

LABORATORIUM VOOR PLANTENPHYSIOLOGISCH  
ONDERZOEK, No. 9

DE PERIODICITEIT  
VAN DE KNOPONTWIKKELING BIJ DEN APPEL

DOOR

J. BIJHOUWER i.i.

(WITH A SUMMARY IN ENGLISH)

INHOUD

	Blz.
§ 1. Inleiding .....	2
§ 2. Werkwijze .....	2
§ 3. Orientatie .....	3
§ 4. De gemengde knop aan het einde van de kortloten..	7
§ 5. De bladknop aan het einde van de kortloten .....	20
§ 6. De laterale knop aan de eenjarige langloten .....	29
§ 7. De laterale knop aan de St. Jansloten .....	33
§ 8. De laterale knop aan de kortloten .....	37
§ 9. De terminale knop van de langloten en de St. Jansloten	41
Litteratuur .....	47
A summary in English: Periodicity of the bud-development of the Apple .....	48
Verklaring der figuren .....	55
Explanation of the figures .....	59
Explanation of the tables .....	64

185752

## § 1. INLEIDING.

(Bij het bezien van de figuren raadplege men vooral de verklaring achterin.)

In vorige stukken (BLAAUW 1920, 1923, LUYTEN en VERSLUYS 1921, VERSLUYS 1921, LUYTEN 1921) werd een verslag gegeven van de onderzoekingen naar den normalen ontwikkelingsgang van *Hyacinth*, *Rhododendron*, *Azalea* en *Sering*, *Kers* en *Pruim*, als voorbereiding voor experimenteel-morphologische proeven.

In aansluiting hieraan wil deze publicatie een overzicht geven van de ontwikkeling van den appel; tegelijkertijd echter zullen hierin kort opgesomd worden de opvattingen van de practici, zooals deze zich uiten in hun terminologie, en hun opvattingen omtrent snoei en bloeibaarheid.

Het materiaal voor dit onderzoek was afkomstig van een ouden, vruchtbaren boom van de variëteit Calville St. Sauveur, staande op de kweekery „Pomona” te Wageningen, op lichten zavelgrond, waarin het grondwater 's winters  $\pm 75$  c.M., 's zomers  $\pm 2$  M. onder de oppervlakte staat.

De heer HOOLEN, eigenaar van genoemde kweekery, was zoo welwillend gedurende een jaar (15 Jan. '20 tot 15 Jan. '21) materiaal beschikbaar te stellen, dat deels eens per maand, deels om de veertien dagen werd verzameld.

Het feit dat het materiaal afkomstig was van een ouden, vruchtbaren boom heeft tot gevolg dat omtrent delanglootknoppen en omtrent de vorming van het St. Janslot nog geen vaste conclusies te trekken zijn, aangezien beide in veel te kleine hoeveelheid aanwezig waren; aan de hand van uitgebreider materiaal zou dit gedeelte nader moeten worden onderzocht.

## § 2. WERKWIJZE.

Het materiaal, dat op alcohol bewaard was, werd onderzocht als in vorige publicaties aangegeven.

De lithografieën en teekeningen werden vervaardigd door den heer VAN TONGEREN.

In de tabellen is steeds opgegeven het arithmetisch gemiddelde met zijn middelbare fout, berekend uit: standaardafwijking (middelbare afwijking) gedeeld door den wortel uit het aantal waarnemingen.

De correlatie-coëfficiënten zijn berekend volgens de formule

van BRAVAIS; in alle tabellen zijn de waarden aangeduid, zooals in JOHANNSEN (1913, pag. 712) aangegeven is.

### § 3. ORIENTATIE.

Gaan wij na welke vormen van knoppen en takken wij in den winter aan den appel vinden, dan komen wij tot de volgende:

- I. Langloten, d.w.z. „Sprosse mit unbeschränktem Wachstum” (VELENOVSKY 1907, p. 629), en wel in verschillende typen, die door de praktijk als volgt onderscheiden worden:
  - a. Gesteltakken (Leitäste, branches-mères), feitelijk niet anders dan oude houttwijgen, die het geraamte van de kroon vormen.
  - β. Houttwijgen (Holztrieb, bourgeon), krachtige langloten, in normale gevallen met uitsluitend bladknoppen als laterale knoppen, en veelal met een gemengden knop aan het einde (fig. 7 en 8.). Daar deze organen veelal kort ingesnoeid worden, zijn deze gemengde knoppen aan de practici weinig bekend.
  - γ. Vruchttwijgen (Fruchtzweig, fig. 3, 4 en 5) vrij korte langloten, die direct een terminalen gemengden knop kunnen dragen, — of indien ze worden voortgezet door kortloten na enkele jaren kortlootbloemknoppen voortbrengen.
  - δ. Waterloten (Schmarotzer, Suckers, Gourmand), zeer lange, slappe twijgen, die zich veelal in het binnenste van den boom ontwikkelen, uit slapende oogen van de gesteltakken; hoofdzakelijk als de boom sterk ingesnoeid is.
- II. Laterale en terminale kortloten, „Sprosse, bei denen das Wachstum des Vegetationsgipfels frühzeitig verkümmert, oder ganz aufhört, wobei nicht selten die Achse, sehr verkürzt zu sein pflegt” (VELENOVSKY 1907, p. 629).  
De practici onderscheiden hierbij:
  - a. Bloemtuil (Fruchtspiesz, Brindille), een kort takje, opgebouwd uit een of meer kortloten aan het einde van een zeer korte langloot al of niet met een terminalen gemengden knop.
  - β. Spoor en „Bloemknop” (Ringelspiesz, Lambourde, cijfer 1 in fig. 3, 4, 5, 9), de eerste opgebouwd uit een reeks kortloten

met een terminalen bladknop; de tweede term, „bloemknop” wordt door de practici gebruikt zoodra zulk een takje aan het einde een gemengde knop gevormd heeft.

Zooals men ziet, is deze terminologie vrij ingewikkeld; de vormen zijn trouwens niet zuiver te definieeren, daar allerlei overgangen bestaan. Op de door ons te gebruiken woorden komen wij nader terug.

Enkele typische termen moeten nog hierbij besproken worden; wij nemen hiervoor in den winter een kortloot, die de vorige lente in een gemengden knop eindigde (fig. 3). Op de plaats waar de bloeiwijze zich bevond, vinden wij nu een verdikt takgedeelte, de „beurs” (Fruchtkuchen, cijfer 6 in fig. 3 en 9), waarop twee „oogen” (knoppen), en wel „houtoogen” (bladknoppen) voor den verderen groei zorgen (cijfer 7, fig. 3 en 4).

De oude praktijk-opvatting omtrent de vorming van de kortloot-„bloemknop” vinden wij zeer mooi bij NOISSETTE (1829, pag. 263 en 264):

„Il lui faut ordinairement trois ans pour se former, et quelquefois davantage. La première année un bouton . . . produit trois feuilles et un petit support long d'une à quatre lignes . . . La seconde année le bouton, déjà plus arrondi et plus gros qu'un bouton à bois, produit cinq feuilles; la lambourde s'allonge d'un demi-pouce . . . L'année suivante elle donne sept feuilles (et quelquefois, mais rarement, sa fleur). Le bouton est alors considérablement plus gros qu'un oeil à bois . . . cependant sa forme est encore allongée . . . La lambourde s'est encore allongée, et *laisse paraître sur ses côtés*, près de la base du bouton, *d'autres gemmes*, qui, l'année suivante, produiront à leur tour d'autres boutons à fruits. Enfin, la quatrième année, le bouton, prodigieusement enflé, presque rond, . . . développe *un nombre indéterminé* de feuilles, et un corymbe de fleurs dans le milieu . . .”

Deze ontwikkelingsgang is schematisch voorgesteld in fig. 1, in overeenstemming met de resultaten van dit onderzoek, wat aantallen knopschubben, e. d. betreft, terwijl tevens het in bovenstaand citaat gecursiveerde gewijzigd is, als zijnde niet juist. Later zullen wij op deze figuur terug moeten komen.

Deze „normale” ontwikkeling is geenszins een vaste regel, zooals ook reeds NOISSETTE opmerkt (pag. 264):

„. . . les exceptions sont extrêmement fréquentes. Les poiriers jeunes et vigoureux développent souvent . . . des boutons à

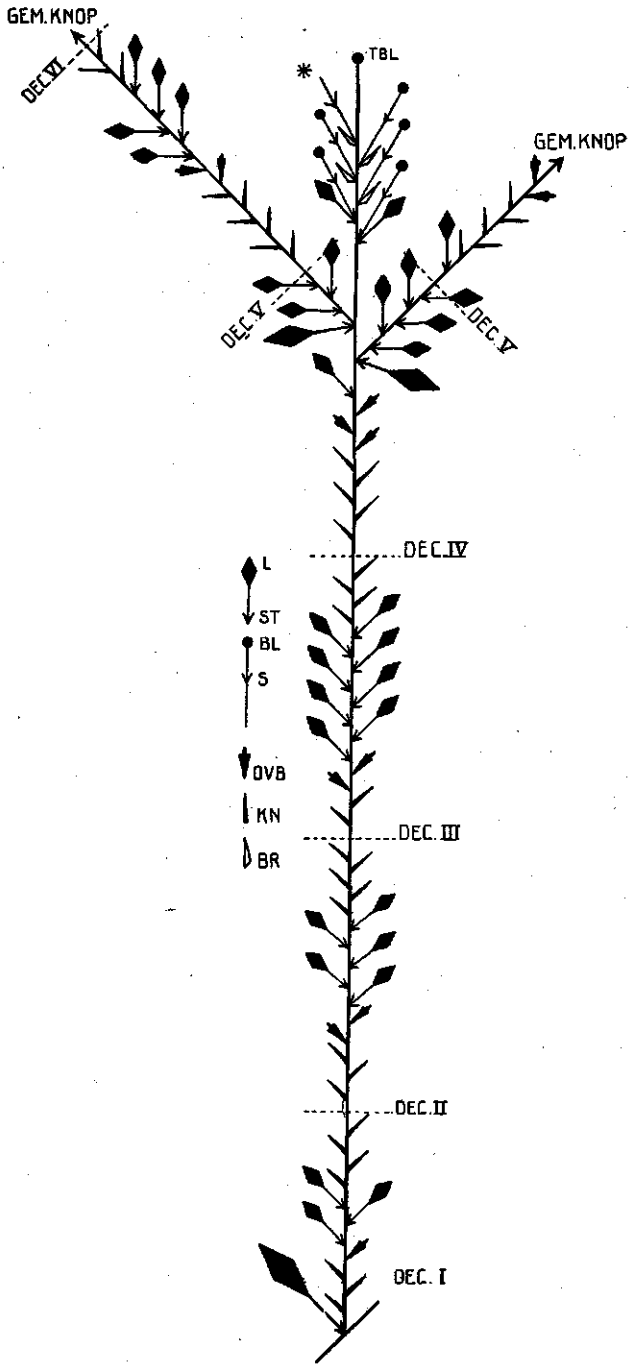


Fig. 1 (zie figuurverklaring).

fruits sur du bois de l'année . . . . Ces anomalies sont plus communes encore sur les pommiers . . . .”

Dat aan den top van vrij krachtige twijgen zich in het eerste jaar ook veelal een gemengde knop ontwikkelt is den practicus ook bekend; er wordt echter over 't algemeen weinig waarde aan gehecht, te meer daar deze twijgen dikwijls ingesnoeid worden; het is de verdienste van SPRENGER geweest, hierop in Nederland de aandacht gevestigd te hebben: pag. 59:

„De bloemen vormen zich op lang- en kortloten en steeds op éénjarig hout”; dit laatste in verband met de praktijkuitdrukking „appel en peer dragen op driejarig hout”, waarmee bedoeld wordt dat de gemengde knop zich in den regel vormt aan het einde van een uit drie kortloten opgebouwd takje; terwijl SPRENGER naar voren brengt dat bloei voorkomt op takken van 1, 2 of 3 jaar, en steeds op het gedeelte dat het vorige jaar gevormd is.

---

In aansluiting hiermee moeten wij thans een paar opmerkingen vooropstellen over enkele termen en woorden, zooals wij deze voortaan zullen gebruiken, teneinde begripsverwarring te vermijden en zoo mogelijk eenheid te brengen in de uitdrukkingen.

1<sup>o</sup>. Men spreekt meest van „de kortloot” (of „langloot”), soms ook wel van „het kortlot”. Wij zullen voortaan steeds gebruiken „de kortloot of langloot” of „deze St. Jansloot” wanneer men op *bepaalde* takjes het oog heeft. Slechts als men een verzamelbegrip bedoelt, wordt het onzijdige woord *lot* gebezigd. Bijv. „Het St. Janslot was in den vorigen zomer rijk ontwikkeld”.

2<sup>o</sup>. Onder het woord „kortloot” verstaat men dikwijls takjes, die feitelijk uit een reeks kortloten bestaan en men spreekt van een driejarige kortloot, waarbij dan bedoeld is een takje in 3 jaren opgebouwd uit drie kortloten, die respectievelijk in hun 3e, 2e en 1e jaar zijn. Wij stellen daarom vóór te spreken van een, bijv. 3-jarige, *kortlootreeks*, want de reeks heeft zich in 3 jaren gevormd, terwijl zij dan opgebouwd is uit een 3-, 2- en 1-jarige kortloot. Een 3-jarige kortloot is dus in onze terminologie ook werkelijk een object dat in zijn geheel driejarig is. Ten slotte kan een *kortlootreeks* ook *vertakt* zijn (zie fig. 9).

3<sup>o</sup>. Spreken wij bijv. van een *kortlootknop*, dan verstaan

wij daaronder een knop, die aan een kortloot ontstaan is; 't zij terminaal, 't zij lateraal; 't zij het een bladknop of een gemengde — (= bloem-)knop is. Er wordt dus niet mee bedoeld een knop, *waaruit* zich („in den regel” dus of volgens praktijk-oordeel) een kortloot *zal* ontwikkelen.

Voor dit onderzoek omtrent de knopontwikkeling zijn dan ook niet alle onderscheidingen gemaakt zooals de praktijk doet; het aanwezige materiaal kan onder de volgende groepen worden gebracht:

- I. Gemengde knop aan het einde van een kortloot.
- II. Bladknop aan het einde van een kortloot (cijfer 1 in fig. 5).
- III. Okselstandige, dus laterale knop aan een langloot (cijfer 4 in fig 5).
- IV. Okselstandige, dus laterale knop aan een St. Jansloot.
- V. Okselstandige, dus laterale knop aan een kortloot. (cijfer 2 in fig. 3, 4, 5 en 9).
- VI. Eindknoppen aan langloten.

Waarbij de volgende opmerkingen te maken zijn:

II. Onder bladknop aan het einde van een kortloot zijn *niet* gerekend de knoppen die zich waarschijnlijk in dezelfde vegetatieperiode nog tot gemengden knop zullen vervormen.

III. Het komt meermalen voor dat aan een langloot, in hetzelfde jaar waarin het zich strekt, een klein kortlootje zich in een bladoksel ontwikkelt met twee of drie bladeren, (syллеptische scheut, fig. 5 en 6, cijfer 3); deze gevallen zijn hier buiten beschouwing gelaten.

V. De okselknoppen aan de kortloot treft men aan in de oksels van de loofbladen, niet in die der schubben en overgangsbladen. Zij loopen slechts zelden uit, en zijn gewoonlijk een jaar nadat zij aangelegd zijn geheel bruin en verschrompeld; soms echter maakt het den indruk dat niettegenstaande de bladvormingen in den knop te gronde gegaan zijn, het vegetatiepunt levend is gebleven.

#### § 4. DE GEMENGDE KNOP AAN HET EINDE VAN DE KORTLOTEN.

In het vorige hoofdstuk hebben wij gezien, dat het grootste deel der gemengde knoppen aan het einde van kortloten gevormd wordt.

Onderzoeken wij een dergelijken knop tijdens den winter, b.v. in December, (fig. 1, deel boven Dec. IV), dan blijkt 't volgende:

De knop is een sterk verkorte as, waarop in een spiraal gewoonlijk 21 bladvormingen ingeplant zijn, en wel 9 knopschubben, 3 overgangsbladen, 5—6 loofbladen en 4—3 bracteeën.

De onderste 4—6 schubben zijn kaal, donkerbruin en hard, de daarbinnen gelegene lichter bruin en zeer sterk behaard (fig. 26). De overgangsbladen zijn eveneens sterk behaard; zij wijken van de knopschubben af doordat zij driedeelig zijn (bladschijf en steunblaadjes fig. 27 en 28), van de loofbladen (fig. 29) doordat de steunblaadjes grooter zijn dan de schijf, terwijl deze sterk behaard is.

Van de vijf loofbladen heeft de onderste evenmin als de overgangsbladen en knopschubben eenige aanduiding van een knop in den oksel; de twee volgende dragen gewoonlijk beiden in den oksel een zijasje; deze hebben op 16 Dec. respectievelijk 5 en 3 bladvormingen (tabel I); bij het uitloopen van den knop in het voorjaar blijken er 7—9 bladen aan deze zijasjes gevormd te zijn; zij strekken zich, en apikaal vormt zich weer een kortlootknop, die soms 't zelfde jaar bij een van de zijasjes weer een gemengden knop wordt.

De praktijk spreekt hier van „de oogen op de beurs”.

In den oksel van twee volgende loofbladen, evenals in die van de drie daaropvolgende schutbladen vinden wij nu bloempjes (fig. 1), ieder met twee transversaal aangelegde steelblaadjes; na het uitloopen van den knop en de strekking van den bloemsteel in het voorjaar blijken deze niet meer op gelijke hoogte te staan.

De onderste bloem is de grootste, naar boven toe nemen zij af in grootte en vaak ook in ontwikkeling; het komt in December nog voor dat de hoogste okselstandige bloem geen vruchtblaadjes heeft.

In den oksel van een der steelblaadjes treft men nu en dan een uitgroeiing aan, (fig. 24), gewoonlijk priem- of buisvormig, soms duidelijk uit twee aan de basis vergroeide smalle blaadjes bestaande. Het vermoeden lag voor de hand dat dit een zijasje met twee steelblaadjes zou zijn. Dit vermoeden werd bevestigd door een vondst in het materiaal van 16 November; in den eenen steelbladoksel van de onderste bloem bevond zich een bloempje met twee steelblaadjes, ongeveer half zoo groot als de bloem van de 1e orde, in den anderen niet anders dan twee steelblaadjes (fig. 25).



De vier bracteeën onderscheiden zich van de loofbladen doordat de steunblaadjes ontbreken, de rand niet gezaagd en de oppervlakte veel sterker behaard is (fig. 30 en 31).

Het zal goed zijn hier nog even de kenmerken van de verschillende typen van bladvormingen in den knop te herhalen:

A. *Knopschubben*; uit den bladvoet en in hoofdzaak uit de steunblaadjes bestaande. De buitenste leerachtig, de binnenste vliezig, sterk behaard.

Alle gaafrandig; bij de hoogere schubben de top iets drie-deelig, doordat naast den top der steunblaadjes ook een aanduiding van de schijf ontstaat.

De knopschubben vallen steeds af bij het uitloopen van den knop (fig. 26).

B. *Overgangsbladen*; bestaande uit bladvoet, twee groote steunblaadjes en een meestal kleineren, hoogstens even grooten schijf. In den knop zijn de overgangsbladen bijna even sterk behaard als de schubben, (fig. 27 en 28), de schijf vertoont de getandheid aan den rand pas veel later dan de loofbladen. Bij het <sup>1</sup>blauitloopen van den knop strekken zich gewoonlijk de overgangsbladen en ontwikkelen zich dan tot bladeren met zeer breeden bladvoet, abnormaal groote steunbladen en kleinen schijf (fig. 2 OVB).

C. *Loofbladen*; in den knop met duidelijke steunblaadjes en geringe beharing (hoofdzakelijk aan de bovenzijde) (fig. 29).

Nervatuur en tanding van den rand vertoonen zich veel eerder dan bij de overgangsbladen; bij het uitgroeien in het voorjaar verschrompelen bij de hoogere bladen de steunblaadjes en vallen af (fig. 2 L).

D. *Bracteeën*; in eersten aanleg in den knop zijn ze niet van loofbladen te onderscheiden, dus bezitten ze ook steunblaadjes. Later hebben ze een zeer breede aanhechting, waardoor de zelfstandigheid van de steunblaadjes geheel verdwijnt. Ze zijn sterk behaard en vliezig, zooals de knopschubben (fig. 30).

De onderste bractee vertoont soms aan den top een wit, onbehaard gedeelte, wat erop wijst dat het onderste, behaarde, deel de bladvoet is; bij het uitloopen van den knop ontwikkelt zich deze bractee soms tot een bladachtig orgaantje, met grooten bladvoet, kleine steunblaadjes, en zeer kleinen schijf, waarbij de steel ontbreekt (fig. 31 en 2 BR-L). De andere bracteeën vallen af bij het uitloopen.

De uitspraak van VELENOVSKY (1907), pag. 515: „Dort, wo die

Nebenblätter bedeutend entwickelt sind, abortiert die Spreite und bildet sich aus den Nebenblättern eine Knospenschuppe. Das nämliche findet bei den Hochblättern statt", gaat hier dus niet geheel op; de knospeschub is meer steunblad, de bractee meer bladvoet.

Zooals reeds gezegd, hebben de drie onderste schutbladen bloemen in den oksel; het bovenste bevat een dergelijke priem-

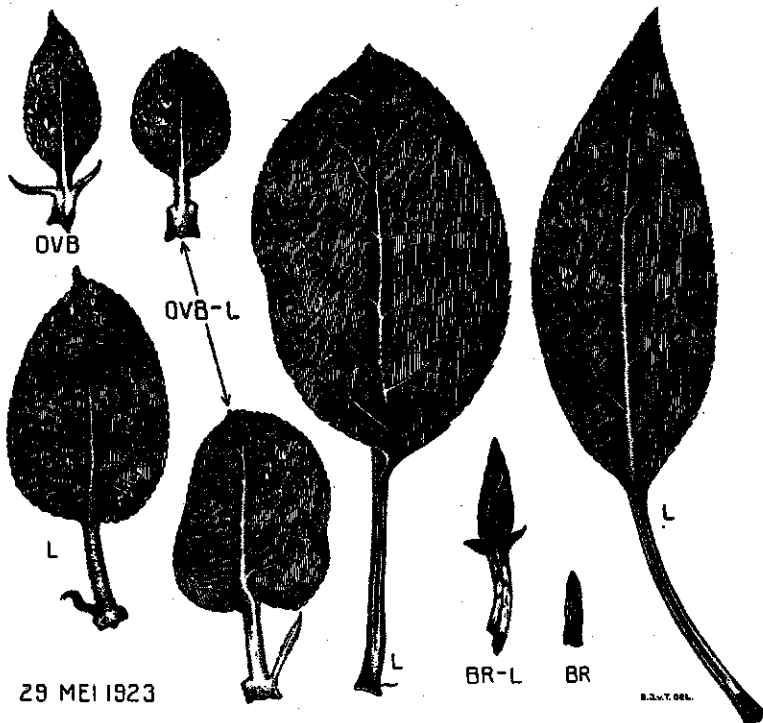


Fig. 2. Nat. Gr.

of buisvormige uitgroeiing als soms in den oksel der steelblaadjes aangetroffen wordt (fig. 24); in het door mij onderzochte materiaal is het nooit voorgekomen, dat zich hier een bloem ontwikkeld had.

De hoofdas wordt afgesloten door de *topbloem*, welke geen steelblaadjes heeft; hij wordt naar mij gebleken is 't eerst aangelegd en is in het materiaal van December even groot of iets grooter dan de laagste okselstandige bloem (fig. 21). De waarden in tabel I omtrent de grootte van de bloem en lengte van den

stijl zijn bepaald aan topbloemen, terwijl het stadium van ontwikkeling waarin de knop verkeerde eveneens aan de topbloem werd beoordeeld.

Daar de topbloem hier aanwezig is, zelfs 't eerst aangelegd wordt, en daarna in centripetale volgorde de okselstandige bloemen, mag de bloeiwijze van den appel niet als een tros opgevat worden, maar moet zij in de indeeling van de inflorescenties volgens CELAKOVSKY (v. Wettstein Handb. Syst. Bot. 1911, pag. 428) tot het thyrsoïde type behooren, en waarschijnlijk opgevat worden als een armbloemige corymbothyrusus, daar tijdens den bloei de bloemsteel alle ongeveer van gelijke lengte zijn, en de oorspronkelijke pluim-vorm dus verloren is gegaan.

VELENOVSKY 1907, pag. 783, raadt het systeem van WYDLER aan, waarin de appelbloeiwijze geplaatst zou moeten worden in de groep van de aarvormige bloeiwijzen, en wel bij de schermvormige tros, met dien verstande, dat de zijassen neiging vertoonen tot dichasiale vertakking; bij de trossen met een terminale bloem is het regel, dat „wenn die Terminalblüte zuerst aufblüht, (doch) . . . die übrigen Blüten in akropetaler Reihenfolge auf (blühen)”. (VELENOVSKY (1907), pag. 795).

Gaan wij thans na hoe de verschillende deelen die wij straks in den gemengden knop van December vinden, in den voorafgaanden zomer zich ontwikkelen.

Op 17 Mei heeft de knop reeds een lengte van gemiddeld 4.5 m.M.; 6 (5.9) knopschubben zijn aanwezig, 1 (1.2) overgangblad en 6 (6.1) bladvormingen, waarvan de grootste gemiddeld 0.46 m.M. lang is. Daarbinnen bevindt zich het vegetatiepunt dat dikwijls reeds begint zich te verbreed en minder puntig te worden; een verschijnsel dat begin Juni, als alle bladvormingen aangelegd zijn, nog sterker optreedt. (Fig. 11, 12 EVP.)

Op 15 Juni werd voor 't eerst in één knop een aanduiding gevonden van bloemprimordia; het meerendeel van de knoppen had toen echter de bladproductie nog niet afgesloten.

Pas op 17 Juli zijn in alle knoppen duidelijk bloemprimordia waar te nemen (fig. 13 BLP). Men vindt n.l. op het sterk verbrede vegetatiepunt een of meer bultjes, die zich tot kelkbladen ontwikkelen zullen (Stadium III, fig. 13 K), terwijl in de oksels van de phyllomen zich een lijst vormt, (BLP), die

later twee dikkere plaatsen vertoont, de primordia der bracteolae (steelblaadjes S).

Tegelijkertijd ontwikkelen zich dus de kelkbladen van de topbloem en de steelblaadjes van de onderste laterale bloemen.

Een halve maand later, *30 Juli*, is de ontwikkeling reeds in een merkbaar verder stadium (fig. 14 en 15); de vijf kelkbladen van de topbloem zijn alle gevormd (K 1—5), maar nog ongelijk van grootte, zoodat de volgorde van aanleg na te gaan is; in de onderste laterale bloemprimordia beginnen de bracteolae (S) reeds den blad-vorm te vertoonen (BLP 1, 2, 3 en 4); het eigenlijke bloemprimordium ertusschen is hooger en breeder geworden en zal weldra de kelkprimordia gaan afsplitsen (BLP 2 en 3). Het bovenste der zijdelingsche bloemprimordia (BLP 5) vertoont nog niet anders dan de twee bracteolae S.

Daaronder vinden wij nu, in den oksel van het tweede loofblad (L2) een vegetatiepunt (fig. 15, ZVP) met twee bladprimordiën (VB); het is een van de twee okselknoppen, die wij later als „oogen op de beurs” zullen terugvinden.

In alle bloemknoppen blijkt zich onder de bractee van de bovenste laterale bloem een van de okselknoppen te bevinden; in fig. 14 de bladstand nagaand, komen wij hier tot een bladstand van waarschijnlijk  $\frac{2}{5}$ .

Een moeilijkheid van dit stadium van den gemengden knop is de sterke druk die de laterale bloemvegetatiepunten onder vinden, waardoor zij meestal plat gedrukt worden, soms vrij scherpe kanten vertoonen, waardoor de beoordeeling of al kelkprimordia aanwezig zijn, dikwijls bemoeilijkt wordt.

Het volgende stadium, waarbij in de topbloem de kroonbladprimordia (KR., fig 17) waar te nemen zijn, treffen wij aan op *20 Augustus*, en soms reeds *30 Juli*. In fig. 16 ziet men voorts dat bracteeën BR en bladeren L zich niet onbelangrijk verlengd hebben (tabel I, lengte van het grootste blad); terwijl nu ook het hoogste bloemprimordium (BLP5) duidelijk waar te nemen is tusschen de bijbehorende bracteolae. Komen wij lager, in de oudere bloemprimordia, dan blijkt het vegetatiepunt bij BLP2 zich sterk verbreed en afgeplat te hebben; terwijl bij BLP1 (in de figuur niet zichtbaar, bedekt door BR3, de bractee waarin zich nog geen bloemprimordium vertoond heeft) reeds een of meer kelkprimordia afgesplitst zijn (zie ook fig. 14 BLP2).

Op denzelfden datum, 20 Augustus, vinden wij echter ook knoppen, waarin de ontwikkeling van de topbloem reeds verder voortgeschreden is, de kroonbladen reeds als lapjes zichtbaar zijn, de eerste krans van 10 meeldraden gevormd is (M I), en dikwijls de primordia voor de tweede en derde krans (M II en M III) reeds als kleine bultjes gevonden worden (fig. 18 en 19, stadium VI).

Deze tweede en derde krans van meeldraden bestaan, in tegenstelling met de eerste, ieder uit vijf primordia; zij bleken in het onderzochte materiaal vrijwel gelijk aangelegd te worden; in bloemknoppen uit midden Februari, dus als reeds eenige strekking van den bloembodem plaats heeft gehad, was de derde krans iets lager ingeplant dan de tweede, hetgeen te constateeren was aan de plaats van de vaatbundels, die de meeldraden voorzien. De eerste krans der meeldraden ontstaat als 10 primordia tegelijkertijd. Van een ontogenetisch *dédoublement*, waarbij één meeldraadprimordium aangelegd wordt, dat zich later splitst in twee (zooals door EICHLER 1865 geconstateerd is voor *Cruciferae*, *Capparidaceae* en *Fumariaceae*) is geen sprake. Ook treden de vaatbundels, zooals later blijkt, op dezelfde hoogte uit in de meeldraden. Of men gerechtigd is phylogenetisch van een *dédoublement* te spreken, daarover geeft dit onderzoek geen uitsluitsel.

Dat de vorming van deze drie kransen meeldraden in een zeer snel tempo op elkander volgt, blijkt ook wel hieruit dat reeds op 30 Augustus in het normale geval alle kransen aangelegd zijn, en de bloembodem niet meer zuiver komvormig is, maar rondom een centraal kuiltje een rand vertoont met vijf zwakke welvingen er op, de eerste aanduiding van vruchtblad-primordia (fig. 20, VD).

Tegelijkertijd is de bloem vrij sterk gegroeid, (zie tabel I en fig. 10), de kelkbladen zijn veel sterker behaard aan de binnenzijde, langer, puntiger en meer naar elkaar toeneigend, wat het openprepareren van de bloempjes zeer bemoeilijkt.

De vruchtbladen groeien nu *gedurende de maand September* in de hoogte, maar blijven los van elkander en aan de binnenzijde open; tegelijkertijd schrijdt de ontwikkeling van de meeldraden voort, zoodat eind September in beide kransen gewoonlijk de helmhokjes waar te nemen zijn.

*Half November* vertoonen de topbloem en de drie onderste

laterale bloemen gewoonlijk het beeld dat fig. 21 geeft; *in dezen toestand brengt de bloemknop ook den winter door*. De bovenste laterale bloemen zijn dan iets minder ver ontwikkeld, maar vrijwel altijd zijn de vruchtbladprimordia te vinden.



Fig. 3. Vruchttwijg.  $\times \frac{2}{3}$

Tijdens den winter blijft de knop, zooals de tabel reeds aangeeft, onveranderd; noch nieuwvorming, noch groei heeft plaats; (zie tabel I, en fig. 10).

Pas *in Maart* is er weer ontwikkeling merkbaar: alle bloemdeelen strekken zich, de vruchtbladen vergroeien met de zich

streckende bloembodem, en de bovengedeelten strekken zich tot stijlen (fig. 22 en 23).

*Eind Maart* is het vergroeiingsproces in alle bloemen afge-  
loopen, de strekking der stijlen is in de terminale bloem zoover  
gevorderd, dat de stijltoppen gelijk komen met de helmknoppen  
(de helmdraden strekken zich pas vlak vóór het openen der  
bloem), terwijl zij in de bovenste laterale bloem nauwelijks  
half zoo lang zijn.

Tijdens den bloei hebben zich de overgangsbladeren en gewone  
loofbladen gestrekt, de knopschubben, bracteeën en steelblaadjes  
zijn verdroogd en vallen af, terwijl de okselknoppen van de  
onderste loofbladen, de „oogen op de beurs” (fig. 15, ZVP in LL 2  
en fig. 3 en 4, cijfer 7), die in December nog slechts drie en vijf  
bladvormingen bevatten, nu uit 5, resp. 8—9 blijken te bestaan.

Omtrent deze zijasjes heerschen nog de vreemdste opvattingen;  
zooals wij reeds zagen, meent NOISSETTE 1829 (pag. 264) dat zij  
in den winter vóór den bloei reeds te zien zijn:

„La lambourde . . . , laisse paraître sur ses côtés, près de la  
base du bouton, d'autre gemmes . . . Enfin, la quatrième année,  
le bouton . . . développe . . . un corymbe de fleurs . . .”

Ook in nieuwere werken, b.v. in Bos' Tuinbouwplantkunde der  
houtige gewassen (1919), bestaat omtrent den aard van deze  
zijasjes nog geen volkomen duidelijkheid; de figuren op pag. 101  
zijn eveneens niet geheel juist.

Zij zijn niet beter te beschrijven dan als sylleptische twijgen  
in den gemengden knop, waarbij voor sylleptische twijg de  
definitie van SPAETH 1912, pag. 8 geldt:

„Sylleptische Zweige sind solche, die sich . . . an einem be-  
laubten unversehrten Sprosz regelmäszig während des kontinuier-  
lichen Weiterwachsens (hier „der Weiterentwicklung”) der Ter-  
minalknospe aus den neugebildeten seitlichen Achselknospen —  
meist ohne erst Knospenschuppen zu bilden — also ohne  
vorausgegangene Ruheperiode, von äusseren Faktoren unab-  
hängig entwickeln.”

Gaan wij thans nog eens in 't kort den ontwikkelingsgang van  
den gemengden knop aan het einde van de kortloten na, dan  
krijgen wij het volgende resumé:

Stadium I: bladvorming (fig. 11); vegetatiepunt nog smal en  
puntig; duurt voort tot tweede helft van Mei of eerste helft  
van Juni, en eindigt wanneer 8—9 schubben, 2—3 overgangs-

bladen, 6—4 bladen en 3-4 bracteeën aangelegd zijn (fig. 12).

Stadium II (fig. 12) : Men neemt een verbreeding en afplatting van het vegetatiepunt waar, hetgeen reeds plaats heeft terwijl nog phyllomen afgesplitst worden. Gemiddeld in de eerste helft van Juni.

Stadium III (fig. 13): Aan de terminale bloem is de vorming van de eerste kelkbladprimordia waar te nemen. Tegelijkertijd vindt men aan de laterale bloemen de primordia van bloem + steelblaadjes. Deze bevinden zich dan in een vroeger stadium dan de topbloem. Zij komen voor den dag als een smalle lijst in den oksel der bladeren en bracteeën. Tevens treden ook de okselstandige knoppen op, die nu nog niet te onderscheiden zijn van de bloemprimordia. Na half Juni begint dit proces, terwijl op 17 Juli stadium III in alle topbloemen bereikt is.

Stadium IV (fig. 14 en 15): Aan de terminale bloem zijn alle vijf kelkbladen aangelegd. Terzeldertijd hebben de laterale primordia zich nu in drieën gesplitst: het bloemprimordium tusschen twee steelblaadjes. De okselknoppen hebben eveneens 1—2 bladvormingen (voorbladen) afgesplitst. Eind Juli zijn de meeste gemengde knoppen reeds zoover ontwikkeld.

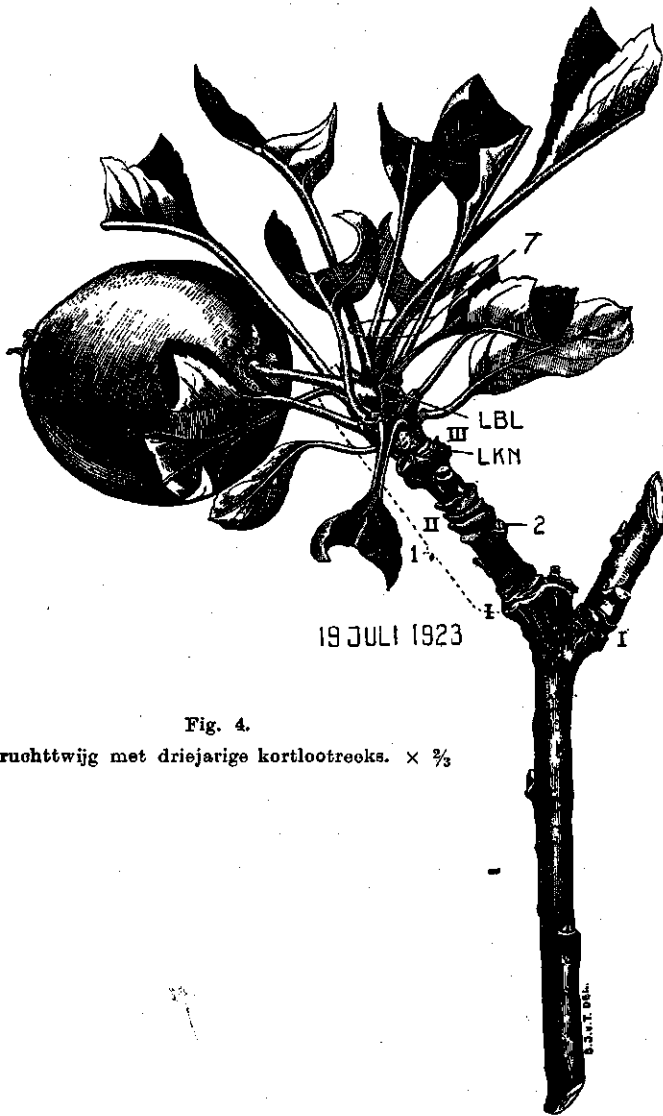
Stadium V (fig. 14, 15 en 16): De terminale bloem vormt de kroonbladprimordia, tegelijk leggen de onderste laterale bloemen de kelkbladprimordia aan en verkeerden dus in den toestand dien wij als stadium III en IV voor de terminale bloem hebben onderscheiden. Dit heeft plaats in de eerste helft van Augustus.

Stadium VI (fig. 18 en 19): Later in de maand Augustus worden achtereenvolgens de drie kransen van meeldraden aangelegd in de terminale bloem; deze vormingen volgen zeer snel op elkaar, zoodat soms al op 20 Augustus de tweede en derde krans waar te nemen zijn als zeer kleine bultjes. De onderste laterale bloemen vormen in dezen tijd de kroonbladen en soms reeds één krans meeldraden.

Stadium VII (fig. 20 en 21): Einde Augustus vertoont de bloembodem van de topbloem vijf kleine bultjes, de vruchtbladprimordia. Terwijl deze gedurende de maand September omhoog groeien en de helmknoppen de indeeling in helmhokjes gaan vertoonen, halen de onderste bloemen de topbloem in.

In het voorjaar, voornamelijk in Maart, strekken zich de





vruchtbladen, vergroeien onderling en met de binnenzijde van de „kelkbuis”.<sup>1)</sup> De okselknoppen van de onderste loofbladen

1) Dit heeft op de volgende wijze plaats: de bloembodem vertoont op de plaats waar de vruchtbladen erop ingeplant zijn, een sterke lengtegroei (fig. 22) waardoor deze in de lengte gerekt worden, naar elkander toe neigen en „samengroeien”. Het verband bij deze z.g. vergroeiing is echter steeds het weefsel van den bloembodem; waar dit niet aan de vruchtbladen verbonden is, bijv. bij de naar het centrum omhoog buigende randen, blijven deze los van elkaar. Velenovsky 1910, pag. 994

vormen snel achter elkander nog gemiddeld 3.3 bladeren.

Kort voor den bloei is niet anders in den knop waar te nemen dan een strekking van alle deelen (vergel. fig. 23); in de tweede helft van April, als de bloei plaats vindt, vallen de knopschubben af, de bladen en overgangspladen ontplooiën zich, de bracteeën en de steelblaadjes verschrompelen en verdwijnen.

De tabel I, waarin de onderzoeken omtrent den *gemengden knop* samengevat zijn, en waarin de verschillende waarden bepaald zijn uit tien waarnemingen, demonstreert dezen ontwikkelingsgang vrij goed.

In deze, en alle volgende tabellen is tusschen December en Januari een zware lijn getrokken, daar het materiaal verzameld was van Januari tot December 1920, terwijl bij het verwerken tot de tabellen de waarden van de maanden Januari tot April achteraan geplaatst moesten worden, teneinde een overzicht te krijgen van een geheele groeiperiode van de knoppen.

De eerste reeks, die de gemiddelde lengte van den knop bevat, is alleen merkwaardig omdat het blijkt dat na begin September hier lengtegroei niet met zekerheid te constateeren is, totdat in het voorjaar de strekking begint. In de tweede reeks (zie ook fig. 10, II), de lengte van het grootste blad, valt hetzelfde waar te nemen; lang voor den winter, hier in einde September, is de maximale grootte bereikt, tot in het voorjaar een zeer snelle ontplooiing en strekking volgt.

Bij vergelijking met tabel II, de waarden voor den *terminalen kortlootbladknop*, valt allereerst op dat die tabel met April begint, en tabel I met Juni. De waarden tot 15 Juni zijn gelijk, want het is duidelijk dat stadium I hetzelfde is, of de knop een gemengde knop zal worden, of bladknop zal blijven; de tabel voor den gemengden knop begint dus feitelijk daar, waar stadium II valt waar te nemen en de gemengde knop dus van den bladknop gaat afwijken.

Een belangrijk feit, dat reeks een en twee ons demonstreeren, en dat in de latere tabellen steeds teruggevonden zal worden, is dat met Februari, en zeker in de maand Maart, als de

---

vermeldt hieromtrent: „bei Pirus . . . (sind) auch die Wände der fünf Fruchtknoten mit dem Receptaculum verwachsen. . . . In der Mittelpartie aber bleiben die Karpelle unverwachsen.“

Zie voorts: H. KARSTEN. Der Unterständige Fruchtknoten. Bot. Ztg. 1861. 19. p. 23.

strekking begint, de middelbare fout,  $m$ , van het gemiddelde relatief grooter wordt, m.a.w. de variabiliteit van het materiaal sterk toeneemt.

Dit geldt in het algemeen voor tijdperken van krachtigen groei; zoodra de groei vermindert, wordt ook de variabiliteit weer kleiner.

Op 30 Juli treden in de tabel (1) de getallen voor lengte van de topbloem en voor het aantal bladen in den grootsten okselknop op (fig. 10, IV en VI); deze hebben dan pas een meetbare waarde gekregen. De ontwikkeling van beiden eindigt ook tegelijk: op 15 October heeft de topbloem de lengte gekregen, die zij gedurende den winter behoudt en in den okselknop worden vóór het voorjaar geen organen meer bijgevormd. Waar in 1920 juist op half October de temperatuur, die gedurende den voorafgaanden tijd vrij hoog was geweest, sterk begon te dalen (fig. 10, I), mogen wij veronderstellen, dat dit de oorzaak is geweest, dat de groei gestaakt is, en we kunnen dus aannemen dat de ontwikkeling van den gemengden knop doorgaat, totdat zij beneden een zekere temperatuur geremd wordt. De laatste regel van de tabel bevat de waarden voor de lengte van den stijl; interessant omdat dit deel van de vruchtbladen pas zéér laat, na den winter, zich differentieert, en dan in een zeer snel tempo.

Oudere onderzoekingen omtrent de knopvorming zijn verriicht, waarvan die door GOFF (1899, 1900, 1901) en DRINKARD (1910), 't bekendst zijn.

Als belangrijkste resultaten zijn te citeeren:

GOFF 1899, pag. 298: „In the apple, the first clear evidence of flowers was found in the buds taken June 30.”

Pag. 294: „...the line bounding the remainder of the crown forms an irregular contour. These irregularities probably show the first beginnings of the flowers, for in later-sectioned flower-buds they are continually exaggerated until they form unmistakable flowers.”

Pag. 297: „Apple buds taken Oct. 30 showed neither carples nor ovules in the flowers, and the pistils showed little advancement over those taken weeks before.”

GOFF 1900, pag. 273: „There must be two periods of flower formation in the apple...., or else the formation of flowers must continue from early in the summer until cold weather.”

DRINKARD 1910, pag. 167 e.v.: „Studies were begun in the latter part of June. At this time the crown showed clearly and

the corrugations on it indicated the initial fruit buds; and from the stage of development at this time (June 30) we may infer that development must have started ten days previous to our first observation. . . . On July 14th considerable development in the individual buds of the fruit-bud cluster had taken place. The calyx was very conspicuous, the receptacle showed slightly, the small, rounded protuberances near the base of the calyx cup indicated the initial stamens. . . . On August 5th, still further development in the stamens was noted. Early in this month the pistil began to develop, as was indicated by a swelling on the receptacle, but the pistil did not show clearly until August 26th. . . ., at which time the cavity, which would become the ovule of the fruit, showed in general outline. . . . Toward the end of September the pistil was distinct and the cavities of the ovary could be discerned. . . . By the end of October the filaments of the stamens had begun to form. Early in November the pistils began to show, and on November 11th the initial petals were distinct. . . .”

De betrekkelijk geringe resultaten van deze onderzoekingen, de vaagheid van de beschrijvingen (b.v. met de uitdrukking „first clear evidence of flowers” kunnen wij botanisch niet volstaan en geen vergelijking maken), en de mogelijke onnauwkeurigheden (b.v. de bewering dat de kroonbladen het laatst van alles zouden worden aangelegd) zijn te wijten aan de door GOFF en DRINKARD gebezigde methode, n.l. het nagaan van de ontwikkeling aan microscopische doorsneden, waardoor het noodeloos veel moeilijker is een goed inzicht in den ontwikkelingsgang van den knop te verkrijgen dan bij nauwkeurige uitwendige waarnemingen met het binoculair microscoop <sup>1)</sup>.

#### § 5. DE BLADKNOP AAN HET EINDE VAN DE KORTLOTEN.

Zooals bij de bespreking van den „normalen” ontwikkelingsgang van de kortlootreeks reeds gebleken is, meent de praktijk dat in den regel een kortlootreeks twee jaar lang terminaal een bladknop draagt, en in het derde jaar een gemengden knop (fig. 7). Gedurende die drie achtereenvolgende jaren zou de terminale

1) Voor het afdrukken ontvingen wij nog de publicatie van F. C. BRADFORD, 1915: Fruit-bud Development of the Apple, waarin dezelfde methode van onderzoek gebruikt is als bij DRINKARD, maar de coupes beter zijn geïnterpreteerd.

TABEL I. GEMENGDE KNOP.

	15 Juni	1 Juli	17 Juli	30 Juli	20 Aug.	30 Aug.	20 Sept.	30 Sept.	15 Oct.	1 Nov.	16 Nov.	30 Nov.	16 Dec.	15 Jan.	16 Febr.	17 Mrt.	19 April
Gemidd. lengte van den knop in m.M....	6.55	7.15	7.50	7.70	8.00	8.33	8.71	8.65	8.70	8.35	8.67	8.65	9.30	9.15	9.60	9.66	—
m	±0.28	±0.13	±0.12	±0.06	±0.24	±0.16	±0.34	±0.19	±0.12	±0.30	±0.28	±0.14	±0.10	±0.17	±0.22	±0.56	—
Gemidd. lengte v. h. grootste blad in m.M....	0.76	0.81	1.02	1.11	1.26	1.39	1.41	1.54	1.57	1.54	1.61	1.56	1.60	1.65	2.93	8.83	—
m	±0.02	±0.05	±0.06	±0.02	±0.03	±0.02	±0.02	±0.03	±0.03	±0.02	±0.04	±0.02	±0.03	±0.04	±0.12	±0.76	—
Gemidd. lengte v. d. tophoorn in m.M....	—	—	—	0.27	0.68	0.77	1.10	1.27	1.43	1.36	1.43	1.46	1.50	1.52	2.89	7.60	29.64
m	—	—	—	±0.02	±0.03	±0.06	±0.01	±0.09	±0.06	±0.04	±0.07	±0.02	±0.03	±0.03	±0.11	±0.28	±0.55
Gemidd. aant. bladen in d. grootsten oksel- knop .....	—	—	—	1.30	2.30	2.55	3.75	4.00	4.60	4.90	4.78	5.00	5.10	3.80	4.40	6.00	7.78
m	—	—	—	±0.26	±0.15	±0.36	±0.17	±0.28	±0.21	±0.09	±0.14	±0.20	±0.10	±0.32	±0.30	±0.00	±0.26
Stijllengte in m.M....	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.63	9.86
m	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	±0.11	±0.57



Fig. 5. Vruchttwijn met kortlootreeksen en St. Jansloot.  $\times \frac{1}{2}$

knop steeds in „zwaarte” toenemen, terwijl het aantal bladen rondom, dus de bladen die zich uit den vorigen terminalen bladknop ontwikkeld hebben, zou aanwijzen of de knop in het 1e, 2e of 3e jaar is, daar dan die aantallen zouden moeten zijn resp. 3, 5 en 8 (zie fig. 1 en cijfer 1 in fig. 5).

In het door mij onderzochte materiaal bleken de terminale kortlootknoppen, die omringd waren door zes of meer bladeren, zich in den regel tot gemengde knoppen te ontwikkelen; we zullen daarom de bewering omtrent de correlatie van aantal bladen en „zwaarte” van den knop toetsen aan het materiaal, dat ingesloten was door 2-5 bladen. 't Meest geschikt zijn daarvoor de data 15 Juni en 17 Juli; beide met 12 exemplaren; voor die beide data zijn met de formule van BRAVAIS de volgende correlatiecoëfficiënten berekend:

1e. tusschen het aantal omgevende bladen en de lengte van het grootste jong aangelegde blad.

2e. tusschen het aantal omgevende bladen en de lengte van den knop;

3e. tusschen het aantal omgevende bladen en het totaal aantal nieuwe bladvormingen.

Deze correlatietabellen zien er als volgt uit:

1e. 15 Juni. Correlatie tusschen het *aantal* omgevende loofbladen en de *lengte* van het grootste nieuw-aangelegde loofblad in den knop.

	LENGTE IN M.M.				
	0.9	0.8	0.7	0.6	
Aantal Loofbladen					
5		1	1		2
4	2				2
3		3	4		7
2				1	1
	2	4	5	1	12

$$M_1 = 0.758 \quad \zeta_1 = 0.086$$

$$M_2 = 3.42 \quad \zeta_2 = 0.86$$

$$r = + 0.47 \pm 0.16$$

2e. 15 Juni. Correlatie tusschen het *aantal* omgevende loofbladen en de *lengte* van den knop.

	LENGTE IN M.M.						
	7	6.5	6	6.5	5	4.5	
Aantal Loofbladen							
5		1			1		2
4	1				1		2
3			3	3		1	7
2				1			
	1	1	3	4	2	1	12

$$M_1 = 5.67 \quad \zeta_1 = 0.66$$

$$M_2 = 3.42 \quad \zeta_2 = 0.86$$

$$r = + 0.17 \pm 0.20$$

3e. 15 Juni. Correlatie tusschen het *aantal* omgevende loofbladen en het *totaal* aantal bladvormingen in den knop.

	AANTAL BLADVORMINGEN				
	17	16	15	14	
Aantal Loofbladen					
5			2		2
4	1		1		3
3	1	2	3	1	7
2		1			1
	2	3	6	1	12

$$M_1 = 15.5 \quad \zeta_1 = 0.87$$

$$M_2 = 3.42 \quad \zeta_2 = 0.86$$

$$r = - 0.17 \pm 0.20$$

4e. 17 Juli. Correlatie tusschen *aantal* omgevende loofbladen en de *lengte* van het grootste loofblad.

	LENGTE IN M.M.						
	1.2	1.1	1.0	0.9	0.8	0.7	
Aantal Loofbladen	5	2					2
	4	1	3				4
	3			2	2		4
	2					2	2
	1	2	3	2	2	2	12

$$M_1 = 0.933 \quad \sigma_1 = 0.154$$

$$M_2 = 3.50 \quad \sigma_2 = 0.96$$

$$r = + 0.91 \pm 0.05$$

5e. 17 Juli. Correlatie tusschen *aantal* omgevende loofbladen en de *lengte* van den knop.

	LENGTE IN M.M.										
	7	6.5	6	5.5	5	4.5	4	3.5	3		
Aantal Loofbladen	5	1	1								2
	4	3			1						4
	3		2		1	1					4
	2					1				1	2
	4	1	2	0	2	2	0	0	1	1	12

$$M_1 = 5.71 \quad \sigma_1 = 1.25$$

$$M_2 = 3.50 \quad \sigma_2 = 0.96$$

$$r = + 0.78 \pm 0.11$$

6e. 17 Juli. Correlatie tusschen *aantal* omgevende loofbladen en het totaal *aantal* bladvormingen in den knop.

	LENGTE IN M.M.						
	20	19	18	17	16	15	
Aantal Loofbladen	5		1	1			2
	4	1	1	1	1		4
	3		3	1			4
	2				1	1	2
	1	1	5	3	1	1	12

$$M_1 = 17.58 \quad \sigma_1 = 1.25$$

$$M_2 = 3.50 \quad \sigma_2 = 0.96$$

$$r = + 0.52 \pm 0.21$$



Uit deze tabellen valt te concludeeren, dat in het begin van den zomer slechts een zeer zwakke, later een sterkere correlatie valt waar te nemen tusschen het aantal omringende bladen en de „zwaarte” van den knop: en wel dat deze het duidelijkst te constateeren valt in de *maten*, 't sterkst in de maat van het grootste blad (de lengte van den knop is blijkbaar van veel meer factoren afhankelijk), 't minst in het *aantal* bladvormingen; daar is de correlatie zelfs twijfelachtig, maar is toch ook in Juli sterker dan in Juni. Om deze zaak, die zeer zeker van belang is, na te gaan aan materiaal later in den tijd, kunnen wij nemen de gezamenlijke knoppen van November, December en Januari (een blik op de bloemknop-tabel toont ons dat in dien tijd geen lengtegroei aanwezig is).

Aangezien echter in den winter het aantal bladen, dat den knop in den afgelopen zomer omringde niet meer uit te maken is, zal hier de correlatie berekend worden tusschen de lengte van het grootste aangelegde loofblad en het totaal aantal phyllomen, uitgaande van de waarschijnlijkheid dat de sterke correlatie tusschen de lengte van het grootste loofblad en het aantal loofbladen dat den knop in den afgelopen zomer omringde, sinds 17 Juli geen wijziging in ongunstigen zin heeft ondergaan, hetgeen niet waarschijnlijk is, daar reeds op 20 Augustus, misschien nog zelfs eerder, de groei gestaakt is, en alle waarden tot na den winter constant blijven.

		AANTAL BLADVORMINGEN								
		21	20	19	18	17	16	15	14	
Lengte langste blaadje	1.4		2							2
	1.3	1	2		1	1				5
	1.2			2						2
	1.1	2		2					1	5
	1.0	1	1	1	1	1				1
		4	5	5	2	2	0	1	1	20

$$M_1 = 18.8 \quad s_1 = 1.94$$

$$M_2 = 1.16 \quad s_2 = 0.14$$

$$r = + 0.28 \pm 0.20$$

Dus uit deze cijfers valt er ook voor de wintermaanden bij „zwaardere” knoppen geen grootere hoeveelheid bladvormingen

te constateeren. Het „volwassen-worden” van den eindknop aan de kortlootreeks gedurende de jaren voordat zich een gemengde knop vormt, hetgeen zich naar buiten demonstreert door het toenemend aantal loofbladen rondom den knop, is dus inwendig alleen waar te nemen aan de *grootte* van de aangelegde organen, niet aan het *aantal*. Maar daar de „zwaardere” knop, de knop dus, waar de organen grooter zijn, wel den volgenden zomer meer loofbladen zal ontplooien, schijnt het dat er een grens is: de bladeren boven een bepaalde maat zullen zich in het komende seizoen tot assimilatie-organen ontwikkelen, die welke verder naar binnen liggen en onder de maat zijn, worden de knopschubben voor den knop van den volgenden winter. Zoo neemt dus het aantal loofbladeren dat gedurende den zomer den knop omringt, enkele jaren toe (wat in ons materiaal niet nagegaan is), totdat de assimileerende oppervlakte zóó groot is, dat de knop een voldoende hoeveelheid assimilaten ontvangt, — òf op andere wijze uitgedrukt in aansluiting aan de onderzoekingen van KLEBS, dat de concentratie der assimilaten ten opzichte van het door den tak aangevoerde „bodemvocht” voldoende is om een gemengden knop te vormen.

Gaan wij nu de ontwikkeling van den terminalen kortlootbladknop na in den loop van den zomer, dan treft ons in tabel II allereerst het groote aantal bladvormingen op 19 April, dus enkele weken na het uitloopen van den vorigen knop. Gemiddeld zijn er dan reeds 10 bladvormingen waar te nemen.

Vergelijken wij dit thans echter eens met den toestand van 17 Maart, dus onmiddellijk vóór het uitloopen (fig. 34); dan vinden we daar (gemiddeld) 7.7 knopschubben, 2.2 overgangsbladen en 10.6 bladeren, in totaal 20.5 bladvormingen. Bedenk nu, dat bij het uitloopen de knopschubben afvallen en de overgangsbladen ook veelal te gronde gaan, dan resten ons dus nog 10 bladen.

Wordt de knop een gemengde knop, dan is daarin het maximaal aantal bladen dat zich ontplooit 8, gemiddeld is het voor den kortlooteindknop 5, en als wij alleen den bladknop beschouwen, 3.

Gemiddeld blijkt dus minstens de helft (5 à 6) van de  $\pm 10$  bladvormingen, die wij in den jongen knop vinden op 19 April, reeds vóór het ontluiken op 17 Maart aanwezig te zijn. Ja zelfs dateeren deze van vóór den winter, en, aangezien er vanaf midden Augustus geen toename in het aantal organen

valt waar te nemen, zullen dus de 5 à 6 bladvormingen, die zich niet ontplooiën, gedurende Juni, Juli en Augustus van het voorafgaande jaar gevormd moeten zijn. De nieuwvorming, die gedurende den winter geheel stilgestaan heeft, gaat dus weer voort in het voorjaar, misschien ook nog vóór het uitloopen der knoppen, (hoewel de tabel dit niet duidelijk toont). Zeker is dit het geval bij het aantal bladvormingen aan de zijasjes in den gemengden knop (Tabel I), dat op 16 Febr. 4.40 is, op 17 Maart 6.00, en op 19 April 7.78; hier heeft de bladvorming dus in een dergelijk tempo plaats als in den terminalen bladknop.

De tabel demonstreert verder in de eerste reeks al, dat de lengtegroei van den knop eindigt op 20 Augustus, dus evenals in tabel I.

Maar terwijl de lengte van het grootste blad in den gemengden knop nog toeneemt na 20 Augustus, heeft deze in tabel II, de getallen tot en met December met de middelbare fouten in aanmerking nemend, op dien datum waarschijnlijk reeds zijn maximum bereikt.

De meerdere grootte van het grootste blad in den gemengden knop is echter niet uitsluitend te danken aan den langer voortgezette groei; want reeds op 20 Augustus geeft Tabel I 1.28, Tabel II 1.06.

De gemengde knop doet zich dus, wat de grootte van de organen aangaat, voor als de „zwaarste” van de kortlooteindknoppen.

Maar nu het aantal organen? Zou de gemengde knop daarin een uitzondering maken?

De tabel II geeft voor den bladknop een aantal gedurende den winter, dat om de 20 schommelt (fig. 32, 33); de typische gemengde knop, die wij in § 4 nagegaan hebben, bevat 21 bladvormingen (fig. 1); het gemiddelde, bepaald uit 45 stuks, was 20.82 wat dus zeer weinig verschilt van het aantal bladvormingen van den kortlootbladknop van 20 Augustus af.

Het meest typische feit, dat de tabel demonstreert is: in den kortlootbladknop en in den kortlootbloemknop eindigen groei en nieuwvorming van de organen aan de hoofdas midden in den zomer; in den kortlootbloemknop gaan beide echter aan de zijasjes (bloemen en okselknoppen) nog door totdat de koude invalt (reeks drie en vier van tabel I) fig. 10, lijn II, III, IV en VI.

TABEL II. TERMINALE BLADKNOP AAN DE KORTLOTEN.

	19 April	17 Mei	15 Juni	17 Juli	20 Aug.	20 Sept.	15 Oct.	16 Nov.	16 Dec.	15 Jan.	16 Febr.	17 Maart
Gemidd. lengte van den knop in m.M. ....	2.40	3.75	5.67	5.71	6.80	6.21	6.70	6.50	5.40	6.79	7.85	8.55
m	±0.18	±0.22	±0.19	±0.37	±0.50	±0.30	±0.34	±0.40	±0.35	±0.35	±0.32	±0.26
Gemidd. totaal aantal blad- vormingen .....	10.0	12.25	15.50	17.67	20.20	19.00	19.40	18.25	19.00	19.43	20.00	20.50
m	±0.25	±0.43	±0.25	±0.37	±0.45	±0.60	±0.50	±0.53	±1.13	±0.53	±0.57	±0.51
Gemidd. lengte van het grootste blad in m.M. ....	0.51	0.40	0.76	0.93	1.06	1.04	1.12	1.14	1.02	1.29	1.57	4.90
m	±0.03 <sup>5</sup>	±0.03 <sup>5</sup>	±0.02 <sup>5</sup>	±0.04 <sup>5</sup>	±0.06	±0.06	±0.07 <sup>5</sup>	±0.04	±0.04	±0.02	±0.05	±0.09

§ 6. DE LATERALE KNOP AAN DE EENJARIGE LANGLOTEN.

Hierbij fig. 7, 8, 35 en cijfer 4 in fig. 5 en 6.

Zooals in de inleiding reeds gezegd is, bevatte het materiaal van de Calville St. Sauveur slechts een gering aantal langloten,



Figuur 6. Sylleptische scheut aan een houttwijg. Nat. Gr.

en nog slechts van bescheiden afmetingen; vandaar dat in tabel III in vele gevallen de middelbare fout zeer groot is t. o. v. het gemiddelde. Uit materiaal en tabel is echter het volgende gebleken: de eerste aanduidingen voor het ontstaan van den

lateralen knop zijn in de terminale langlootknoppen gevonden op 16 November; in het materiaal van de wintermaanden echter vindt men in de oksels der loofbladprimordia nog steeds niet anders dan een vegetatiepunt. Zien wij echter in de tabel dat



Fig. 7. Houttwijg.  $\times \frac{1}{3}$ .

er op 19 April nog nauwelijks 5 bladvormingen zijn, waarvan de grootste 0.20 m.M. is, en vergelijken we dit met de terminale bladknoppen van kortloten, waarbij tusschen half Mrt. en half April een afsplitsing van  $\pm 5$  phyllomen plaats vond (zie bl. 26), dan is het hoogst waarschijnlijk, dat ook de bladvorming aan

het vegetatiepunt van den lateralen knop van het langlot aanvangt omstreeks half Maart.

Uit de tabel lezen wij dan de verdere ontwikkeling af; een toename in aantal phyllomen tot begin Augustus, een lengtetoenamen van de jong aangelegde bladen tot ongeveer midden Augustus, en daarna een rustperiode tot het voorjaar, evenals bij den terminalen knop van de kortloot.

In het vroege voorjaar komt dan weer een snelle lengtetoenamen, (reeds in Januari aan te toonen) en een vrij belangrijke toename in aantal organen, totdat in Maart reeds ongeveer het aantal bereikt is, dat de terminale kortlootbladknop bevat.

Wat echter uit de tabel niet valt af te lezen, is dat een deel van de laterale knoppen zich afwijkend gedraagt en wel een *sylliptische scheut* geeft met één of een paar bladeren eraan, dus een kortlootje (fig. 5 en 6, cijfer 3). Knopschubben worden dan niet gevormd, we vinden eenvoudig in den oksel van een loofblad een slechts enkele millimeters lang zijasje met één tot meer loofbladeren, waarvan de eindknop te beschouwen is als een terminale knop aan een kortloot, en daarom dan ook in die tabel ondergebracht is. Het komt ook voor dat dergelijke sylleptische kortloten reeds het eerste jaar terminaal een gemengden knop vormen.

Opvallend is het voorts bij vergelijking van den lateralen knop aan de langloot en den terminalen bladknop aan de kortloot, dat het *aantal* bladvormingen in het voorjaar slechts zeer weinig verschilt, terwijl in *grootte* van knop en grootste blad een aanmerkelijk onderscheid bestaat; wat dus een nieuwen steun vormt voor onze conclusie dat de „zwaarte” van den knop alleen de grootte van de organen betreft, niet het aantal. In dien zin redeneerend, is dus de laterale knop van de langloot te beschouwen als den terminalen knop van een eventueel te vormen kortlootreeks.

TABEL III. LATERALE KNOP AAN EENJARIGE LANGIOTEN.

	19 Apr.	17 Mei	15 Juni	17 Juli	20 Aug.	20 Sept.	15 Oct.	16 Nov.	16 Dec.	15 Jan.	16 Febr.	17 Maart
Gemidd. lengte van den knop in m.M. ....	0.54	2.08	2.28	4.50	4.00	4.14	4.14	4.50	—	5.43	—	6.25
m	±0.17	±0.12	±0.22	±0.47	±0.64	±0.19	±0.21	±0.31	—	±0.28	—	±0.30
Gemidd. van het totaal aantal bladvormingen .....	4.71	8.50	9.75	14.50	16.67	15.40	15.00	15.75	—	16.67	—	19.00
m	±0.66	±0.26	±0.96	±0.61	±1.31	±1.37	±0.36	±0.67	—	±0.16	—	±0.00
Gemidd. lengte van het grootste blad in m.M. ....	0.20	0.40	0.52	0.65	0.83	0.96	0.94	1.12	—	1.23	—	3.25
m	±0.08	±0.00	±0.10	±0.06	±0.11	±0.02	±0.05	±0.04	—	±0.05	—	±0.30



## § 7. DE LATERALE KNOP AAN DE ST. JANSLOTEN.

In de praktijk spreekt men steeds van het St. Janslot bij appel en peer, en vermeldt dat in den zomer een hernieuwd uitgroeien plaats vindt van de langloten (fig. 5 en 8, cijfer 5).

Des te opvallender is het, bij SPAETH 1912, den appel niet genoemd te zien onder de planten die St. Janslot vormen, dus niet onder de groep waarbij „die Vegetationspunkte durch eine Terminalknospe bereits sehr zeitig, Mitte Mai bis Anfang Juni abgeschlossen (werden)” (pag. 8).

Bij de lijst van gewassen echter welke „die Terminalknospe nicht (schlieszen), sondern . . . biszum Herbst ein kontinuierliches — wenn auch oft nur sehr beschränktes Wachstum (zeigen), bis die ersten Nachtfröste im Oktober die jungen noch zarten Triebspitzen zum Absterben bringen . . .” (pag. 8) staat als noot bij de Rosaceae: „Doch gibt es einige Vertreter dieser Familie, deren Längenwachstum noch bedeutend länger andauern kann. Das beste Beispiel hierfür ist die bekannte Apfelsorte „Winter-Goldparmäne”. In milden, von starken Frösten freien Wintern treibt diese Sorte oft bis Dezember, in einem besonders milden Winter konnte in Berlin sogar noch Mitte Februar kontinuierliches Längenwachstum beobachtet werden.”

In hoeverre bij de variëteit Calville St. Sauveur dit doorgroeien van den terminalen knop plaats heeft, zal in een volgend hoofdstuk besproken moeten worden; a priori kunnen wij echter al vermoeden dat bij deze appelvariëteit de knop niet eerst afgesloten wordt om vervolgens na een rustperiode opnieuw „als St. Janslot” uit te loopen, wanneer wij immers bedenken, dat pas in de tweede helft van April de bloei valt, dat de strekking van de langloten niet afgelopen is vóór Juni, dat half Juli de laterale knop aan de langlot, wat het aantal bladvormingen aangaat, pas compleet is, en de strekking van het St. Janslot reeds in de tweede helft van Juni plaats vindt.

De Calville St. Sauveur zal dus niet te brengen zijn onder de echte St. Janslot-vormende boomen, die zich volgens SPAETH onderscheiden, doordat „sie alljährlich den Längenwachstum der Zweige in der sommerlichen Wachstumsperiode nicht kontinuierlich vollziehen, sondern in Intervallen. Auf eine Periode höchst beschleunigten stozweisen Wachstums folgt eine solche

anscheinend absoluter Ruhe, die wieder von stark beschleunigtem Wachstum abgelöst wird; . . . " (pag. 19).

Maar evenmin was er bij het ter beschikking staande materiaal een aanwijzing van een geregeld doorgaanden lengtegroei te vinden; was er aan de eenjarige twijg te merken dat de groei tot ver in den zomer doorgedaan was, dan was ook steeds, en door de lengte van de internodiën, en door de sterkere beharing, het jongere deel van het oudere streng te scheiden (fig. 5 en 8).

Dit klopt met de beschrijving van het „verkapte” St. Janslot bij SPAETH (pag. 23 e.v.): „. . . es (ist) oft unmöglich, mit Sicherheit festzustellen, ob es sich nur um eine Verlangsamung mit folgender Beschleunigung in der Entfaltung der im Frühjahr ausgetriebenen Knospe oder um eine Neuentfaltung der schon geschlossenen Terminalknospe handelt, während der Johannistrieb . . . , sich stets erst nach einer mindestens einen Monat währenden, also *deutlich erkennbaren* Ruheperiode entwickelt . . . ”

„. . . Ich . . . konnte diese Erscheinung, bei . . . Ahornarten feststellen . . . , an den Eschen . . . und . . . an verschiedenen Prunusarten . . . ”

„. . . Ferner ist diese Erscheinung im allgemeinen nicht so regelmäszig, besonders nicht an älteren Pflanzen, wo sie . . . mitunter auch völlig fehlen kann.”



(19. JULI 1923)

Fig. 8.  
Houttwijg met St. Jansloot.  $\times \frac{1}{3}$ .

De twee laatste opmerkingen zijn van belang; Prunus komt in vele opzichten met Malus in knopvorming overeen, en dat de „St. Janslot”-vorming ook bij den Appel bij oudere boomen sterk

verminderd is, demonstreerde het materiaal van onzen Calville St. Sauveur-boom.

Korthedshalve zal ik hier blijven spreken van St. Janslot, hoewel onze voorloopige conclusie dus is, dat de Calville St. Sauveur behoort onder de groep van lang doorgroeiende gewassen, en verkapt St. Janslot vertoont.

In de bijgaande tabel IV van de laterale knoppen, zijn *onder* de waarden voor de St. Jansloot die van de normale langloot gezet ter vergelijking; wij zien er uit, dat op 17 Juli, dus ongeveer drie weken na de strekking van het St. Janslot, reeds een belangrijk aantal bladen gevormd is.

Terwijl de groei van den gemengden knop, dien we van den kortlootbladknop kunnen onderscheiden in denzelfden tijd, waarin het St. Janslot optreedt, doorgaat tot laat in het najaar toont een blik op de tabel ons, dat deze knoppen van de St. Jansloten zich gedragen als alle andere bladknoppen, die wij tot nu toe gezien hebben: midden in den zomer, hier op 20 Augustus, blijken en lengtegroei en nieuwvorming op te houden, om pas weer in het voorjaar te beginnen.

De tijd, dien de St. Janslootknop heeft om zich te ontwikkelen, is dus ook te kort om het verschil met den lateralen langlootknop in te halen; tot in het voorjaar, kort voor het uitloopen blijft het in grootte en aantal der organen merkbaar.

De tabel is hier van minder waarde dan bij de vorige hoofdstukken; de waarden voor gemengden knop en terminalen kortlootbladknop waren bepaald als gemiddelde van 10 stuks, die voor den lateralen langlootknop aan 5—10; van de laterale St. Janslootknoppen waren echter meestal niet meer dan 5 stuks beschikbaar, terwijl zij in het materiaal van de maanden November, December en Januari geheel ontbraken.

TABEL IV. LATERALE KNOP AAN DE ST. JANSIOTEN.

	19 April	17 Mei	15 Juni	17 Juli	20 Aug.	20 Sept.	15 Oct.	16 Nov.	16 Dec.	15 Jan.	16 Febr.	17 Maart
Gemidd. lengte van den knop in m.M. ....	—	—	—	2.50	3.17	2.03	2.30	—	—	—	3.10	4.17
m	—	—	—	±0.24	±0.15	±0.27	±0.18	—	—	—	±0.43	±0.25
Item aan de langloot in m.M.	0.54	2.08	2.28	4.50	4.00	4.14	4.14	4.50	—	5.43	—	6.25
m	±0.17	±0.12	±0.22	±0.47	±0.64	±0.19	±0.21	±0.31	—	±0.28	—	±0.30
Gemidd. van het totale aantal bladvoormingen .....	—	—	—	8.67	13.33	12.00	10.80	—	—	—	13.40	13.50
m	—	—	—	±0.49	±0.76	±1.73	±0.73	—	—	—	±0.22	±0.44
Item aan de langloot .....	4.71	8.50	9.75	14.50	16.67	15.40	15.00	15.75	—	16.57	—	19.00
m	0.65	±0.25	±0.96	±0.61	±1.21	±1.37	±0.36	±0.67	—	±0.15	—	±0.00
Gemidd. lengte grootste blad in m.M. ....	—	—	—	0.30	0.63	0.43	0.72	—	—	—	1.18	1.95
m	—	—	—	±0.05	±0.02	±0.05	±0.04	—	—	—	±0.12	±0.23
Item van de langloot in m.M.	0.20	0.40	0.52	0.65	0.83	0.96	0.94	1.12	—	1.23	—	3.25
m	±0.08	±0.00	±0.10	±0.06	±0.11	±0.02	±0.05	±0.04	—	±0.05	—	±0.30

## § 8. DE LATERALE KNOP AAN DE KORTLOTEN.

Een opmerking van den practicus is: „De bloemknoppen (bedoeld zijn hier kortloten met terminalen gemengden knop) hebben . . . nadat hun eindknop tot bloeien is gekomen . . . geen andere houtoogen (d. w. z. bladknoppen), dan die, welke zich aan den voet der . . . beurs bevinden (d. w. z. de okselknoppen in den gemengden knop, de „oogen op de beurs”).” (IDE 1906, pag. 69.)

Dit lijkt den botanicus natuurlijk zeer vreemd; een kortloot draagt evengoed als iedere andere as bladeren, en nog wel normaal ontwikkelde bladeren, dus à priori is de aanwezigheid van laterale knoppen reeds meer dan waarschijnlijk.

Nog vreemder wordt het, als bij het knoponderzoek blijkt dat gedurende den winter in de oksels van de kortlootbladknopphyllomen nog geen spoor van een zijasje te vinden is.

Pas in het voorjaar is in enkele van die knoppen hier en daar een aanduiding te vinden van een nieuw zij-vegetatiepuntje, in den vorm van een smalle plek bij den bladvoet, die iets lichter gekleurd is dan het omliggende weefsel. En onderzoeken wij de kortloot na het uitloopen dan blijken zich gedurende de strekking van de bladeren, dus vanaf begin April, in de bladoksels zéér kleine knopjes te ontwikkelen, die zooals uit de tabel blijkt, (cijfer 2 in fig. 3, 4, 5 en 9), omstreeks half Juli reeds hun maximale grootte en aantal organen bereikt hebben (fig. 36), en dan evenals de andere bladknoppen hun rustperiode ingaan.

Hoe is nu de praktijkwaarneming te interpreteren? Zijn deze knopjes niet voor verderen groei vatbaar?

Daarvoor zal het noodig zijn de oudere kortloten van een kortlootreeks na te gaan, en doen wij dat, dan blijkt ons dat reeds aan de tweejarige kortloot de laterale knopjes geheel verschrompeld zijn; soms is het vegetatiepunt nog waar te nemen als een licht puntje, gewoonlijk is ook dit bruin geworden. En zet zich van den gemengden knop geen bloem tot vrucht, dan gebeurt het vaak, dat de „beurs” van de litteekens van de bloemstelen uit, begint te verdrogen, zoodat de zijasjes uit den gemengden knop zich niet verder ontwikkelen, en ook de laterale knoppen van de kortloot te veel lijden, om het voortzetten van de kortlootreeks te verzekeren. Dan is dus de stelling dat „geen andere houtoogen” optreden, verklaard; nog niet echter

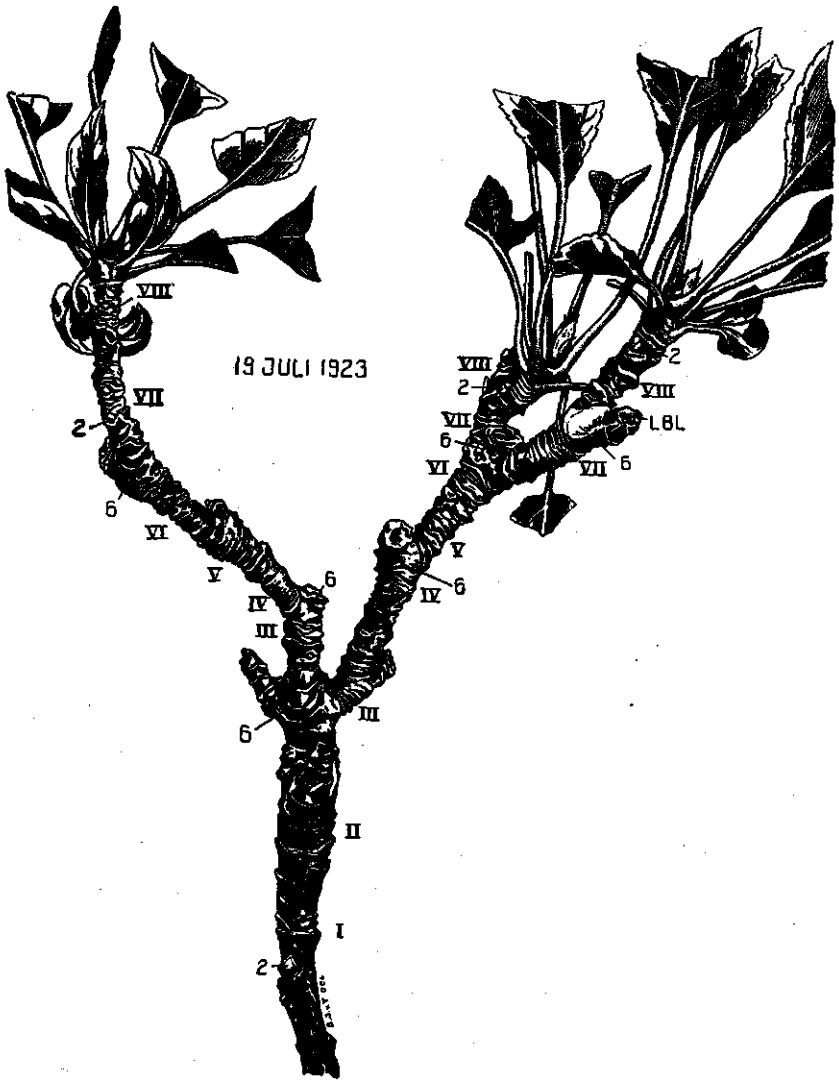


Fig. 9. 8-jarige vertakte kortlootreeks.  $\times \frac{2}{5}$ .

de vraag beantwoord of de laterale kortlootknoppen zich verder *kunnen* ontwikkelen. Hieromtrent heb ik geen opgaven kunnen vinden; ik vermoed echter dat een deel van wat de praktijk „adventiefknoppen” noemt, hier dan te verstaan als „knoppen die ergens optreden, waar zij niet behooren”, wel laterale kortlootknoppen zullen zijn.

Tabel IV geeft nu een vrij goed beeld van de ontwikkeling van deze kleine knopjes gedurende den zomer; daar iedere kortloot eenige knopjes oplevert, was er in de meeste maanden voldoende materiaal; de gemiddelden zijn grootendeels bepaald uit 6 stuks, waardoor b.v. de waarde van December te hoog is.

We zien dus het knopje optreden in April, kort na het uitloopen van den knop, met gemiddeld nog geen drie bladvormingen, wat niet te verwonderen is, als men bedenkt dat vóór het uitloopen nauwelijks een vegetatiepunt was te onderscheiden.

Lengtegroei en nieuwvorming gaan nu door tot Juni—Juli, kort daarna treedt de rustperiode in, evenals wij bij de andere bladknoppen gevonden hebben.

Daar materiaal van Maart ontbrak, viel niet te constateeren of in 't voorjaar de groei mogelijk weer opnieuw begon; te verwachten is dit echter niet, daar de onderzochte knopjes van oudere deelen van de kortlootreeks even klein en even weinig ontwikkeld waren als die van de eenjarige kortloot.

Onderzoekt men de laterale knoppen van de kortloot in het voorjaar of den zomer, dan is het natuurlijk eerst noodig het blad eraf te halen; de knop zit gewoonlijk geheel verscholen achter den rand van den bladvoet, die is blijven zitten. En op dien rand vindt men, soms alleen aan de beide hoeken (fig. 37) soms langs de geheele binnenzijde (fig. 38), een reeks peervormige of zakvormige uitgroeiingen,  $\pm 1$  m.M. groot, die den indruk maken van klieren of trichomen.

VELENOVSKY, Suppl. 1913, pag. 73 vermeldt:

„S. 458. Z. 44. In den Blattstielachsen der Jahrestriebe von *Pirus communis* stehen in einer Reihe kegelförmige, braune Zähnchen, welke identisch sind mit den Anhängseln an den Blattzähnen....” (fig. 37).

Op pag. 458 van deel II 1907, vinden wij dan:

„.... (wir) müssen .... schlieszlich auch von den Achsel- und besonders von den intrastipulären Wimpern Erwähnung tun, ... bei .... *Galium cruciata* befinden sich in den Blattachsen zahlreiche, walzenförmige kleine Drüsen .... In morphologischer Beziehung kann ihnen allerdings bloß die Bedeutung von Trichomen beigelegt werden....”

Inderdaad zijn bij de jonge bladeren aan de tanden van den bladrand en langs den rand van de steunblaadjes dezelfde orgaantjes te vinden; zij vallen gedurende den zomer verschrom-

TABEL V. LATERALE KNOP AAN DE KORFLOFEN.

	19 April	17 Mei	15 Juni	17 Juli	20 Aug.	20 Sept.	15 Oct.	16 Nov.	16 Dec.	15 Jan.	16 Febr.	17 Maart
Gemidd. lengte van den knop in m.M. ....	0.24	0.77	0.88	0.82	—	1.00	0.63	0.92	1.10	0.80	0.88	—
m	±0.07	±0.05	±0.30	±0.05	—	±0.21	±0.08	±0.07	±0.09	±0.13	±0.12	—
Gemidd. van het totaal aantal bladvormingen .....	2.75	4.67	4.00	5.20	—	7.33	5.33	6.25	7.89	6.75	5.50	—
m	±0.41	±0.48	±0.96	±0.34	—	±0.31	±0.31	±0.48	±0.60	±0.74	±0.71	—
Gemidd. lengte van het groot- ste blad in m.M. ....	0.10	0.10	0.14	0.22	—	0.23	0.17	0.18	0.33	0.18	0.19	—
m	±0.03	±0.00	±0.08	±0.03	—	±0.03	±0.08	±0.00	±0.06	±0.03	±0.04	—



peld af. Het voorkomen van een groep van dergelijke trichomen aan weerszijden van het bladlitteken is dus te verklaren: het is de laatste aanduiding van de steunblaadjes, die zich niet verder ontwikkeld hebben.

En het feit dat veelal een reeks voorkomt dwars over den bladvoet, moet dan zijn oorzaak daarin vinden, dat bij de strekking van den bladsteel de niet ontwikkelde steunblaadjes met hun buitenranden binnenwaarts omgebogen zijn, zoodat ten slotte de tanden één doorgaande rij vormen.

#### § 9. DE TERMINALE KNOP VAN DE LANGLOTEN EN DE ST. JANSLOTEN.

Bij dit gedeelte van het onderzoek is het niet mogelijk een tabel te geven; het totaal aantal onderzochte knoppen bedroeg 37, vrij onregelmatig over de verschillende maanden verspreid, en onderling zeer ongelijk. Want in beide hoofdgroepen, de knoppen van langloten en die van St. Jansloten valt het materiaal al direct te scheiden in gemengde knoppen en bladknoppen, terwijl in de eerste groep, den gemengden knop, naast knoppen die in bouw volkomen overeenstemmen met die aan kortloten, ook allerlei afwijkingen voorkomen.

Om deze afwijkingen nader te bezien, zullen wij nog even den bouw van den gemengden knop aan het einde van een kortloot herhalen (fig. 1): totaal aantal bladvormingen 21, van buiten naar binnen: 9 schubben, 3 overgangsbladen, één loofblad zonder, en twee met okselknoppen (fig. 15, ZVP), 2—3 loofbladen met een bloem in den oksel, 3—2 bracteeën met een bloem in den oksel, één bractee met een mislukten bloemaanleg (fig. 24), en een terminale bloem (in totaal dus 6 bloemen). Alle denkbare afwijkingen van dit normale schema hebben zich nu in ons materiaal voorgedaan; om niet telkens te moeten herhalen, zullen eenige typische voorbeelden hier gegeven worden; waar maten voorkomen, is de normale maat tusschen haakjes er achter geplaatst.

1e. 30 Augustus: eindknop langloot. Totaal aantal bladvormingen 24 (9 knopschubben, 5 overgangsbladen, 6 loofbladen en 4 bracteeën), 7 bloemen + één mislukte bloemaanleg, lengte knop 8.5 m.M. (8.33), lengte grootste blad 1.3 m.M. (1.39), lengte topbloem 0.4 m.M. (0.77), in de topbloem ondanks de te geringe grootte de derde rij meeldraden aanwezig, zooals normaal.

2e. 15 Januari, eindknop St. Jansloot, 14 bladvormingen: 5 knopschubben, 2 overgangsbladen, één blad lang 1.5 m.M. (1.65) zònder, en twee mèt okselknoppen, één blad met een bloem in den oksel, 3 bracteeën met een bloem, en ten slotte een topbloem, 0.4 m.M. groot (1.52). In totaal dus vijf bloemen, en géén mislukte bloemaanleg.

3e. 20 September, eindknop St. Jansloot, 21 bladvormingen: 9 knopschubben, één overgangsblad, één blad zonder, en vier met okselknoppen, één blad en drie bracteeën met bloem in den oksel, één bractee met mislukten bloemaanleg, en de topbloem, 0.9 m.M. (1.10). In totaal dus vijf bloemen.

4e. 16 Februari, eindknop St. Jansloot, 19 bladvormingen: 7 knopschubben, 3 overgangsbladen, één blad zonder, en een met okselknop, 3 bladen en 2 bracteeën met bloem in den oksel, twee bracteeën met een mislukten bloemaanleg, en topbloem, 2.1 m.M. groot (4.40). Grootste blad 2.1 m.M. (2.93).

We hebben dus al gehad een te veel zoowel als een te weinig aan totaal aantal bladvormingen, overgangsbladen, bladen, okselknoppen, bloemen, mislukte bloemaanlegsels, en een te kort aan knopschubben.

Verder hebben we gezien, dat in de St. Janslootknoppen de bladeren en bloemen over het algemeen te klein zijn, vergeleken bij den kortlootknop.

Dat dit meer algemeen geldt, toont het volgende tabelletje:

DATUM	LENGTE KNOP		LENGTE GROOTSTE BLAD		LENGTE TOPBLOEM	
	Kortloot (zie tab. II)	St. Jansloot	Kortloot	St. Jansloot	Kortloot	St. Jansloot
20 Sept. ....	8.71	12	1.41		1.10	0.9
30 Sept. ....	8.65	7.5	1.54		1.27	0.6
30 Nov. ....	8.67	6.5	1.56	1.2	1.46	1.0
15 Jan. ....	9.15	7.5	1.65	1.1	1.52	0.8
		6.5		1.5		0.4

Aan den anderen kant komt het aan de gewone langloten ook voor dat zich terminaal volkomen normaal samengestelde ge-

mengde knoppen bevinden, die echter in hun onderdeelen wat grooter zijn dan de gemengde knop aan de kortloten, zooals de volgende:

DATUM	LENGTE KNOP		LENGTE GROOTSTE BLAD		LENGTE TOPBLOEM	
	Kortloot (zie tab. II)	Langloot	Kortloot	Langloot	Kortloot	Langloot
30 Nov. ....	8.65	9	1.56	1.8	[1.46	1.6
16 Dec. ....	9.30	9.5	1.60	1.8	1.50	1.6
		9		1.9		1.6

In het algemeen valt te zeggen: *de gemengde knop van de St. Jansloot is meest in vergelijking met den kortlootknop in zijn onderdeelen te klein, terwijl, als er afwijkingen zijn in de aantallen organen, er steeds minder zijn dan in den kortlootknop.*

*Daarentegen zijn de onderdeelen van den langlootbloemknop een enkele maal grooter dan die van den kortlootknop, terwijl veelal een teveel aanwezig is aan overgangsbladen, bladeren, okselknoppen of bloemen en de bloemen vaak kleiner zijn, zie voorbeeld 1.*

De beoordeeling van de terminale bladknoppen van langloten en St. Jansloten is moeilijker, omdat die niet zonder meer vergelijkbaar zijn met den terminalen bladknop van kortloten; toch wil ik dit niet nalaten, terwijl tevens vergelijking met de waarden voor den gemengden kortlootknop van nut kan zijn.

In het materiaal van 17 Mei hadden een drietal terminale knoppen van langloten een lengte van respect. 5, 4.5 en 3 m.M. (bij het kortlot: 3.75 Tabel II), zij bestonden uit 11, 10 en 10, bladvormingen (12.25 Tabel II), en de lengte van het grootste blad was 0.3, 0.3 en 0.5 (0.40 Tabel II). Dus, behoudens de lengte van den knop geen groote verschillen met den kortlootknop; het aantal bladvormingen was wat lager, waarschijnlijk doordat de strekking van de langloot langer geduurd heeft.

Op 15 Juni had een eindknop van 5 m.M. lengte (5.71 Tabel II, 6.55 Tabel I), met 16 bladvormingen (15.50 Tabel II), waarin de lengte van het grootste blad 0.9 m.M. (0.76 Tabel I en II) was, dus een groote overeenkomst met den kortlootbladknop,

welke overeenkomst eveneens tot uiting kwam in de twee knoppen van 16 November, respect. 5 en 6.5 m.M. lang (5.50 Tabel II, 8.67 Tabel I), beide met 19 bladvormingen in totaal (18.25 Tabel II, 21 bij den gemengden knop), en waarbij de lengte van het grootste blad 1.3 en 1.1 m.M. was (1.14 Tabel II, 1.61 Tabel I).

Helaas ontbreekt materiaal uit het midden van den zomer, zoodat niet met zekerheid is vast te stellen of de groei hier, als bij alle bladknoppen, reeds omstreeks Augustus opgehouden is; de ontwikkeling, voorzover het geringe aantal knoppen het toelaat deze na te gaan, doet het echter wel vermoeden.

Van de typische langlootknoppen was uit het voorjaar geen materiaal aanwezig, bij de groote overeenstemming met den kortlootknop mogen we echter wel aannemen dat voor het uitloopen van de knoppen in het voorjaar ook hier nog een paar bladeren bij de  $\pm 19$  van November bijgevormd worden, zoodat de knop dan zeker wel 20—21 blad-organen bevat. Nu is in deze knoppen het aantal knopschubben + overgangsbladen nergens hooger dan tien; voor den kortlootbladknop ligt het gemiddelde van 25 stuks ook omstreeks op die waarde, n.l. bij 9.68.

Zonder dat *tijdens* de strekking nog nieuwvorming behoefde plaats te vinden, konden zich dus aan onzen boom in den voorzomer langloten vormen met tien à elf loofbladeren. Maar dit aantal wordt in vele gevallen niet bereikt en dus blijft er evenals bij den kortlootknop meestal nog een restant van bladdeelen over dat direct aan het aantal bladvormingen van den nieuwen terminalen knop ten goede komt.

In de oksels van de jonge blaadjes in den langlootknop werden, evenals in den St. Janslootknop, vanaf November vegetatiepunten gevonden; in het heele terminale bladknopmateriaal is echter geen knop te vinden, waarin vóór het uitloopen op die vegetatiepunten in bladoksels reeds bladprimordia aangelegd waren.

Zooals wij gezien hebben, bestond de terminale langlootknop op 15 Juni, dus even vóór het strekken van het St. Janslot, uit 16 bladvormingen. Daar aan een tak, die een St. Jansloot gevormd heeft, zelden aan den voet van dit nieuwe schot sporen te zien zijn van afgevallen knopschubben, moeten zelfs de buitenste organen met hun internodien zich in den regel nog gestrekt hebben.

En waar een St. Jansloot in den regel veel minder dan 15 internodien zal bereiken, *kan men den eindknop van een St. Jans-*



In ons materiaal vinden wij den eersten eindknop van het St. Janslot op 1 Juli, dus terwijl de strekking nauwelijks afgelopen kon zijn; hij bestaat uit 5 bladvormingen en een vegetatiepunt, het grootste blaadje 0.4 m.M. lang.

Op 30 Juli is er reeds een knopje van 10 bladvormingen, waarin het grootste blad 0.8 m.M. is. En op 20 Augustus, den datum waarop al wat bladknop is, groei en nieuwvorming staakt, eindigen beiden ook in den eindknop van het St. Janslot (vergel. met fig. 10). De knoppen van dien datum bevatten 14 of 15 bladvormingen, in latere maanden vinden wij er:

30 Augustus 12—15, 30 September 15, 15 October 15 of 16, 16 November 14—16, 15 Januari 14—15.

De lengte van het grootste blad is in Augustus 0.7—1.0 m.M., op 30 September 0.8—1.1 m.M., op 15 October 0.8—1.0 m.M., 16 November 0.9—1.1 m.M., 15 Januari 0.8 m.M.

Pas in het voorjaar, vóór het openen van de knoppen begint weer een krachtige groei: twee eindknoppen van St. Jansloten bevatten op 17 Maart beiden 19 bladvormingen, de lengte van de grootste bladen was resp. 1.6 en 3.0 m.M., nog steeds laag in vergelijking met den kortlooteindknop, waarin dan het grootste blad gemiddeld 4.90 m.M. is.

In den eindknop van de St. Jansloot vinden we dus van einde Juni tot midden Augustus een zeer snelle ontwikkeling, want in dien tijd wordt ongeveer evenveel gevormd, en wordt de grootte van de organen ongeveer dezelfde als in kortloot- en langlooteindknop van April tot 17 Juli, (op welken datum aantal en grootte vrijwel overeenstemmen met die bij de St. Jansloot midden Augustus). De hoogere temperatuur, die de St. Janslootknop in zijn ontwikkelingstijd treft, kan hier mogelijk de oorzaak van zijn (zie fig. 10).

Aan het slot van deze beschouwing over de terminale knoppen moet ik nogmaals er opmerkzaam op maken, dat het vrij schaarsche materiaal afkomstig was van een boom die geen krachtigen lengtegroei meer vertoonde, en dat de mogelijkheid bestaat dat materiaal van jonge, snel groeiende boomen geheel andere resultaten zou geven, vooral aangaande het St. Janslot.

WAGENINGEN, October 1923.

## LITTERATUUR.

- BLAAUW, A. H. (1920). Over de periodiciteit van *Hyacinthus orientalis*. Meded. v. d. Landbouwhoogeschool, Dl. XVIII en uitg. Lab. v. Plantenphys. no. 3.
- BLAAUW, A. H. (1923). De periodieke dikte-toename van den bol der *Hyacinthen*. Meded. v. d. Landbouwhoogeschool, Dl. XXVII en uitg. Lab. v. Plantenphys. Onderz. no. 8.
- BOS, H. (1913). Tuinbouwplantkunde der houtige Gewassen. Assen.
- BRADFORD, F. C. (1915). Fruit-Bud Development of the Apple. Oregon Agricultural Exper. Station. Station Bulletin 129.
- DRINKARD, A. W. (1910). Fruit-bud Formation and Development. Annual report of the Virginia Polytechnic Institute. Agricultural Experim. Station, 1910.
- EICHLER, A. W. (1865). Ueber den Blütenbau der *Fumariaceen*, *Cruciferen* und einiger *Capparideen*. Besonderer Abdruck aus *Flora* 1865.
- GOFF, E. S. (1899, 1900 en 1901). The origin and early development of the flowers in the cherry, plum, apple and pear. Report. *Wisconsin Exp. Stat.* 16, 17 and 18.
- IDE, A. C. (1906) *Handboek der Ooftbouwkunde*. Leiden.
- JOHANNSEN, W. (1913). *Elemente der exacten Erbliehkeitslehre*. 2e Auflage.
- KARSTEN, G. (1861). Der unterständige Fruchtknoten. *Botan. Zeitung*, Dl. 19, p. 23.
- LUYTEN, I. (1921). De periodiciteit van de knopontwikkeling bij den Pruim. Med. v. d. Landbouwhoogeschool, Dl. XVIII en uitg. Lab. v. Plantenphys. no. 4.
- LUYTEN, I. en VERSLUYS, M. C. (1921). De periodiciteit van de knopontwikkeling bij *Rhododendron*, *Azalea* en *Syringa*. Med. v. d. Landbouwhoogeschool en uitg. Lab. v. Plantenphys. no. 6.
- NOISETTE, L. (1829). *Manuel du Jardinier*. Bruxelles.
- PAYER, J. B. (1857). *Organogénie comparée de la Fleur*, 2 dln., Paris.
- SPAETH, H. L. (1912). *Der Johannistrieb*. Berlin.
- SPRENGER, A. M. Het snoeien der vruchtboomen in verband gebracht met enkele onderzoekingen omtrent de vruchtbaarheid. Maastricht.
- VELENOVSKY, J. (1905—1913). *Vergleichende Morphologie der Pflanzen*, 3 dln., Prag.
- VERSLUYS, M. C. (1921). De periodiciteit van de knopontwikkeling bij den kers. Med. v. d. Landbouwhoogeschool, Dl. XVIII en uitg. Lab. v. Plantenphys., no. 5.

# PERIODICITY OF THE BUD-DEVELOPMENT OF THE APPLE.

## (SUMMARY)

### § 1. INTRODUCTION.

When examining the figures and tables the explanatory notes at the end of this summary should be consulted.

In connection with the papers on the Hyacinth (BLAAUW 1920, 1923), Rhododendron, Azalea and Syringa (LUYTEN and VERSLUYS 1921), Cherry (VERSLUYS 1921) and Plum (LUYTEN 1921), this research was made on buds of the apple-variety 'Calville St. Sauveur'; the specimens were obtained from the nursery 'Pomona' near Wageningen and were collected from Jan. 15th 1920 to Jan. 15th 1921, partly once a month partly every fortnight. All branches were taken from one and the same tree, which had already attained its maximal fertility; owing to this fact the specimens showed a shortage of longshoots and Lamasshoots.

### § 2. METHOD OF WORKING.

The specimens, kept in alcohol, were examined as described in the previous publications. The illustrations were made by MR. VAN TONGEREN. In the tables there are given the arithmetical mean with its average error, computed from standard deviation divided by the square root of the number of observations. The correlation has been computed according to BRAVAIS' formula; in all tables the values have been indicated, as given in JOHANNSEN 1913 (p. 712).

### § 3. ORIENTATION.

We call a *dwarfshoot-series* a shoot which is composed of several dwarfshoot of successive years.

In winter the Apple shows the following types of branches:

1. *Longshoots*, i. e. branches of unlimited growth, distinguished by the growers as follows:
  - a. *Woodshoots*, vigorous longshoots, in normal cases with exclusively leaf-buds as lateral buds, frequently with a terminal mixed bud (fig. 7, 8).
  - β. *Main-branches*, in fact nothing but old woodshoots, forming the skeleton of the crown.
  - γ. *Beareres, bearing branches*, weaker longshoots, at which the grower expects fruit-spurs within a few years; sometimes already with terminal mixed bud (fig. 3, 4, 5).
  - δ. *Suckers*, very long, flexible twigs, frequently developing inside the tree, especially, when the tree is greatly cut back.



2. *Lateral and terminal dwarfshoots*, shoots in which the growth of the top-vegetation-point diminishes early or stops quite; the axis is frequently much shortened.

Growers distinguish:

- a. *Feeble bearer*, short branch, composed of one or more dwarfshoots at the end of a very short longshoot, with or without a terminal mixed bud.
- β. *Spur and Fruitspur*, the first a dwarfshoot with a terminal leafbud, the second with a terminal mixed bud (number 1 in fig. 3, 4, 5, 9).

Between these various forms there are of course a number of transitions. The theory of the growers on the formation of the fruit-spur is as follows (mentioned in NOISERTE 1829, page 264):

The *fruitspur* usually needs three years for its formation. The first year a bud forms three leaves and a short twig one to four mms. long. The second year the bud, now larger and rounder, forms five leaves and the dwarfshoot is lengthened by about half a centimeter. The next year it gives seven leaves (and sometimes the flower). Now the bud is much larger, but still pointed. The dwarfshoot has become longer again and shows two side-buds at the foot of the bud (fig. 5, 7), which will start on the same course of development the next year. Finally in the third year the bud, which is now very large and round in shape, forms an indefinite number of leaves and a flowercluster.

This development has been schematically represented in fig. 7, in which deviations from the above are found, where the results of this research made it necessary, a.o. with respect to the points printed in italics above. Besides it is known to the fruitgrower, that mixed buds frequently originate on longshoots and that the dwarfshoot-bud often needs less time to develop into a mixed bud than in the 'normal' case.

In this publication the buds of the apple have been classed as follows:

- I. Terminal mixed bud of a dwarfshoot.
- II. Terminal leafbud of a dwarfshoot (number 1 in fig. 5).
- III. Lateral bud of the longshoot (number 4 in fig. 5).
- IV. " " " " Lammasshoot.
- V. " " " " dwarfshoot (number 2 in fig. 3, 4, 5, 9).
- VI. Terminal bud of the longshoot.

#### § 4. THE TERMINAL MIXED BUD OF THE DWARFSHOOT.

If we examine a mixed bud of a dwarfshoot in winter, e. g. in December (see part fig. 1, above Dec. IV) the following appears:

the bud is a much shortened axis, on which there are usually 21 leaf-formations inserted in a spiral sequence, viz. 9 budscales, 3 transitional leaves, 5—6 leaves and 4—3 bracts (Fig. 1). The basal 4 to 6 scales are bare, dark-brown and hard, the scales lying inside them of a lighter brown and very hairy (fig. 26). The transitional leaves are likewise very hairy; they differ from the budscales in their being trifoliate (lamina and stipules) (fig. 27, 28), from the foliage-leaves (fig. 29), because the stipules are larger than the lamina, which is covered with dense hair.

Like the scales and transitional leaves, the lowest one of the five foliage-leaves has no bud in the axil; the next two have both of them a secondary axis in the axil, usually with resp. 5 and 3 leaf-formations on December 16th (table I); when the bud opens in spring some additional leaf-formations are formed and the axis becomes a dwarfshoot, the terminal bud of which sometimes develops into a mixed bud the first year (fig. 1).

In the axils of the two following leaves as well as in those of the three

then-following bracts, we now find florets, each with two bractlets transversally placed (fig 1). The lowest flower is the largest, upwards they decrease in size, often also in development.

In the axils of the bractlets one not rarely meets formations, consisting of a secondary axis with two bractlets either grown together or not (fig. 24\*), sometimes also a smaller flower with its two bractlets, which points to a dichasial ramification (fig. 25) in the inflorescence.

In winter the bracts are very hairy, membranous leaf-formations, on which the stipules are no more to be found (fig. 30, 31); when the bud shoots they usually drop, just as the bud-scales; foliage-leaves and transitional leaves stretch, the latter form a tiny lamina and large stipules (fig. 2 OVB; OVB-L).

In the axils of the three lower bracts, we find flowers, each with two bractlets; with the upper bract the flower is wanting, and such a formation arises, as is sometimes found in the axil of bractlets (fig. 24).

The primary axis terminates in the top-flower, which bears no bractlets; it is formed first and in the December specimens as large as or a little larger than the lowest axillary flower (fig. 21).

The values in Table I for the size of the flower have been determined for top-flowers; they likewise served to judge of the stage of development, in which the bud was.

So the inflorescence of the apple is corymbose raceme with a terminal flower, and a leaning towards dichasial ramification.

The development of the mixed bud may be summarized as follows:

**Stage I:** Leaf-formation; vegetation-point narrow and pointed (fig. 11); continues till second half of May or first half of June, and ends when 8 to 9 scales, 2 to 3 transitional leaves, 5 to 4 leaves and 3 to 4 bracts have been formed.

**Stage II:** Broadening and flattening of the vegetation-point (fig. 12), as a preparation for the formation of flower-primordia. This stage frequently occurs when not all phyllomen have been split off. In the average in the first half of June.

**Stage III:** (fig. 13). The formation of the first sepal-primordia (K) of the terminal flower; at the same time we find the primordia of the flower with its bractlets (BLP,S) in the lateral flowers. These latter are in an earlier stage as the terminal flower and appear as narrow ledges in the axils of the leaves and bracts, at the same time the axillary buds appear, at that moment not yet to be distinguished from the flower-primordia. This process begins after mid-June and on July 17th this stage III has been reached in all terminal flowers.

**Stage IV:** (fig. 14). In the terminal flower all five sepals have been splitted off but they are still of unequal size. At the same time the lateral flower primordia have split into three parts: the flower-vegetation-point between two bractlets (e.g. fig. 14, BLP 4); the axillary buds have also split off 1 to 2 leaf-formations (fore-leaves, fig. 15, ZVP, VB). At the end of July most of the mixed buds have proceeded so far.

**Stage V:** During the first half of August the terminal flower forms the petal-primordia (fig. 16 and 17, KR). The lowest lateral flowers form the sepal-primordia (fig. 14, BLP 2), the upper lateral flower-primordia show still the division into bractlets and flower-vegetation-point.

**Stage VI:** Later in August the first whorl of ten stamens and the two following of five are consecutively formed (fig. 18 and 19, MI, MII and M III) in the terminal flower; these formations succeed rapidly. During this time the lowest lateral flowers form the petals and sometimes even one whorl of ten stamens; the axillary buds show 2 to 3 leaf-formations.

**Stage VII:** Already at the end of August the receptacle of the top-flower shows five little protuberances, the carpel-primordia (fig. 20, VD). The sepals have greatly increased in length by now (see table I and

fig. 10) and are very hairy inside and outside, which renders the open-preparation of the flowers very difficult (fig. 20). During the month of September the carpels grow upwards, the anthers begin to show the division into anthersacs, and the lowest flowers equal the top-flower in size and development; the upmost lateral flowers are a little less developed, but the carpel-primordia are hardly ever wanting.

In this condition the flower-bud passes the winter (fig. 21).

In spring, especially after February, the carpels stretch (fig. 22), the receptacle shows a strong growth in length at its insertion-spot, the lower part of the carpels grows longer, at the top they lean towards each other, forming the peculiar ovary of the apple, in which the edges of the carpels remain loose from one another, while the back-side of the carpels unites with the receptacle (fig. 23).

Shortly before the blossoming there is nothing to be observed in the bud but a stretching of all parts; in the latter part of April, when the blossoming begins, the bud-scales fall, the leaves and transitional leaves unfold, the bracts and bractlets shrivel up and disappear.

From table I and fig. 10 appears, that in September the growth in length of bud and largest leaf stops (first two series); table II shows the various values for the terminal dwarfshoot-leafbud; for the size and structure of the mixed bud during stage I, i. e. before mid-June, this table may be referred to.

From table I and many following a strong increase of the variability during early spring is observable, showing itself in the relative increase of the average error (m) of the mean. This is a phenomenon always denoting vigorous growth.

Series 3 and 4 of table I show that the growth at the secondary axes in the mixed bud, the axil-buds and the flowers continues till October 15th; a glance at fig. 10 shows that after mid-October the temperature falls rapidly, this probably being the inhibitory factor. With respect to this we may refer to the older researches on the bud-formations of the apple by GOFF, DRINKARD and Bradford.

In GOFF's first publication (1899) we find: p. 298: 'In the apple the first clear evidence of flowers was found in the buds taken June 30....'.

According to the orientation p. 294 this consists in: 'the line bounding the remainder of the crown (i. e. the vegetation-point) forms an irregular contour. These irregularities probably show the first beginnings of the flowers, for in later-sectioned flower-buds they are continually exaggerated until they form unmistakable flowers.'

Next he mentions p. 297: 'Apple buds taken Oct. 30 showed neither carpels nor ovules in the flowers, and the pistils showed little advancement over those taken weeks before.'

In the following publications the way of describing continues being too vague; DRINKARD 1910 (p. 167 and following) gives little more details:

'Studies were begun the latter part of June. At this time the crown showed clearly and the corrugations on it indicated the initial fruit-buds; and from the stage of development at this time (June 30) we may infer that development must have started ten days previous to our first observation.... On July 14th considerable development in the individual buds of the fruit-bud-cluster had taken place.... The calyx was very conspicuous, the receptacle showed slightly, the small, rounded protuberances near the base of the calyx cup indicated the initial stamens.... Early in.... (August) the pistil began to develop, as was indicated by a swelling on the receptacle.... on November 11th, the initial petals were distinct....'

The information about the petals, which would be formed last of all, does not seem very credible.

On the whole the method used by these investigators, viz. studying

the development from microtome-made-sections, does not seem to give so accurate an insight as the outward observation with the binocular microscope.

#### § 5. THE TERMINAL LEAF-BUD OF A DWARFSHOOT.

As mentioned above, practice is of opinion, that the 'normal course of development' of a dwarfshoot is: 1st year spur with 3 leaves, 2nd year spur with 5 leaves, 3rd year spur with 8 leaves (fig. 1), 4th year fruitspur, during which three years the 'vigour' of the bud would regularly increase.

The question is, whether this 'vigour' of the bud consists in the number of organs or the size of the organs, and whether this correlation really exists.

In order to ascertain this, the following correlations were determined according to the BRAVAIS formula:

- 1°. between the number of surrounding leaves and the length of the largest newly formed leaf on June 15th.
- 2°. the same on July 17th.
- 3°. between the number of surrounding leaves and the length of the bud on June 15th.
- 4°. the same on July 17th.
- 5°. between the number of surrounding leaves and the total number of new leaf-formations on June 15th.
- 6°. the same on July 17th.

The results were: 1°.  $r = + 0.47 \pm 0.16$ , 2°.  $r = + 0.91 \pm 0.05$ , 3°.  $r = + 0.17 \pm 0.20$ , 4°.  $r = + 0.78 \pm 0.11$ , 5°.  $r = - 0.17 \pm 0.20$ , 6°.  $r = + 0.52 \pm 0.21$ .

So during the summermonths there exists a slight, later on increasing correlation between the number of surrounding leaves and the 'vigour' of the bud; this is most evident in the size of the largest leaf and least evident in the numbers of leaf-formations.

In order to ascertain in winter, when the number of leaves previously enveloping the bud can no more be stated, what the 'vigour' of the bud is due to, as regards the specimens of the wintermonths, the correlation was determined between the number of leaf-formations and the length of the largest leaf, based on the probability that the close correlation between the length of that leaf and the number of leaves enveloping the bud in the previous summer, has not been altered unfavourably since July 17th. Decrease of correlation is not probable, as as early as August 20th, perhaps even before, the growth had come to a stop, and all values remain constant till the winter has passed (table I, fig. 10).

The correlation-ratio appears to be:  $r = + 0.28 \pm 0.20$ , so a very dubious one; *the 'vigour' of the bud therefore does not depend upon the number of leaf-formations, only upon their sizes.*

The first series of table II shows, that the growth in length of the bud ends as early as about mid-August, just as the growth in length of the largest leaf (series 3). In connection with the number of bud-scales and transitional leaves and the number of leaves, enveloping the bud in summer, it may be inferred from the second series of table II, that at least five of the ten leaf-formations in the newly-formed bud, present on April 19th, date from before the winter, i. e. from the bud of the previous year, opened by that time. They must have been formed in June, July and August of that preceding year.

Besides it is directly clear from the table, that both in the dwarfshoot-leafbud and in the dwarfshoot-flowerbud growth and new-formation of the organs on the primary axis end in mid-summer; in the dwarfshoot-flowerbud (table I series 2, table II series 2, fig. 10, II, III), on the secondary axes (flowers and axillary buds) however both continue till the cold sets in (series three and four of table I, fig 10, IV and VI).

§ 6. THE LATERAL BUD ON THE ONE YEAR OLD LONGSHOOT.  
(Fig. 7, 8 and 35).

Among the specimens there was a shortage of longshoots, and those present were feeble, the averages therefore in table III are not so trustworthy as in the previous tables.

The first indication of lateral buds in the terminal longshoot-buds was found on November 16th, as narrow vegetation-points in the axils of the foliage-leaf-primordia, before the shooting of the terminal bud no leaf-formations were found. This late formation also explains the slight number of leaf-formations in spring (table III, series 2). Till the beginning of August the table shows an increase in the number of organs and their lengths, after which a period of rest sets in till early spring, just as in the case of the terminal dwarfshoot-leafbud. As early as March the lateral longshoot-bud appears to contain about as many organs as the terminal dwarfshoot-leafbud.

Part of the lateral buds (not mentioned in the table) gives a sylleptic shoot bearing one or two leaves (fig. 7 and 8, no. 3, fig. 6) i. e. a dwarfshoot. In this case bud-scales are not previously formed, in the axil of a foliage-leaf we directly find a secondary axis a few mms in length, the terminal bud of which should be regarded as a terminal dwarfshootleafbud; in the table concerning these it has been mentioned.

Sometimes such a sylleptic dwarfshoot forms a terminal mixed bud as early as the first year.

In view of the about equal number of leaf-formations in the lateral longshoot-bud and terminal dwarfshoot-bud, whereas the sizes differ considerably (cp. tables II and III), the lateral bud may be considered as a dwarfshoot-leafbud not yet enveloped by assimilating leaves, so in its first year; i. e. with a minimal 'vigour' (compare also fig. 32 and 35).

§ 7. THE LATERAL BUD ON THE LAMMASSHOOT.

On comparison with the researches of SPAETH (1912) and the definitions given by him, the apple Calville St. Sauveur proves to belong to the group with disguised Lammasshoot; in their first and second periods of growth in summer there does not lie such a period of rest, that a closed bud is formed, which afterwards grows into the Lammasshoot, but there no more takes place a continual growth, which would make a proper distinction between longshoot and Lammasshoot impossible (see fig. 5 and 8, no. 5).

By the side of the values for the lateral bud of the Lammasshoot (series 1, 3 and 5), table IV also gives the figures for that of the longshoot (series 2, 4 and 6).

From this it appears that growth in length and new-formation end here at about the same time as in the bud of the longshoot (about mid-August), while the growth began a few months later.

The growing-period is too short for the size and number to overtake those of the lateral bud of the longshoot; till spring the bud remains smaller. Here too only a limited number of specimens were at our disposal.

§ 8. THE LATERAL BUD ON THE DWARFSHOOT.

Not a trace of vegetation-points appears to be found in the axils of the leaves in the terminal dwarfshoot-leafbud in winter; yet very small lateral leaf-buds are found on the dwarfshoot in spring (number 2 in fig. 3, 4, 5, and 9); as early as mid-July they have got their maximal sizes and number of organs (fig. 36); next they begin their period of rest, just as the other leafbuds (table IV). In the normal case they dry up during summer, and show no new development in spring; this tallies with the practical experience, that such buds rarely or never shoot.

The values in the table are determined as averages of 6 specimens, which causes an abnormally high figure for December.

At the feet and the stipules of the newly unfolded leaves there appear in the early part of summer a series of pear-shaped or saccate protuberances about one mm. in size, resembling glands or trichomes, which latter significance they really have according to VELENOVSKY 1905, p. 458 (fig. 37 and 38).

Later in summer they fall; their position in a row across the leaf-foot may be explained by growing together of the outer-edges of the stipules curved inwardly.

#### § 9. THE TERMINAL BUD OF THE LONGSHOOT AND OF THE LAMMAS-SHOOT.

It proved impossible to construct a table for these, considering the great variation and the small number at our disposal (37).

In comparison with the structure of the terminal dwarfshoot-flower-bud (fig. 1 and 16), the following deviations occur:

an abundance as well as a shortage of total number of leaf-formations, transitional leaves, foliage-leaves, axillary buds, flowers and failures of flower-formations (fig. 24), and a shortage of bud scales.

In the Lammas-shoot-bud the organs are usually smaller, and often fewer in number than in the dwarfshoot-bud; whereas as terminal buds of longshoots there sometimes appear mixed buds of perfectly normal structure, but considerably larger in their parts.

In general however the terminal bud of the longshoot shows an abundance of transitional leaves, foliage-leaves, axillary buds or flowers, while the flowers are often small.

The terminal longshoot-leafbud differs comparatively little from the dwarfshoot-leafbud, the number of leaf-formations may be a little smaller, probably because the stretching of the longshoot has continued longer.

In the axils of the leaf-primordia the vegetation-points do not appear before November; all the specimens did not show a single bud, in which these vegetation-points had already split off leaf-primordia before shooting.

The numbers of leaf-formations of the longshoot-bud on June 15th, and those of the Lammas-terminal-bud on July 17th, make it very probable, that the terminal bud of the Lammas-shoot has to be regarded as the continuation of the terminal bud of the longshoot, after the basal part has stretched.

Like the other leaf-buds the terminal ones stop their growth and new-formation about mid-August; so does the terminal bud of the Lammas-shoot; in consequence of the rapid development during the previous 6 or 7 weeks, the size and number of the organs is about equal to those in the dwarfshoot- and longshoot-terminal-buds by that time.

## VERKLARING VAN DE TEKST- EN PLAATFIGUREN.

De data bij de plaatfiguren 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20 en 21 zijn de werkelijke data van de uitgekozen objecten, maar beantwoorden niet altijd aan het *gemiddelde* tijdstip, waarop die betreffende stadia gevonden worden.

## Afkortingen en cijfers:

1	= kortlootreeks.	LOVB	= litteeken overgangsblad.
2	= laterale knop van de kortloot.	LVB	= litteeken voorblad.
3	= sylleptische scheut van de langloot.	LS	= litteeken steelblaadje.
4	= laterale knop van de langloot.	Mi	= meeldraad v. d. 1en krans.
5	= St. Jansloot.	Mii	= meeldraad v. d. 2en krans.
6	= beurs; verdikt gedeelte van de kortloot waar een gemengde knop aanwezig is geweest.	Miii	= meeldraad v. d. 3en krans.
7	= zijasjes (okselknoppen) in den gemengden knop.	OVB	= overgangsblad (tusschen knopschub en loofblad).
B	= bladsteel.	OVB-L	= overgang tusschen overgangsblad en loofblad.
BL	= bloem.	S	= steelblaadje.
BLP	= bloemprimordium.	SL	= stijl.
BR	= bractee.	SP	= stempel.
BR-L	= overgang tusschen bractee en loofblad.	ST	= steunblad.
EVP	= eindvegetatiepunt.	STOVB	= steunblaadje overgangsblad.
K	= kelkblad.	TBL	= terminale bloem.
KN	= knopschub.	VB	= voorblad.
KR	= kroonblad.	VD	= vruchtblad.
L	= loofblad.	VR	= vruchtbeginsel.
LBL	= litteeken bloem.	VI	= vaatbundel.
LBR	= litteeken bractee.	ZK	= zaadknop.
LK	= litteeken kelkblad.	ZKN	= laterale knop.
LKN	= litteeken knopschub.	ZVP	= zijvegetatiepunt.
LL	= litteeken loofblad.	*	= mislukte bloemaanleg.

Tekstfiguur 1. Schema van den „normalen” ontwikkelingsgang van den gemengden knop, met weglating van de laterale kortlootknoppen. Op December II bevat de knop, welke reeds vóór Dec. I als groeipunt werd aangelegd, 3 knopschubben, 1 overgangsblad, 3 loofbladen en 4 bladprimordia, die weer den knop van Dec. III als buitenste knopschubben zullen omgeven, enz.

De twee okselknoppen (zijassen) in den gemengden knop vormen na 1, resp. 2 jaar weer een gemengden knop.

Tekstfig. 2. Verschillende bladvormingen, op 23 Mei aanwezig aan de kortloot uit tekstfiguur 3. De knopschubben zijn dan reeds afgevallen, de overgangsbladeren (OVB, OVB-L) en de loofbladeren (L) uitgegroeid (men lette op de verschillende overgangen en de karakteristieke verhouding van schijf en steunblaadjes); bracteeën (BR) verschrompeld, uitgezonderd BR-L, die een overgang vormt tusschen loofblad en bractee. Zie verder den tekst. Nat. grootte.

Tekstfig. 3. „Vruchttwijg”. Een langloot, die aan den top een kortlootreeks draagt, die den vorigen zomer (dus in zijn eerste jaar) een gemengden knop gevormd heeft, welke thans, dus in het tweede jaar van de

kortlootreeks, is uitgelopen. Twee bloemen hebben zich tot vruchten ontwikkeld, de andere zijn afgevallen (LBL). De beide zijasjes hebben zich gestrekt, het laagst ingeplante (7) sterker dan het hoogere (7<sup>1</sup>). Bij 2 ziet men twee knoppen welke in het eerste jaar van de kortlootreeks als laterale knopjes zijn gevormd en zijn blijven zitten.  $\times \frac{2}{3}$ .

Tekstfig. 4. De kortlootreeks (1) aan het einde van deze „vruchttwijg” heeft in zijn tweede jaar een gemengden knop gevormd, welke thans in het 3e jaar van de kortlootreeks is uitgelopen. I, II en III litteekens der knopschubben van de achtereenvolgende jaren. Eén zijasje is aanwezig (7); één vrucht en meerdere litteekens van bloemen (LBL). Nat. grootte.

Tekstfig. 5. „Vruchttwijg” met kortloten (1); aan de kortloten laterale knoppen (2). Een der kortloten draagt een vrucht; aan het dit jaar gevormde langlootje normale laterale knoppen (4), en laterale knoppen die tot sylleptische scheutjes geworden zijn (3); aan het einde de St. Jansloot (5).

Tekstfig. 6. Gedeelte van een „houttwijg” met een normalen lateralen knop (4), en een lateralen knop, die uitgelopen is tot een sylleptisch scheutje met 4 bladeren (3). Nat. grootte.

Tekstfig. 7. „Houttwijg”, gevormd uit één van de zijassen van een gemengden knop waarvan de bloem-litteekens bij LBL te zien zijn; het andere zijasje is een kortlootje met 5 loofbladen.  $\times \frac{1}{3}$ .

Tekstfig. 8. „Houttwijg” met, door beharing en lengte der internodieën duidelijk te herkennen St. Jansloot (5).  $\times \frac{1}{3}$ .

Tekstfig. 9. 8-jarige vertakte kortlootreeks; de plaats van de knopschubben der achtereenvolgende winters is aangegeven door deromeinsche cijfers I—VIII. Bij 6 de beurzen, de dikkere gedeelten van de kortloot, die de as geweest zijn van een gemengden knop; op deze plekken heeft vertakking plaats (zijassen in den gemengden knop), en zijn bloemlitteekens (LBL) te vinden.  $\times \frac{2}{3}$ .

Tekstfig. 10. Graphische voorstelling. Als zwarte achtergrond: de gemiddelde temperatuur te Wageningen gedurende 1920, over tijdperken van 10 dagen berekend uit 3 waarnemingen per dag (8 u. v.m., 2 u. nam. en 7 u. nam.), waarvan de cijfers ons welwillend ter beschikking werden gesteld door Prof. Dr. D. van Gulik, te Wageningen.

Lijnen II, III en IV: lengtegroei in procenten omgerekend op telkens 10 dagen van resp. het grootste loofblad in den gemengden knop, het grootste loofblad in den terminalen kortlootbladknop en de terminale bloem in den gemengden knop (berekend uit tabel I en II).

Lijnen V en VI: totaal aantal aanwezige bladvormingen, resp. van den gemengden kortlootknop en den grootsten okselknop (zijas) in den gemengden knop (berekend uit tabel II en I). Lijn V is afgebroken op 20 September; dus nadat de laatste bractee gevormd is.

De verticale lijn tusschen Dec. en Jan. geeft aan, dat de maanden Januari—Maart 1920 geplaatst zijn achter April—December 1920.

Alle lijnen zijn eenigszins vertikaal ten opzichte van elkaar verschoven, teneinde snijden of samenvallen zooveel mogelijk te vermijden; de bijbehorende schaalverdelingen zijn links in de figuur aangebracht.

Figuur 11 (PLAAT). Terminale kortlootknop, nadat knopschubben, overgangsbladen (LOVB) en twee loofbladen (LL) zijn verwijderd. Het eindvegetatiepunt (EVP) is, na de laatste loofbladen L 4 en L 5, reeds bezig bracteeën af te splitsen, maar is nog niet afgeplat (Stadium I).



Fig. 12 (PLAAT). Terminale kortlootknop, knopschubben en overgangsbladeren verwijderd. Drie bracteeën moeten nog afgesplitst worden, aan de afplatting van het vegetatiepunt (EVP) is echter al waar te nemen, dat de knop zich tot een gemengden knop ontwikkelen zal (Stadium II).

Fig. 13 (PLAAT). Gemengde knop, knopschubben verwijderd. Het eindvegetatiepunt vertoont stadium III: vorming van de eerste kelkblad-primordia (K). De bloemprimordia (BLP) zijn opgetreden in de oksels van loofbladen en bracteeën; de scheiding in steelblad- en eigenlijk bloemprimordium is nog niet duidelijk waar te nemen; alleen in de laagste (oudste) is er een aanduiding van te vinden (BLP 2, BLP 3).

Fig. 14 (PLAAT). Gemengde knop: knopschubben, overgangsbladen (LOVB), drie loofbladen (LL) en twee bracteeën (LBR) verwijderd. In de terminale bloem zijn de kelkbladen (K) alle afgesplitst, zijn echter nog ongelijk van grootte; de kroonbladprimordia beginnen zich te vertoonen (KR) (Stadium V). In de laterale bloemprimordia hebben zich de steelblaadjes afgesplitst (S), in de tweede bloem (BLP 2), zijn de kelkbladen alle gevormd (K), dus stadium III tot IV.

Fig. 15 (PLAAT). Dezelfde gemengde knop in zijaanzicht en  $\pm 180^\circ$  gedraaid. Het okselknopje (zijasje) in den oksel van het tweede loofblad (LL 2) bestaat uit de twee voorbladen (VB) en zijn vegetatiepunt (ZVP). In figuur 14 is dit okselknopje verborgen tusschen de tweede bractee (LBR 2) en het 2e loofblad (LL 2).

Fig. 16 (PLAAT). Gemengde knop, knopschubben verwijderd (bijv. LKN 8). In de terminale bloem zijn de kroonbladprimordia (KR) aangelegd (zie fig. 17), de kelkbladen zijn meer gesloten (stadium V). De laterale bloemprimordia hebben allen de steelblaadjes afgesplitst (S), en worden breder en platter (Stadium III). De overgangsbladen (OV) gaan een sterke beharing vertoonen; hun steunbladen (ST) zijn veel langer dan die der loofbladen (L).

Fig. 17 (PLAAT). De terminale bloem uit den knop van fig. 16, met uiteengebogen kelkbladen; alle kroonbladen (KR) zijn aangelegd (stadium V).

Fig. 18 (PLAAT). Terminale bloem uit een gemengden knop in doorsnede. De kelkbladen (K) vertoonen de beharing; de kroonbladen (KR) zijn aanwezig, evenals de eerste krans van 10 meeldraden (MI); de meeldraadprimordia van de 2e en 3e, vijftallige, kransen beginnen zich te vormen (MII en MIII), stadium VI.

Fig. 19 (PLAAT). Terminale bloem iets verder in ontwikkeling voortgeschreden dan die van fig. 18: de tweede en derde krans meeldraden zijn duidelijker als zelfstandige deelen te onderscheiden (stadium VI).

Fig. 20 (PLAAT). Terminale bloem, waarin alle drie kransen meeldraden (MI, MII, MIII) aanwezig zijn en de vruchtbladen (VD) als zwakke welingen van den bloembodem zichtbaar zijn (stadium VII). De kroonbladen zijn breder en platter.

Fig. 21 (PLAAT). Terminale bloem in doorsnede; toestand waarin de knop den winter doorbrengt. De kroonbladen (KR) hebben den vorm van lapjes, de helmknoppen (MI, MII, MIII) vertoonen de indeeling in helmhokjes, de vruchtbladen (VD) zijn reeds vrij lang, en staan ingeplant op een zwak verdiepten bloembodem.

Fig. 22 (PLAAT). Terminale bloem op 16 Februari in doorsnede. De strekking is begonnen: de kroonbladen (KR) zijn breder en grooter,

de meeldraden (M) vertoonen reeds eenigszins den helmdraad (zie links), de bloembodem strekt zich aan de buitenzijde, waardoor hij diep komvormig wordt, en de inplantingsplek van de vruchtbladen (VD) langer gerekt wordt.

Fig. 23 (PLAAT). Bloem op 29 Mei, tijdens den (na-)bloei. Kelkbladen, kroonbladen en helmdraden zijn gestrekt, de helmknoppen belangrijk gegroeid; de strekking in den bloembodem heeft tengevolge gehad dat uit het oorspronkelijk vrije gedeelte van de vruchtbladen zich de stijlen en stempels (SL en SP) ontwikkeld hebben, terwijl de oorspronkelijke bases van de vruchtbladen met den bloembodem het vruchtbeginsel (VR) met de zaadknoppen (ZK) gevormd hebben.

Fig. 24 (PLAAT). Gemengde knop op 15 October in zijaanzicht, knopschubben, overgangsbladen en loofbladen verwijderd. In den oksel van een der steelblaadjes (S) van een laterale bloem bevindt zich een pijpvormige vergroeiing (\*), ontstaan uit een niet verder ontwikkeld bloemprimordium met zijn twee bijbehorende steelblaadjes. Links onder bevindt zich een van de zijasjes (okselknoppen, ZVP).

Fig. 25 (PLAAT). Zijaanzicht van een gemengden knop op 16 November, met een bloem in den oksel van een loofblad (LL) dat verwijderd is. Als afwijking vindt men in den oksel van de steelblaadjes (S): links een complete bloem met steelblaadjes (S<sup>1</sup>), rechts alleen twee steelblaadjes (S<sup>2</sup>), zonder de bijbehorende bloem.

Fig. 26 (PLAAT). Behaarde knopschub in den winter; top drie-deelig: de aanduiding van steunblaadjes.

Fig. 27 (PLAAT). Binnenste knopschub in den winter: steunblaadjes (ST) zeer duidelijk.

Fig. 28 (PLAAT). Overgangsblad in den winter: steunbladen (ST) grooter dan de schijf, alle sterk behaard (voor de verdere ontwikkeling van de bladvormingen van fig. 28, 29, 30 en 31, zie fig. 2).

Fig. 29 (PLAAT). Loofblad in den winter: steunbladen nog duidelijk aanwezig, schijf kaal.

Fig. 30 (PLAAT). Bractee in den winter: sterke beharing, steunblaadjes niet meer aan te toonen.

Fig. 31 (PLAAT). Afwijkend geval van een onderste bractee in den winter; de top vertoont het loofbladkenmerk: ontbreken van beharing. Hieruit kan zich in het voorjaar ontwikkelen de bladvorm BR-L in fig. 2.

Fig. 32 en 33 (PLAAT). Terminale kortlootbladknop in September; in fig. 32 na verwijdering van knopschubben, overgangsbladen en twee loofbladen, in fig. 33 nog verder afgepeld. Het vegetatiepunt vertoont denzelfden puntigen vorm als in fig. 11 (stadium I), het aantal aangelegde loofbladen is in September reeds 8, zoodat, indien het volgend jaar een gemengde knop gevormd wordt minstens twee der thans aangelegde bladprimordia (L 7 en L 8) als knopschub voor dien gemengden knop dienst zullen doen. (Nadere verklaring in § 5).

Fig. 34 (PLAAT). Terminale kortlootbladknop op 16 Februari, na verwijdering van de knopschubben (LKN). De bladeren (L 1 tot L 6) en overgangsbladen (OV 1 en OV 2) vertoonen reeds duidelijk nervatuur en tanding; de strekking is begonnen.

Fig. 35 (PLAAT). Laterale langlootknop op 15 October, knopschubben en overgangsbladen verwijderd. Aantal organen ongeveer evenveel als in den kortlootbladknop (vgl. fig. 32); de grootte van de organen is geringer.

Fig. 36 (PLAAT). Laterale kortlootknop (= „2” in de tekstfiguren) op 19 Juli. De knop wordt geheel ingesloten door het bladlitteeken (LL) waarin de vaatbundels (VT) te zien zijn, en bestaat uit: twee voorbladen (LVB), drie knopschubben (LKN 1—3), drie loofbladprimordia (L 1—3) en een vegetatiepunt (veelal is het aantal organen nog geringer).

Fig. 37 (PLAAT). Overgangsblad uit een terminalen kortlootknop op 17 Maart. Schijf en steunblaadjes zijn behaard; langs den rand, aan de tanden en aan den voet van de steunblaadjes peervormige trichomen (zie voor de eerste aanduiding onderaan STOVb, in fig. 34).

Fig. 38 (PLAAT). Basale gedeelte van een loofblad uit een terminalen kortlootknop op 17 Maart. De peervormige trichomen bevinden zich (behalve langs den rand van het blad) langs de steunblaadjes (ST). Een groot aantal langs de buitenranden van linker- en rechtersteunblaadje vormt een bijna aaneengesloten reeks onderlangs, doordat het beneden-gedeelte der buitenranden, bij het uitgroeien naar binnen geplooid blijft. Een gedeelte van den lateralen knop (ZKN) is mede afgescheurd.

#### EXPLANATION OF THE FIGURES IN THE TEXT AND ON THE PLATES.

##### List of abbreviations and numbers:

1	= dwarfshootseries.	LOVB	= scar transitional-leaf.
2	= lateral bud of a dwarfshoot.	LS	= scar bractlet.
3	= sylleptic shoot on a longshoot.	M <sub>I</sub>	= stamen of the first whorl.
4	= lateral bud of a longshoot.	M <sub>II</sub>	= stamen of the second whorl.
5	= lammasshoot.	M <sub>III</sub>	= stamen of the third whorl.
6	= thick part of the dwarfshoot, where there was a mixed bud.	OVB	= transitional-leaf (between bud-scale and foliage-leaf).
7	= lateral shoots in the mixed bud.	OVB-L	= transition between transitional-leaf and foliage-leaf.
B	= petiole.	S	= bractlet.
BL	= flower.	SL	= style.
BLP	= flower-primordium.	SP	= stigma.
BR	= bract.	ST	= stipule.
BR-L	= transition between foliage-leaf and bract.	STOVb	= stipule transitional-leaf.
EVP	= terminal vegetation-point.	TBL	= terminal flower.
K	= sepal.	VB	= fore-leaf.
KN	= budscale.	VD	= carpel.
KR	= petal.	VR	= ovary.
L	= foliage-leaf.	VT	= fibro-vascular bundle.
LBL	= scar flower.	ZK	= ovule.
LBR	= scar bract.	ZKN	= lateral bud.
LK	= scar sepal.	ZVP	= lateral vegetation-point.
LKN	= scar budscale.	*	= failure of flower-primordium.
LL	= scar foliage-leaf.		

The dates of the figures 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20 and 21 on the plates are the real dates of the chosen object., deviating sometimes from the dates on which the concerning stage usually occurs.

Text-figure 1. Chart of the 'normal' course of development of the mixed bud, with omission of the lateral dwarfshoot-buds. On December II the bud, which was already formed as growing-point before Dec. I, contains 3 bud-scales, 1 transitional leaf, 3 foliage-leaves and 4 leaf-pri-mordia, which in their turn will envelop the bud of Dec. III as outside bud-scales, etc.

The two axillary buds (lateral axes) in the mixed bud form a mixed bud after 1, resp. 2 years.

Text-fig. 2. Different leaf-formations present on May 23 at the dwarfshoot from textfigure 3. The bud-scales have been shed by that time, the trans- itional-leaves (OVB, OVB-L) and the foliage-leaves (L) have grown out (mark the various transitions and characteristic proportion of disk and stipules); bracts (BR) shrivelled up, except BR-L, which constitutes a transition between foliage-leaf and bract. See further the text. Natural size.

Text-fig. 3. 'Bearer'. A longshoot, bearing a dwarfshoot-series at the top; the previous summer (i. e. in its first year) it formed a mixed bud, which now, i. e. in the second year of the dwarfshoot-series, has sprouted. Two flowers have developed into fruit, the others have dropped (LBL). The two lateral axes have stretched, the one inserted lower (7) more than the higher (7<sup>1</sup>). At 2 we see two buds which were formed in the first year of the dwarfshoot-series as lateral buds and have remained dormant.  $\frac{2}{3} \times$ .

Text-fig. 4. The dwarfshoot-series which has developed on this 'bearer', has formed a mixed bud in its second year, which has shooted now in the 3rd year of the dwarfshoot-series. I, II and III scars of the bud-scales of consecutive years. One lateral axis is present (7); one fruit and several scars of flowers (LBL). Nat. size.

Text-fig. 5. 'Bearer' with dwarfshoot-series (1); lateral buds (2) at the dwarfshoots. One of the dwarfshoots bears a fruit; normal lateral buds (4) at the longshoot formed this year, and lateral buds which have grown into sylleptic shoots (3); at the top the Lammas-shoot (5).

Text-fig. 6. Part of a 'woodshoot' with a normal lateral bud (4) and a lateral bud, shooted into a sylleptic shoot with 4 leaves (3). Nat. size.

Text-fig. 7. 'Woodshoot', formed from one of the lateral axes of a mixed bud, the flower-scars of which are visible at LBL; the other lateral axis is a dwarfshoot with 5 foliage leaves.

Text-fig. 8. 'Woodshoot' with Lammas-shoot (5); the latter easily to be distinguished by indument and length of internodes.

Text-fig. 9. Eight year old ramified dwarfshoot-series, the place of the bud-scales of the consecutive winters has been indicated by the Roman figures I—VIII. At 6 the thicker parts of the dwarfshoot, previously the axis of a mixed bud; on these spots ramification takes place (lateral axes in the mixed bud) and flower-scars (LBL) are found.  $\times \frac{2}{5}$ .

Text-fig. 10. Graphic representation. As a black back-ground; the mean temperature at Wageningen during 1920, in periods of 10 days,

computed from 3 observations per day (8 a.m., 2 p.m. and 7 p.m.), the figures of which were kindly put at our disposal by PROF. DR. D. VAN GULIK of Wageningen.

Lines II, III and IV: growth in length in percents calculated for periods of 10 days of resp. the largest foliage-leaf in the mixed bud, the largest foliage-leaf in the terminal dwarfshoot-leafbud and the terminal flower in the mixed bud (computed from table I and II).

Lines V and VI: total number of leaf-formations, resp. of the mixed dwarfshoot-bud and the largest axillary bud (lateral axis in the mixed bud (computed from table II and I). Line V has been broken off on September 20, i. e. after the last bract has been formed. All lines have been moved away from each other a little vertically, in order to avoid intersecting or falling together as much as possible; the scales relative to them are found to the left in the figure.

The line between Dec. and Jan. indicates that the months January—March 1920 has been placed after April—December 1920, just as in the tables.

Figure 11 (PLATE). Terminal dwarfshoot-bud after budscales, transitional leaves (LOVB) and two foliage leaves (LL) have been removed. The terminal vegetation-point (EVP) is already splitting off bracts after the last foliage leaves L4 and L5, but has not yet become flattened. (Stage I).

Fig. 12 (PLATE). Terminal dwarfshoot-bud, budscales and transitional leaves removed.

Three bracts have still to be split off, the flattening of the vegetation-point (EVP) however already indicates, that the bud will develop into a mixed bud. (Stage II).

Fig. 13 (PLATE). Mixed bud, budscales removed. The terminal vegetation-point (EVP) shows stage III: formation of the first sepal-primordia (K). The flower-primordia (BLP) have appeared in the axils of foliage leaves and bracts; the separation into bractlet and flower-primordium proper is not distinctly perceptible as yet, only in the lowest (oldest) there is an indication of it (BLP<sub>2</sub>, BLP<sub>3</sub>).

Fig. 14 (PLATE). Mixed bud; budscales, transitional leaves (LOVB), three foliage leaves (LL) and two bracts (LBR) removed.

In the terminal flower the sepals (K) have all been splitted off though still of unequal size; the petal-primordia begin to show (KR). (Stage V). In the lateral flower-primordia the bractlets have been split off (S), in the second flower (BLP<sub>2</sub>) the sepals have all been formed (K); thus Stage III to IV.

Fig. 15 (PLATE). The same mixed bud, side-view and turned about 180°. The axillary bud (lateral axis) in the axil of the second foliage-leaf (LL<sub>2</sub>) consists of two fore-leaves (VB) and its vegetation-point (ZVP). In figure 14 this axillary bud is hidden between the second bract (LBR<sub>2</sub>) and the second foliage-leaf (LL<sub>2</sub>).

Fig. 16 (PLATE). Mixed bud, budscales removed (e. g. LKN<sub>8</sub>). In the terminal flower the petal-primordia (KR) have been formed (see fig. 17), the sepals are more closed (stage V). All the lateral flower-primordia have split off the bractlets (S) and grow broader and flatter (Stage III). The transitional leaves (OV<sub>B</sub>) show a thick hairy covering; their stipules (ST) are much longer than those of the foliage-leaves (L).

Fig. 17 (PLATE). The terminal flower from the bud of fig. 16 with sepals bent outwards; all petals (KR) have been formed (Stage V).

Fig. 18 (PLATE). Section of a terminal flower from a mixed bud.

The sepals (K) show the indument; the petals (KR) are present, just as the first whorl of 10 stamens (MI); the stamen-primordia of the 2nd and 3rd whorls of five are being formed (MII and MIII), Stage VI.

Fig. 19 (PLATE). Terminal flower, progressed a little farther in development than that in fig. 18; the second and third whorls of stamens are better to be distinguished as distinct parts (Stage VI).

Fig. 20 (PLATE). Terminal flower in which all three whorls of stamens are present, and the carpels (VD) are visible as faint protuberances of the receptacle (Stage VII). The petals are broader and flatter.

Fig. 21 (PLATE). Section of terminal flower; condition in which the bud passes winter. The petals (KR) have the shape of tongues, the anthers (MI, MII, MIII) show the division into anther-sacs; the carpels (VD) are already fairly long and are inserted into a slightly concave receptacle.

Fig. 22 (PLATE). Section of terminal flower on February 16. The extension has begun; the petals are broader and larger, the stamens (M) already show the filament a little (see left), the receptacle extends at the outside in consequence of which it gets the shape of a deep bowl and the insertion-spot of the carpels (VD) grows longer in shape.

Fig. 23 (PLATE). Flower on May 29, during the second blossoming. Sepals, petals and filaments are extended, the anthers have considerably grown; the extension of the receptacle has caused the styles and stigmas (SL and SP) to develop from the originally free part of the carpels, while the original bases of the carpels with the receptacle have formed the ovary (VR) with the ovules (ZK).

Fig. 24 (PLATE). Mixed bud on October 15, side-view; bud-scales, transitional leaves and foliage leaves removed. In the axil of one of the bractlets (S) of a lateral flower there is a tubular organ (\*), arisen from a flower-primordium, stopped in its growth, with the two bractlets belonging to it. At the bottom to the left we find one of the lateral axes (axillary buds, ZVP).

Fig. 25 (PLATE). Side-view of a mixed bud on November 16 with a flower in the axil of a foliage-leaf (LL) that has been removed. As a deviation we find in the axils of the bractlets (S) of this flower: to the left a complete flower with bractlets (S<sub>1</sub>), to the right only two bractlets (S<sub>2</sub>) without the flower belonging to it.

Fig. 26 (PLATE). Hairy bud-scale during winter; top tripartite: the indication of stipules.

Fig. 27 (PLATE). Inmost bud-scale during winter; stipules (ST) quite distinct.

Fig. 28 (PLATE). Transitional leaf in winter; stipules (ST) larger than lamina; all of them very hairy (for the further development of the leaf-primordia of figs. 28, 29, 30 and 31, see fig. 2).

Fig. 29 (PLATE). Foliage leaf during winter; stipules still clearly visible, lamina bare.

Fig. 30 (PLATE). Bract during winter; very hairy, stipules no more visible.

Fig. 31 (PLATE). Deviating case of a lowest bract during winter; the top shows the foliage-leaf-characteristic: lack of indument. From this the leaf-formation BR-L of fig. 2 can develop in spring.

Fig. 32 and 33 (PLATE). Terminal dwarfshoot-leafbud, in September; in fig. 32 after removal of budscales, transitional leaves and two foliage leaves; in fig. 33 peeled still further. The vegetation-point shows the same pointed shape as in fig. 11 (Stage I); the number of foliage leaves in formation is already 8 in September, so that, if the next year a mixed bud will be formed, at least two of the leaf-primordia now formed (L7 and L8) will serve as bud-scale for that mixed bud. (Further explanation in § 5).

Fig. 34 (PLATE). Terminal dwarfshoot-leafbud on February 16, after removal of the bud-scales (LKN). The leaves (L1, to L6) and transitional leaves (OVB1 and OV2) already clearly show teeth and venation; the extension has commenced.

Fig. 35 (PLATE). Lateral longshoot-bud on October 15, budscales and transitional leaves removed. Number of organs about as great as in the dwarfshoot-leafbud (cf. fig. 32); the size of the organs is smaller.

Fig. 36 (PLATE). Lateral dwarfshoot-bud (= 2 in textfigures) on July 19. The bud is quite enveloped by the leaf-scar (LL) in which the fibrovascular bundles (VT) are visible and consists of: two fore-leaves (LVB), three budscales (LKN 1—3), three foliage-leaf-primordia (L 1—3), and a vegetation-point (frequently the number of organs is still smaller).

Fig. 37 (PLATE). Transitional leaf from a terminal dwarfshoot-bud on March 17. Lamina and stipules are hairy; on the teeth and at the foot of the stipules pear-shaped trichomes (see for the first indication at the bottom of STOV2, in fig. 34).

Fig. 38 (PLATE). Basal part of a foliage leaf from a terminal dwarfshoot-bud on March 17. The pear-shaped trichomes are (besides along the margin of the leaf) along the stipules (ST). A great number along the outer margins of the left and right stipules forms a nearly uninterrupted series along the base, in consequence of the fact that the bottom part of the outer margins, in developing remains folded inwards. Part of the lateral bud (ZKN) has also been torn off.

## EXPLANATION OF THE TABLES.

In all tables are mentioned: arithmetical means, computed by means of the formula  $M = A + \frac{\sum pa}{n}$  (JOHANNSEN 1913, page 37 and 713), and their average errors (m), computed by dividing the standard deviation,  $\sigma$ , by the square root of n.

Between December and January a thick line has been placed in the tables, because, though the vegetation-period has been considered to reach from April till April, the material has been accumulated from January 1920 till January 1921.

The following numbers are mentioned:

### **Table I. Mixed bud:**

*Series 1:* average length of the bud in m.M., with m;

*Series 2:* average length of the largest foliage-leaf in m.M., with m;

*Series 3:* average length of the terminal flower in m.M., with m;

*Series 4:* average number of leaf-formations in the largest axillary bud of the mixed bud, with m;

*Series 5:* average length of the styles in m.M., with m.

### **Table II. Terminal dwarfshoot-leafbud:**

*Series 1:* average length of the bud in m.M., with m;

*Series 2:* average number of leaf-formations of the bud, with m;

*Series 3:* average length of the largest foliage-leaf in m.M., with m.

### **Table III. Lateral longshoot-leafbud:**

*Series 1, 2 and 3* as in the preceding table.

### **Table IV. Lateral leafbud of the Lammas-shoot:**

*Series 2, 4 and 6* are 1, 2 and 3 of table III, repeated here in order to rend comparison of longshoot and Lammas-shoot easier.

*Series 1, 3 and 5* have the same meaning as 1, 2 and 3 in the preceding tables.

### **Table V. Lateral bud of the dwarfshoot.**

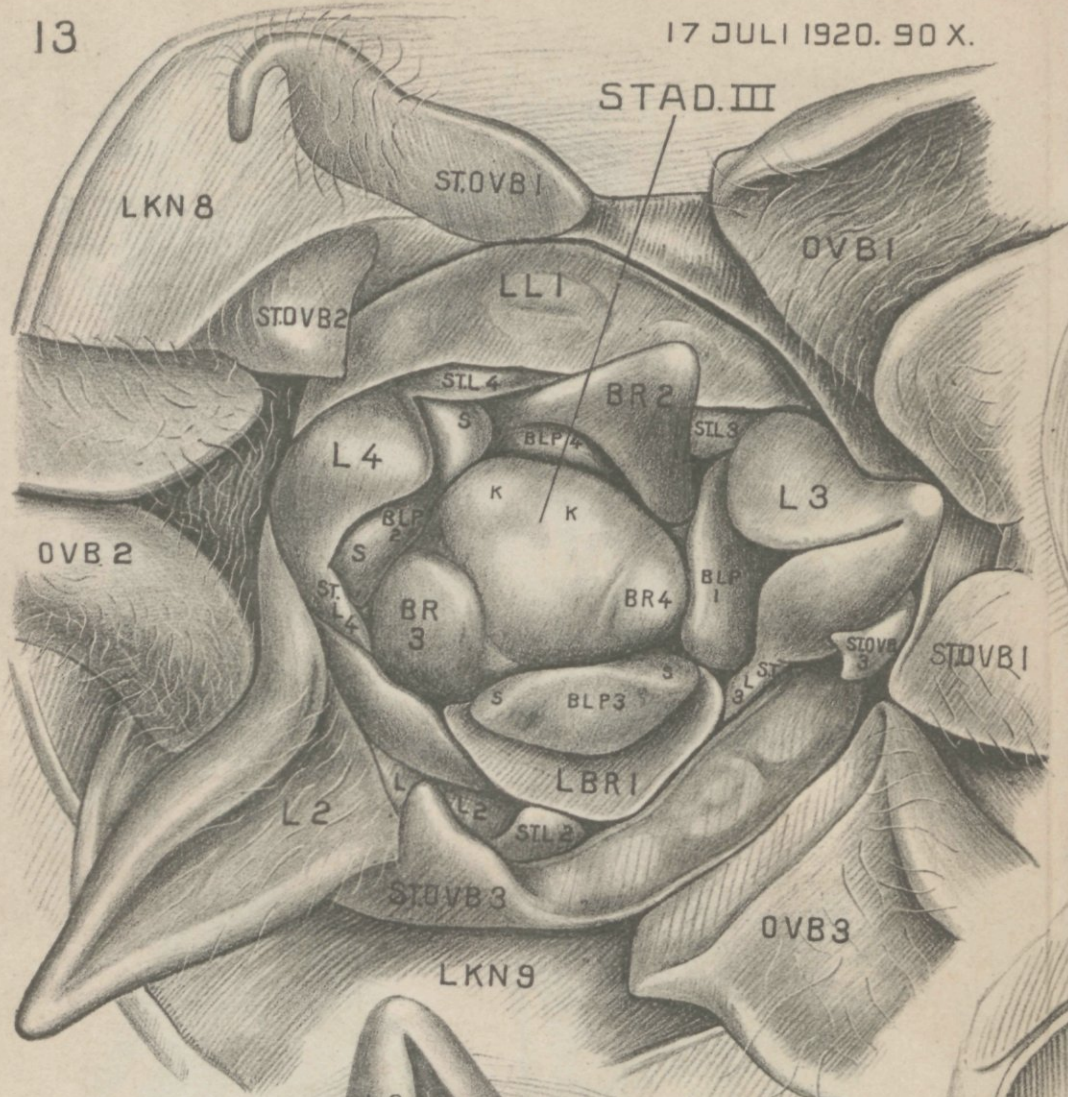
*Series 1, 2 and 3* have the same meaning as in table II and III.



13

17 JULI 1920. 90 X.

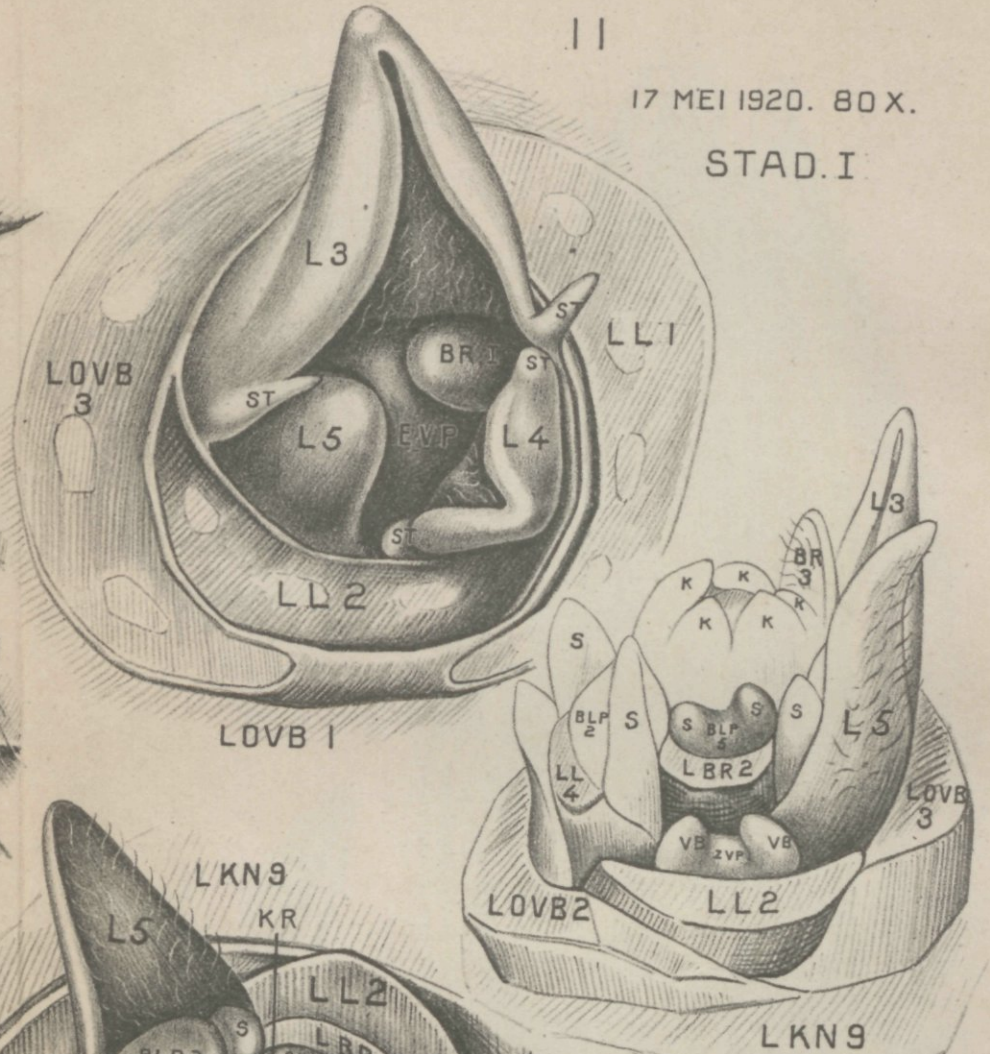
STAD. III



11

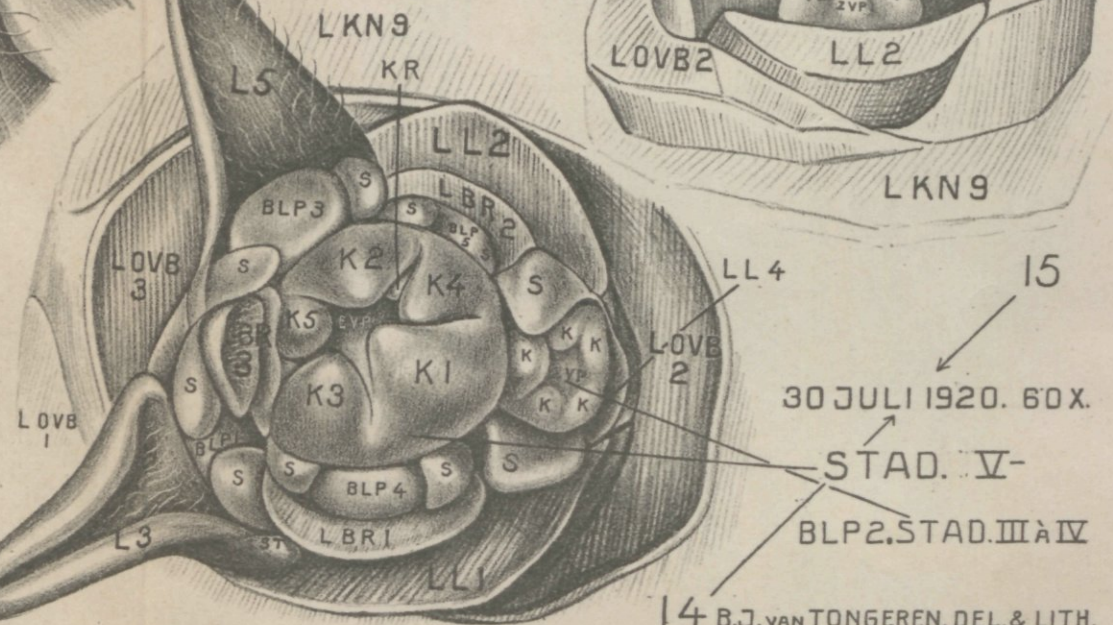
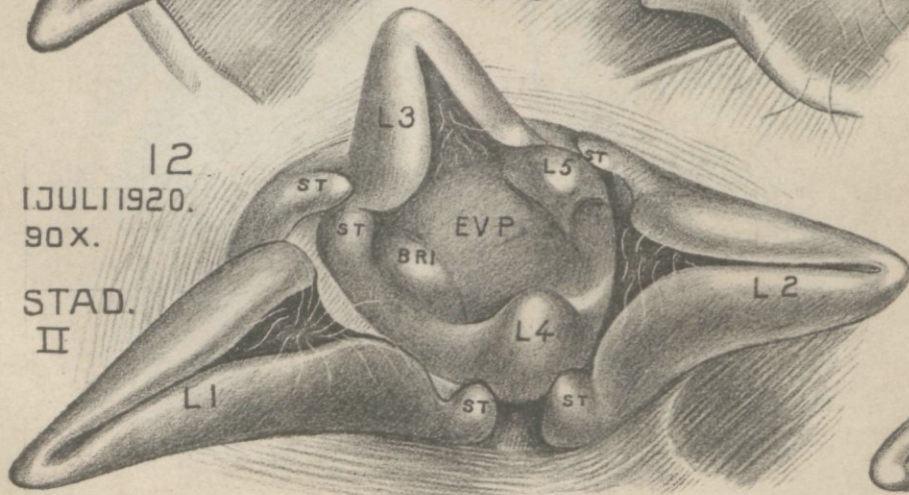
17 MEI 1920. 80 X.

STAD. I



12  
1 JULI 1920.  
90 X.

STAD.  
II



30 JULI 1920. 60 X.

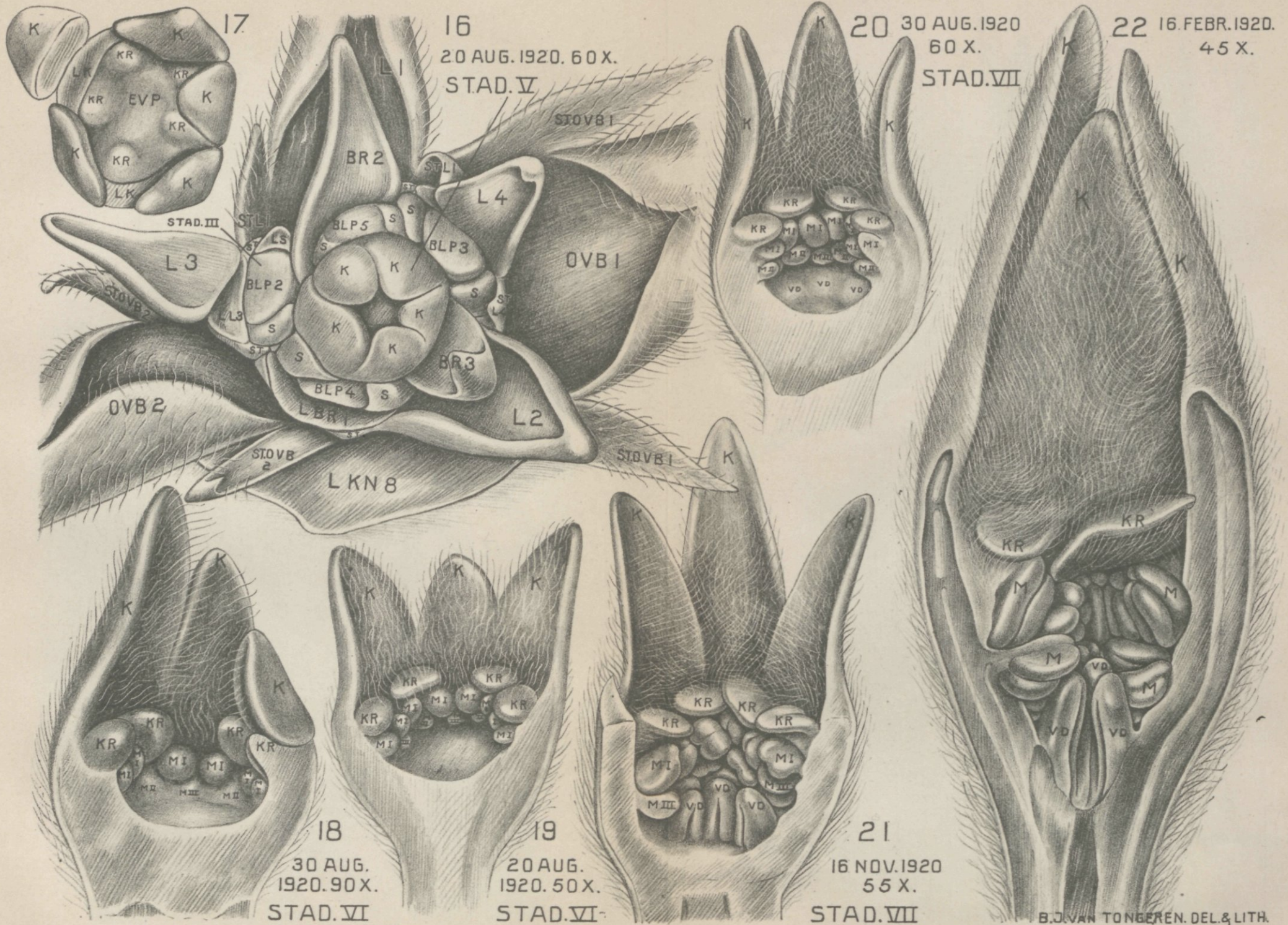
STAD. V-

BLP2. STAD. III & IV

14 B.J. VAN TONGEREN. DEL. & LITH.

CALVILLE ST. SAUVEUR.





CALVILLE ST. SAUVEUR.

B. J. VAN TONGEREN. DEL. & LITH.



29 MEI 1923.  
7X.

23



15 OCTOBER  
1920. 35X.

24



28

29

30

31

15 DEC. 1920. 7X.

24

BR

BR

SL

VR

ZK

15 DEC.  
1920. 5X

ST

ST

KN

KN

26

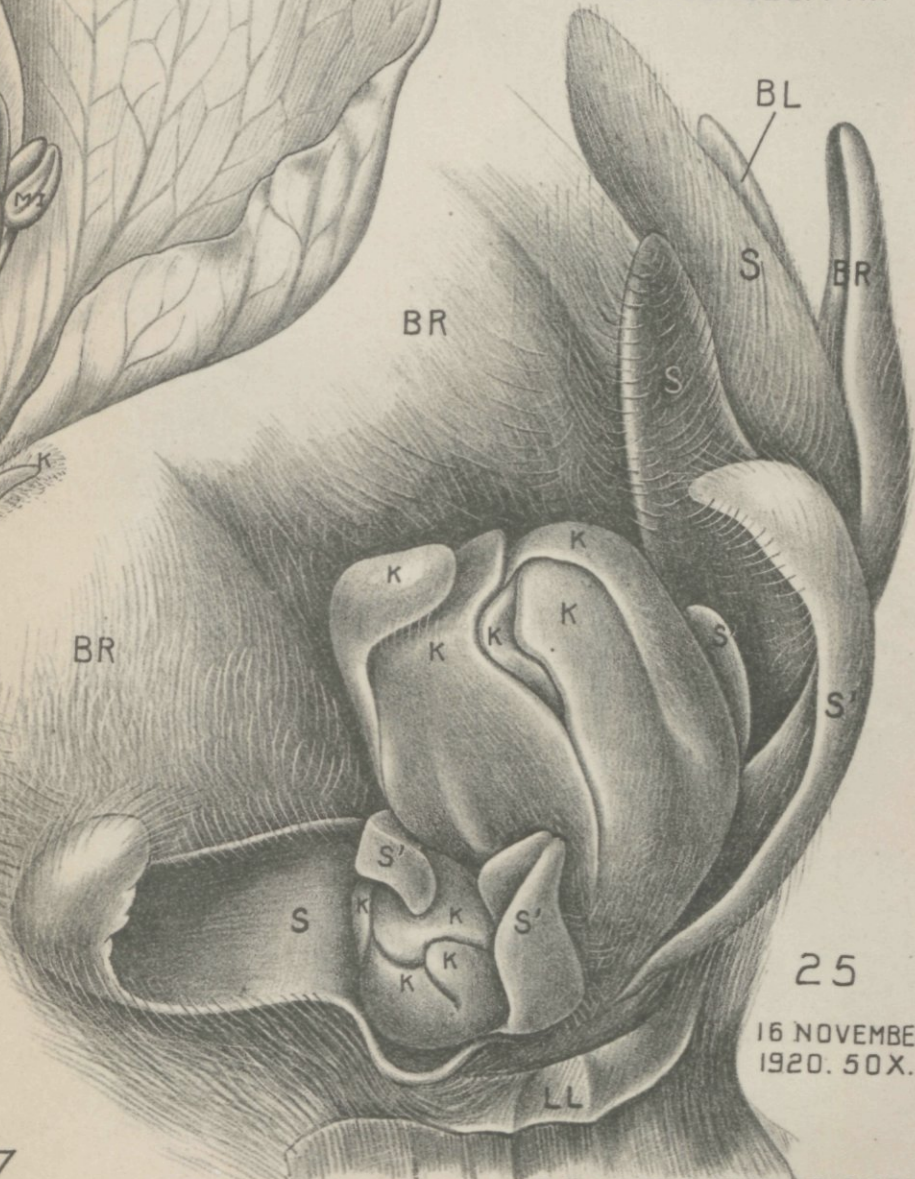
7X.

27

BR

25

16 NOVEMBER  
1920. 50X.



CALVILLE ST. SAUVEUR.

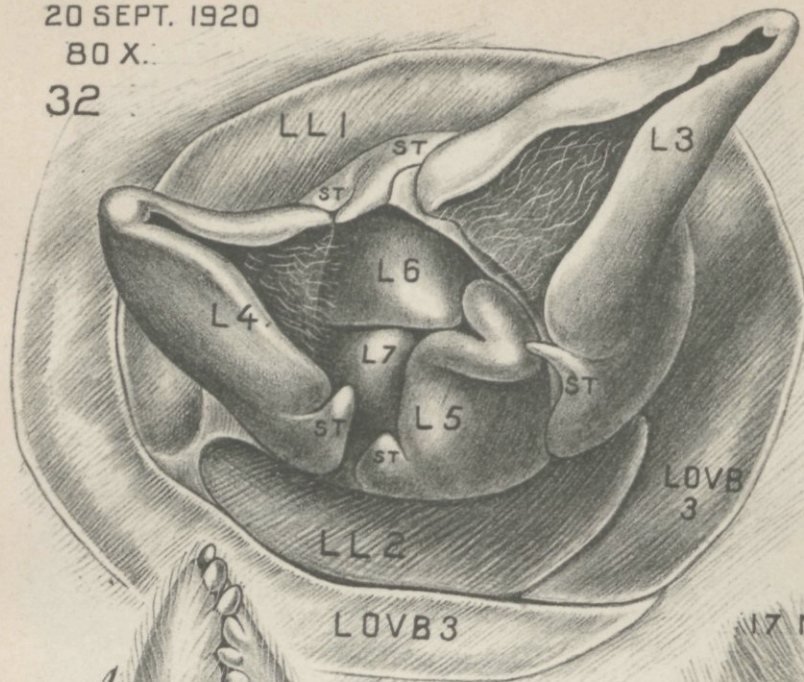
B. J. VAN TONGEREN. DEL. & LITH.



20 SEPT. 1920

80 X.

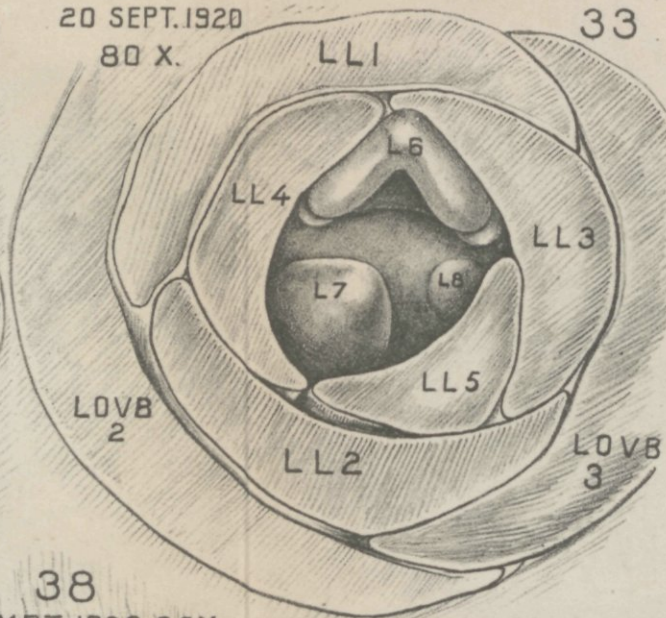
32



20 SEPT. 1920

80 X.

33



34

16 FEBR. 1920

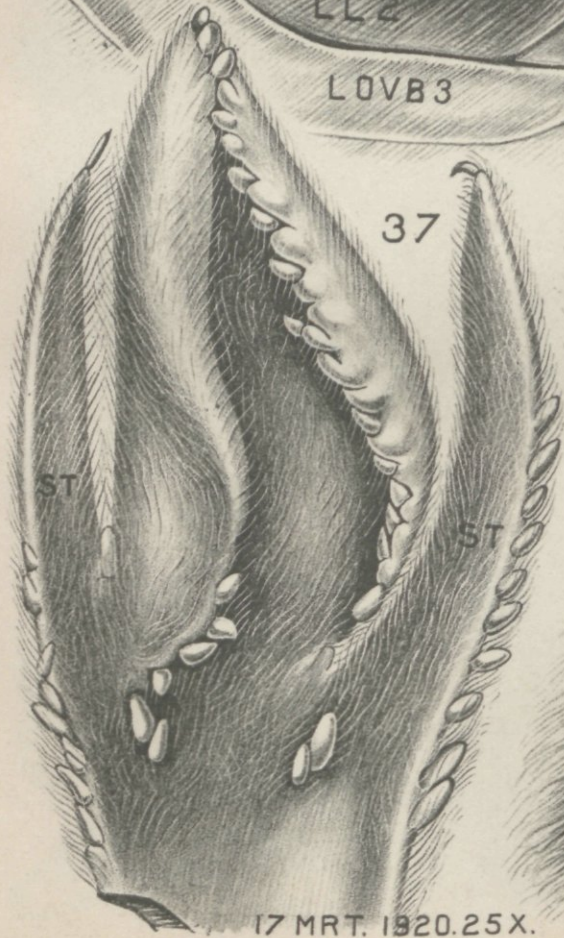
35 X.



38

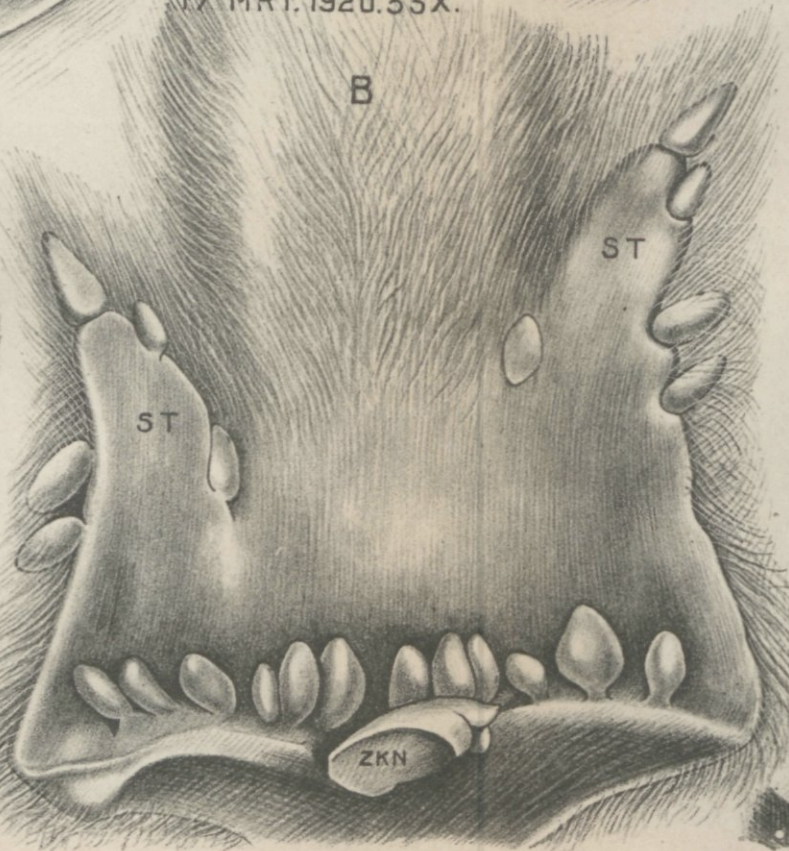
17 MRT. 1920. 55 X.

B

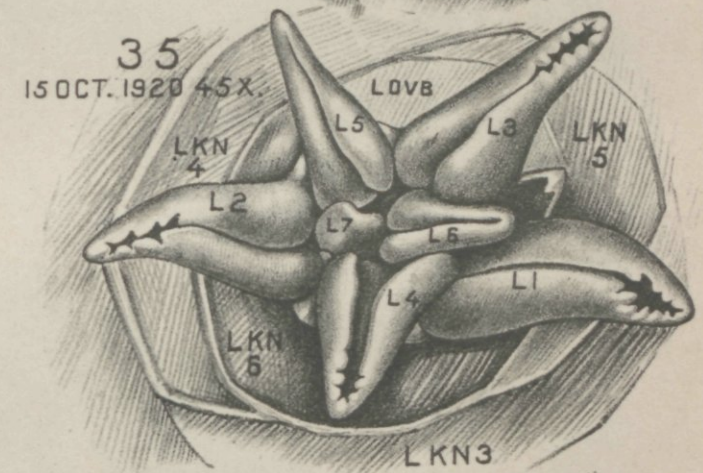


37

17 MRT. 1920. 25 X.



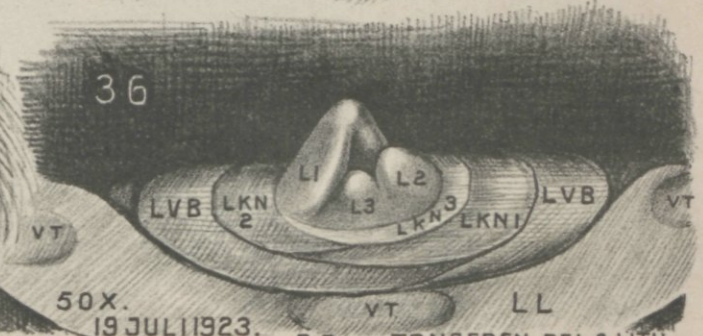
35  
15 OCT. 1920 45 X.



36

50 X.

19 JUL 1923.



B. J. VAN TONGEREN. DEL. & LITH.

CALVILLE ST. SAUVEUR.