PERIODIEKE ONTWIKKELING VAN GLADIOLUS HYBRIDUS

VAR. VESUVIUS

DOOR

ANNIE M. HARTSEMA

WITH SUMMARY
(MET 6 PLATEN)

MEDEDEELING N°. 52
LABORATORIUM VOOR PLANTENPHYSIOLOGISCH ONDERZOEK
WAGENINGEN, HOLLAND

VERHANDELING DER KONINKLIJKE AKADEMIE
VAN WETENSCHAPPEN TE AMSTERDAM
AFDEELING NATUURKUNDE
(TWEEDE SECTIE)
DEEL XXXVI. No. 3

UITGAVE VAN DE N.V. NOORD-HOLLANDSCHE
UITGEVERS-MAATSCHAPPIJ, AMSTERDAM 1937

1937
PRINTED IN HOLLAND
COPYRIGHT KONINKLIJKE AKADEMIE VAN WETENSCHAPPEN
AMSTERDAM

INHOUD.

Blz.

§ 1. Materiaal en oriëntatie 6

§ 2. Bloemvorming 11

§ 3. Strekkingsgroei 19

§ 4. De ontwikkeling van den hoofdknop en de andere knoppen . . 22

§ 5. Oude en nieuwe knollen 24

Verklaring der figuren 27

Summary: the periodical development of Gladiolus hybridus var. Vesuvius 32

Literatuur 35

Nadat de periodieke ontwikkeling van verschillende bolgewassen onderzocht was, leek het ons van belang ook van *Gladiolus*, een der zg. bijgewassen der bollenkweekers, de normale ontwikkeling na te gaan. Van de zijde der Rijkstuinbouwconsulenten en uit de praktijk hadden wij nl. herhaaldelijk vragen over dit gewas ontvangen. Dit hing o.a. samen met de moeilijkheden om *Gladiolus* op andere tijden, door vervroeging of verlating, in bloei te brengen. Hieromtrent kwamen niet enkel vragen uit ons land, maar ook van Nederlandsche kweekers in Z.-Frankrijk, in Z.-Afrika en in Amerika. Verder lijdt de *Gladiolus* zoozeer aan ziekten, dat het vaak de grootste moeite kost een volkomen gezonde partij te vinden. Vóór men tot een doeltreffende bestrijding van deze ziekten kan geraken, is een volledige kennis van den ontwikkelingsgang — zooals altijd — van beteekenis.

Gladiolen beschikken, evenals bolgewassen, over reservevoedsel; de organen, waarin dit reservevoedsel bewaard wordt, zijn echter knollen en wel knolvormig verdikte stengeldeelen. Gladiolen worden in het wild aangetroffen in Zuid-Europa en vooral in Zuid-Afrika. De variëteiten, die men tegenwoordig algemeen kweekt, zijn in hoofdzaak ontstaan door kruising van oorspronkelijke soorten uit Zuid-Afrika. Zoo ontstonden reeds ± 1840 de eerste gandavensis-hybriden uit kruisingen van *Gladiolus psittacinus*, *G. oppositiflorus* en *G. floribundus*. Deze werden in den handel gebracht door LOUIS VAN HOUTTE uit Gent (vandaar de naam: gandavensis).

Verder kent men de Lemoinei- en nanceianus-hybriden (afkomstig van den kweeker LEMOINE te Nancy ± 1880) en de Childsii-hybriden (gemaakt door LEICHTLIN te Baden-Baden ± 1880; in 1893 door den Amerikaanschen kweeker CHILDS als Childsii-hybriden in den handel gebracht). Daarnaast kent men verschillende vroege variëteiten, zooals de Colvillei-, nanus- en primulinus-hybriden. MARTHA ERNST–SCHWARZENBACH (1931) onderzocht van verschillende variëteiten het aantal chromosomen en stelde vast, dat er groot verschil bestaat tusschen de voorjaars-„soorten", die in 't algemeen haploid 15 chromosomen bezitten en de veel forschere zomer-„soorten", die haploid 30 chromosomen hebben. Van de verschillende auteurs, die de herkomst van onze *Gladiolus*-variëteiten hebben nagegaan, noemen wij slechts: A. C. BEAL (1916), A. J. MACSELF (1925), F. T. MC LEAN (1919) en H. GREAVES (1930).

Ook tusschen de variëteiten van de hier genoemde groepen bleek kruising mogelijk en zoo ontstonden steeds weer nieuwe vormen, die de oude geleidelijk verdrongen. Van de meeste der tegenwoordig gekweekte variëteiten is niet meer bekend hoe ze ontstaan zijn en in ieder geval is door de onderlinge kruising de indeeling in groepen niet meer vol te houden.

Wel onderscheidde men nog steeds vroeg-bloeiende en laat-bloeiende „soorten"; maar door het verschijnen van de „heraut-groep" (± 1914 door VAN TUBERGEN in den handel gebracht), ontstaan door kruising van vroeg- en later-bloeiende variëteiten, is ook deze onderscheiding niet meer streng door te voeren.

Voor dit onderzoek kozen wij de schitterend-roode variëteit Vesuvius. Deze variëteit behoort tot de laat-bloeiende zomer-„soorten"; volgens ons welwillend verstrekte mededeelingen zijn er 3 variëteiten onder dezen naam in den handel gebracht, waarvan die van de firma VAN DEURSEN eens de meest populaire was. Over de groep waartoe men deze variëteit moet rekenen, valt niets meer te zeggen. Nu dit onderzoek afgesloten is, blijkt het reeds moeilijk te zijn deze variëteit nog te vinden, daar ze door betere „soorten" van dezelfde kleur verdrongen werd.

§ 1. *Materiaal en oriëntatie.*

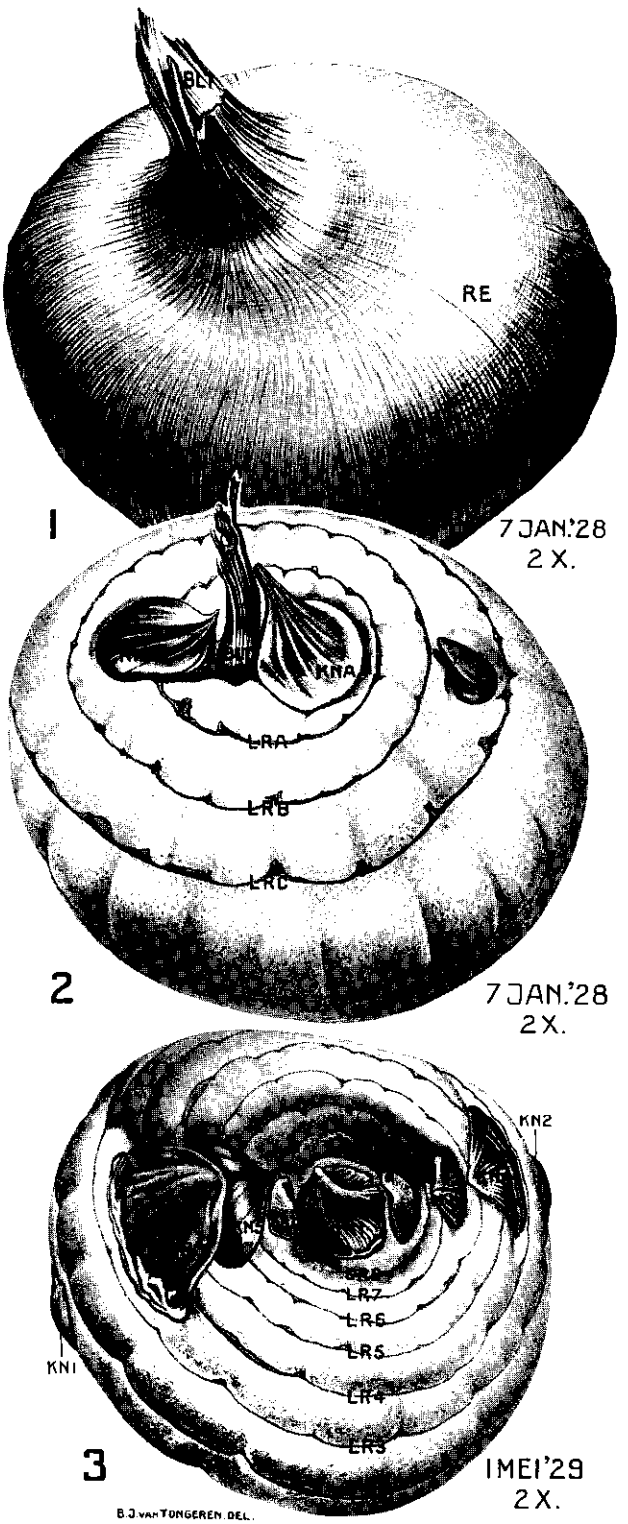
Het materiaal voor dit onderzoek werd verzameld in 1927—'28. Te beginnen met 16 April 1927 werden telkens 20 stuks gefixeerd en wel aanvankelijk om de week, later om de 4 weken en tenslotte, in den voorzomer van 1928, om de tien dagen, tot 21 Juni 1928. Het materiaal werd, evenals bij vorige onderzoekingen, geheel behandeld zooals dit in de praktijk gebruikelijk is. Zoo werd dus op 16 April 1927 de partij, die wij van de firma VAN TUBERGEN ontvingen, op het veld uitgeplant, behalve 20 stuks, die direct gefixeerd werden. Op de vastgestelde data werden dan telkens 20 stuks gerooid en gefixeerd. Bij het in bloei komen (20 Juli) viel het op, dat het materiaal niet gelijkmatig ontwikkeld was. Ook bij het onderzoek van het gefixeerde materiaal werd dit ondervonden, terwijl daarbij tevens bleek, dat dit voor een deel aan het niet volkomen gezond zijn van de knollen moest worden toegeschreven. Voor het berekenen van de gemiddelden van de verschillende lengtematen werden de zieke knollen natuurlijk uitgesloten.

Op 13 October werd de partij op het veld gerooid en schoongemaakt; de nieuw-gevormde knollen werden tot het volgende voorjaar in een kamer bij 15 à 17° C bewaard. Daarbij werden de knollen in gelijkwaardige groepen van 20 stuks verdeeld; om de 4 weken werd telkens een dezer groepen van 20 stuks gefixeerd. Op 16 Maart 1928 werden de overgebleven 7 groepen uitgeplant en successievelijk gefixeerd.

In 1931 werden van een nieuwe partij nog eens om de 14 dagen 20 stuks gefixeerd om den tijd van bloemvorming ook in dit jaar te kunnen vaststellen. Deze knollen werden, als gevolg van het koude voorjaar, pas op 13 April 1931 geplant.

Om ons over den bouw van de knollen te oriënteeren, zullen wij uitgaan van den toestand tijdens het bewaren van de knollen gedurende de wintermaanden. Figuur 1 toont ons den knol, omgeven door 4 à 5 stevige, droge rokken, die zooals wij later zullen zien, de basale gedeelten zijn van

PERIODIEKE ONTWIKKELING VAN GLADIOLUS HYBRIDUS VAR. VESUVIUS



scheede- en loofbladen van het vorige jaar. In figuur 2 is dezelfde knol weergegeven, nadat de rokken afgepeld zijn. Men ziet de inplantingen van 4 afgepelde rokken RA—RD; alleen van den buitensten rok RE, die den knol geheel omgaf, is de inplanting hier niet te zien. Deze inplantingen loopen als concentrische ringen over den knol; in het centrum van deze ringen staat de rest van den ouden bloemdragenden stengel (BLT). Bij het afpellen is na iederen rok een knop te voorschijn gekomen, waarvan de buitenste omhulsels nu ook bruin en vliezig zijn, zoodat deze knoppen sterk afsteken tegen den lichtgekleurden knol. In figuur 2 zijn slechts de drie bovenste knoppen zichtbaar; ze staan vrijwel recht tegenover elkaar. Het grootst zijn de twee bovenste knoppen, die a.h.w. tegen den ouden bloemstengel aangedrukt liggen (KNA en KNB in de oksels van rok A en rok B). Meestal loopen deze bovenste knoppen beide uit tot groene spruiten, maar er blijft bijna altijd eenig verschil in ontwikkeling: de knop, die het meest naar binnen gelegen is, KNA, moet dan ook als de *hoofdknop* worden beschouwd, die in ieder geval uitloopt. Blijkbaar hangt het van de zwaarte van de knollen af, of beide knoppen bloemdragende assen zullen leveren, of alleen de hoofdknop. Bij kleine knollen blijft de tweede knop (KNB) meestal al vrij spoedig achter in ontwikkeling en hebben we dus met één spruit te doen; bij zeer zware knollen komen, behalve KNA en KNB, soms nog wel een derde en vierde knop tot ontwikkeling. Een enkele maal troffen wij een knol aan, waarbij de hoofdknop door de een of andere oorzaak beschadigd en daardoor niet ontwikkeld was, terwijl de 2de knop zich normaal ontwikkeld had.

Bij een partij van vrij kleine knollen treft men naast het hierboven beschreven type meestal ook een aantal knollen aan, die opvallen doordat de oude stengelrest ontbreekt (figuur 3, 1 Mei 1929). Het aantal rokken en okselknoppen is daarbij veel grooter dan normaal, terwijl het moeilijk is aan te geven wat we als den hoofdknop moeten beschouwen. Immers na iederen rok, die afgepeld wordt, vinden we een okselknop. Van deze rokken zijn echter slechts de buitenste te vergelijken met de rokken van een knol die een bloemstengel gedragen heeft; de binnenste zijn bruingeworden afsplitsingen van den ouden hoofdknop, die in dit geval ook eindknop was. Doordat geen bloeiwijze werd gevormd, bleef dit eindvegetatiepunt dus behouden met een zeer groot aantal bruine schubben. Het is ditzelfde vegetatiepunt, dat na het planten zich ontwikkelt tot de ééne groene spruit, die men meestal bij deze knollen aantreft. De okselknoppen ontwikkelen zich in den regel niet, tenzij het eindvegetatiepunt verloren is gegaan. De niet-bloeiers hebben wij bij onze berekeningen nooit gebruikt.

In tabel 1 geven wij een overzicht van het gebruikte materiaal (1927), waarbij de knollen, die het vorige jaar wel en niet bloeiden (bloeiers en niet-bloeiers) en de zieke knollen apart opgegeven worden. Tevens vindt men daarin (behalve bij 16 en 30 April) het aantal spruiten, dat tot ontwikkeling kwam. Is er slechts één spruit, dan bloeit deze steeds in het jaar van ons onderzoek. Zijn er 2 of 3 spruiten, dan bloeit daarvan minstens

één; tusschen haakjes is geplaatst het aantal gevallen, dat beide spruiten (van de 2) een bloeiwijze leverden. Alleen bij de fixaties van 7 en 14 Mei konden deze nog niet worden opgegeven.

TABEL 1.

Datum van fixatie	Bloeiers				Niet-Bloeiers			Ziek aantal
	Met 1 spruit	Met 2 spruiten	Met 3 spruiten	Totaal aantal	Met 1 spruit	Met 2 spruiten	Totaal aantal	
16 April				17			3	0
30 April				17			3	0
7 Mei	9	6		15	4		4	1
14 Mei	8	7	2	17	3		3	0
21 Mei	3	9 (6)		12	7		7	1
28 Mei	8	10 (6)		18	2		2	0
4 Juni	9	8 (7)	1	18	0	1	1	1
11 Juni	8	8 (8)	1	17	3		3	0
18 Juni	5	7 (6)	2	14	3	1	4	2
2 Juli	6	7 (7)		13	4		4	3
23 Juli	8	11 (9)		19	0		0	1
20 Aug.	3	9 (8)		12	7		7	1
17 Sept.	6	8 (5)		14	3		3	3
15 Oct.	5	10 (7)		15	4		4	1
Totaal	78	100	6	218	40	2	48	14

Men ziet uit de tabel, dat ruim de helft van de zg. bloeiers, (100 van 184, 16 en 30 April niet meegerekend) meer dan één spruit ontwikkelden. Slechts 6 keer werden er 3 spruiten gevormd; op 4 Juni hadden bij een knol met 3 spruiten slechts 2 een bloem gevormd. Uit de onderaan de tabel vermelde aantallen ziet men, dat onder de 280 onderzochte knollen voorkwamen 218 bloeiers, 48 niet-bloeiers en 14 zieke knollen. De hier onderzochte knollen hadden een omtrek, die varieerde van 11,6 cm tot 15,8 cm; den gemiddelden omtrek vindt men vermeld in tabel 10 op blz. 25.

Wij willen nu de oriëntatie vervolgen door den knol van figuur 1 en 2 verder af te pellen. In figuur 4 zijn van den hoofdknop (rechts) 5, van den 2en knop (links) 3 bruine vliezige schubben verwijderd. In den regel komt er na het aflichten van iedere schub een knop te voorschijn, alleen bij de buitenste schub ontbreekt die knop nogal vaak, zooals we ook

bij den hoofdknop van dezen knol kunnen zien. Bij den tweeden knop (links) komen echter 3 knopjes te voorschijn na het aflichten van de buitenste schub (SB 1). De eerste afsplitsingen, die we bij den hoofdknop en den 2en knop aflichtten, staan geadosseerd ten opzichte van den ouden bloemstengel, terwijl de volgende afsplitsingen daar recht tegenover staan, zooals vooral duidelijk blijkt uit den stand van de okselknoppen. De schubben zijn rondom gesloten en hebben bij nauwkeurig onderzoek alleen bovenin nog een kleine opening, in de buitenste schub aan de van de moederas afgekeerde zijde. Zoolang de afsplitsingen nog niet bruin geworden zijn, is deze opening gemakkelijker te vinden, zooals men in de figuur aan de nieuwe okselknoppen kan zien.

Tengevolge van den tegenoverstaanden bladstand zijn de okselknoppen binnen één knop vrijwel in één vlak geplaatst. Maar dit vlak valt in den regel niet samen met het vlak waarin de knoppen van de vorige generatie op den knol geplaatst zijn, zooals NORMA PFEIFFER (1931, blz. 175) beweert. Vaak staan deze vlakken in opeenvolgende generaties tenslotte zelfs loodrecht op elkaar; in den loop van de ontwikkeling kan men nl. een verschuiving bespeuren, waardoor het vlak van de knopjes binnen één knop meer of minder gaat samenvallen met de lengteas van het grondvlak van den knop. Dit grondvlak, dat begrensd wordt door de inplanting van de eerste schub, is nl. min of meer ellipsvormig. De korte as van deze ellips ligt in het vlak waarin de knoppen op den knol geplaatst zijn, zooals ook uit figuur 2 en 4 te zien is.

Na de schubben, die in dit stadium zóó uitgedroogd en vliezig zijn, dat ze gemakkelijk afgelicht kunnen worden, volgen de meer vleezige omhulsels, waarvan de eerste (buitenste) in fig. 4 geteekend zijn. De buitenste van deze vleezige omhulsels worden op den duur alle vliezig en droog, de binnenste groeien later uit tot scheedebladen. Aanvankelijk hebben wij gemeend onderscheid te kunnen maken tusschen de vliezige bruine schubben en de vleezige scheedebladen; het blijkt echter, dat dit niet mogelijk is, omdat op den duur bijna al deze afsplitsingen bruin en vliezig worden. Wij moeten ze dus alle als scheedebladen beschouwen. De buitenste scheedebladen zijn de eerste afsplitsingen van den jongen knop, die reeds vrij spoedig bruin en vliezig worden; de binnenste 4 à 5 scheedebladen groeien later uit en ze omsluiten dan de basis van de spruit geheel. Het allerbinnenste scheedeblad wordt daarbij het langst. Steeds blijft het bovenste deel van de scheedebladen open, terwijl het onderste deel geheel gesloten is (zie figuur 13). In tegenstelling met de loofbladen hebben ze geen bladschijfachtig gedeelte. Op den anatomischen bouw van deze bladen kunnen wij hier niet ingaan; men vindt deze beschreven en afgebeeld door AGNES ARBER (1921) en NORMA PFEIFFER (1931).

In jongen toestand is het verschil tusschen de laatste scheedebladen en de eerste loofbladen zeer moeilijk op te sporen. In het algemeen vindt men bij jonge scheedebladen een vrij lange opening bovenin en bij jonge loofbladen alleen onderin een klein venstertje. Verder is de bladschijf van de

loofbladen al in vrij jongen toestand te onderscheiden, zooals men bijv. in fig. 5 kan zien, waar het eerste loofblad geteekend is, nadat 3 bruine vliezige en 6 vleezige omhulsels verwijderd zijn. De eerste loofbladen onderscheiden zich verder nog, doordat ze scheef zijn in zooverre, dat de top dorsaalwaarts verschoven is. Het tweede loofblad heeft den top dus naar den anderen kant dan het eerste (fig. 6). In het geheel zijn hier nog maar 4 loofbladen gevormd; in fig. 7 ziet men het vegetatiepunt met het laatste loofblad. Het totale aantal afsplitsingen van dezen knop was dus 13, terwijl het gemiddelde aantal op 7 Jan. 1928 12,7 bedroeg (zie tabel 3 op blz. 13).

Op 3 Maart was het gemiddelde aantal afsplitsingen gestegen tot 13,4. Nu werden de knollen op 16 Maart geplant en bij de eerstvolgende fixatie, 2 weken na het planten (31 Maart) was het aantal afsplitsingen nog slechts weinig veranderd. Uitwendig is nu echter reeds een verandering te bespeuren: zoo zien we in fig. 8 een neus, die reeds gaat uitloopen; er zijn hier 4 bruine vliezige omhulsels afgeprepareerd; het 5e, dat ook vliezig is, zit er nog aan, maar is geheel opengescheurd. Het 6e is min of meer vleezig, met een bruinen top; pas het 7e is nog geheel vleezig en het heeft zich aan alle kanten even sterk verlengd. In fig. 9 is hetzelfde preparaat nog eens weer geteekend, nadat 9 omhulsels verwijderd zijn. Het 10e omsluit den knop nog geheel en heeft den typischen vorm van een scheedeblad. Dit is het laatste scheedeblad, want daarna volgt het eerste loofblad (fig. 10), waarvan de punt reeds door de opening van het scheedeblad in fig. 9 te voorschijn kwam. In dit stadium is het verschil tusschen scheede- en loofbladen wel zeer opvallend: het laatste scheedeblad is aan den zijkant bijna geheel open, terwijl het eerste loofblad alleen onderaan een kleine opening heeft. De bladschijf van het loofblad is in vergelijking met die van 7 Jan. reeds veel duidelijker te zien. Aan de bases van de geplante knollen vindt men een groot aantal uitgeloopen wortels. Reeds lang tevoren konden we deze als wortelbeginsels zien liggen rondom de aanhechtingsplaats van den ouden knol.

Bij de fixatie van 28 April vinden we het eerste begin van de *nieuwe knolvorming*: tusschen het laatste en het voorlaatste scheedeblad is een stukje van de as uitgegroeid en hetzelfde geschiedt tusschen het eerste loofblad en het laatste scheedeblad. Het gemiddelde aantal loofbladen is nu gestegen tot 5,8, zoodat het totale aantal afsplitsingen 14,4 bedraagt (zie tabel 3, blz. 13).

Het eerste *begin van bloemvorming* vinden we bij de volgende fixatie, nl. op 12 Mei, d.i. 8 weken na het planten [1]) (zie bijv. fig. 19). Van de 17 planten zijn er 12 tot bloemvorming overgegaan, nadat ze 7 à 8 loofbladen afgesplitst hadden. Het onderzochte materiaal vertoonde nogal sterke variatie, het aantal afgesplitste loofbladen bedroeg op 12 Mei 6—8, het aantal bracteeën 0—5.

---

[1]) Het zal later blijken, dat 1928 een uitzondering maakte, omdat zoowel in 1927 als in 1931 de bloemvorming reeds 4 weken na het planten begon (zie blz. 17 en tabel 5).

De nieuwe knol, dien we op 28 April voor 't eerst konden zien, is nu reeds grooter geworden; aan de basis hiervan zijn een aantal nieuwe wortels te voorschijn gekomen, die opvallend dik en vleezig zijn, en na eenigen tijd een gerimpelde opperhuid gaan vertoonen. Dit zijn de zg. *trekwortels*, waarover later nog gesproken zal worden (zie fig. 11). In dit stadium steekt het eerste loofblad uit de scheede, zooals men in fig. 13 kan zien, de volgende loofbladen zijn nog kleiner. De eerste 3 à 4 loofbladen zijn steeds grondstandig, de volgende zijn ingeplant op een asje. De vorming van dit asje valt meestal samen met het begin van de bloemvorming. Van dit oogenblik af kan men ook reeds den nieuwen hoofdknop vinden, nl. in den oksel van het 3e of 4e loofblad, d.i. het laatste grondstandige loofblad.

Tenslotte zien we in fig. 14 ongeveer tijdens den bloei nog eens den ouden en den nieuwen knol samen afgebeeld: bovenop den nieuwen knol staat de bloemstengel, waarop we de inplanting van het vierde loofblad nog juist kunnen zien. Tegen den stengel staat de nieuwe hoofdknop. Tusschen ouden en nieuwen knol komen de sterk gerimpelde dikke trekwortels te voorschijn en daartusschen staan enkele gesteelde knoppen, die zich uit de oorspronkelijke okselknoppen van de buitenste scheedebladen ontwikkeld hebben. Behalve de scheedebladen zijn ook de 3 onderste loofbladen verwijderd, die den nieuwen knol geheel omhulden. Zij worden later de bruine rokken, waarover wij in 't begin spraken. De gesteelde knoppen nemen in den loop van den zomer nog in aantal toe: zij leveren de zg. *kralen*, die voor de vermeerdering van het materiaal gebruikt worden.

In het geval dat beide knoppen van den ouden knol uitgeloopen zijn, ontstaan er natuurlijk 2 nieuwe knollen bovenop de oorspronkelijke. Bij het rooien vindt men van den ouden knol nog duidelijk een ingedroogde rest terug; deze en de verdroogde wortelresten worden bij het schoonmaken verwijderd. De nieuwe knollen worden gedurende den winter op een drooge plaats vorstvrij bewaard om in het volgende voorjaar weer uitgeplant te worden.

§ 2. *Bloemvorming.*

Als de knollen van *Gladiolus* in het voorjaar uitgeplant worden, is er nog geen spoor van bloemvorming te vinden. In dit opzicht verschillen de gladiolen dus sterk van de bolgewassen, die bij het uitplanten in het najaar reeds de bloemen voor het volgende seizoen bevatten. Alleen de Xiphiumgroep der bol-irissen bleek bij het uitplanten in het najaar ook nog geen bloem te hebben gevormd (vergelijk BLAAUW, Meded. No. 39 en 43). Wij zullen nu zien, dat de bloemvorming bij *Gladiolus* reeds korten tijd na het planten begint.

Daartoe geven wij allereerst in tabel 2 een overzicht van de samenstelling der hoofdknoppen in het groeiseizoen 1927.

In tabel 2 zien we hoe het totale aantal der afsplitsingen na het planten

TABEL 2. Gemiddeld aantal afsplitsingen der hoofdknoppen.

Datum	Aantal knollen	Totaal aantal afsplitsingen	Aantal scheede-bladen	Aantal loof-bladen	Aantal bracteeën	Aantal nieuwe wortels
16 April 1927	17	15.6				
30 April 1927	17	15.9				
7 Mei 1927	16	16.4	9.8	6.4	—	
14 Mei 1927	17	17.8	10.8	6.6	0.4	0.4
21 Mei 1927	12	20.0	10.9	6.8	2.3	0.5
28 Mei 1927	18	21.7	10.1	7.2	4.4	0.9
4 Juni 1927	17	25.6	10.9	7.1	7.6	2.5
11 Juni 1927	17			7.4	10.6	2.7
18 Juni 1927	14			7.4	13.6	3.8
2 Juli 1927	13			7.3	17.5	6.4
23 Juli 1927	19			7.2	11.3 *)	7.0
20 Aug. 1927	19			—	—	7.3

*) Top van bloeiwijzen verdroogd!

op 16 April geleidelijk toeneemt. Op 7 Mei werd slechts bij 11 van de 16 knollen ook het aantal der scheede- en loofbladen *afzonderlijk* bepaald: er waren 9—11 scheedebladen en 6 à 7 loofbladen. Het gemiddelde aantal scheedebladen (9,8) is hier lager dan op de volgende data, dit moet echter toevallig zijn, want het aantal scheedebladen neemt nu niet meer toe. Zooals op blz. 9 reeds vermeld werd, zijn ook de buitenste bruine schubben meegerekend onder de scheedebladen, omdat opgemerkt was, dat de scheedebladen geleidelijk van buiten naar binnen verdrogen en vliezig worden en er tenslotte slechts 4 à 5 binnenste scheedebladen tot de spruit omhullende scheede uitgroeien. IRMISCH (1850) vermeldt slechts 4 scheedebladen bij *G. psittacinus* en *G. communis* en NORMA PFEIFFER (1931) vindt 5 scheedebladen, waarvan alleen de 2 binnenste ook bij de volwassen *Gladiolus*-plant nog aanwezig zijn. Waarschijnlijk hebben beide auteurs met de buitenste bruin-geworden scheedebladen, die in den tijd van de bloemvorming gedeeltelijk reeds vergaan zijn, geen rekening gehouden. Tijdens het uitloopen der knoppen en vooral bij de ontwikkeling van de nieuwe knollen was het ook in ons onderzoek niet meer mogelijk het aantal bruine schubben met zekerheid vast te stellen. Daarom werd in tabel 2 na 4 Juni alleen nog het gemiddelde aantal loofbladen vermeld. Het aantal der loofbladen neemt aanvankelijk nog toe, maar bereikt reeds eind Mei het maximum. Ongeveer een maand na het planten (14 Mei) konden we de eerste schutbladen van de bloemen (bracteeën) waarnemen. Het onder-

scheid tusschen deze bracteeën en de laatste loofbladen is in het begin niet duidelijk; daarom kon in sommige gevallen niet met zekerheid worden uitgemaakt of we reeds met het begin van de bloemvorming te maken hadden. Dat het aantal loofbladen in deze weken nog een weinig toeneemt, is ten deele hieraan toe te schrijven, ten deele echter ook aan het feit, dat niet alle knollen tegelijkertijd met bloemvorming beginnen. Verder kunnen we uit deze tabel zien, dat het aantal loofbladen bij deze knollen tenslotte varieert van 7 tot 8. Het aantal bracteeën neemt in de maand Juni snel toe, totdat als maximum 17,5 bereikt wordt (variatie 14—20). Deze bracteeën groeien echter niet alle uit: de top van de bloei-aar verdroogt en dientengevolge bedraagt het gemiddelde aantal bracteeën en bloemen per tros op 23 Juli 11,3, varieerend van 8 tot 16.

In tabel 2 wordt ook nog het aantal der nieuw-gevormde wortels vermeld (laatste kolom). Reeds op 7 Mei waren hier en daar nieuwe wortels zichtbaar, pas op 4 Juni waren er gemiddeld 2,5 wortels per knol en dit aantal nam in de volgende weken toe, totdat op 20 Aug. 7,3 bereikt werd.

20 Augustus waren de planten reeds uitgebloeid en de uitgebloeide aren waren met een deel der loofbladen afgesneden. Op 13 October werden alle knollen gerooid, daar de loofbladen reeds grootendeels afgestorven waren. De oude knollen werden met de wortelresten verwijderd en met de nieuwgevormde knollen werd het onderzoek voortgezet. Gedurende den winter werden deze knollen in een kamer van 15 à 17° C bewaard en in het volgende voorjaar werden ze op 16 Maart reeds geplant. In tabel 3 kunnen wij de ontwikkeling van de hoofdknoppen van deze knollen vervolgen.

TABEL 3. Gemiddeld aantal afsplitsingen der hoofdknoppen.

Datum	Aantal knollen	Totaal aantal afsplitsingen	Aantal scheedebladen	Aantal loofbladen	Aantal bracteeën	Aantal wortels	
						Oud	Nieuw
11 Dec. 1927	20	12.0	8.8	3.2			
7 Jan. 1928	19	12.7	8.8	3.9			
3 Mrt. 1928	17	13.4	8.6	4.8			
16 Mrt. werd geplant							
31 Mrt. 1928	18	13.5	8.8	4.7			
28 April 1928	17	14.4	8.6	5.8			
12 Mei 1928	17	[17.3]	[8.8]	6.8	1.8		1.3
22 Mei 1928	17	[19.4]	[8.8]	7.5	3.2	26.3	1.7
4 Juni 1928	18	[26.2]	[8.8]	8.2	9.2	25.8	3.7
21 Juni 1928	16	[31.8]	[8.8]	8.2	14.8	23.0	7.8

Het aantal scheedebladen was dezen keer minder groot dan in het vorige jaar (zie tabel 2). Daar dit aantal niet meer toenemen kan, hebben wij voor de 4 laatste data hiervoor het gemiddelde van de eerste 5 data genomen en hieruit door samenstelling met de voor het aantal loofbladen en bracteeën gevonden gemiddelden, het totale aantal afsplitsingen berekend. Deze berekende gemiddelden zijn ter onderscheiding tusschen haakjes geplaatst.

Het aantal loofbladen bedroeg bij de rustende knollen 3 tot 5, na het uitplanten steeg het tenslotte tot 8 à 9. De eerste bracteeën werden waargenomen op 12 Mei, d.i. bijna 2 maanden na het uitplanten, in tegenstelling met 1927, toen ze al na 4 weken zichtbaar werden. Ook nu begon de bloemvorming niet overal tegelijk: bij 9 van de 17 knollen waren reeds eenige bracteeën afgesplitst, bij 3 was het allereerste begin te zien, en 5 waren nog in het bladvormende stadium. Wij wezen er reeds op, dat het in het begin moeilijk uit te maken is, of men reeds met bracteeën te maken heeft. Daarom zijn de in tabel 3 voor 12 en 22 Mei aangegeven gemiddelden van loofbladen en bracteeën niet volkomen betrouwbaar: het kan zijn dat enkele afsplitsingen onder de bracteeën gerekend werden, terwijl ze nog tot de laatste loofbladen behoorden. Wel bleek ons, dat *het vegetatiepunt bij het begin van de bloemvorming grooter wordt,* maar het verschil tusschen een bladafsplitsend vegetatiepunt en een dat juist tot bloemvorming overging, is meestal niet erg opvallend (vergelijk fig. 15 en 16, waar het verschil in grootte tusschen *stadium I en II* wel duidelijk is). Vooral tijdens de vorming van de eerste bractee wordt het vegetatiepunt duidelijk grooter en hooger (fig. 18, *stadium III*—). Het aantal bracteeën neemt in de volgende weken snel toe, maar op 21 Juni is het maximum nog niet bereikt. Daar dit de laatste fixeerdatum was, kon dit maximum voor 1928 niet worden vastgesteld.

Kort nadat de eerste bracteeën gevormd zijn, kunnen ook de eerste bloemprimordia reeds aangetroffen worden: zij ontstaan in de oksels der bracteeën. Zoo zien we in figuur 20 in 't geheel 3 bracteeën, waarvan de 2 onderste duidelijk een walvormig bloem-vegetatiepunt in hun oksel dragen (*stadium IV*). Op dit vegetatiepunt ontstaat nu allereerst het zg. *voorblad,* recht tegenover de bractee en dus geadosseerd ten opzichte van de hoofdas, *stadium V* (zie figuur 23 en volgende). Aanvankelijk schijnen er 2 voorblaadjes te ontstaan, na korten tijd ziet men echter dat het één blad wordt, dat evenwel tweetoppig blijft. PAYER (1857, p. 659) heeft dit ook reeds waargenomen; hij heeft ze „bractées secondaires" genoemd in tegenstelling met het schutblad der bloem, dat hij „bractée mère" noemt. EICHLER (1875, p. 160) schrijft het dubbele ontstaan van het „adossierte Vorblatt" toe aan den druk tegen de as.

Na het voorblad ontstaan op het vegetatiepunt 3 primordia, waarvan die aan de aszijde het voorlijkst zijn, zie fig. 24, *stadium VI*—, waar het derde, mediane, primordium nog nauwelijks te onderscheiden is en fig. 25, *stadium VI*+, waar men reeds de daaronder liggende buitenste tepalen ziet komen. Nog duidelijker ziet men deze tepalen in de volgende figuren

26—28, *stadium VI tot VII*. Evenals bij de bol-irissen (zie BLAAUW, 1925, p. 34) ziet men dus hier eerst drie groote primordia optreden, die in hoofdzaak tot meeldraden worden en pas later de daaronder gelegen bloemdekbladen.

PAYER (1857) vermeldt wel, dat de meeldraden eerder te zien zijn dan de binnenste krans der bloemdekbladen, maar hij neemt toch aan, dat de buitenste krans der tepalen het allereerst ontstaat. EICHLER (1875) laat zich over dit punt in 't geheel niet uit. Het mediane bloemdekblad is volgens hem genetisch (bedoeld is: ontogenetisch) het oudst; indien het later verschijnt dan de beide laterale, schrijft hij dit toe aan de zygomorphie. SCHUMANN (1890) wijst er terecht op, dat de zygomorphie pas zeer laat optreedt en dat bovendien het symmetrievlak na de draaiing volstrekt niet samenvalt met het mediane vlak van de bloem. De volgorde van ontstaan der verschillende bloemdeelen beschrijft SCHUMANN ook zeer juist. Zoowel bij SCHUMANN als bij PAYER vinden wij enkele teekeningen van deze stadia der bloemvorming. Van de latere onderzoekers noemen wij vooral INGEBORG HAECKEL (1930) en NORMA PFEIFFER (1931). De laatste heeft uitsluitend met mikrotoom-doorsneden gewerkt en daaraan is het waarschijnlijk toe te schrijven, dat haar waarnemingen van de eerste stadia der bloemvorming niet geheel juist zijn. Zoo beschrijft zij het optreden van lage papillae, die zich zouden differentieeren in bractee en bloemprimordium. Het is evenwel duidelijk te zien in figuur 18 en 20, dat eerst de bractee ontstaat en in den oksel daarvan het bloemprimordium. Verder ziet zij het voorblad — dat zij, evenals INGEBORG HAECKEL, als de binnenste spatha beschouwt — tegelijkertijd met de 3 groote meeldraadprimordia ontstaan, terwijl ze toch heel duidelijk na elkaar optreden, zooals uit figuur 23—25 blijkt. I. HAECKEL vond volkomen overeenstemming met de beschrijving van PAYER. Zij onderzocht meer in het bijzonder hoe de asymmetrie van de bloeiwijze tot stand komt. Daarbij kon zij aantoonen, dat de zwaartekracht als de directe oorzaak van deze asymmetrie moet worden beschouwd. Verder komt zij nog eens terug op de oude strijdvraag van de volgorde van ontstaan der drie meeldraadprimordia, waarbij zij evenmin als SCHUMANN een samenhang met de later optredende dorsiventraliteit kan zien. Hierbij merkt zij echter op, dat deze volgorde van ontstaan nogal eens verschillend is en ook tijdens de verdere ontwikkeling weer veranderen kan.

Wij vervolgen nu de beschrijving van de ontwikkeling der bloemen. Nu ontstaat de tweede krans van bloemdekbladen, waarvan wij het begin zien in figuur 28 (*stadium VII+*), terwijl in figuur 29 deze krans geheel gereed is (*stadium VIII*). De tweede krans van meeldraden ontbreekt bij *Gladiolus* evenals bij alle andere Iridaceae.

Tenslotte zien wij in figuur 30—34 nog de drie vruchtbladen ontstaan, die aanvankelijk als boogvormige walletjes onder de meeldraden liggen (fig. 30, *stadium VIII—IX*). De walletjes groeien uit tot openstaande poortjes (fig. 32, *stadium IX⁻*) en deze poortjes vernauwen zich meer en meer tot spleten, terwijl de holte tusschen de drie vruchtbladen afgesloten

wordt (zie fig. 33 en 34, *stadium IX*). Om de ontwikkeling van de vruchtbladen te kunnen vervolgen, waren wij genoodzaakt om een gedeelte van de bloem weg te nemen. Vergelijken we al deze figuren met die van de bol-iris, dan moet het opvallen, dat bij *Gladiolus* het verloop van de bloemvorming zeer veel overeenkomst vertoont met dat van de bol-iris, al zijn de afmetingen bij *Gladiolus* wel zeer veel kleiner. Ook bij *Gladiolus* ontstaat een onderstandig vruchtbeginsel, dat in figuur 35 in jongen toestand (op 6 Juli 1931) overlangs doorgesneden is weergegeven.

Aan één bloeiwijze van *Gladiolus* vinden we de bloemen in verschillende ontwikkelingsstadia, de onderste bloemen het verst ontwikkeld en naar boven voortschrijdend de jongere stadia. Zoo zijn in figuur 21 en 22 jonge bloeiwijzen met resp. 7 en 12 bracteeën weergegeven, terwijl men in fig. 36 en 37 volledig gevormde aren vindt. Vooral bij jonge bloeiwijzen is het duidelijk, dat er tusschen de bovenste bloemen nog een deel van het oorspronkelijke vegetatiepunt overblijft, maar ook bij oudere aren kan men altijd nog een rest terugvinden. Het totale aantal bloemdragende bracteeën aan één aar varieerde bij de door ons onderzochte variëteit van 15—20, op 2 Juli 1927 bedroeg het gemiddelde 17,5 (zie tabel 2). Op 23 Juli 1927 was dit gemiddelde slechts 11,3, omdat een gedeelte van de aangelegde bloemen niet tot verdere ontwikkeling komt, de top van de aar verdroogt nog voor het opengaan der onderste bloemen. In figuur 37 zijn de topbloemen al half verdroogd.

Ook de secundaire bloeiwijzen (aartjes), die in de oksels van de 2 of 3 bovenste loofbladen ontstaan, komen meestal niet tot volkomen ontwikkeling: in figuur 37 ziet men het zijaartje in den oksel van het laatste loofblad reeds verdroogd. Aan de jonge bloeiwijzen van figuur 21 en 22 zien wij de ontwikkeling van deze zijaartjes: ook hier wordt allereerst het geadosseerde voorblad gevormd en daarna ontstaan pas de bracteeën en in de oksels daarvan de bloemprimordia. Het aantal bloemen aan deze secundaire aren wisselde op 2 Juli '27 van 6 tot 12. Kort daarna beginnen ook deze aren aan den top te verdrogen en slechts een enkele maal komen de onderste bloemen nog tot bloei. Zoo kon ik bij bloeiende exemplaren van *Gladiolus* var. Vesuvius soms enkele bloemen aan de secundaire aren vinden.

Bij de jonge bloeiwijzen van fig. 21 en 22 staan de bracteeën en de bloemen nog duidelijk in twee rijen langs de as. Ook op 9 Juli (fig. 37) was dit nog het geval. De draaiing, waardoor alle bloemen aan één kant komen te staan, vindt pas heel laat plaats. Wij moeten hiervoor verwijzen naar het onderzoek van INGEBORG HAECKEL.

Tenslotte geven wij in tabel 4 nog enkele cijfers, die de ontwikkeling van de hoofdspruiten in 1931 weergeven. De knollen waren ditmaal op 13 April pas ontvangen, in verband met het koude voorjaar en werden op dien datum ineens geplant. Bij de eerste fixatie op 19 Mei bleek de bloemvorming reeds begonnen: er waren gemiddeld reeds 2,3 bracteeën gevormd.

Het aantal loofbladen stemt overeen met dat van tabel 2, het aantal

TABEL 4. Gemiddeld aantal afsplitsingen der hoofdknoppen.

Datum	Aantal knollen	Totaal aantal afsplitsingen	Aantal scheede-bladen	Aantal loof-bladen	Aantal brac-teeën	Aantal wortels	
						Oud	Nieuw
19 Mei 1931	18	19.4	10.0	7.2	2.3	16.8	1.1
2 Juni 1931	19	—	—	7.2	10.0	22.8	3.6
15 Juni 1931	20	—	—	7.2	15.3	21.2	5.5
6 Juli 1931	19	—	—	7.5	14.0 (17.2)	21.2	7.8

scheedebladen kon alleen op 19 Mei bepaald worden. Het aantal bracteeën was op 6 Juli reeds weer afgenomen tengevolge van de verdroging der topbloemen; werden deze meegeteld, dan bleek het gemiddelde 17,2 te zijn, d.i. ongeveer evenveel als in tabel 2.

In de tabellen 2—4 zijn ook de gemiddelde aantallen der wortels opgegeven voor zoover deze geteld werden. Daarbij verstaan we onder „oude" wortels, de wortels die zich na het planten direct ontwikkelen. Deze wortels liggen gedurende de geheele rustperiode (van October tot Maart) klaar. Het aantal van deze wortels bleek te varieeren van 13—50. NORMA PFEIFFER (1931) vond bij de door haar onderzochte variëteiten 20—70 oude wortels. In tabel 3 neemt dit aantal na 22 Mei iets af, in tabel 4 zien we het aantal na het planten eerst toenemen en daarna eveneens iets afnemen.

De „nieuwe" wortels treden pas veel later op, ze komen op de grens van den ouden en den nieuwen knol te voorschijn. In 1927 (tabel 2) zijn deze wortels voor 't eerst geteld op 14 Mei. De eerste wortels waren echter reeds op 7 Mei 1927 gezien. Het aantal van deze wortels neemt langzaam toe, op 20 Aug. werd het maximum (7,3) pas bereikt. In 1928 en 1931 werden tenslotte gemiddeld 7,8 van deze nieuwe wortels gevonden. We kunnen nog verschil zien in dikkere en dunnere, maar alle hebben het type trekwortels, dat sterk verschilt van de gewone wortels. Het aantal van deze trekwortels was bij *Gladiolus* var. V e s u v i u s hoogstens 12. Wij wijzen er nog eens op, dat tegelijk met het eerste optreden van de nieuwe wortels de bloemvorming reeds begonnen blijkt te zijn.

Vergelijken we tenslotte het tijdstip van bloemvorming in de verschillende jaren (tabel 2—4) dan valt het op, dat dit steeds ongeveer half Mei is gevallen in de door ons onderzochte jaren 1927, 1928 en 1931. In het eerste jaar konden de eerste bracteeën reeds 4 weken na het planten worden waargenomen en in 1931 was 5 weken na het planten de bloemvorming reeds flink op gang (gemiddeld 2,3 bracteeën). Maar in 1928, toen ± 1 maand vroeger geplant werd dan in de beide andere jaren (16 Maart 1928 tegenover 16 April 1927 en 13 April 1931) trad het eerste begin van de

bloemvorming pas 12 Mei, d.i. 8 weken na het planten, op. Men zou nu kunnen veronderstellen dat het aantal loofbladen, toen wij half Maart of half April plantten, verschillend was en dat het begin van de bloemvorming afhankelijk zou zijn van het aantal loofblaadjes dat nog gevormd moet worden. Voor 1931 hebben wij hierover geen gegevens, daar bij het planten op 13 April geen materiaal onderzocht werd. Wij moeten ons dus beperken tot de beide andere jaren (tabel 2 en 3). Uit tabel 3 zien we, dat op 16 Maart 1928 gemiddeld 4,7 à 4,8 loofbladen gevormd waren. Voor 16 April 1927 vinden we, door van het totale aantal afsplitsingen (15,6) het gemiddelde aantal scheedebladen in 1927 (10,5) af te trekken, dat het waarschijnlijke gemiddelde van het aantal loofbladen 5,1 bedraagt. Het aantal loofbladen is dus na een maand langer droogliggen in 1927 wel iets, maar slechts weinig hooger (0,3 à 0,4), dan 16 Maart '28.

Verder blijkt uit de tabellen 2 en 3, dat het gemiddelde aantal loofbladen bij het begin van de bloemvorming in beide jaren ongeveer constant was, nl. 6,6 in 1927, 6,8 in 1928. Het ligt nu wel voor de hand de langzame loofbladvorming bij 4 weken vroeger planten toe te schrijven aan de lage temperatuur die dan nog in den bodem heerscht. Op die wijze kan men door vroeger planten dan half April in den regel geen vroeger bloemaanleg in den kouden grond verwachten. In aansluiting met het bovenstaande geven wij in tabel 5 een overzicht van de gemiddelde luchttemperaturen per dekaden, berekend uit de dagelijksche minima en maxima van de thermogrammen, afkomstig van het Natuurkundig Laboratorium te Wageningen.

TABEL 5. Gemiddelde luchttemperatuur per dekade in graden Celsius.

		1927	1928	1931
Maart	I	7.8	5.4	2 *)
	II	5.6	[2.8]	4 *)
	III	8.8	7.7	5.5
April	I	7.9	8.8	6.8
	II	[8.5]	7.0	[8.1]
	III	8.2	11.0	9 *)
Mei	I	14.9	13.9	12.6
	II	9.2	7.6	15.1
	III	9.7	11.0	19 *)

*) Waargenomen te Winterswijk.

Hieruit blijkt wel, dat na den plantdatum in 1928 (aangegeven met [ ]) de gemiddelde luchttemperatuur nog langen tijd vrij laag is gebleven. Zoo

is het ons ook gebleken uit nog niet beschreven proeven met *Gladiolus* var. Vesuvius, dat de bloemvorming na planting eerder optreedt bij een temperatuur boven 13° C dan bij precies 13°. Ook J. V. WATKINS (1931) vond, dat bij hoogere temperatuur van den grond en de lucht de bloemvorming na het planten sneller optreedt dan bij lagere temperatuur. Hoewel wij deze en andere proeven hier nu niet nader willen bespreken, is het wel interessant even te vermelden wat men in de literatuur vindt over het tijdsverloop tusschen het uitplanten en den eersten aanleg der bloemen. Daarbij moeten wij natuurlijk in aanmerking nemen, dat met verschillende variëteiten en onder verschillende omstandigheden werd gewerkt, zoodat dus directe vergelijking niet mogelijk is. Zoo vond JONES (1929) 5 weken, NORMA PFEIFFER (1931) 47 dagen, WATKINS (1931) ± 30 dagen, FAIRBURN (1934) 4 weken en in dit onderzoek (1927 en 1931) ± 4 weken. Het blijkt evenwel, dat ook de temperatuur, vooral tijdens de laatste weken van het bewaren van de knollen, van invloed is op het uitloopen en ook op de bloemvorming. Wij zullen daar later naar aanleiding van eigen proeven wel op terugkomen.

§ 3. *Strekkingsgroei.*

In den rusttoestand bedekken de bruine scheedebladen alle verdere afsplitsingen van de knoppen. Kort na het uitplanten van de knollen begint reeds de strekkingsgroei: de groeiende scheede- en loofbladen doorbreken de bruine vliezige scheedebladen, zooals we bijv. in fig. 8 van 31 Maart 1928 kunnen zien (2 weken na het planten). In *tabel* 6 zijn van de verschillende fixaties in 1927 de gemiddelde lengten van de belangrijkste scheede- en loofbladen weergegeven. Bekijken we eerst de cijfers van de hoofdknoppen, dan blijkt ook uit deze gemiddelden hoe het verloop van den strekkingsgroei bij deze organen is. Terwijl de lengte van de spruit op 16 en 30 April nog geheel bepaald werd door de afmetingen van het buitenste bruine scheedeblad, zien we dat deze lengte op 7 Mei sterk toegenomen is, doordat het voorlaatste en het voor-voorlaatste scheedeblad veel langer geworden zijn. Op 14 Mei hebben de loofbladen de scheedebladen reeds ingehaald, zooals we ook uit fig. 13 kunnen zien. Voorloopig blijft het eerste loofblad verreweg het langste, het groeit veel sterker dan de scheedebladen, die in Mei hun eindlengte reeds bereiken. Op 14 Mei is de toestand dus zoo, dat de scheedebladen van buiten naar binnen steeds langer worden, terwijl de loofbladen omgekeerd van buiten naar binnen kleiner worden. Daarna neemt de lengte van de andere loofbladen meer en meer toe. Op 21 Mei is ook voor 't eerst de lengte van de bloeiwijze meetbaar; hierbij werd eenvoudigheidshalve de as meegemeten, waarop de bovenste loofbladen ook zijn ingeplant. Uit de afmetingen van de bloeiwijze blijkt wel, dat deze as voorloopig nog zeer kort blijft, de sterkste strekking vindt pas in Juli plaats: de lengte neemt dan toe van 9,6 cm tot 68,4 cm. De bloei begon 20 Juli, maar alle planten bloeiden niet tegelijkertijd. Zoo bloeiden ook op 23 Juli nog niet alle

TABEL 6. Gemiddelde lengten van verschillende organen in cm.

1927	Hoofdknop									2e knop				
Datum	Spruit	Voor-voor-laatste scheede-blad	Voor-laatste scheede-blad	Laatste scheede-blad	1e loofbl.	2e loofbl.	3e loofbl.	Bloei-wijze [met as]	Aantal knollen	Spruit	Laatste scheede-blad	Eerste loofbl.	Bloei-wijze [met as]	Aantal knollen
16 April	1.6	—	—	—	—	—	—	—	17	1.5	—	—	—	17
30 April	2.0	—	—	—	—	—	—	—	14	1.7	—	—	—	17
7 Mei	8.6	7.4	8.1	6.0	6.3	0.6	0.2	—	15	7.1	3.5	5.2	—	6
14 Mei	14.4	7.9	9.7	10.6	14.1	1.4	0.3	—	17	11.2	8.8	9.7	—	9
21 Mei	31.9	8.2	10.1	13.7	31.3	8.6	1.2	0.1	12	21.1	11.1	19.8	—	9
28 Mei	40.8	9.7	11.6	17.3	40.8	25.5	5.0	0.4	18	33.8	15.1	30.2	—	10
4 Juni	49.0	9.0	10.5	17.6	48.9	40.5	17.3	0.6	17	48.7	17.2	48.0	0.4	10
11 Juni	52.0	8.8	10.7	17.5	51.0	49.3	37.5	1.3	17	50.7	16.1	50.0	0.4	9
18 Juni	51.0	8.5	10.3	17.7	48.2	50.5	47.8	2.6	14	50.3	16.5	48.1	2.3	10
2 Juli	60.6	—	10.7	17.6	50.2	55.1	59.2	9.6	13	59.6	16.0	53.0	5.8	7
23 Juli	83.8	—	11.2	18.6	50.1	54.9	61.0	68.4	19	74.7	16.7	52.3	48.7	9
20 Aug.	—	—	11.7	18.8	52.1	57.3	62.8	—	12	—	16.8	51.7	—	10

planten, wat ook uit de gemiddelde lengte van de bloeiwijzen blijkt, want de lengte van een bloeiende spruit is grooter dan 68,4 cm, bedraagt zelfs maximaal 105 cm. Bij de nog niet bloeiende planten steekt het loof boven de bloeiwijze uit, dientengevolge is de gemiddelde spruitlengte grooter dan de gemiddelde aarlengte. Op 20 Augustus konden deze maten niet meer worden aangegeven, daar toen de verwelkte stengels reeds afgesneden waren. De toppen van de loofbladen waren reeds lang bruin en afgestorven; dit verschijnsel trad nl. 28 Mei voor 't eerst op.

In tabel 6 zijn ook van de 2e knoppen enkele maten weergegeven. Hier zijn alleen de uitloopende knoppen mee berekend, zooals ook uit de cijfers van de laatste kolom (het aantal knollen) kan blijken. De 2e spruit blijft steeds iets achter bij de eerste spruit, die we dan ook als de hoofdspruit hebben beschouwd. Op blz. 8 wezen we er reeds op, dat slechts in zéér enkele gevallen meer dan 2 knoppen uitgeloopen zijn (vergelijk tabel 1).

In tabel 7 is de strekking van het laatste scheedeblad en het eerste loofblad en gedeeltelijk ook van de bloeiwijze van de hoofdknoppen in 1928 weergegeven. Tevens worden daarbij vermeld de gemiddelde lengten van het langste scheede- en het langste loofblad. Nu we voor 1927 de strekking van de verschillende organen afzonderlijk hebben weergegeven, geeft tabel 7 ons een voldoende beeld van het verloop van de strekking in 1928.

TABEL 7. Gemiddelde lengten van verschillende organen van den hoofdknop in cm.

Datum	Langste scheede-blad	Laatste scheede-blad	Eerste loofblad	Langste loofblad	Bloei-wijze (met as)	Aantal knollen
7 Januari 1928	0.4	0.2	0.2	0.2	—	19
3 Maart 1928	— *)	— *)	0.3	0.3	—	17
31 Maart 1928	0.7	0.4	0.4	0.4	—	18
28 April 1928	4.8	4.6	4.4	4.4	—	17
12 Mei 1928	13.7	13.5	28.7	28.7	—	17
22 Mei 1928	15 9	15.9	37.4	38.1	0.3	17
4 Juni 1928	17.1	17.1	47.5	51.6	2.7	18

*) Niet gemeten.

Ook nu zien we, dat aanvankelijk het laatste scheedeblad *niet* het langste is, maar als de knollen gaan uitloopen is dit al spoedig wel het geval. Het eerste loofblad groeit dan ook sterk en overtreft al gauw de scheedebladen in lengte. In vergelijking met tabel 6 zien we, dat het laatste scheedeblad hier een grootere eindlengte bereikt (17,1 cm in plaats van ± 11 cm). De lengte van de bloeiwijze kon nu voor 't eerst bepaald worden op 22 Mei. De eindlengten van loof en bloeiwijze werden niet meer vastgesteld, daar

de fixaties slechts voortgezet werden totdat de bloemaanleg klaar zou zijn. Van het in 1931 gefixeerde materiaal zijn evenmin voldoende cijfers over den strekkingsgroei verzameld, ook hier was het tijdstip van bloemaanleg voor ons het belangrijkste.

§ 4. *De ontwikkeling van den hoofdknop en de andere knoppen.*

We hebben reeds eerder gezien, dat de voornaamste knoppen, de hoofdknop en de 2e knop, die we in het midden van den volwassen knol vinden (zie fig. 2, KNA en KNB), ontstaan in de oksels van de binnenste grondstandige loofbladen, d.i. meestal het derde en het vierde loofblad, in sommige gevallen het tweede en derde. Wij willen nu deze knoppen zoo vroeg mogelijk opsporen en hun ontwikkeling vervolgen. Zoodra we het begin van de asvorming zien optreden, weten we ook welke loofbladen grondstandig blijven en waar we dus den hoofdknop te zoeken hebben. Het blijkt, dat in dit stadium de bedoelde knop nog slechts weinig ontwikkeld is. In het algemeen vinden we in den oksel van iedere bladachtige afsplitsing een knop, eerst in den vorm van een nauwelijks te onderscheiden meristematische vlek, die slechts iets boven het omringende weefsel uitsteekt, later als een vegetatiepunt omhuld door een of meer bladachtige afsplitsingen. Een vlekachtig meristeem vinden we in de oksels der loofbladen al heel spoedig nadat deze afgesplitst werden; in de oksels der oudere bladen zijn de okselknoppen dientengevolge verder ontwikkeld dan in die der jongere bladen. In tabel 8 zijn de ontwikkelingsstadia van 1en, 2en en 3en knop op de achtereenvolgende fixeerdata in 1927 en 1928 weergegeven.

Omdat de 2e knop ontstaan is in den oksel van een iets ouder loofblad dan de 1e knop, is het begrijpelijk dat op 14 Mei deze 2e knop reeds in 5 van de 7 onderzochte gevallen een afsplitsing had gevormd, terwijl van den 1en knop nog niets meer dan een vlek kon worden waargenomen. Al heel gauw zien we echter, dat de hoofdknop dezen achterstand inhaalt, einde Mei en Juni gelijk staat met den 2en knop en bijv. op 2 Juli duidelijk vóór raakt bij den 2en knop. Ter vergelijking zijn, te beginnen met 20 Aug., ook de 3e knoppen (d.w.z. 3e van het centrum van den knol uit naar buiten gerekend) in de tabel opgenomen. Deze knoppen in den oksel van een ouder blad zijn dus nog eerder ontstaan dan de 2e en de hoofdknop en toch zien we, dat ze op 20 Augustus minder ver ontwikkeld zijn dan de beide andere. Al heel gauw blijft deze knop zelfs geheel stilstaan in ontwikkeling; vergelijk 17 Sept. en 15 October. Nu zien we ook bij den eersten en tweeden knop gedurende de wintermaanden slechts heel weinig ontwikkeling: de lengte der knoppen, d.i. de lengte van de buitenste bruine scheedebladen, verandert na 17 September in 't geheel niet. Het aantal afsplitsingen neemt na 15 October alleen bij den hoofdknop heel langzaam toe. Zooals reeds eerder werd meegedeeld, werden de knollen in dezen tijd bij 15 à 17° C bewaard. We zien dus uit tabel 8, dat gedurende dit bewaren, althans in het hier onderzochte geval, de orgaanvorming *alleen bij*

TABEL 8. Ontwikkeling van de voornaamste knoppen.

Datum	Hoofdknop			2e knop			3e knop		
	Lengte in cm	Aantal afspl.	Aantal knollen	Lengte in cm	Aantal afspl.	Aantal knollen	Lengte in cm	Aantal afspl.	Aantal knollen
14 Mei 1927	—	vlek	13	—	0.8	7			
21 Mei 1827	—	1.3	9	—	1.3	10			
28 Mei 1927	—	2.2	9	—	2.1	8			
4 Juni 1927	—	3.0	12	—	2.8	12			
11 Juni 1927	—	3.7	10	—	3.7	9			
18 Juni 1927	—	4.8	14	—	4.6	14			
2 Juli 1927	0.3	6.3	13	0.2	5.6	13			
23 Juli 1927	0.7	8.1	18	0.5	7.3	19			
20 Aug. 1927	0.9	9.4	19	0.8	8.5	19	0.4	6.8	18
17 Sept. 1927	1.1	11.0	16	1.0	9.8	17	0.6	7.9	15
15 Oct. 1927	1.1	11.2	19	1.0	10.0	19	0.7	7.9	19
11 Dec. 1927	1.1	12.0	20	1.0	10.5	19	—	—	—
7 Jan. 1928	1.0	12.7	19	1.0	10.4	19	0.6	7.5	19
3 Maart 1928	1.0	13.4	17	1.1	10.4	17	—	—	-
31 Maart 1928	1.1	13.5	19	1.0	10.6	19	0.7	8.0	19
28 April 1928	5.2	14.4	17	1.0	10.7	17	0.6	7.9	16
12 Mei 1928	28.7[1])	[17.3][2])	16	1.0	11.5	17	0.7	8.3	16
22 Mei 1928	37.4[1])	[19.4][2])	16	1.0	11.5	17	0.6	8.5	17
4 Juni 1928	47.5[1])	[26.2][2])	18	1.0	11.6	20	0.5	8.3	17

[1]) d.w.z. de lengte van het eerste loofblad.
[2]) Berekend, zie tabel 3,

den hoofdknop in zeer langzaam tempo doorgaat, terwijl de andere knoppen volkomen stilstand vertoonen.

Na het planten, op 16 Maart 1928, begint al heel spoedig de strekkingsgroei, zooals vooral uit de cijfers van de 1e kolom blijkt. Van 12 Mei af zijn voor de lengten van de hoofdspruit de lengten van het 1e loofblad weergegeven, de nauwkeurige strekking vindt men in de vorige § vermeld. De 2e en 3e knop vormen na het planten nog enkele nieuwe bladdeelen: de 2e knop bereikt als gemiddelde 11,6, de 3e knop 8,5, maar bij deze knollen gaven geen van beide een spruit. Het totale aantal afsplitsingen van den hoofdknop kon na 28 April niet meer geteld worden, zooals op blz. 12 werd uiteengezet. Wij hebben hier de berekende gemiddelden uit tabel 3 herhaald.

TABEL 9. Ontwikkeling van hoofdknop en 2e knop.

Datum	Hoofdknop			2e knop		
	Lengte in cm	Aantal afsplits.	Aantal knollen	Lengte in cm	Aantal afsplits.	Aantal knollen
12 Mei 1928	—	0.8	17	—	0.9	16
22 Mei 1928	—	1.2	16	—	1.7	17
4 Juni 1928	—	3.5	17	—	3.8	17
21 Juni 1928	0.3	5.8	16	0.3	5.5	16
19 Mei 1931	—	1.2	19	—	1.3	18
2 Juni 1931	1.1	3.5	19	1.0	3.5	19
15 Juni 1931	2.0	5.4	20	1.7	5.1	20
6 Juli 1931	5.4	7.7	18	4.2	7.2	19

In tabel 9 geven wij de cijfers die over de ontwikkeling van de beide voornaamste knoppen in 1928 en 1931 beschikbaar waren. Wij zien daaruit, dat steeds de 2e knop in het begin vóór is bij den 1en knop, maar na korten tijd ingehaald wordt en achterblijft. In 1928 vinden we op 12 Mei reeds de eerste afsplitsing bij beide knoppen, in 1931 is bij de fixatie van 19 Mei de 2e afsplitsing hier en daar reeds te vinden.

Er is nog een groep van okselknoppen waarop wij de aandacht moeten vestigen, nl. de knoppen welke tenslotte de zg. „*kralen*" leveren. In fig. 14 ziet men enkele van deze knoppen in vrij jongen toestand afgebeeld. Het zijn de okselknoppen van de buitenste 6 à 7 scheedebladen. Op 23 Juli zijn deze scheedebladen reeds geheel bruin en vliezig geworden. De internodiën tusschen deze scheedebladen zijn niet uitgegroeid, terwijl de internodiën tusschen de beide laatste scheedebladen en tusschen deze en de eerste 3 à 4 loofbladen uitgegroeid zijn tot den nieuwen knol. Tusschen den nieuwen en den ouden knol vinden we nu aan weerskanten 3 à 4 okselknoppen, welke met behulp van korte dikke steeltjes te voorschijn zijn gekomen. Dergelijke gesteelde knoppen werden reeds in het materiaal van 2 Juli '27 waargenomen. De steeltjes ontstaan doordat het internodium tusschen de eerste en de tweede afsplitsing uitgroeit. Het blijkt, dat ook de beide volgende internodiën nog eenigszins uitgroeien, het laatste zwelt peervormig op en zoo ontstaat een kraal. Ook de onderste okselknoppen van de hier bedoelde knoppen kunnen zich tot kralen ontwikkelen. Bij *Gladiolus* var. Vesuvius vonden wij binnen het 2e omhulsel 3—7 knoppen naast elkaar, welke tot kralen uit konden groeien. Bij het rooien vinden we tusschen de oude en de nieuw-gevormde knollen een krans van kleine en grootere kralen, waarvan de herkomst moeilijk meer na te gaan is, maar die alle uit de hier beschreven okselknoppen zijn ontstaan.

§ 5. *Oude en nieuwe knollen.*

De knollen van *Gladiolus*, die in het voorjaar geplant worden, zijn dik en vleezig; zij bevatten veel reservevoedsel, in hoofdzaak zetmeel, dat voor de ontwikkeling van de nieuwe spruiten gebruikt wordt. Wij zien dan ook, dat de oude knollen na het planten min of meer verbruikt worden. Om dit te kunnen aantoonen, hebben wij bij iedere fixatie de grootte van de knollen (zonder de rokken) bepaald, nl. den omtrek en de hoogte. De omtrek werd gemeten met een stalen meetlint, de hoogte met een schuifpasser, waarbij steeds de dikste plek van den knol gemeten werd. In de volgende tabel 10 zijn de gemiddelden van al deze metingen weergegeven. Wij zien hieruit, dat ± begin Juni de omtrek van de knollen geleidelijk afneemt, terwijl de

TABEL 10. Het verbruik van de oude knollen.

Datum 1927	16 April	30 April	7 Mei	14 Mei	21 Mei	28 Mei	4 Juni	11 Juni	18 Juni	2 Juli	23 Juli	20 Aug.	17 Sept.	15 Oct.
Omtrek in cm	13.4	13.2	12.9	13.5	13.4	13.4	13.4	12.5	12.3	11.6	12.1	11.3	11.5	10.9
Hoogte in cm	1.9	1.9	1.9	2.0	1.9	1.9	1.8	1.7	1.6	1.4	1.3	1.2	1.0	0.7
Aantal	17	17	16	17	12	18	17	17	14	12	19	12	14	15

dikte van de knollen eerst langzaam en daarna sneller afneemt. Bij het rooien van de planten op 13 October vinden we nog steeds vrij groote resten van de oude knollen terug, welke bij het schoonmaken met de verdroogde wortelresten verwijderd worden.

De vorming van de nieuwe knollen begint al heel vroeg: in tabel 11 is de omtrek daarvan voor 't eerst op 18 Juni aangegeven. Deze werd niet gemeten, doch berekend uit den waargenomen diameter van de nieuwe knolletjes. In den loop van den zomer zien we, tegelijk met den sterken achteruitgang van de oude knollen, de nieuwe knollen in grootte toenemen. Op 20 Augustus konden de omtrek en de hoogte voor 't eerst gemeten

TABEL 11. Omtrek en hoogte van de nieuwe knollen.

Datum 1927—28	18 Juni	2 Juli	23 Juli	20 Aug.	17 Sept.	15 Oct.	11 Dec.	7 Jan.	3 Mrt.	31 Mrt.	28 April	12 Mei	22 Mei	4 Juni	21 Juni
Omtrek in cm	4.2	5.4	6.6	9.6	12.5	12.9	13.3	13.1	12.8	12.9	12.7	13.0	13.1	13.0	12.7
Hoogte in cm	—	—	—	1.5	2.0	1.9	2.0	1.9	1 7	1.9	1.9	1.9	1.9	1.7	1.6
Aantal	14	13	19	19	17	19	20	19	17	18	16	17	17	18	16
Omtrek jongen knol in cm												2.1	2.8	4.0	5.5

worden. In de volgende weken nemen omtrek en hoogte steeds toe tot het rooien op 13 October. Gedurende het bewaren der knollen van October tot Maart, zien we weinig verandering en ook na het planten is aanvankelijk nog niet veel van het verbruiken te bespeuren. Na 4 Juni begint dit merkbaar te worden, evenals in het vorige jaar (tabel 10). Ondertusschen zijn reeds weer nieuwe knollen gevormd, waarvan we den (berekenden) omtrek in de laatste rij vermelden. Ook nu vinden we dus tegelijk met het dikker worden van de jonge knollen een duidelijk afnemen, uitgezogen-worden van de oude knollen.

Tegelijk met het optreden van de nieuwe knolletjes worden ook de eerste „nieuwe" wortels waargenomen, zooals uit een vergelijking van tabel 10 en 11 met tabel 3 en 4 kan blijken. Deze nieuwe wortels ontspringen tusschen den ouden en den nieuwen knol. Het zijn zg. *trekwortels*, die waarschijnlijk uitsluitend dienen om de planten steviger en dieper in den grond te verankeren. Daar de nieuwe knollen bovenop de oude gevormd worden, zouden de planten, indien men deze aan zichzelf overliet, steeds dichter bij de oppervlakte komen. Het maakt nu den indruk alsof de trekwortels dienen om de planten steeds op ongeveer dezelfde diepte te houden. Zeker zou het de moeite waard zijn om na te gaan of de trekwortels in 't geheel geen water en voedingszouten opnemen en uitsluitend voor de vertikale verplaatsing van de nieuw-gevormde knollen dienst doen. NORMA PFEIFFER heeft deze trekwortels vrij uitvoerig beschreven. Zij vindt bij jonge wortels fijne haren aan de oppervlakte, die naar haar meening er op wijzen, dat deze wortels ook water en voedingszouten absorbeeren kunnen. Verder stelt zij zich voor, dat deze wortels ook tijdelijk dienst doen voor het bewaren van reservevoedsel, maar uit de chemische analyse blijkt dit niet.

Wageningen, Mei 1937.

VERKLARING DER FIGUREN.

	Afkortingen.	Abbreviations.
BL 1 enz.	1e bloem enz.	first flower etc.
BLP 1 enz.	bloemprimordium	flower-primordium
BLT	bloemstengel	flower-stalk
BR 1 enz.	1e bractee enz.	first bract
EKN	eindknop	terminal bud
EVP	eindvegetatiepunt	terminal vegetation-point
KN	knop	bud
KN (L 1) enz.	knop in den oksel van L 1 enz.	bud in the axis of the first foliage-leaf etc.
KNA	hoofdknop	main bud
KNB enz.	2e knop enz.	second bud etc.
KR	kralen	cormlets
L 1 enz.	1e loofblad	first foliage-leaf
LBR 1 enz.	litteeken 1e bractee enz.	scar of first bract
LL 1 enz.	litteeken 1e loofblad enz.	scar of first foliage-leaf
LSB 1 enz.	litteeken 1e scheedeblad enz.	scar of first sheathing-leaf
M I	meeldraad van den eersten krans	stamen of the first whorl.
RA enz.	binnenste rok enz.	innermost scale etc.
SB 1 enz.	1e scheedeblad enz.	first sheathing-leaf
T I T II	bloemdekblad van den eersten, resp. 2en krans	tepal of the first (second) whorl.
TW	trekwortel	contractile root
VB	voorblad	fore-leaf
VD	vruchtblad	carpel
VP	vegetatiepunt	vegetation-point
W	wortel	root
ZVP	zijvegetatiepunt	secondary vegetation-point

Fig. 1. Knol van *Gladiolus* var. Vesuvius op 7 Jan. 1928, geheel omhuld door den buitensten rok. 2 × vergroot.

Fig. 2. Dezelfde knol na het afpellen der rokken A—E, waarvan de litteekens (behalve die van rok E) duidelijk te vervolgen zijn. Van de knoppen zijn de 3 bovenste zichtbaar: KNA, KNB en KNC. KNA, de hoofdknop staat tegen de rest van den ouden bloemstengel BLT. 2 × vergroot.

Fig. 3. Knol van *Gladiolus* var. Vesuvius ontstaan aan een niet-

bloeiende plant. Na het afpellen der rokken is telkens weer een okselknop zichtbaar geworden: KN 1—8. In het midden de eindknop (EKN), die behouden bleef en waaruit een nieuwe spruit zal te voorschijn komen. 2 × vergroot.

Fig. 4. Detail van fig. 2: de hoofdknop en 2e knop, nadat de buitenste bruine afsplitsingen van beide verwijderd zijn.

Van den hoofdknop (KNA rechts) zijn 5 vliezige scheedebladen verwijderd, het 6e min of meer vleezig, heeft een kleine opening in den top. Van den 2en knop (KNB links) zijn 3 vliezige scheedebladen verwijderd. Behalve bij SB 1 van den hoofdknop, zijn binnen alle scheedebladen okselknoppen te vinden, die van buiten naar binnen in grootte afnemen. Bij den 2en knop zijn drie knoppen binnen SB 1 gevormd. 7 × vergroot.

Fig. 5. De hoofdknop van fig. 4, nadat alle scheedebladen afgepeld zijn. Het eerste loofblad (L 1) vertoont een kleine opening onderin; aan den bovenkant loopt het scheef uit in een bladschijfachtig gedeelte. Ook nu zijn binnen alle afgepelde scheedebladen okselknoppen of althans vegetatiepunten daarvan te vinden. Het vlak, waarin deze knoppen geplaatst zijn, bevindt zich ongeveer in 't midden tusschen de lange en de korte as van de ellips van het grondvlak (L SB 1). 23 × vergroot.

Fig. 6. Detail van fig. 5, nadat het eerste loofblad verwijderd is. Het 2e loofblad heeft de opening aan de tegenovergestelde zijde en vertoont dus de scheeve punt van de kleine bladschijf juist aan den anderen kant als het eerste blad. 23 × vergroot.

Fig. 7. Detail van fig. 5, nadat ook het 2e en 3e loofblad verwijderd zijn. Aan het vegetatiepunt VP is het 4e loofblad reeds geheel afgesplitst. 70 × vergroot.

Fig. 8. Hoofdknop van een knol op 31 Maart 1928, 2 weken na het planten. Er zijn 4 bruine vliezige scheedebladen afgepeld, het 5e is ook geheel bruin, het 6e alleen aan den top. De jonge spruit, omsloten door het 7e scheedeblad, steekt door de buitenste vliezige omhulsels, die hierdoor verscheurd zijn. 6½ × vergroot.

Fig. 9. Detail van fig. 8, hoofdknop afgepeld tot het laatste scheedeblad (SB 10) dat duidelijk links bijna geheel open is en aan den top het puntje van het eerste loofblad (L 1) doorlaat. 7 × vergroot.

Fig. 10. Eveneens detail van fig. 8; nu is het laatste scheedeblad weggesneden en komt dus het eerste loofblad te voorschijn. De vorm van het veel kleinere 2e loofblad schemert er al duidelijk doorheen. Dit loofblad heeft den top rechts, dus juist omgekeerd als L 1. 7 × vergroot.

Fig. 11. Hoofdknop met nieuwen knol op 12 Mei 1928. De scheedebladen zijn alle verwijderd, evenals de 2 eerste loofbladen. Het 3e loofblad heeft een duidelijke bladschijf en een opening links onderin, waardoor het volgende loofblad nog juist te zien is. De nieuwe knol is ontstaan door het opzwellen van de internodiën tusschen het laatste scheedeblad (SB 9) en het eerste loofblad en tusschen het eerste en tweede loofblad. Het derde loofblad is ook nog op den nieuwen knol ingeplant (grondstandig).

Tusschen den ouden en den nieuwen knol zijn 5 zeer dikke trekwortels TW te voorschijn gekomen, die een eenigszins gerimpelde opperhuid bezitten. 6 × vergroot.

Fig. 12. Dezelfde nieuwe knol na het afpellen van het 3e loofblad, L 4 is veel kleiner dan L 3; de vorm van het volgende L 5 schemert reeds door in het onderste deel van L 4. 6½ × vergroot.

Fig. 13. Knol met uitgeloopen hoofdknop op 14 Mei 1927; alleen de 5 bruine rokken zijn verwijderd. De jonge spruit heeft de buitenste vliezige scheedebladen doorbroken en vertoont het eerste, langste loofblad dat aan den voet ingesloten wordt door de 4 laatste scheedebladen, SB 6—9. De wortels aan de basis van den knol zijn bij het rooien grootendeels afgebroken. Ware grootte.

Fig. 14. Oude en nieuwe knol op 23 Juli 1927. Er is ook hier slechts één knop uitgeloopen, zoodat er slechts één nieuwe knol ontstaan is. De scheedebladen en de eerste 3 loofbladen zijn weggesneden, het 4e loofblad is hier niet grondstandig, maar op de bloemdragende as ingeplant (LL 4). De okselknop binnen L 3 wordt de nieuwe hoofdknop [KN (L 3) = KNA]. De trekwortels TW, die tusschen den ouden en den nieuwen knol te voorschijn komen, zijn dik en sterk gerimpeld, in tegenstelling met de eerder gevormde wortels W aan de basis van den ouden knol. Tusschen de trekwortels zien we ook enkele gesteelde knoppen KR, ontstaan uit okselknoppen van de buitenste scheedebladen. Deze vormen de zg. kralen. De oude knol is duidelijk ineengeschrompeld. 3 × vergroot.

Fig. 15. Vegetatiepunt van een 2en knop op 19 Mei 1931 in stadium I. Het laatste loofblad (L 3) is geheel afgesplitst, van L 1 en L 2 zijn de litteekens geteekend. 90 × vergroot.

Fig. 16. Vegetatiepunt van een 2en knop op 19 Mei 1931 in stadium II. Het 7e loofblad is geheel afgesplitst, het vegetatiepunt is in vergelijking met dat van fig. 15 duidelijk grooter en hooger geworden. In den oksel van L 3 vinden we nu reeds den nieuwen hoofdknop. 90 × vergroot.

Fig. 17. Hetzelfde vegetatiepunt van fig. 16, omgeven door de litteekens van loof- en scheedebladen op den nieuwen knol. 15 × vergroot.

Fig. 18. Vegetatiepunt van een 2en knop op 19 Mei 1931 in stadium III—. Op het sterk vergrootte vegetatiepunt is reeds duidelijk de eerste bractee te zien (BR 1). In den oksel van L 3 staat de nieuwe hoofdknop KNA. De bloemdragende as heeft zich reeds iets gestrekt, L 4 is niet meer grondstandig. 90 × vergroot.

Fig. 19. Vegetatiepunt van een hoofdknop op 12 Mei 1928 in stadium IV—: in den oksel van de onderste bractee BR 1 is reeds flauw het primordium van de eerste bloem te zien (BLP 1). 60 × vergroot.

Fig. 20. Vegetatiepunt van een hoofdknop op 19 Mei 1931 in stadium IV: er zijn 3 bracteeën afgeslitst; in de oksels van BR 1 en BR 2 zijn de primordia van de eerste bloemen nog ongedifferentieerd. Het verschil tusschen de bracteeën en de jongste loofbladen (in deze teekening weggesneden) is niet groot. 65 × vergroot.

Fig. 21. Jonge bloeiwijze op 22 Mei 1928 na het afpellen van de loofbladen 4—8 en bractee 1. De onderste bloem (in den oksel van BR 1) bevindt zich in stadium VI—VII (vergelijk fig. 26), de daarboven geplaatste bloemen zijn duidelijk minder ver ontwikkeld. Tegen de basis van de bloeiwijze staat de nieuwe 2e knop KNB. 36 × vergroot.

Fig. 22. Top van een jonge bloeiwijze op 22 Mei 1928 nog grootendeels ingesloten door het laatste (8e loofblad). In de oksels van de afgesneden 6e en 7e loofbladen staan kleine secundaire bloeiwijzen, die ieder reeds 4 bracteeën hebben afgesplitst. De onderste bloem bevindt zich waarschijnlijk reeds in stadium IX (vergelijk fig. 31). 30 × vergroot.

Fig. 23—34 geven de opeenvolgende stadia van de ontwikkeling der bloemen, op 22 Mei en 4 Juni 1928 gevonden.

Fig. 23. Stadium V—: het bloemprimordium splitst aan de aszijde een voorblad VB af, dat aan weerszijden van het midden begint en eerst later één geheel wordt. 55 × vergroot.

Fig. 24. Stadium VI—: het voorblad is geheel afgesplitst en nu ontstaan drie bobbels op het vegetatiepunt waaruit zich later in hoofdzaak meeldraden zullen ontwikkelen. 55 × vergroot.

Fig. 25. Stadium VI+: de drie bobbels zijn grooter geworden en we zien aan de buitenzijde ervan reeds de eerste tepalen optreden als flauwe uitbochtingen. 55 × vergroot.

Fig. 26. Stadium VI—VII: de differentiatie van tepalen en meeldraden is verder voortgeschreden, maar nog steeds zeer onscherp. 55 × vergroot.

Fig. 27. Stadium VII−: met uitzondering van de mediane tepaal zijn nu T 1 en M I volkomen afgesplitst. 55 × vergroot.

Fig. 28. Stadium VII+: tusschen de buitenste tepalen wordt de eerste aanduiding van den binnensten krans van tepalen zichtbaar. 55 × vergroot.

Fig. 29. Stadium VIII: ook de binnenste krans van tepalen is afgesplitst. Van vruchtbladen is echter nog geen spoor te bekennen, de bloembodem is duidelijk hol (de voorste meeldraad met tepaal zijn teruggebogen om dit aan te toonen. 60 × vergroot.

Fig. 30. Stadium VIII—IX: de drie vruchtbladen VD zijn als flauwe walletjes onder de meeldraden te zien.
Ook hier zijn de voorste meeldraad en tepaal geheel teruggebogen. 60 × vergroot.

Fig. 31. Stadium IX− (gesloten). De drie binnenste tepalen T II zijn nog steeds veel kleiner dan de buitenste. 55 × vergroot.

Fig. 32. Stadium IX− (geopend). De 3 vruchtbladwallen zijn tot poortjes geworden. 60 × vergroot.

Fig. 33. Stadium IX: de poortjes in de vruchtbladen vernauwen zich tot spleten. 60 × vergroot.

Fig. 34. Stadium IX: bloem en vruchtbeginsel overlangs doorgesneden om de spleten in de vruchtbladen te kunnen vervolgen. 15 Juni 1931. 90 × vergroot.

Fig. 35. Bloem op 6 Juli 1931 overlangs doorgesneden, de drie vruchtbladen zijn uitgegroeid, het vruchtbeginsel is geopend, zoodat men de zaadknoppen ziet liggen. 30 × vergroot.

Fig. 36 en 37. Jonge bloeiwijze op 9 Juli 1927 met en zonder de omhullende bracteeën. In fig. 37 zijn links bovendien de voorbladen verwijderd om de bloemen duidelijk te laten zien. Aan den top van de bloeiwijze zijn na de 14e bloem nog een aantal primordia te onderscheiden, die zich niet verder ontwikkelen zullen. Hetzelfde vertoont de secundaire bloeiwijze in den oksel van het laatste loofblad. 5 × vergroot.

THE PERIODICAL DEVELOPMENT OF GLADIOLUS HYBRIDUS

VAR. VESUVIUS

BY

ANNIE M. HARTSEMA

SUMMARY.

For an investigation of the periodical development of *Gladiolus* the late-flowering variety "Vesuvius" with brilliantly red flowers was chosen. The material was received and planted out on April 16, 1927; during rather more than a year, until June 21, 1928, with regular shorter or longer intervals, batches of 20 corms were fixed and examined (for the dates of fixation see tables 1—11). From October 13, 1927, until March 16, 1928, the corms were stored dry at 15° to 17° C. In 1931 material was again collected for a short time.

As contrasted with most bulbous plants till now investigated by us, with *Gladiolus* the origin of the flower is only formed after the corms have been planted. On the dry corms (cf. figs. 1 and 2), after removing 4 to 5 brown scales, a number of axillary buds are found, of which the uppermost one produces the new main shoot. The main bud and the second bud, which often also develops a shoot, lie on either side of the old flower-stalk (BLT). Sometimes no old flower-stalk is found, the terminal bud did then not proceed to flower-formation, but remained preserved as a bud until the next season (see fig. 3). Table 1 gives a survey of the corms examined and the number of shoots found on them. Diseased and non-flowering corms were discarded in the calculations.

The two principal buds of the corm of fig. 1 and 2 were examined further and are represented in figs. 4 to 7. The external splittings are already brown and membranous (SB 1—5 of KNA and SB 1—3 of KNB); next follow a few uncoloured fleshy sheathing-leaves and finally the foliage-leaves (L 1—4 with KNA). At this stage the difference between sheath- and foliage-leaves is not yet distinct. The number of sheathing-leaves amounts to 9—11, that of the foliage-leaves varies with this material from 7 to 8 (see table 2). Of the sheathing-leaves only the 4 or 5 inner ones serve as a sheath round the shoot, all the more external ones become

at last brown and membranous and cannot be found again in the flowering plants. Probably for this reason IRMISCH (1850) and NORMA PFEIFFER (1931) have failed to find them.

The last foliage-leaves and the flowers are only formed after the corms have been planted. On budding corms the difference between sheath- and foliage-leaves is very distinct (see fig. 9 and 10), since only the latter possess a blade-like part, the anatomical structure of which has been elaborately described by AGNES ARBER (1921) and NORMA PFEIFFER (1931). The outermost 3 to 4 foliage-leaves are implanted on the new corm, the other foliage-leaves stand on the flower-bearing axis. The formation of the new corm by the growing out of the internodes between the 2 last sheath-leaves and the 3 or 4 first foliage-leaves takes place approximately simultaneously with the appearance of the flower-bearing axis and the origination of the first flowers.

The first bracts, in the axils of which the flowers develop, are in the beginning difficult to distinguish from the last foliage-leaves. Still on close examination an enlargement of the terminal vegetation-point can be observed, preceding the formation of the flower (see figs. 13 and 16).

The following stages in the formation of the flower are distinguished:

stage I the vegetation-point still splits off foliage-leaves, fig. 15.
,, II the vegetation-point broadens and rises in preparation of the flower-formation, fig. 16.
,, III the first bract has split off, fig. 16.
,, IV in the axil of the lowermost bract the flower-vegetation-point may be clearly distinguished, fig. 19.
,, V the flower-vegetation-point has split off a two-topped fore-leaf, on the side of the main axis, fig. 23 seq.
,, VI on the flower-vegetation-point three primordia arise, which later develop chiefly to stamens, figs. 24 and 25.
,, VII the outer whorl of tepals develops on the outside of the staminal primordia, figs. 26—28.
,, VIII between the outer whorl of tepals the second whorl develops, fig. 29.
,, IX 3 carpels originate in front of the stamens, first as strips (stage VIII—IX, fig. 30), then as small gates (stage IX—, fig. 32). The inferior ovary has already been clearly formed in fig. 35.

The spiked inflorescence shows flowers in different stages of development, the lowest always being the most advanced. Their number per spike varies in the origin from 15 to 20, the average being 17,5 (see table 2); the uppermost flowers, however, do not develop, as the top of the spike shrivels up even before the lower flowers open. In the axils of the upper 2 to 3 foliage-leaves secondary inflorescences arise: spikes with 6—12 flowers, which nearly always shrivel up in a young condition.

The opposite leaf-arrangement is preserved during the whole develop-

ment of a bud. This may be seen from the position of the axillary buds and the situation of the bracts. Only shortly before flowering a rotation occurs, by which all the flowers become placed on one side. This rotation has been elaborately investigated by INGEBORG HAECKEL (1930).

In 1927 and in 1931 the beginning of flower-formation was observed 4 to 5 weeks after planting the corms. In 1928 the corms were planted about a month earlier than in those two other years and yet flower-formation started about the same time, namely the middle of May. This must be attributed to the low temperature after the early planting in 1928 (see table 5).

The new corms arise on the top of the old ones. Table 11 gives the circumference and height of the new corms at the different fixations. In the course of a developing-period one sees that these corms are used up, while a new generation of corms is formed (cf. also table 10). Together with the new corms we also see the "contractile roots" make their appearance at the boundary between the old and the new corm. These roots bring about a vertical displacement of the plant, preventing, as it were, that the corms will come to lie on the surface of the soil. These contractile roots have more than once been minutely described a.o. by NORMA PFEIFFER (1931). It is not known whether they also serve for the absorption of water and nutritive salts, like the ordinary roots, which spring forth from the base of the corm immediately after planting (these are called "old" roots in table 3 and 4).

The buds of dry-lying corms are protected by the outer sheathing-leaves. After planting the stretching growth begins, in which the brown sheathing-leaves are pierced by the growing sheath- and foliage-leaves (see fig. 8). The average lengths of the last 3 sheathing-leaves and of the first 3 foliage-leaves are given in table 6, and also the length of the young inflorescence with the flower-bearing axis. Table 7 (p. 21) shows the growth of the principal organs in 1928.

As a rule an axillary bud is found in each splitting. The axillary buds of the outer 6 to 7 sheathing-leaves produce stalked *cormlets*. These are small corms, serving for the vegetative increase (see fig. 14). The axillary buds of the 2 last sheathing-leaves and of the 2 to 3 first foliage-leaves are the buds of the new corm. The last two, standing on either side of the flower-bearing axis, become the main bud and the second bud; they may pretty soon be recognised (cf. figs. 16—20).

The life-history of these buds has been treated in table 8 and 9, pp. 23 and 24.

LITERATUUR.

ARBER, A. 1921. The leaf structure of the Iridaceae, considered in relation to the phyllode theory. Ann. Bot. **35**, 301.

BEAL, A. C. 1916. Gladiolus studies I. Botany, History and Evolution of the Gladiolus. Cornell Ext. Bull. **9**.

BLAAUW, A. H. 1933. *Temperatuur en tijd van den bloemaanleg bij bol-irissen.* Proc. Kon. Akad. v. Wet. A'dam, Vol. **36**, no. 6; Mededl.39 Laborat. v. Plantenphysiol. Onderz. Wageningen.

BLAAUW, A. H. 1935. De periodieke ontwikkeling van een bol-iris (I. Xiphium praecox var. Imperator). Verh. Kon. Akad. v. Wet. A'dam, Afd. Natuurk. 2e Sect. Dl. **34**, no. 3; Mededl. 43 Laborat. v. Plantenphysiol. Onderz. Wageningen.

EICHLER, A. W. 1875. Blüthendiagramme, Leipzig.

ERNST-SCHWARZENBACH, MARTHA. 1931. Contribution à l'étude des chromosomes chez le genre Gladiolus L. Ann. Sc. Nat. Bot. Série 10 T. **13**, 345.

FAIRBURN, D. C. 1934. Growth responses of the Gladiolus as influenced by storage temperatures. Research Bull. 170 Agric. Exp. Stat. Iowa State Coll. of Agric.

GREAVES, H. 1930. The evolution of modern Gladioli. Gardener's chronicle III, **87**, 272.

HAECKEL, INGEBORG. 1930. Ueber Iridaceen. Flora N. F. Bnd. **25**, 1.

IRMISCH, TH. 1850. Zur Morphologie der monokotylen Knollen- und Zwiebelgewächse, Berlin.

JONES, L. H. 1929. The rest period of Gladiolus. Mass. Agricult. Exp. Stat. Bull. **247**, 310.

MC LEAN, F. F. 1929. The gladiolus and its development from the wild. Torreya, Vol. **29**, 1.

MACSELF, A. J. 1925. Gladioli. The "Home Garden" Books.

PAYER, J. B. 1857. Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris.

PFEIFFER, NORMA. 1931. A morphological study of Gladiolus. Contr. Boyce Thompson Inst. Vol. **3**, 2, 173.

SCHUMANN, K. 1890. Neuere Untersuchungen über den Blüthenanschluss.

WATKINS, J. V. 1931. Flower bud differentiation in the Gladiolus. Proc. Am. Soc. f. Horticult. Science **28**, 407.