillen in reactiewijze in de successieve fasen bij verschillende rassen terug te brengen op verschillen in de inwendige structuur (KLEBS, 21), die weer door genetische factoren worden bepaald. Deze genetische factoren, die in direct oorzakelijk verband staan met de erfelijke physiologische factoren, kunnen dus nader gepreciseerd worden met behulp van ons bloeischema. Zoo kunnen we de verschillende physiologische factoren, die de vroegheid bepalen, nu ook van een genetisch standpunt beschouwen:

1°. De genetische aanwezigheid van een grooter of kleiner hoeveelheid „actieve vernalase” in het zaad. Daar er een gradueele overgang bestaat tusschen extreme wintertarwes (Carsten's V) en extreme zomertarwes (Florence x Aurore), wordt de koudebehoefte meestal wel door meerdere genetische factoren bepaald. Physiologisch kan men dit wellicht zoo uitdrukken, dat er naast de al of niet aanwezigheid van het enzym andere physiologische factoren, zooals de aanwezigheid van activatoren of inhibitoren of de redoxpotentiaal invloed uitoefenen op de „activiteit” van het enzym. Alle genen samen bepalen de hoeveelheid „actieve vernalase” (waarin alle „polygene” physiologische factoren verdisconteerd zijn), die aanwezig is na een bepaalde behandelingsduur met een bepaalde lage temperatuur (winter- en zomervormen).

2°. De hoeveelheid vernaline per eenheid van tijd bij een bepaalde temperatuur gedurende de interphase gevormd, hangt tevens af van de optimum en minimum temperatuur der werkzaamheid van het enzym vernalase, dat de reactie protocoline—vernaline catalyseert (of dat het reuzenmolecuul uiteen doet vallen). Ook dit optimum en minimum zullen door een apart gen beheerscht worden (verschil in vroegheid van rassen, die eenzelfde koude-behoefte bezitten).

3°. De reactie in de photophase wordt niet door slechts één gen beheerscht dat het L.D. of K.D.-karakter van de plant bepaalt, maar, daar ook hier een gradueele overgang tusschen beide groepen van planten bestaat, zal ook de reactie op de photoperiodiciteit door meer dan één gen worden bepaald. Zoo zal b.v.

4°. ook de optimum temperatuur voor de reactie vernaline—stof B (p. 44) zeker op een aparte genetische basis berusten.

Hoewel we in dit artikel de photophase slechts oppervlakkig geanalyseerd hebben, maakt ook de laatst beschikbare literatuur over dit onderwerp (18, 19, 28) het waarschijnlijk, dat in de photophase zich ingewikkelde processen afspelen en deze phase dus door meerdere factoren, fysiologisch en genetisch, bepaald wordt. In een volgende publicatie hopen we een nadere verklaring der verschijnselen in de photophase te geven.

Op deze wijze blijkt het dus mogelijk door middel van een fysiologische factorenanalyse, die experimenteel uitgevoerd kan worden, tot een meer doelbewuste genetische factorenanalyse te komen, b.v. van vroegheid. Indien men de fysiologisch-genetische samenstelling van een bepaald ras kent, kan men hiervan gebruik maken b.v. voor het verkrijgen van extreme winter-tarwes en vroege tarwes door selectie of kruising onderling of door inkruising met wilde vormen enz.

Algemeen gesproken, is dus het vinden van groeifasen bij bepaalde cultuurplanten en het bepalen van de reactiewijze van het ras op het locale klimaat dat heerscht gedurende de verschillende groeifasen, fasen die op fysiologisch-hormonale grondslag gebaseerd zijn, uiterst belangrijk voor het kweken van rassen, die ideaal aangepast zijn aan dit klimaat.

SUMMARY: FLOWERING AND FLOWERING HORMONES, ESPECIALLY IN WHEAT

In the years 1939—1944 field- and pot experiments were carried out on the problem of shooting and flowering of wheat; 10 wheat varieties of varying cold requirement were used. Planting date, duration of yarowisation (on the seed or on the young plant), short-day treatment (duration of treatment and length of photoperiod) etc. were varied. The development of more than 1500 growing points was examined microscopically.

In stead of presenting our experimental results first, a theoretical part which is the final outcome of all our experiments, is allowed to precede the experimental part. A diagram of progressive development is suggested (p. 10,12) which not only explains the results of our experiments and other results on wheat in literature but which is also valid for other L(ong) D(ay) and K(short) D(ay) plants. Similarities and differences with the hypothesis of LYSENKO and that of PURVIS and GREGORY are discussed. In our scheme the progressive development up to the moment of initiation of spikelet (inflorescence)-primordia is considered as a chain-reaction with 3 links (physiological phases of growth). Each link is characterized by the production of a specific substance:

1. thermophase (cold) by an enzymelike yarowisation-substance which we call „vernalse“,
2. interphase (high temperature + event. K.D.) by the „vernaline“ and,
3. photophase (high temperature + optimal day length) by the ear (flower) forming substance.

We postulated the existence of specific hormones for the initiation and further organisation of each organ and accepted F. W. WENT's nomenclature of these substances: leaf (phyllo)-, root (rhizo)-, stem (caulo)-, ear or flower (antho)-forming hormone (caline). We assumed furthermore the different calines to be formed by reversible reactions from one mothersubstance, the protocaline. The elongation of the organs takes place through the action of auxin (scheme on p. 10).

The reaction protocaline—>vernaline is catalysed by a higher or lower concentration of vernalase. For a normal course of progressive development the final product of the interphase has to reach a certain critical level before the photophase can be entered upon (scheme on p. 12.) The vernaline can, according to its concentration, daily deliver a certain amount of a light-sensitive substance B, which can combine with a substance A, produced during photosynthesis, to form either the light-sensitive combination B—A or the

light-stable flower forming substance $\begin{array}{c} B \\ | \\ B \end{array} \rangle A$ or B—A—B (anthocaline, florigen).

From this scheme 10 different deductions are derived. In the sections 1—10 of the Experimental Part we tried to prove the correctness of these deductions experimentally. First we gave the following definitions:

Ripeness to flower in L.D. and K.D. plants is reached as soon as the concentration of vernaline, formed during the interphase, has attained a critical level, thus completing the interphase (p. 12). After this turning point in the progressive development has been reached, the vernaline under appropriate temperature and daylength (photophase) can daily deliver enough substance B required for the combination with substance A to form the flower-forming substance B—A—B. In such L.D. plants the production of substance B/production of substance A is supposed to be 2,0, so that the combination of B and A to form B—A—B can take place in the light, no B—A being formed. Conversely in such K.D. plants this quotient presumably lies between 1,0 and 2,0; therefore in these plants the formation of flower forming substance takes place largely or entirely in the dark. The photophase will be discussed more in detail in another paper.

After the concentration of vernaline has reached a certain critical level, the initiation of spikelet (flower)-primordia can then rapidly take place, in L.D. plants under long days (p. 5), in K.D. plants under short days (p. 43). In L.D. plants a short-day treatment after ripeness to flower has been attained, defers the initiation of these primordia; the plant then passes into a period of *latent ripeness to flower*.

The primordia which PURVIS and GREGORY call *labile primordia* can, depending on external conditions, develop into either leaves or bracts. Furthermore we distinguish:

stable leaf primordia which always grow out into leaves. While PURVIS and GREGORY found this minimal number of leaves for rye to be 7, we found this number for wheat to be 5—7, depending on variety, temperature and daylength;

stable bract primordia which never grow out into leaves but always remain bracts. PURVIS and GREGORY found this number for rye to be 25, for wheat a number of 25—27 was found in our experiments. This number too probably depends on external conditions.

The *labile primordia* are $\frac{3}{4}$ to $\frac{1}{4}$ -, the bract primordia are always $\frac{1}{2}$ -amplexicaul, having at the open side a bare space on the axis. This free space of primordium $n + 1$ between primordium n and $n + 2$ we call *interbracteal space* (i.br.r.). These spaces may remain flat for a considerable time, especially in plants under short-day treatment or in insufficiently yarowised winter wheats. Only after the i.br.r. have started swelling, a „double ridge” (according to the nomenclature of PURVIS and GREGORY) arises. However at this moment the bract-character of the subtending labile primordium is fixed i.e. it cannot grow out to a leaf any longer.

One of the main points of the flowering problem in wheat is the question why an insufficiently yarowised winter wheat, if sown late (in long day and high temperature), shoots very sluggishly or not at all. According to our scheme this must be due to the fact that either the concentration of vernalase or that of vernaline remains too low. Table 2 shows that in Juliana, a January I-wheat¹ at the end of September no shooting had occurred in 0—0¹ (planting date

¹ January I-wheat etc. is the nomenclature according to FEEKES (12); for the significance of 0-0 etc. see p. 8 footnote 1.

April 14, 1942), 5—0 (April 28, 1942), 6—0 (April 28, 1943), 8—0 (May 28, 1943). If Juliana is planted on May 28, the seed has to be yarowised during at least 10 weeks (table 2); after a yarowisation for 12 weeks this winter wheat behaves as a spring wheat and comes into ear (64 days after planting) at the same time as the spring wheat Blanka, sown at the same date. The vernalase concentration is then about optimal.

The effectiveness of yarowisation on the young plant was demonstrated in table 1, which shows the development of Juliana, 0 or 6 weeks yarowised on the seed and 0, 2, 4 or 6 weeks yarowised on the young plant (in the icebox at $+2^{\circ}\text{C}$ from 5 PM—7½ AM), when planted on April 13, April 27, May 12 or May 25, 1943. The main result of this experiment is the fact that in the 6 weeks yarowised objects, planted on May 12, shooting occurred only if the young plants had stayed in the icebox for 14 nights; also the total number of leaves was reduced. From these experiments and from data in literature (EFEJIN) it was concluded that the initiation of the stable leaf primordia has to take place under low, i.e. under not too high a temperature.

Whether the vernalase concentration is optimal, depends therefore also on the planting date of a given variety. Even the development of spring wheat (Blanka, table 3c, Carma p. 19) which genetically has a nearly optimal vernalase concentration in its seed, can be speeded up by a yarowisation of 1—2 weeks, if planted late enough.

Not only temperature during early development but also day length is an important factor in shooting of late-sown, insufficiently yarowised winter or semi-winter wheat. In such objects under long day and high temperature the vernaline concentration remains low, ripeness to flower is late in being attained and so is the initiation of spikelet primordia. We postulated that in such objects there were at least two reasons why in the interphase the vernaline leaches away, thereby preventing its accumulation. The most important reason is that in such plants, the vernaline concentration being low, not enough B can be delivered daily, resulting in the formation and destruction of a light-sensitive combination B—A. By blocking the long day the vernaline can accumulate under short days and can freely attain its critical level (K.D.-vernalisation). Therefore a sharp distinction was made between cold-vernalisation, which we prefer to call yarowisation after LYSENKO and K.D.-vernalisation since short-day vernalisation favours the reaching of ripeness to flower in the interphase, whereas yarowisation increases the vernalase concentration in the thermophase.

The optimal duration of short-day vernalisation (day length of 9 hours) depends not only on the degree of yarowisation — depending itself on variety and duration of cold-treatment — but also on the planting date (tables 2 and 3). The lower this degree, the longer K.D.-vernalisation is required, since the amount of vernaline formed — also the critical level of vernaline — is a function of the product of the concentration of the enzymelike vernalase and the duration of its action upon the reaction protocoline—>vernaline. Even in winter wheats a K.D.-treatment of two weeks may speed up progressive development (Juliana 0—2 planted on March 24, table 2); the autumn wheat Carsten's V 0—2, planted on the same date, came into ear and seed whereas

0—0 remained grass (3). This result and also identical results with Chanteclair (table 3b), Bersée (p. 25) and Yeoman (table 3a) are contrary to the viewpoint of PURVIS and GREGORY inasmuch as the whole complement of 25 labile primordia is not yet initiated at the end of this treatment.

For the planting date of April 28, 1943 Juliana (January I-wheat) 6—8 was in advance of the object 6—6 but the stage of development of 6—12 was lower than that of 6—8 (table 2), proof that ripeness to flower occurred before August 2. In Yeoman (February I-wheat) planted on May 4, 1943 short-day vernalisation was very marked in the objects 0, 2, 4 and 6 weeks yarowised (table 3a). In the (March II) semi-winter wheats Chanteclair and Bersée no vernalising effect was obtained for a planting date of May 12, 1942 and May 15, 1941 resp. If planted however on May 29, vernalisation was evident in Chanteclair (table 3b) in the objects 0 and 4 weeks and in Bersée in the objects 0 and 3 weeks yarowised. Objects yarowised for a longer time did not show any short-day acceleration on that planting date, nor did the spring (April)-wheat Blanka, non-yarowised, which even showed a retardation (table 3c).

The behaviour under short-day vernalisation of Yeoman (1943) was predicted from that of Chanteclair (1942), a planting date of May 4 for Yeoman (February I-wheat) meaning a planting date 2 weeks later than the May 29 planting date for Chanteclair (March II-wheat). However, this behaviour does not run parallel to the cold-requirement any longer if K.D.-treatment be prolonged after ripeness to flower has been reached. This is demonstrated by the black demarcation line between short-day acceleration and retardation in tables 3a—c. This fact was neglected by Voss whose figures (table 6) show that, with this restriction taken into account, a correlation between short-day vernalisation and cold-requirement really exists.

Therefore in such late-sown, insufficiently yarowised wheats, where the thermophase, interphase and L.D. + high temperature run simultaneously, ripeness to flower retains its significance and even here LYSENKO's principle holds that the next phase (the real „photophase" leading to the formation of spikelet primordia) cannot be entered upon unless the preceding phase (here interphase) be completed (p. 51).

The total numbers of leaves of semi-winter and of spring wheats, yarowised for 40 days (table 5) depends not only on the daylength but also on the variety. This varietal difference in long-day requirement can be observed as early as the moment on which, in short days the spikelet primordia are being formed (completion of the number of leaves) or can be determined later by the final number of leaves itself. The higher number of leaves under short days can be explained by the blocking of the photophase which increases the concentration of substance B and of vernaline, thereby reversing the direction of the chain-reaction in favour of the phyllocaline. This means that the labile primordia which under L.D. would have become bracts, now grow out to leaves (c.f. PURVIS and GREGORY). As soon as under long days in some of the i.br.r. the concentration of the anthocaline has passed a certain critical value, swelling of these spaces, hitherto flat, occurs (initiation of the spikelets). From now on these primordia use up a large quantity of anthocaline, thereby keeping its concentration low, shifting the reaction chain sharply to the right and limiting the

production of phyllocline (the vegetative tendency). Leaves cannot develop any longer but later primordia remain bracts (§ 5 and 6).

Also the number of spikelets depends on day length: in Carma, yarowised for 2 weeks, the number of spikelets increased with longer K.D.-treatment (longer period of latent ripeness to flower); the date of earing was delayed concomitantly (table 4). The significance of this period in relation to the yield and homogeneity of the crop was discussed (p. 41, 47).

Similar results were obtained in plants of different sowing dates which were transferred at different dates from field conditions to higher temperature (15° C) + normal day or + long day (table 7). The following explanation was suggested (§ 5): if plants which are ripe to flower are brought under long days, the critical level of anthocline is reached soon in some of the i.br.r. which develop so rapidly into spikelet primordia that its production is monopolised by this small number of i.br.r., thereby preventing further development of bracts + i.br.r. If on the other hand plants are brought under short days, development of, and, accordingly, the consumption of anthocline by the i.br.r. is so slow that a large number of new i.br.r. can develop before the critical level in some i.br.r. is reached.

The final length of the plants under these different conditions was related to the different number of spikelets. Castration experiments e.g. with double castration of different numbers of spikelets showed the length of the upper internodes to become smaller the larger the number of spikelets castrated (p. 41). The rôle of the ear could largely be replaced by lanoline paste + indole acetic acid (§ 10), proof that the sexual organs secrete auxin. Inasmuch as the microscopical beginning of shooting takes place at a quite definite stage of early development of the spikelet primordia, it was suggested that at this moment the net production of auxin by these primordia suddenly increases, thereby causing stem elongation and preventing further formation of buds and tillers (correlative bud inhibition). Therefore from early beginning stem growth is regulated by the quantity and quality of the spikelets. In insufficiently yarowised wheats the quantity of spikelets per ear is small and their quality is supposed to be physiologically inferior resulting in a lower production of auxin before flowering i.e. in smaller plants and a reduced earstalk. That auxin can act as a center of attraction of foodstuffs, was proven by our experiments (un publ.) with debudded tulips which received indole acetic acid lanoline paste on their cut ends (§ 10).

Our scheme representing the formation of material carriers of progressive development does not hold only for L.D.-plants, but also for K.D.-plants. It is highly probable that the so-called heat-vernalisation of short-day plants, such as soy bean etc. is due to the favourable effect of high temperature on the vernalase activity in the reaction protocaline—vernaline (interphase) and not to a kind of yarowisation (thermophase).

In L.D. and K.D.-plants, even at an optimum concentration of vernalase, a minimum duration of the interphase, depending upon temperature, is required for the reaching of a critical level of the vernaline (ripeness to flower). Since the reactions protocaline—vernaline and protocaline—phyllocline run parallel, also a minimum number, i.e. the number of stable leaf primordia, is formed before reaching this stage. This is the reason why ripeness to flower,

i.e. sensitiveness to photoperiodism, is only attained after a certain minimal age, counted in days or in number of leaves.

Probably the minimal and optimal temperature for the action of vernalase upon the reaction protocoline—vernaline is different in different cereals or varieties of cereals (p. 42). This may explain differences in earliness of cereals of equal cold-requirement such as Petkuser winter rye and the winter wheat Juliana. Also optimal temperature in the reaction vernaline—B seems to be of a varietal character (p. 44). Similarly, for a given variety and a given day length the temperature during this reaction plays an important rôle in determining the photoperiodic effect (p. 44).

Several examples of changes in photoperiodic effect with age are discussed and brought into relation with our scheme. (§ 8).

In the conclusion the possible nature of the protocoline was discussed. Finally an attempt was made to relate the physiological characteristics in the reaction-chain of the successive phases of growth, such as: active vernalase-concentration in the seed, minimal and optimal temperature of the vernalase activity, optimal temperature for the reaction vernaline—B, to genetic factors.

LITERATUURLIJST

1. BAKHUYZEN, H. L. VAN DE SANDE. Studies on wheat grown under constant conditions. A monograph on growth. *Miscell. Publ. Food Research Inst. Stanford Univ. Cal.* (1937).
2. — Wetten bij den groei van tarwe en andere landbouwgewassen (With english summary). *Landbouwk. Tijdschr* **49** (1937) 885.
3. — De ontwikkelingsgeschiedenis der tarweplant. *Landbouwk. Tijdschr.* **55** (1943) 533.
4. BORTHWICK, H. A. en PARKER, M. W. Influence of photoperiods upon differentiation of meristems and the blossoming of biloxi soybeans. *Bot. Gaz.* **99** (1938) 825.
5. — The effectiveness of photoperiodic treatments of plants of different age. *Bot. Gaz.* **100** (1938) 245.
6. ^v CAILACHJAN, M. H. On the mechanism of photoperiodic reaction. *C. R. Acad. Sci. URSS* **10** (1936) 89.
7. — New facts in support of the hormonal theory of plant development. *Ibid.* **13** (1936) 79.
8. CZAJA, A. TH. Der Einfluss der Streckungswuchsstoffe auf die Wasserverteilung in der Pflanze. *Planta* **29** (1938) 354.
9. DENFFER, D. v. Wechselbeziehungen zwischen Stickstoffbedürfnis und photoperiodische Reaktion bei einigen Lang- u. Kurztagpflanzen. *Planta* **31** (1940/41) 418
10. EFEJIKIN, A. K. Effect of high temperature in vernalised winter wheat. *C. R. Acad. Sci. URSS* **25** (1939) 308.
11. EREMENKO, V. T. Intermediate period of development and anatomic-morphological characters of light stage in wheat. *C. R. Acad. Sci. URSS* **18** (1938) 603.
12. FEEKES, W. De tarwe en haar milieu. *Verst. Techn. Tarwe Comm.* **17** (1941).
13. GARNER, W. W. en ALLARD, H. A. — Effect of relative length of day and night and other factors of environment on growth and reproduction of plants. *Jour. Agr. Res.* **18** (1920) 553.
14. GASSNER, G. Beiträge zur physiologischen Charakteristik sommer- und winterannueller Gewächse, insbesondere der Getreidepflanzen. *Z. Bot.* **10** (1918) 417.

¹ Na begin 1940 kon geen Engelsche en Amerikaansche literatuur meer geraadpleegd worden. *After the beginning of 1940 no English or American literature was available.*

15. GERHARD, E. Ueber die Entwicklung der Pflanzen unter dem Einfluss der Tageslänge und der Temperatur im Jugendstadium. *Journ. f. Landwirtschaft* **87** (1940) 181.
16. GOUWENTAK, C. A. Cambial activity as dependent on the presence of growth hormone and the non-resting condition of stems. *Proc. Kon. Acad. v. Wet.* **44** (1941) 654.
17. GUSTAFSON, F. G. Auxin distribution in fruits and its significance in fruit development. *Amer. Journ. Bot.* **26** (1939) 189.
18. HAMNER, K. C. Interrelation of light and darkness in photoperiodic induction. *Bot. Gaz.* **101** (1940) 658.
19. HARDER, R. en BODE O. Ueber die Wirkung von Zwischenbelichtungen während der Dunkelperiode auf das Blühen, die Verlaubung und die Blattsukkulenz bei der Kurztagpflanze *Kalanchoë Blossfeldiana*. *Planta* **33** (1943) 469.
20. HARDER, R. en VON WITSCH, H. Ueber die Bedeutung des Alters für die photoperiodische Reaktion von *Kalanchoë Blossfeldiana*. *Planta* **101** (1940/41) 145.
21. KLEBS, G. Fortpflanzung der Gewächse (Physiologie). *Handwörterb. d. Naturw.* **4** (1913) 276.
22. KRASNOSSELSKI—MAXIMOV, T. A. Zur Unterscheidung von Winter- und Sommergetreide Saatgut im Laboratorium. *Arch. f. Pflanzenbau* **7** (1931) 562.
23. KUHN, R., MOEWUS, Fr. en WENDT, G. Ueber die geschlechtsbestimmenden Stoffe einer Grünalge. *Ber. d. deutsch. chem. Ges.* **72** (1939) 1702.
24. LANG, A. en MELCHERS, G. Die photoperiodische Reaktion von *Hyoscyamus niger*. *Planta* **33** (1943) 653.
25. LEBEDINCEVA, E. V. The significance of the day length for the earing of wintercereals. *Ref. in: Joint Publ. Imp. Bur. of Pl. Genetics*, Bull. n°. 17, 1935.
26. MAXIMOV, N. A. Experimentelle Aenderungen der Länge der Vegetationsperiode bei den Pflanzen. *Biol. Centralbl.* **49** (1929) 513.
27. MCKINNEY, H. H. en SANDO, W. J. Earliness in sexual reproduction as influenced by temperature and light in relation to growth phases. *Journ. Agr. Res.* **51** (1935) 621.
28. MELCHERS, G. Die Blüh hormone. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **57** (1939) 29.

29. MITCHELL, J. W. en MARTIN, W. E. Effect of indole acetic acid on growth and chemical composition of etiolated bean plants. *Bot. Gaz.* **99** (1937/38) 171.
30. MOSHKOV, B. S. Die Rolle der Blätter in der photoperiodischen Reaktion der Pflanze. *Bull. appl. Bot. Ser. A.* **17** (1936). Ref. Cholodny, *Herb. Rev.* **7** (1939) 223.
31. VAN OVERBEEK, J. Auxin distribution in seedlings and its bearing on the problem of bud inhibition. *Bot. Gaz.* **100** (1938) 133.
32. PAPADAKIS, J. S. Ecologie agricole. Gembloux-Paris (1938).
33. PARKER, M. W. en BORTHWICK, H. A. Effect of variation in temperature during photoperiodic induction upon initiation of flower primordia. *Bot. Gaz.* **101** (1939) 145.
34. PURVIS, O. N. An analysis of the influence of temperature during germination on the subsequent development of certain winter cereals and its relation to the effect of the length of day. *Ann. of Bot.* **48** (1934) 919.
35. — en GREGORY, F. G. Studies in vernalisation of cereals I. A comparative study of vernalisation of winter rye by low temperature and short days. *Ibid.* N.S. **1** (1937) 569.
36. RASUMOV, V. I. Ueber die photoperiodische Nachwirkung in Zusammenhang mit der Wirkung verschiedener Aussaatterminen auf die Pflanzen. *Planta* **10** (1930) 345.
37. ROBERTS, R. H. en STRUCKMEYER, B. E. Further studies of the effects of temperature and other environmental factors upon the photoperiodic responses of plants. *Jour. Agric. Res.* **59** (1939) 699.
38. RUDOLF, W. Entwicklungsphysiologische Grundlagen der Pflanzenzüchtung. *Handbuch d. Pfl. Züchtung* Bd 1 (1941) 210.
39. THIMANN, K. V. en SKOOG, F. On the inhibition of bud development and other functions of growth substance in *Vicia Faba*. *Proc. Roy. Soc. B* **114** (1934) 317.
40. — Vernalisation and phasic development of plants. *Joint Publ. Imp. Bur. of Pl. Gen. Bull.* **17**, 1935.
41. VOSS, J. Weitere Untersuchungen über Entwicklungsbeschleunigung an Weizensorten, insbesondere an Winterweizen. *Pflanzenbau* **15** (1939) 1 en 49.

- 42. WAGNER, H. Beiträge zum Wachstumsverlauf der Kartoffelpflanze. *Mitt. V. Zeitschr. f. Pflanzenernährung Teil A* **30** (1933) 232.
- 43. WEBER, FR. Studien über die Ruheperiode der Holzgewächse. *Sitz. ber. Wiener Akad. v. Wiss. Math. Nat. Kl.* **125 I** (1916) 311.
- 44. WENT, F. W. Specific factors other than auxin affecting growth and root formation. *Plant Physiology* **13** (1938) 55.
- 45. WHYTE, R. O. en OLJHOVIKOV, M. A. Photoperiodism in the plant kingdom. *Nature* **143** (1939) 301.
- 46. WORT, D. J. Vernalisation of marquis wheat and other spring cereals. *Bot. Gaz.* **101** (1939) 457.

AANHANGSEL

Appendix

Morphologische ontwikkelingscijfers volgens FEEKES (12) (eenigszins gewijzigd)

Morphological stages of development according to FEEKES (12) (slightly modified)

Periode van het stoelen <i>Period of tillering</i>	1. Een spruit. <i>One shoot.</i> 2. Begin van de uitstoeling. <i>Beginning of tillering.</i> 3. Plant nog kruipend of liggend, bladen vaak spiralend. <i>Plant still prostrate, leaves often forming a spiral.</i> 4. Begin der oprichting van den pseudostengel, gevormd door bladscheeden. <i>Beginning of the erection of pseudo stem, formed by the leaf-sheaths.</i> 5. Pseudostengel sterk opgericht. <i>Pseudo stem strongly erect.</i>
	6. 1e Knoop van den stengel voelbaar. <i>First node of stem is palpable.</i> 7. 2e Knoop van den stengel voelbaar. De plant is reeds op het eerste gezicht duidelijk geschoten. <i>Second node of stem is palpable; it is obvious that a real stem has been formed.</i> 8. Het laatste blad is nog opgerold of bezig zich te ontwikkelen, de aar begint te zwellen. <i>The last leaf is still rolled up or developing, the ear begins to swell.</i> 9. De ligula van het laatste blad is juist zichtbaar. <i>The ligule of the last leaf just visible.</i>
Stengelontwikkeling (schieten) <i>Development of stem (shooting)</i>	10. De scheede van het laatste blad geheel uitgegroeid, aar zeer gezwollen. <i>Sheath of the last leaf completely grown out, ear strongly swollen</i>

Het in aar komen
Heading

- 10a. Eerste aren juist zichtbaar in de geopende scheeden.
First aers just visible in opened sheath.
- 10b. De aren halverwege uit de scheeden, top van de aar gelijk met bovenste ligula.
Ear half emerged from sheath, top of ear close to last ligule.
- 10c. Basis der aren zittend op de bovenste ligula.
Base of ear sitting on last ligule.
- 10d. Basis der aar een eind boven de bovenste ligula uitstekend; het zichtbare deel van het bovenste halmlid noemen we aarsteel.
Base of ear protruding for some distance above last ligule; the visible part of the last internode we call earstalk.
- 10e. Een lange aarsteel ontwikkeld.
A long earstalk is developed.

Bloei
Flowering

- 10 (a, b, c, ...) bl. 1. Begin bloei.
Beginning of flowering.
- 10 „ bl. 2. Bloei volop tot boven in de aar.
In full flower up to the top of the ear.
- 10 „ bl. 3. Bloei onderaan in de aren eindigend.
Flowering ending at the base of the ear.
- „ u Uitgebloeid, korrel waterrijp.
Flowering ended, kernel „watery ripe”.

