

# ORGAANVORMING EN PERIODICITEIT VAN AMARYLLIS BELLADONNA L.

DOOR

ANNIE M. HARTSEMA  
EN F. F. LEUPEN

WITH A SUMMARY  
(MET 1 TEKSTFIGUUR EN 1 PLAAT)

*Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool*  
*Deel 46 — Verhandeling 4*

H. VEENMAN & ZONEN — WAGENINGEN — 1942

594255

# ORGAANVORMING EN PERIODICITEIT VAN AMARYLLIS BELLADONNA L.

DOOR

ANNIE M. HARTSEMA EN F. F. LEUPEN

Mededeeling No 69 van het Laboratorium voor Plantenphysiologisch Onderzoek  
te Wageningen (Nederland)

## INHOUD

	Blz.
§ 1. De samenstelling van de bol . . . . .	4
§ 2. Vorming van blad en bloem . . . . .	9
I. Bladvorming . . . . .	9
II. Bloemvorming . . . . .	11
§ 3. Is de bloeiwijze terminaal of axillair? . . . . .	15
§ 4. De periodiciteit van <i>Amaryllis Belladonna</i> . . . . .	16
I. Bladvorming. . . . .	17
II. Klistervorming . . . . .	18
III. Bloemvorming . . . . .	18
§ 5. Invloed van de temperatuur op de bloemvorming . . . . .	19
§ 6. Invloed van de temperatuur op andere organen . . . . .	22
§ 7. Verschil en overeenkomst tusschen <i>Amaryllis Belladonna</i> en <i>Hippeastrum hybridum</i> . . . . .	23
Summary: Organ formation and periodicity of <i>Amaryllis Belladonna</i> . . . . .	25
Explanation of figures. . . . .	28
Afkortingen (Abbreviations) . . . . .	29
Literatuur. . . . .	29

*Amaryllis Belladonna* is een Kaapsch bolgewas, dat reeds meer dan 200 jaar in W. Europa gekweekt wordt. Men vindt dit gewas in ons land vooral op buitenplaatsen, terwijl een enkele kweker kleine hoeveelheden voor snijbloemen teelt. Als zoodanig zou *Amaryllis Belladonna* zeker meer aandacht van de kwekers verdienen, maar dit was toch niet de aanleiding tot dit onderzoek. Deze lag hierin, dat wij in *Hippeastrum hybridum* (BLAAUW 1931) een gewas hebben leeren kennen, dat in de periodiciteit van de bloemaanleg geheel afwijkt van alle andere bolgewassen, die wij tot nu toe onderzocht hebben en daarom waren wij zeer benieuwd hoe een zeer verwante soort zich zou gedragen.

De bollen die voor onze onderzoekingen gebruikt werden, waren afkomstig van de kwekerij van Jhr. W. P. BARNAART te Bergen (N.H.). Het waren zware bollen met een omtrek van 20–30 cm, van de variëteit *purpurea major*. De ouderdom der bollen was niet met zekerheid vast te stellen, zooals later blijken zal.

In Bergen kweekt men de planten niet in koude bakken, of op een beschutte

plaats, zooals veelal gebruikelijk is, doch in het open veld. Daarbij worden de bollen om de 4 à 5 jaar op versche grond overgeplant. Wij ontvingen de bollen in Juli 1936, toen ze reeds 3 jaar vast hadden gestaan en dus vermoedelijk in het najaar van 1932 verplant waren. 's Winters moeten de planten goed gedekt worden; in Bergen gebruikt men daartoe een laag van  $\pm 10$  cm nat eiken- of lindenblad, waaroverheen kort riet of sluk om het opwaaien tegen te gaan. Deze bedekking wordt begin November aangebracht. *Amaryllis Belladonna* bloeit in September, de loofbladen komen echter pas in het voorjaar te voorschijn en nog voor de nieuwe bloei, einde Juli sterven ze weer af.

### § 1. DE SAMENSTELLING VAN DE BOL

De bouw van de bol werd onderzocht aan 100 bollen die op 21 Juli 1936 ontvangen waren, nadat het loof geheel afgestorven was. Van 22 Juli tot 10 September werden deze bollen bij 23 °C bewaard, waarna ze op 10 September geplant werden in een kas van  $\pm 15$  °C. Om de maand werden 10 bollen gefixeerd in 96 % alcohol; voor de fixatie-data zie men tabel 1, blz. 7. Vóór het onderzoek, waarbij de bollen rok voor rok afgepeld werden, legden wij ze enkele dagen in 50 % alcohol. Onder het binoculair microscoop werden de bollen op de gewone wijze onder water bekeken, na kleuring met een sterke oplossing van Jodium in Joodkalium. Wij zullen zien dat de bollen van *Amaryllis Belladonna* meerjarig zijn.

Als voorbeeld beschrijven wij een bol (omtrek 26 cm) die op 10 December 1936 gefixeerd was. Buitenom vinden we een aantal rokken, die min of meer verdroogd zijn en een fijn-vezelige structuur vertoonen. Daarna volgen, voordat we aan de eerste bloemstengel-rest komen, nog een aantal vleezige rokken. Dit aantal loopt bij de verschillende bollen vrij sterk uiteen, nl. van 10 tot 22, wat misschien toe te schrijven is aan de verschillende ouderdom der bollen, maar wat ook samenhangt met het feit dat aan de buitenkant een aantal rokken meer of minder vergaan en in sommige gevallen reeds afgevallen zijn. De buitenste bedekken de bol ongeveer tot halver hoogte, doordat ze aan de bovenkant sterk ingedroogd zijn; meer naar binnen worden de rokken wat langer, maar steeds vindt men aan de bovenzijde een onregelmatige, ingedroogde rand.

Bij de bol die wij hier beschrijven, treffen wij, nadat de buitenste vergane rokken verwijderd zijn, nog 15 geheel rondlopende rokken aan. Na deze geheel gesloten rokken volgt een half-omlopende rok (die dus slechts de helft van de omtrek van de bol bedekt) waarbinnen een bloemstengelrest staat, die we BLW I noemen willen. Deze bloemstengelrest bestaat bij deze bol uit een vliesachtig verdroogde bloemknop van enkele cm hoogte. Diametraal tegenover de half-omlopende rok staat een tweede, eveneens half-omlopend; de randen van de eerste vallen meestal iets over die van de tweede heen. Hierna volgen weer 5 geheel gesloten rokken; binnen de 4e van deze staat een klister, die reeds eenmaal loofbladen gedragen heeft. Deze klisters laten steeds een indruk na in de erop volgende rokken. Na de 5 genoemde rokken volgt weer een half-omlopende rok, waarbinnen men de vliezige uitgezogen rest van een tweede bloemstengel BLW II vindt, welke aan dezelfde kant van de bol staat, als de zoo juist genoemde klister. Tusschen de 1e en de 2e bloemstengel vinden we dus een serie van 7 rokken, waarvan de eerste en de laatste half-omlopend (h.o.) zijn; deze serie noemen we de 2e bladserie. Na de 2e bloemstengel volgt weer een serie afsplit-

singen, beginnende met een half-omlopende rok tegenover de laatste van de vorige serie; daarna komen 10 geheel gesloten rokken en 1 half-omlopende, dus in totaal 12 afsplitsingen (= 3e bladserie). Ook tusschen deze rokken vinden wij een klisters, nl. binnen de voorlaatste van de geheel gesloten rokken terwijl binnen de laatste half-omlopende rok, de rest van een derde bloemstengel BLW III staat. Daarna volgt een nieuwe bladserie, de 4e, met 1 half-omlopende en 5 geheel omlopende rokken. De 5e van deze is de laatste rok, welke nog met een afgestorven bovenrand uit de bol steekt, de daarop volgende rokken zijn nog niet buiten de bol uitgegroeid. De eerstvolgende nl. de 6e, zal weldra te voorschijn komen als loofblad. Het is een geheel omlopende rok, die aan de dorsale zijde een kleine bladschijf van enkele cm hoogte draagt. Dit eerste blad is, in tegenstelling met de volgende, aan de rugzijde en vooral aan de top opvallend dik en hard. De volgende afsplitsingen zijn duidelijk dunner en slapper; de dorsale hogere kanten staan telkens tegenover de vorige. Binnen de 9e rok van deze serie vinden we weer een klisters, die slechts  $\pm 5$  mm lang is; de 11e rok is half-omlopend. Aan de binnenzijde hiervan treffen we de nog vleezige rest van een vierde bloemstengel BLW IV aan, d.i. het overblijfsel van de bloeiwijze van het afgelopen najaar 1936.

Na BLW IV volgen weer 1 halve en 8 geheel gesloten rokken. Vanaf het 1e toekomstige loofblad, d.i. de 6e afsplitsing van de 4e serie, tot en met de 5e afsplitsing na BLW IV, merken we een geleidelijke afname in lengte van de „bladschijven” op. De 6e afsplitsing na BLW IV is opeens veel kleiner, wat het vermoeden doet ontstaan, dat deze niet meer in dit seizoen als loofblad zal uitgroeien en dat dus de 5e afsplitsing het laatste loofblad van dit jaar zal leveren. Het ventrale gedeelte van de 6e en volgende phyllomen loopt als een zeer smal bandje langs de voet van de volgende afsplitsing; de overgang naar het dorsale gedeelte, dat reeds de bladschijfvorm heeft, is steeds zeer scherp. Op het lage randje van de 8e afsplitsing wordt een kleine verdikking gevonden; dit is het vegetatiepunt voor de klisters (V.P. in fig. 3a en 6). Na de 8e volgt de 9e, half-omlopende, rok, waarbinnen een bloemknop van  $\pm 8$  mm lengte staat (BLW V). Deze bloemknop zal pas in September 1937 te voorschijn komen. Van de 6e bladserie vinden we reeds 5 afsplitsingen, waarvan de eerste half-omlopend is. Deze nieuwe serie is als 't ware ingebouwd in de voet van de bloemstengel BLW V en moet, zoals we later zullen zien, beschouwd worden als een zijknop ontstaan in de oksel van het laatste geheel-omlopende blad. Resumeerende krijgen we dus de volgende samenstelling voor de hier beschreven bol, van buiten naar binnen beschouwd:

eenige verdroogde rokken

15 gave rokken + 1 h.o.

bloeiwijze I = verdroogde knop

2e bladserie: 7 afsplitsingen (1 h.o. + 5 + 1 h.o.)

bloeiwijze II = bloemstengelrest

3e bladserie: 12 afsplitsingen (1 h.o. + 10 + 1 h.o.)

bloeiwijze III = bloemstengelrest

4e bladserie: 11 afsplitsingen w.o. 5 loofbladen (1 h.o. + 9 + 1 h.o.)

bloeiwijze IV = bloemstengelrest

5e bladserie: 10 afsplitsingen w.o. 5 loofbladen (1 h.o. + 8 + 1 h.o.)

bloeiwijze V = bloemknop

6e bladserie: 5 afsplitsingen (1 h.o. + 4)

Omdat *Amaryllis Belladonna* slechts eenmaal per jaar bloeit, kunnen wij nu ook de vermoedelijke ouderdom van de hier onderzochte bol vaststellen.

BLW V	had in het najaar van 1937 moeten bloeien
BLW IV	bloeide in het najaar van 1936
BLW III	„ „ „ „ „ 1935
BLW II	„ „ „ „ „ 1934
BLW I	„ „ „ „ „ 1933

Deze bol moet dus vóór 1936 reeds 3 maal gebloeid hebben. Nemen we aan dat een bol van *A. Belladonna* evenals die van *Hippeastrum* ten minste 3 jaar oud moet zijn om te kunnen bloeien, dan moet deze bol dus minstens 6 jaar oud zijn.

Van de overige bollen van deze proef werd op gelijke wijze de samenstelling bepaald, waarbij de verschillende bladseries van binnen naar buiten benoemd werden op dezelfde manier als hierboven uiteengezet is. Men krijgt daardoor dus de series van ieder jaar bij elkaar. Soms vindt men tusschen 2 bloeiwijzen een aantal afsplitsingen dat bijna dubbel zoo groot is als gewoonlijk; dan werd verondersteld dat de bol eenmaal *niet* gebloeid had. Een zoo groot aantal afsplitsingen tusschen 2 inflorescenties, dat tweemaal achtereen de bloei overgeslagen moest zijn, werd nooit gevonden. Er konden slechts 5 series benoemd worden (II tot VI), omdat slechts zelden vóór de 1e bloeiwijze nog een inflorescentie gevonden werd, waardoor dus ook de 1e bladserie volledig zou zijn. Daarmee wordt evenwel niet verondersteld, dat deze bollen vóór 1933 niet gebloeid hebben; zeer waarschijnlijk was dit, althans met een deel der bollen, wel het geval. Wij vinden echter van die oudere bloeiwijzen slechts zelden duidelijke resten tusschen de min of meer vergane bolrokken terug. Omdat we in bijna alle bollen wel de bloeiwijze van 1933 aantreffen, hebben we deze als de 1e bloeiwijze (BLW I) benoemd. De 5e bladserie was bij het begin van dit onderzoek nog niet afgesloten, daar de 5e bloeiwijze BLW V pas in Augustus-September ontstaat. De 6e bladserie begint pas na de vorming van BLW V. In tabel 1 vindt men voor de verschillende fixatie-data de samenstelling van telkens 10 bollen. De eerste bloeiwijzen zijn dikwijls verdroogd (in de tabel aangegeven met V), terwijl in 't algemeen van de oudere bloeiwijzen alleen de resten der bloemstengels (in de tabel aangegeven met R) gevonden werden. Niet alle bollen vormden ieder jaar een bloem, uit de tabel ziet men dat vooral BLW I en BLW II nogal eens ontbreken. Wij komen hierop nader terug.

Tusschen de fixaties van 10 September en 10 October kwamen bij de meeste bollen de bloemstengels te voorschijn; vandaar dat we op 10 Sept. vermelden: 8 + 2 V, d.w.z. 8 bloeiwijzen + 2 verdroogde knoppen en op 10 October: 9 R + 1, d.w.z. 9 resten van bloemstengels + 1 bloeiwijze.

Verder vindt men in tabel 1 ook het gemiddelde aantal afsplitsingen per bladserie vermeld. Ook daarop zullen wij nog nader ingaan.

De klisters zijn in deze tabel niet aangegeven. Is er per bladserie slechts één klister gevormd, zooals in verreweg de meeste bollen het geval was, dan staat deze steeds binnen de voorlaatste geheel-omloopende rok. Soms vindt men 2 of 3 klisters, telkens gescheiden door een geheel-omloopende rok. De laatste van deze zit dan steeds op de goede plaats, nl.  $1\frac{1}{2}$  rok vóór de bloeiwijze, indien deze tenminste gevormd is. Het gebeurt nl. ook, dat men wel een klister, doch niet de daarna volgende inflorescentie vindt. In dat geval konden na deze uitgebleven bloemvorming geen afsplitsingen meer afgeteld worden.

De laatste geheel-omloopende rok van iedere serie is vaak niet geheel gesloten,

TABEL 1.

OVERZICHT VAN DE SAMENSTELLING DER ONDERZOCHE BOLLEN  
(totaal aantal bloeiwijzen en gemiddeld aantal afsplitsingen per bol)

fixatie-data	10 Juli '36	10 Aug.	10 Sept.	10 Oct.	10 Nov.	10 Dec.	11 Jan. '37	10 Febr.	10 Mrt.
aantal BLW I	2R+8V	1R+8V	1R+5V	2R+7V	1R+6V	7V	2R+7V	2R+7V	2R+7V
{ 2e bladserie									
{ gem. a. afspl.	8,4	8,7	8,0	8,0	8,7	8,5	8,1	8,3	8,1
aantal BLW II	6R+1V	6R	6R	6R	8R	7R	7R	8R	7R+1V
{ 3e bladserie									
{ gem. a. afspl.	12,3	11,3	12,1	11,8	11,1	11,8	11,6	11,8	11,6
aantal BLW III	7R+3V	10 R	9 R	10 R	9R+1V	8R+1V	9R+1V	10 R	9 R
{ 4e bladserie									
{ gem. a. afspl.	10,7	11,1	11,0	10,5	11,0	10,4	10,9	10,9	11,1
aantal BLW IV	10	10	8+2V	9R+1	9R+1V	10 R	10 R	9 R	9R+1V
{ 5e bladserie									
{ gem. a. afspl.	9,9	10,5	10,9	11,1	10,9	10,6	10,8	10,7	11,2
aantal BLW V	0	2	8	8	10	10	10	10	9
{ 6e bladserie									
{ gem. a. afspl.			1,4	2,5	3,9	5,4	7,2	7,7	8,8

R = bloemstengelrest

V = verdroogde bloemknop

doch heeft aan de ventrale zijde een spleet, wisselend van een smalle opening tot ongeveer een vierde van de bolomtrek. Is de spleet smal, dan worden de uiteinden a.h.w. verbonden door het vegetatiepunt van de klister. Bij bredere spleten maakt het bij grootere klisters den indruk alsof deze de oorzaak zijn van de breedte van de spleet, door druk bijv. Ook in andere bollen komt wel eens een dergelijke spleet voor, o.a. vrij vaak in de 1e geheel-omloopende rok van een nieuwe serie. Ook de 1e rok van de klister, welke steeds geassocieerd staat, is vaak gespleten.

In de volgende tabel 2 vindt men voor iedere serie (van bloem tot bloem) de variatie in het aantal afsplitsingen.

TABEL 2.

## VARIATIE VAN HET AANTAL AFSPLITSINGEN PER BLADSERIE

aantal afsplitsingen . . .	7	8	9	10	11	12	13	gem.
2e bladserie . . . . .	6	29	17	3	1	-	-	8,4
3e bladserie . . . . .	-	-	-	2	20	33	6	11,7
4e bladserie . . . . .	-	1	3	19	39	14	-	10,8
5e bladserie . . . . .	-	-	3	14	37	14	-	10,9

De 1e bladserie is niet opgenomen, daar zooals reeds vermeld is, deze bij de meeste bollen niet meer volledig terug te vinden was. De 5e bladserie was nog niet bij alle bollen volledig, omdat niet overal reeds de 5e bloeiwijze gevormd was (zie tabel 1). Het is dus mogelijk dat in enkele gevallen nog een blad meer gevormd zou worden. De 6e bladserie kan hier natuurlijk nog niet vermeld worden. We zien in tabel 2 duidelijk, dat in de 2e bladserie minder afsplitsingen gevormd zijn dan in de volgende series. Over het geheel is het materiaal echter zeer

gelijkmatic. Dit blijkt ook als we de gemiddelden voor de verschillende bladseries berekenen (laatste kolom). In het verloop van deze gemiddelden kunnen we 2 invloeden verwachten nl. 1e die van de toenemende ouderdom, zoolang de dikte-groei van de bollen nog toeneemt en daarbij het aantal rokken regelmatig stijgt en 2e die van het verplanten op versche grond in het najaar van 1932. Bij deze oude bollen is de 1e invloed niet waar te nemen en ook niet te verwachten, de 2e invloed is echter in de tabel zeer duidelijk te zien. Zooals later blijken zal, was op het tijdstip van de verplanting de vorming van BLW I bij de meeste bollen reeds begonnen en dus zijn de afsplitsingen van de 2e bladserie grootendeels direct na het verplanten ontstaan. Daar het gemiddelde aantal afsplitsingen van de 1e bladserie ons niet bekend is, kunnen wij niet met zekerheid zeggen of het hooger was dan dat van de 2e bladserie en of dus dit laatste als gevolg van het verplanten zoo laag is, zooals wij vermoeden. De sterke stijging van de 3e bladserie (11,7 tegenover 8,4 van de 2e serie) zou aan de betere voedingsomstandigheden nadat de schadelijke invloed van het verplanten hersteld is, te danken kunnen zijn. In de literatuur vinden wij vermeld, dat in het 1e jaar na het verplanten vaak geen bloemen of bladen te voorschijn komen; dit verplanten moet ook wel een sterke invloed hebben op de aanleg van nieuwe organen, en in dit geval op het aantal afsplitsingen van de 2e bladserie en op de aanleg van BLW II.

*Het voorkomen van bloemknoppen en klisters.*

In de meeste der onderzochte bollen was de eerste bloeiwijze BLW I aanwezig, bij 15 bollen ontbrak deze echter, in 1 van deze gevallen werd nog wel een klistervonden. In 9 van deze 15 bollen was ook de 3e bladserie niet volledig door het ontbreken van de 2e bloeiwijze, terwijl bij 1 bol ook BLW III ontbrak en dus BLW IV pas de eerste bloeiwijze was. Als de bloemvorming pas bij BLW III of BLW IV begint, is het mogelijk dat wij te doen hebben met jonge bollen, die dus nog niet konden bloeien. Wij hebben echter deze bollen niet uitgeschakeld in onze tabellen.

In verschillende gevallen werd wel een bloemknop of bloemstengelrest gevonden, doch niet de bijbehorende klisterv. Zoo ontbrak:

de 1e klisterv bij	67	van de 75 bollen d.i. bij	89 %
„ 2e „ „	2	„ „ 69 „ „	3 %
„ 3e „ „	12	„ „ 88 „ „	14 %
„ 4e „ „	54	„ „ 89 „ „	61 %
„ 5e „ „	6	„ „ 58 „ „	10 %

Dat dit aantal voor de 1e klisterv zoo groot is, moet wel worden toegeschreven aan het feit dat de bollen kort te voren verplant werden. Immers het vegetatiepunt van de klisterv wordt wel in hetzelfde jaar aangelegd als de bijbehorende bloeiwijze, maar het groeit pas ruim een jaar later tot klisterv uit. Zoo moest de 1e klisterv dus uitgroeien in de tijd dat de 2e bladserie gevormd werd en deze werd, zooals we gezien hebben, vermoedelijk zeer sterk beïnvloed door het verplanten in het najaar van 1932. De 4e klisterv blijkt in vele gevallen nog niet uitgegroeid te zijn. Wat de 5e klisterv betreft, hiervan vinden we alleen de vegetatiepunten, welke volgens deze cijfers, bij 10 % van de bollen ontbreken of tenminste niet te herkennen zijn. Wij moeten wel aannemen, dat deze vegetatiepunten onder normale omstandigheden steeds aanwezig zijn en dat dus ieder jaar een nieuwe klisterv gevormd wordt. Bij het verplanten op versche grond worden de buitenste klisters afgenomen en als jonge bollen verder gekweekt.

Verder werd nog nagegaan in welke gevallen de bloemaanleg was blijven steken, waardoor een verdroogde bloemknop van 2—10 cm gevonden werd in plaats van een bloemstengelrest (vergelijk tabel 1). In de volgende tabel 3 vindt men dit voor de verschillende jaren aangegeven en tevens het aantal bollen dat wel en dat geen bloemaanleg vertoonde.

TABEL 3.

	aantal verdroogde bloemen	aantal dat bloeide	aantal dat niet aangelegd was
1933 BLW I . . . .	62	13	15
1934 BLW II . . . .	2	61	27
1935 BLW III . . . .	6	81	3
1936 BLW IV . . . .	4	85	1

Volgens de mededeelingen van den kweeker had deze partij reeds 3 jaar vastgestaan, toen wij de bollen in Juli 1936 ontvingen. De zeer slechte bloei van 1933, welke blijkt uit het groote aantal verdroogde bloemknoppen, wijst erop, dat de verplanting plaats vond tijdens de ontwikkeling van de eerste bloeiwijze, dus in het najaar van 1932. Van de aangelegde bloemen is slechts een zeer klein gedeelte tot bloei gekomen, terwijl alle andere als knop verdroogd zijn. In 15 bollen werd in 't geheel geen bloem aangelegd, hetgeen waarschijnlijk toegeschreven moet worden aan de omstandigheid, dat in deze bollen op het tijdstip van verplanten de bloemaanleg nog niet begonnen was en na het verplanten niet meer beginnen kon. Men vindt in de literatuur (zie o.a. WEHRHAHN I, blz. 194) dat de bollen in het 1e jaar na het verplanten zeer slecht of in 't geheel niet bloeien, het volgende jaar iets beter en pas het derde jaar volop en hetzelfde werd ons ook door JHR. BARNAART meegedeeld. Hiermee stemt onze waarneming overeen, nl. dat van de 90 bollen in 1933 slechts 13 bloeiden, in 1934 reeds 61 en in 1935 en 1936 resp. 81 en 85. Wij zullen later zien, dat de schadelijke invloed van het verplanten waarschijnlijk door een doelmatige behandeling grootendeels op te heffen is.

## § 2. VORMING VAN BLAD EN BLOEM

### I. Bladvorming.

Als uitgangspunt nemen we de bol, die in figuur 1 (zie plaat) afgebeeld is. We zien hier het litteeken van de bloemstengel BLW V die in September 1937 te voorschijn zou zijn gekomen, omsloten door het laatste d.i. het 11e blad van de 5e serie L V 11 dat duidelijk half-omlopend is (in de teekeningen aangegeven met \*). Tegen de bloemstengel aangedrukt ligt de zijknop, bestaande uit het nieuwe vegetatiepunt ZVP omgeven door een 3-tal afsplitsingen. De eerste van deze afsplitsingen L VI 1 (in de figuur alleen het litteeken) is half-omlopend en niet geassocieerd en staat daardoor tegenover het laatste blad van de vorige bladserie. Daarop volgt een 2e afsplitsing (in de figuur ook reeds weggesneden) welke afwisselt met de 1e en dus aan de zijde van de bloemstengel staat. De lage kant van dit blad loopt als een smal riggeltje om het vegetatiepunt. De 3e afsplitsing staat weer aan dezelfde kant als de 1e; deze is nog maar pas door het vegetatiepunt afgesplitst, de lage kant is nog zichtbaar. Het vegetatiepunt is nog bladvormend, verkeert dus in stadium I. Bloemstengel en zijknop zijn geheel omsloten door het voorlaatste blad L V 10. Aan de buitenkant van dit blad, op de lage kant ervan is het



vegetatiepunt (V P) van de klister zichtbaar, dat dus in de oksel van L V 9 staat.

De hier beschreven bol is van een andere proef afkomstig dan de bol die we op blz. 4-6 beschreven en deze is veel minder ver ontwikkeld dan die bol, welke op 10 December reeds 5 afsplitsingen na BLW V gevormd had. Bij de genoemde bol van 10 December waren nog geen loofbladen buiten de bol gegroeid, maar wij konden de loofbladen die binnenkort uit zouden groeien reeds duidelijk herkennen; ze behoorden deels tot de 4e bladserie (L IV 7-11), deels tot de 5e bladserie (L V 1-5). Wij zezen er reeds op, dat de eerste van deze loofbladen sterk afwijkt van de volgende. Dit wordt vooral duidelijk, wanneer wij in het voorjaar een bol uitgraven en bekijken. Als buitenste blad van de bladbundel die  $\pm 20$  cm boven de grond uitsteekt, vinden we dan een orgaan, dat slechts enkele cm uit de bol steekt en dat geen bladgroen bevat. Het omgeeft de bladbundel als een  $\pm 5$  cm hooge scheede die aan één zijde dikker is en daar een kromgegroeide schijf bezit, welke reeds vrij vroeg vergaat of afbreekt. Na dit eerste „scheedeblad” volgt een tweede, dat weliswaar een korte groene schijf draagt, maar dat ook spoedig in ontwikkeling bij de loofbladen achterblijft. Ook dit blad moet waarschijnlijk als scheedeblad beschouwd worden. De onderstukken van deze beide scheedebladen verschillen echter in geen enkel opzicht van de andere bolrokken. In jongere toestand is het 1e scheedeblad in zooverre van het volgende te onderscheiden, dat het dan juist langer is. Zoo vonden wij bij de fixatie van 10 Augustus als gemiddelde lengte van het 1e scheedeblad 5,4 cm tegenover 2,0 cm voor het 2e scheedeblad. Meestal treft men dus 2 scheedebladen aan, doch in het alcohol-materiaal konden ze moeilijk van de loofbladen onderscheiden worden. Als men nl. van het 2e scheedeblad bemerkt dat het in lengte achterblijft bij de normale loofbladen, is het 1e scheedeblad vaak reeds gedeeltelijk afgestorven en wordt het daardoor licht bij de loofbladen van het vorige jaar geteld, die ook als bruine bladresten uit de bol steken. In de volgende tabel 4 worden de scheedebladen dan ook niet apart genoemd. In deze tabel hebben wij nog eens weergegeven het gemiddelde aantal afsplitsingen van de 4e en 5e bladseries op de verschillende fixatie-data (vergelijk tabel 1) en tevens het aantal loofbladen voor zoover deze reeds herkend konden worden. In het begin konden de beide scheedebladen nog onder de loofbladen gerekend worden, maar later op 10 Febr. en volgende data niet meer. Vandaar dat het gemiddelde aantal loofbladen tot en met 11 Januari ongeveer constant is (4,1-4,5), terwijl het in Febr. en Maart daalt tot 3,4 en 2,9.

TABEL 4.

fixatie-datum	4e bladserie		5e bladserie	
	totaal aantal afsplitsingen	aantal loofbl.	aantal loofbl.	totaal aantal afsplitsingen
22 Juli '36 . . . . .	10,7	4,1	-	9,9
10 Aug. . . . .	11,1	4,3	-	10,5
10 Sept. . . . .	11,0	4,3	-	10,9
10 Oct. . . . .	10,5	4,4	-	11,1
10 Nov. . . . .	11,0	4,5	6,1	10,9
10 Dec. . . . .	10,4	4,5	6,0	10,6
11 Jan. '37 . . . . .	10,9	4,4	6,4	10,8
10 Febr. . . . .	10,9	3,4	6,2	10,7
10 Maart . . . . .	11,1	2,9	6,2	11,2

Deze daling moet uitsluitend worden toegeschreven aan het feit dat de scheedebladen reeds vroeg afsterven en dan tot de „oude” loofbladen gerekend worden, daar het totale aantal afsplitsingen van de 4e bladserie ongeveer hetzelfde blijft. Van 22 Juli tot en met 10 October was nog niet te zien welk loofblad van de 5e serie nog in dit jaar zou uitgroeien. Pas op 10 November was ook deze grens duidelijk te onderscheiden. Verder zien we in tabel 4 nog eens weer, dat het totale aantal afsplitsingen van de 4e en 5e bladserie ongeveer constant is; het lagere gemiddelde van de 5e serie op 22 Juli moet verklaard worden uit het feit dat deze serie op 22 Juli nog niet geheel afgesloten was, daar op dien datum de vorming van de 5e bloeiwijze nog niet begonnen was (zie tabel 1).

Het is opvallend, dat het aantal loofbladen, dat in één seizoen uitgroeit, en dat dus voor een deel tot de 4e, voor een deel tot de 5e bladserie behoort, ongeveer even groot is als het aantal afsplitsingen van een van deze bladseries. In tabel 4 vinden we voor het gemiddelde aantal loofbladen in November tot Januari resp. 10,6, 10,5 en 10,8, waarbij de scheedebladen inbegrepen zijn, terwijl het gemiddelde aantal afsplitsingen van de 4e en 5e bladserie volgens de cijfers van tabel 2, laatste kolom, 10,8 en 10,9 bedraagt. Verder kunnen we uit tabel 4 zien dat er in het volgende jaar evenveel loofbladen vóór BLW V zullen uitgroeien als thans vóór BLW IV. Daaruit kan men reeds afleiden dat alle afsplitsingen op hun beurt als loofbladen, resp. scheedebladen, zullen uitgroeien. Dat dit inderdaad het geval is, blijkt trouwens ook bij het afpellen der bollen, waarbij alle rokken een ingedroogde bovenrand hebben. In de hier beschreven proef waren op 10 Januari de loofbladen gemiddeld 10 cm uit de bol gegroeid, het 1e scheedeblad kwam daarbij niet sterk achteraan. Op 10 Februari was het loof 25–35 cm lang, de lage kant van deze bladen had ongeveer de top van de bol bereikt, terwijl het 1e scheedeblad reeds ver achter was geraakt, soms niet meer als zoodanig buiten de bol te vinden was en daardoor niet meegeteld werd. Het 2e scheedeblad was wel korter dan de andere loofbladen, maar werd toch daarbij gerekend, zoodat men slechts één blad van het totale aantal mist in tabel 4. Op 10 Maart is het langste loofblad al 60–70 cm; het 2e scheedeblad is vaak reeds verdroogd of afgebroken en dan dus bij het gemiddelde aantal van 2,9 niet inbegrepen.

## II. Bloemvorming.

Om de bloemvorming te kunnen nagaan, was het tot nu toe behandelde materiaal niet voldoende, zoodat ook werd gebruik gemaakt van bollen, die voor temperatuurproeven bestemd waren (zie beschrijving op blz. 19). Nu is het niet onmogelijk, dat onder invloed van de toegepaste temperaturen, de bloemvorming eenigszins abnormaal verloopt. Wij moesten dit risico aanvaarden, omdat er anders te veel hiaten in onze kennis van de ontwikkelingsgang zouden zijn gebleven.

Als het vegetatiepunt van *Amaryllis Belladonna* tot bloemvorming overgaat, zien we dat het eenigszins omhoog komt, terwijl het tevens van boven afgeplat wordt. Aan de zijde van het voorlaatste blad ontstaat dan tegelijkertijd op de opstaande wand van de vegetatiekegel een nieuw vegetatiepunt (ZVP fig. 2), dat de afsplitsingen van de volgende bladserie zal leveren. Aan dezelfde kant als dit zijvegetatiepunt ontstaat het eerste spathablade bovenop het hoofdvegetatiepunt; dit spathablade is dus recht tegenover het laatste half-omloopende blad geplaatst (zie fig. 3a en b). Het is niet altijd even gemakkelijk uit te maken of we reeds met het 1e spathablade, dan wel nog met de laatste bladafplitsing te maken hebben; (vergelijk fig. 2 en 3a). De omloopende lage kant van de jongste blad-

afsplittingsen wordt nl. pas laat zichtbaar, zoodat we hierin geen aanwijzing vinden. We hebben daarom vooral op het al of niet aanwezig zijn van het zij-vegetatiepunt gelet en pas van *stadium II* gesproken, als dit ZVP duidelijk te onderscheiden is; van het 1e spathabladd is in dit stadium meestal nog niets te zien. Zoodra dit spathabladd zichtbaar wordt, onderscheiden we stadium II<sup>+</sup>, is het geheel zelfstandig, dan noemen we dit *stadium III*. Tusschen de verschillende stadia vindt men allerlei overgangen, die bijv. met II<sup>+</sup>, II-III, III<sup>-</sup> enz. aangegeven worden.

Het 2e spathabladd ontstaat op het hoofdvegetatiepunt tegenover het 1e, het blijft ook op den duur geheel binnen dit 1e. In *stadium IV* is ook het 2e spathabladd geheel zelfstandig, het 1e spathabladd grijpt er met een vrij breede rand geheel omheen, zoodat er een poortvormige opening overblijft (zie fig. 4 en 6). Zooals fig. 4 aangeeft, is in deze tijd de bloemknop reeds duidelijk langer dan het laatste (halve) loofblad.

Voor het bepalen van de verdere ontwikkeling is het noodig de beide spathabladden te verwijderen, waardoor het hoofd-vegetatiepunt, aanvankelijk als een ellips met een zwak gebogen oppervlak, zichtbaar wordt. Al spoedig komt een gedeelte van het vegetatiepunt omhoog, vooral in het midden, aan de zijde van het 1e spathabladd; (zie fig. 5, stad. IV-V). Uit dit hoogste gedeelte ontstaat de 1e bloem van de 1e serie bloemen (BLP 1). Na dit 1e bloemprimordium of ongeveer gelijktijdig daarmee wordt een voorblad of bracteola VB 1 afgesplitst aan de buitenzijde van hetzelfde gedeelte van het hoofdvegetatiepunt.

Zoodra het primordium van de 1e bloem duidelijk afgesplitst is, spreken we van stadium V. De 2e bloem van deze serie ontstaat uit de rest van het vegetatiepunt, dat zich tusschen de 1e bloem en het 1e voorblad bevindt, en wel aan de zijde van het voorblad, zie fig. 7 BLP 2. In deze figuur zien we tevens, dat zich een 2e serie bloemen ontwikkelt uit het overblijvende gedeelte van het vegetatiepunt, dat in fig. 5 met de vorming van de 1e serie begon. Dit overblijvende gedeelte kan zoowel rechts als links van de 1e bloem gelegen zijn. In fig. 8 bijv. zien we dat het rechts daarvan ligt, terwijl het in fig. 5 en 7 links lag. Nu worden verder de stadia uitsluitend benoemd naar de ontwikkeling van de 1e bloem. Allereerst ontstaan op het bloemprimordium de 3 buitenste tepalen (zie fig. 7, T 1). Meestal ontwikkelen deze 3 tepalen zich niet gelijktijdig, maar na elkaar, waarbij de tepaal die 't verst van het voorblad ligt, 't eerst ontstaat en nog geruimen tijd in ontwikkeling voorblijft bij de andere van dezelfde krans. Zoodra alle 3 tepalen zelfstandig zijn, spreken we van *stadium VI*. In *stadium VII* zijn ook de 3 tepalen van de 2e krans geheel zelfstandig. Fig. 8 geeft stad. VII<sup>-</sup> weer, omdat de 3e T II nog niet geheel afgesplitst is. Vervolgens ontstaan na elkaar de beide meeldraadkransen (*stadium VIII en IX*, zie fig. 9) en eindelijk ook de 3 vruchtbladen (*stadium X*). Voordat de vruchtbladvorming begint, zien we dat de bloembodem enigszins kuilvormig wordt, de 2e krans van meeldraden en de eerste aanduidingen van de vruchtbladen ontstaan a.h.w. uit de schuine wand van deze bloembodem. In fig. 10 zijn de 3 vruchtbladen als 3 zelfstandige bobbels zichtbaar. Het onderstandige vruchtbeginsel ontwikkelt zich op dezelfde manier als voor *Leucojum* beschreven is (I. LUYTEN en J. M. VAN WAVEREN, 1938). De 3 stijlen blijven zelfstandig, de rest van het vruchtbeginsel is één geheel.

Resumeerende kunnen we dus bij de bloemvorming van *Amaryllis Belladonna* de volgende stadia onderscheiden:

<i>stadium I</i>	het vegetatiepunt splitst uitsluitend bladeren af;
<i>stadium II</i>	het vegetatiepunt wordt hoger en iets afgeplat; uit de zijwand ontstaat een zijvegetatiepunt;
<i>stadium III</i>	het 1e spathabladd is geheel zelfstandig;
<i>stadium IV</i>	het 2e spathabladd is geheel zelfstandig;
<i>stadium V</i>	het primordium van de 1e bloem is afgesplitst;
<i>stadium VI</i>	de 1e krans van tepalen van de 1e bloem is afgesplitst;
<i>stadium VII</i>	de 2e krans van tepalen van de 1e bloem is afgesplitst;
<i>stadium VIII</i>	de 1e krans van meeldraden is afgesplitst;
<i>stadium IX</i>	de 2e krans van meeldraden is afgesplitst;
<i>stadium X</i>	de 3 vruchtbladen zijn afgesplitst.

Wij wijzen er nog op, dat in enkele gevallen reeds een of meer organen van een volgende krans te zien zijn, voordat de voorgaande krans geheel afgesplitst is. Zooals gebruikelijk is, hebben wij dan steeds de ontwikkeling van de voorgaande krans als maatstaf genomen.

De tepaleri van de eerste krans groeien tenslotte geheel tegen elkaar aan en omhullen daardoor alle daarbinnen gelegen kransen. De toppen van deze tepalen buigen naar binnen om en eindigen, op dezelfde wijze als wij ook bij andere monocotyle gewassen beschreven hebben (vergelijk BLAAUW 1931, E. HUISMAN en A. M. HARTSEMA 1933, I. LUYTEN en J. M. VAN WAVEREN 1938) in een harige massa, die de ruimte tusschen de meeldraden enz. opvult (zie fig. 10 en 11). Aan de uitgegroeide bloemen is later weinig of niets meer te vinden van deze uitgroeisels, die het open maken van de jonge bloemen zoo bemoeilijken.

Beschouwen we nu nog de ontwikkeling van de andere bloemen. De rest van het vegetatiepunt dat overblijft nadat de 1e serie bloemen zich begint te ontwikkelen, zal dus de 2e serie leveren (vergelijk fig. 5). Deze rest vergroot zich eenigszins en wordt ook hoger, nog voordat de eerste bloem geheel afgesplitst is. Nu ontstaan na elkaar de eerste bloem en het 1e voorblad van de 2e serie bloemen (BLP 1' en VB 1') met een strook tusschen deze beide, waaruit de volgende bloemen en voorbladen zullen ontstaan.

Intusschen heeft de 1e serie bloemen zich ook verder ontwikkeld: uit het smalle gedeelte van het vegetatiepunt, gelegen tusschen de 1e bloem en het 1e voorblad BLP 1 en VB 1 ontstaan de 2e bloem BLP 2 en het 2e voorblad VB 2, terwijl er tusschen deze weer een volgende bloem wordt aangelegd, enz. (zie fig. 7). Ten opzichte van de situatie bij de vorming van de 1e bloem is de stand  $\pm 90^\circ$  gedraaid. Bij de vorming van de 3e en volgende bloemen zien we telkens weer een draaiing van  $90^\circ$  in dezelfde richting, met als resultaat dat een schroefvormige bloeiwijze ontstaat (zie fig. 12, waar beide schroeven linksdraaiend zijn).

In het algemeen wordt na de 1e bloem van de 1e serie eerst de 1e bloem van de 2e serie gevormd, daarna de 2e bloem van de 1e serie en zoo vervolgens. De bloeiwijze van *Hippeastrum hybridum* ontstaat op dezelfde wijze (vergelijk BLAAUW 1931). Hier werden de bloemen genummerd naar de volgorde waarin ze gevormd worden. Zoo behooren daar bloem 1 en 3 tot de 1e schroef, bloem 2 en 4 tot de 2e schroef. Ook bij *Leucojum aestivum* (I. LUYTEN en J. M. v. WAVEREN 1938) is de bloeiwijze op dezelfde manier uit twee schroeven opgebouwd. GOEBEL (1931, blz. 96 en 97, fig. 79 en 80) geeft aan, dat ook bij *Hemerocallis* (*Liliaceae*) dezelfde bouw gevonden wordt.

De schijnbaar schermvormige bloeiwijze bestaat dus uit 2 schroeven, omgeven door de beide spathabladden. Volgens PAX en HOFFMANN (1930) zijn er bij de

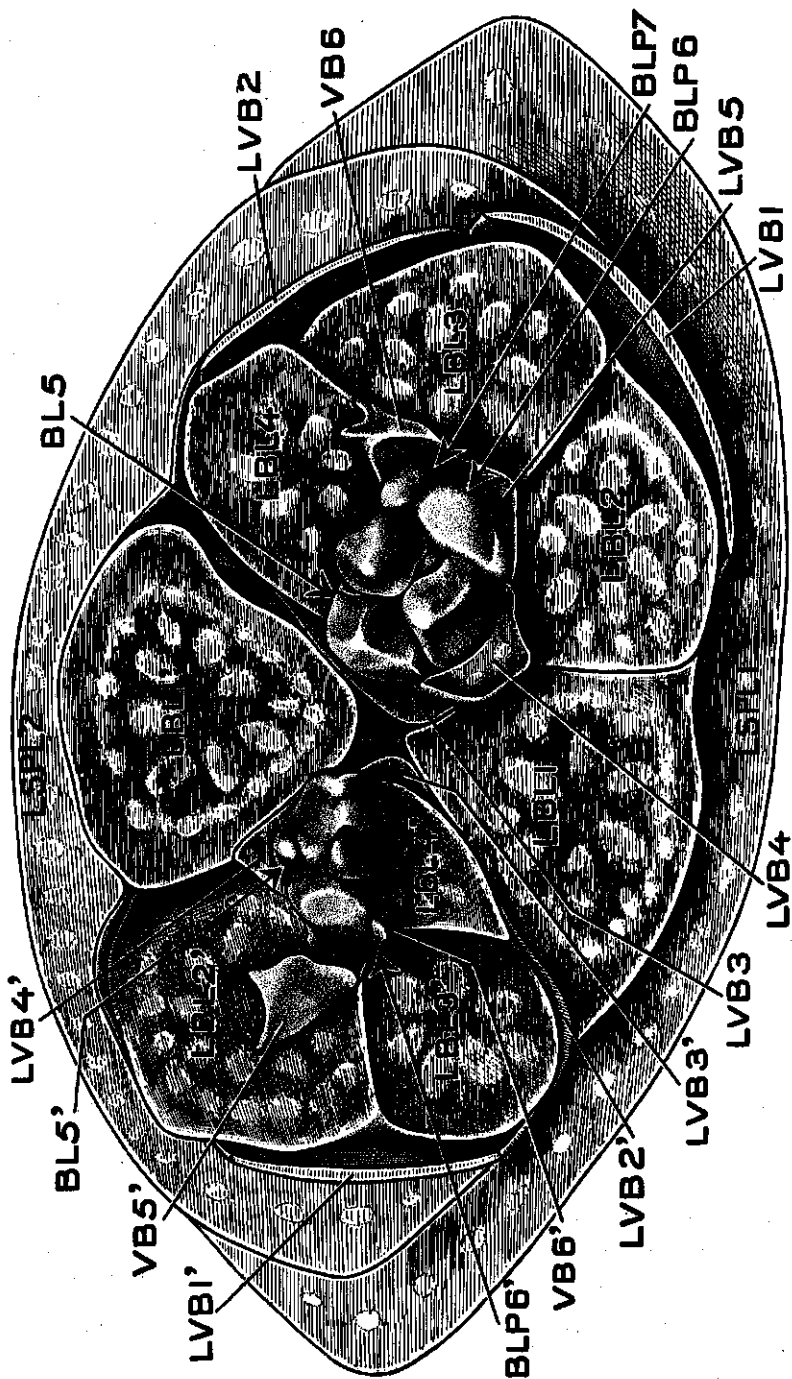


Fig. 12

*Amaryllidaceae* in 't algemeen evenveel schroeven als er spathabladen zijn. INGEBORG HAECKEL (1930) beschouwt de spathabladen als „Hochblätter” van de hoofdas, waarvan de eindbloem niet tot ontwikkeling is gekomen. De ontwikkelingsgeschiedenis van de door ons onderzochte gewassen heeft ons tot nu toe nog geen bewijzen voor deze onderstelling geleverd. Wel vindt men steeds de 1e bloem van de 1e schroef aan de zijde van het 1e spathablad, de 1e bloem van de 2e schroef daar tegenover, dus a.h.w. in de oksel van het 2e spathablad. Dit zou pleiten voor de opvatting van I. HAECKEL, dat beide schroeven staan in de oksels van ieder der beide spathabladen.

Beschouwen we nu iedere schroef afzonderlijk, dan zien we dat de 1e bloem een voorblad of bracteola heeft, in de oksel waarvan de 2e bloem staat, enz. EICHLER (1880) en GOEBEL (1931) nemen aan, dat er aan iedere vertakking slechts één voorblad ontwikkeld is, dat niet recht tegenover het draagblad (d.i. het spathablad) staat, doch 90° verschoven is. Omdat ieder voorblad op zijn beurt weer draagblad is van de volgende bloem, hebben I. LUYTEN en J. M. VAN WAVEREN (1938) deze voorbladen bij *Leucojum* benoemd als bracteen van de bloemen die in hun oksels staan, dus BR 2 draagt BL 2 enz. BLAAUW (1931) spreekt bij *Hippeastrum* van steelblaadjes of bracteolae en sluit zich aan bij de opvatting van EICHLER, dat een 2e steelblaadje niet ontwikkeld is. Volgens AGNES ARBER (1925) en vele andere auteurs vinden we bij Monocotylen nooit meer dan 1 bracteola in tegenstelling met de Dicotylen. In de literatuur treft men heel veel pogingen aan om te bewijzen, dat het eene voorblad van de Monocotylen opgevat moet worden als ontstaan uit 2 aanlegsels (zie ook E. RÜTER, 1918). Ons onderzoek levert ook daarvoor echter geen bewijsmateriaal.

Het aantal bloemen dat in iedere schroef gevormd wordt is vrij groot; hiervan komt echter slechts een gedeelte tot volledige ontwikkeling. Zoals men in fig. 12 kan zien waren op 10 Maart van beide schroeven resp. 6 en 7 bloemen gevormd. Deze behooren tot bloeiwijze BLW V. Op 10 September 1936, de laatste fixeerdatum voordat de bloei in 1936 optrad, werd het aantal knoppen van BLW IV geteld. De lengte van deze bloemknoppen neemt geleidelijk af, totdat er een sprongsgewijze afname optreedt, welke waarschijnlijk de grens tusschen de wel en de niet gelukkende bloemen aangeeft. Het aantal knoppen varieerde bij de 8 bollen van 10 Sept. van 16 tot 17 (gem. 16,5), het aantal gelukkende bloemen van 9—12 (gem. 10,3). Dit stemt goed overeen met de opgave in de literatuur van 6—12 bloemen per bloeiwijze.

### §3. IS DE BLOEIWIJZE TERMINAAL OF AXILLAIR?

Uit het voorgaande is reeds gebleken dat wij de bloeiwijze als de terminale afsluiting van een bladserie beschouwen, terwijl een nieuwe bladserie ontstaat uit een zijknop. Deze zijknop ligt altijd binnen de laatste geheel rondlopende rok, evenals bijv. bij *Narcissus Pseudonarcissus* (E. HUISMAN en A. M. HARTSEMA 1933) en bij *Leucojum aestivum* (I. LUYTEN en J. M. v. WAVEREN 1938). Ook binnen de andere rokken kunnen zijknoppen gevonden worden; zoo vonden wij bijna steeds een vegetatiepunt, dat tot klister uit zou groeien, binnen de voorlaatste geheel rondlopende rok (VP fig. 3a en fig. 6) terwijl in enkele gevallen meer dan één klister per bladserie gevormd wordt. In tegenstelling met het vegetatiepunt van de klisters, gaat het vegetatiepunt dat naast de bloeiwijze gelegen is, onmiddellijk over tot het afsplitsen van nieuwe bladdeelen. Dat het

eerste daarvan niet geadosseerd staat, is een verschijnsel dat wij ook bij *Narcissus Pseudonarcissus* en bij *Leucojum aestivum* aantreffen, maar dat naar onze meening niet tegen de zijknopnatuur pleit.

BREMEKAMP (1937) onderscheidt bij de *Amaryllideën* 3 groepen; bij 2 van deze zou de bloeiwijze axillair zijn, en alleen bij de 3e terminaal. Voor zoover wij ver-tegenwoordigers van deze 3 groepen onderzocht hebben, zijn wij steeds tot de conclusie gekomen, dat de bloeiwijze als terminaal beschouwd moet worden. In enkele gevallen begint de zijknop die de bol zal voortzetten met een geadosseerd blad, o.a. bij *Hippeastrum* en bij *Nerine* (nog niet beschreven). In andere gevallen is dit geadosseerde blad niet aanwezig (*Narcissus*, *Leucojum*, *Amaryllis*).

De laatste afsplitsing voordat het vegetatiepunt tot bloemvorming overgaat is steeds half-omlopend. Dit is bij alle *Amaryllideën* het geval en heeft steeds aanleiding gegeven tot de opvatting dat dit het draagblad van de bloeiwijze zou zijn (Zie ook IRMISCH 1850). In enkele gevallen zijn ook okselknoppen gevonden binnen dit half-omlopende blad, o.a. bij *Narcissus* en bij *Leucojum*, zoodat wij moeten aannemen, dat de mogelijkheid tot knopvorming bij alle phylomen aanwezig is. Als regel ontwikkelt zich bij *Amaryllis Belladonna* alleen een knop in de oksel van het voorlaatste en van het laatste geheel rondlopende blad. De eerste van deze groeit tot klistert uit, terwijl de laatste de voortzetting van de bol levert. Zeer waarschijnlijk bestaat er een correlatie tusschen de ontwikkeling van de bloeiwijze en het niet rondlopen van de laatste bladaf-splitsing. In hoeverre dit door beperkte ruimte verklaard kan worden, kunnen wij niet beoordeelen. Het is wel opvallend dat bij *Amaryllis Belladonna* ook de eerste afsplitsing van de nieuwe bladreeks half-omlopend is.

De bouw van de bol van *Amaryllis Belladonna* is dus niet monopodiaal, doch sympodiaal. Het hoofdvegetatiepunt wordt gebruikt voor de bloemvorming, terwijl een zijknop voor de voortzetting zorgt. Onderzoekt men deze meerjarige bollen, dan vindt men de resten van de verschillende bloeiwijzen als dunne vliesjes aan de binnenzijde van half-omlopende rokken, waardoor de indruk gewekt wordt, dat deze bloeiwijzen axillair zijn. Bij een jonge bloemstengel bijv. van fig. 1 vindt men echter duidelijk de zijknop aangedrukt tegen de voet van de bloemstengel, waardoor de oorsprong van deze zijknop onmiskenbaar is.

#### § 4. DE PERIODICITEIT VAN AMARYLLIS BELLADONNA

Om de periodieke ontwikkelingsgang van *Amaryllis Belladonna* te kunnen nagaan, werden ons iedere maand 10 bollen van de kweekery van Jhr. BARNAART toegezonden, welke onmiddellijk na aankomst gefixeerd werden, en wel te beginnen met 10 September 1936. Nadat het materiaal geopend was, kwamen verschillende eigenaardigheden aan den dag, die bij ons twijfel deden rijzen of dit wel het voor ons doel gereserveerde materiaal was. Wij konden toen de bollen in 1939 geopend werden echter geen inlichtingen omtrent herkomst en eventuele behandeling en bewaring meer verkrijgen.

Wij zullen later zien dat de bloemvorming bij dit materiaal tot 10 November vrij regelmatig voortgaat, doch daarna ongeveer in hetzelfde stadium blijft staan, zoodat wij vermoeden, dat de na 10 November gezonden bollen van een andere partij afkomstig zijn.

De periodieke ontwikkelingsgang van *Amaryllis Belladonna* kunnen wij echter ook leeren kennen uit het materiaal van de proef die in § 1 beschreven werd, mits

wij er rekening mede houden dat deze bollen op 10 September in een koude kas van  $\pm 15^{\circ}\text{C}$  geplant werden en dus niet aan de temperaturen op het veld werden blootgesteld.

### I. Bladvorming.

De bloemstengels welke in het najaar van 1936 te voorschijn moeten komen, vinden wij op 10 September als groote knoppen BLW IV; na de bloemstengels komen de loofbladen te voorschijn, die deels tot de 4e, deels tot de 5e bladserie behooren. Op 22 Juli 1936 waren van de 5e bladserie in totaal 9.9 bladen afgesplitst; op 10 September was dit aantal gestegen tot 10,9, terwijl in 8 van de 10 bollen de bloemvorming reeds begonnen was. Bij de bollen die rechtstreeks van den kwecker ontvangen werden, was het aantal afsplitsingen van de 5e bladserie op 10 September 11.4. Ook bij deze bollen was de bloemvorming op 10 September reeds begonnen, doch slechts bij 1 van de 10 bollen.

Zoals wij in § 2 besproken hebben loopt van de 5e bladserie nadat BLW IV heeft gebloeid slechts een gedeelte uit in het seizoen 1936-1937, met een aantal loofbladen van de 4e bladserie; de rest komt pas na het uitloopen van BLW V te voorschijn, dus in het najaar van 1937.

De op blz. 4 beschreven bol toont ons op 10 November 1936 dus achtereenvolgens:

BLW III rest van de bloemstengel van 1935 (najaar):

4e bladserie: 7 afsplitsingen waren loofbladen in voorjaar 1936  
5           "           worden           "           "           "           1937

BLW IV rest van de bloemstengel van 1936 (najaar):

5e bladserie: 6 afsplitsingen worden loofbladen in voorjaar 1937  
5           "           "           "           "           "           1938

BLW 5 bloemknop in aanleg, stadium V-VII, bloeit in najaar 1937

6e bladserie: 4 afsplitsingen worden loofbladen in voorjaar 1938.

Klisters vindt men in de 4e bladserie één ter grootte van 2 mm terwijl in de 5e bladserie slechts het vegetatiepunt van een klister te zien is.

In de rechtstreeks toegezonden bollen bedroeg het aantal phyllomen van de 6e bladserie op 14 October gemiddeld 1,6, op 10 November 3,4. Waarschijnlijk zal het ZVP op het veld gedurende de wintermaanden meer of minder in rust verkeren en pas in het voorjaar voortgaan met de bladafplitsing. In de maanden Dec. '36 tot April 1937 bedroeg het aantal afsplitsingen resp. 2,2, 2,4, 2,4, 2,1 en 2,7 d.i. dus vrijwel onveranderd, maar het is minder dan in November. Dit wijst er reeds op, dat na November niet van dezelfde partij gezonden werd. Daarom heeft het ook geen zin aan dit materiaal de lengtegroei van de phyllomen enz. na te gaan.

In tabel 4, blz. 10 hebben wij kunnen zien, dat het aantal phyllomen dat per seizoen tot loofbladen uitgroeit, ongeveer constant is en tevens dat dit aantal ongeveer overeenstemt met het gemiddelde aantal phyllomen van iedere bladserie. Waaraan het toe te schrijven is, dat slechts een gedeelte van iedere bladserie uitgroeit, kunnen wij aan dit materiaal niet vaststellen. De phyllomen die niet meer uit zullen groeien, blijven reeds tijdig in ontwikkeling achter. De eerste van deze nieuwe reeks zullen op den duur afwijken van de volgende, waarom wij deze als „scheebladen" beschouwd hebben (vergelijk blz. 10).



### II. Klistervorming.

In de oksel van het voor-voorlaatste phylloom van iedere bladserie wordt als regel een klistervorming of klistervormingspunt gevonden. Pas ruim een jaar na de afsplitsing van dit phylloom begint de klistervorming zich te ontwikkelen. Zoo was op 22 Juli 1936 de klistervorming in de 3e bladserie, ontstaan in de zomer van 1934,  $\pm$  2 cm groot; de klistervorming van de hieraan voorafgaande, d.i. de 2e bladserie, vertoonde tezelfder tijd reeds resten van uitgegroeide loofbladen. Een jaar later kan deze klistervorming een bloemknop te voorschijn brengen, het komt echter ook wel voor, dat de bloem verschijnt voordat de eerste loofbladen uitgegroeid zijn. Op 22 Juli 1936 is van de klistervorming in de 4e bladserie nog slechts het vegetatiepunt te zien, dat dus reeds in den zomer van 1935 gevormd was. 10 October begint deze klistervorming uit te groeien, 10 December is de hoogte 3-4 mm. Bij het materiaal van onze proef (10 September in een kas geplant) groeide de klistervorming ook in de wintermaanden door, vermoedelijk gebeurt dit bij de normale kultuur niet en vinden we daar de groei dus pas in het voorjaar, dus bijna 2 jaar na het ontstaan van het vegetatiepunt.

Wij wijzen er hier nog op, dat de 1e afsplitsing van de klistervorming wel geassocieerd staat, in tegenstelling met de 1e afsplitsing van de zijknop, welke de bol voortzet.

### III. Bloemvorming.

In het materiaal dat rechtstreeks van den kweekster kwam, werd de bloemvorming nagegaan en weergegeven in tabel 5. Hieruit blijkt, dat de bloemvorming aanvankelijk vrij regelmatig is. Op 10 September was deze slechts bij 1 van de 10 bollen begonnen (stadium II<sup>+</sup>), op 14 October reeds bij 8 van de 10 bollen (stadium III<sup>+</sup> tot VI), en op 10 November bij 9 van de 10 bollen (stadium III<sup>+</sup> tot VII). In de bollen die na 10 November tot 12 April toegezonden werden, blijft echter telkens bij 4 à 5 van de 10 bollen de bloemvorming achterwege, terwijl bij de andere bollen vrijwel geen voortgang te bespeuren is. Dit moet wel aan ongelijke herkomst van het materiaal te wijten zijn. Zeer waarschijnlijk waren de bollen van de zendingen na 10 November in het najaar verplant en is daaraan het uitblijven van de bloemvorming te wijten.

TABEL 5.

stadium	10 Sept.	14 Oct.	10 Nov.	14 Dec.	11 Jan.	10 Febr.	10 Mrt.	12 Apr.
I . . .	9	2	1	4	5	5	4	4
I <sup>+</sup> —II . . .	1							
II <sup>+</sup> —III . . .		5	1	3	1	1	1	
III <sup>+</sup> —IV . . .		2	3		3	3	5	3
IV <sup>+</sup> —V . . .		1	2	1	1	1		2
V <sup>+</sup> —VI . . .			3	1				1
VI <sup>+</sup> —VII . . .								
VII <sup>+</sup> —VIII . . .								
VIII <sup>+</sup> —IX . . .								
IX <sup>+</sup> —X . . .								

Tijdens vooronderzoekingen aan materiaal van eigen terrein of van andere kweeksters afkomstig, hadden wij kunnen constateeren, dat de bloemvorming reeds in Augustus-September kan beginnen, dus vóórdat de bloemstengels van het vorige seizoen te voorschijn komen. In enkele gevallen waren de bollen vóór de winter reeds aan de vorming van de vruchtbladen toe, maar in andere gevallen

troffen wij in Maart–April nog jonge stadia van bloemvorming aan. In verband met deze vooronderzoekingen was het noodig om tijdig met onze proeven te beginnen, nl. reeds op 22 Juli 1936. Alle bollen verkeerden toen nog in blad-vormend stadium, terwijl het aantal afsplitsingen van de 5e bladserie (gemiddeld 9,9) er op wijst, dat reeds vrij spoedig het begin van de bloemvorming te verwachten is.

In het materiaal van de proef, die beschreven werd in § 1, begon de bloem-aanleg dan ook reeds op 10 Augustus, zooals in tabel 6 te zien is. Op 10 September waren reeds 8 van de 10 bollen in stadium II tot V. In October–December zien we de bloemvorming bij alle bollen regelmatig verder gaan, en bij de fixatie van 11 Januari waren bij de meeste bollen de bloemen reeds volledig gevormd (> stad. X). Wij wijzen er nog eens op, dat deze proef niet volgens de gebruikelijke methode behandeld werd. De temperatuurbehandeling van 22 Juli–10 September is vrij hoog (23 °C) terwijl de kasttemperatuur van  $\pm 15^\circ$  (na 10 September) aanvankelijk lager, maar al vrij spoedig veel hooger is dan de normale temperatuur in het veld of in een koude bak (vergelijk temperatuurwaarnemingen op blz. 20).

*Amaryllis Belladonna* bloeit in het land van herkomst, het Z.W. van Kaapland, in Februari–April, dus eveneens na de warme zomermaanden, welke daar in November, December, Januari en Februari vallen. Ook in Kaapland komen de loofbladeren pas te voorschijn, nadat de bloemen verwelkt zijn. Volgens CREASEY (1939) is *Amaryllis Belladonna* aangepast aan regenval in de wintermaanden, in Mei tot October. Het loof komt in April–Mei te voorschijn, dus bij het begin van de regenperiode. Men verplant de bollen in November, nadat het loof afgestorven is en meestal ontbreekt dan in het eerstvolgende seizoen de bloei. Het zou interessant zijn om te weten of ook in Kaapland de aanleg van de nieuwe bloeiwijze reeds begint, voordat de oudere bloeiwijze te voorschijn komt.

TABEL 6.

STADIA VAN BLOEMVORMING OP FIXEERDATA VAN PROEF 23°–15° (KAS)

stadium	22 Juli	10 Aug.	10 Sept.	10 Oct.	10 Nov.	10 Dec.	11 Jan.
I . . .	10	8	2				
I+—II . . .			1				
II+—III . . .		2					
III+—IV . . .			5	1			
IV+—V . . .			2	3			
V+—VI . . .				3	2		
VI+—VII . . .				1	8	2	
VII+—VIII . . .							
VIII+—IX . . .						4	1
IX+—X . . .						4	
>X . . .							9

### § 5. INVLOED VAN DE TEMPERATUUR OP DE BLOEMANLEG

Om te kunnen nagaan hoe de invloed van de temperatuur op de bloemaanleg van *Amaryllis Belladonna* is, werd in 1936/37 een speciale proef genomen. Omdat uit voorloopige onderzoekingen gebleken was, dat de bloemaanleg reeds in

Augustus-September kan beginnen, werden ook de proeven tijdig ingezet, nl. op 22 Juli 1936, vrijwel direct nadat het loof afgestorven was. De bollen (400 stuks) werden bij 8 verschillende temperaturen gelegd (9°–31 °C) en wel in droge toestand, daar het niet uitvoerbaar was al deze temperaturen bij geplante bollen in het licht toe te passen. Van 10 Augustus tot 10 December werden om de maand uit iedere temperatuur telkens 10 bollen gefixeerd. Uit 9°, 13° en 31° werden op 10 November geen bollen gefixeerd, maar deze bleven in dezelfde temperaturen bewaard tot 10 Febr. 1937. *Ook op deze datum was echter bij deze temperaturen (9°, 13° en 31°) geen bloemvorming te vinden.* Bij 17° werden slechts enkele bloemen aangetroffen, nl. op:

10 September	1 × stadium IV à V
10 November	1 × „ VII-
10 December	1 × „ X

Dit uitblijven van de bloemvorming bij 17° moet wel aan het niet-geplant-zijn toegeschreven worden. Anders zou het immers niet verklaarbaar zijn, dat wij in het materiaal van § I dat bij den kweeker 3 jaar vastgestaan had, steeds verdroogde bloemstengelresten vonden, hetgeen wijst op regelmatige bloemaanleg, terwijl de temperatuur in de grond op het veld van den kweeker ook in den zomer gemiddeld tusschen 17° en 20° zal zijn. Op ons terrein te Wageningen wordt regelmatig op 10 cm diepte tweemaal per dag de grondtemperatuur waargenomen. De gemiddelden hiervan berekend per dekaden bedroegen voor 1936:

Juli III . . . . .	17,6°	Sept. I . . . . .	16,3°
Aug. I . . . . .	16,9°	Sept. II . . . . .	15,6°
Aug. II . . . . .	19,7°	Sept. III . . . . .	13,6°
Aug. III . . . . .	18,2°	Oct. I . . . . .	8,5°

Hieruit zien wij dus, dat vóór 1 Sept. de gemiddelde grondtemperatuur 17°–20° is, terwijl deze na 1 Sept. vrij snel daalt.

In tabel 7 zien we, dat ook bij de andere bewaartemperaturen, een deel der bollen zonder bloemaanleg blijft. Bij 23° zijn dit in tegenstelling met de andere temperaturen slechts enkele bollen.

In het algemeen werden bij de temperatuurproeven geen afwijkingen van de normale bloemvorming waargenomen, behalve dat in enkele gevallen de eerste tepaal van de buitenste krans reeds vrij ver uitgegroeid was, terwijl de 2e nog niet of nauwelijks te zien was en de 3e in 't geheel niet. Soms waren al deelen van de 2e krans zichtbaar, voordat de eerste krans geheel gevormd was.

In tabel 7 vindt men een overzicht van de op de verschillende data na de verschillende temperatuurbehandelingen gevonden stadia. Hieruit zien we dat bij 20° en 23° de bloemaanleg vrijwel even snel verloopt. Bij 23° worden echter meer bloemen gevormd dan bij 20°. waardoor 23° als de gunstigste temperatuur beschouwd moet worden.

In totaal ontstonden nl.:

bij 17°	3 bloemen van	40 bollen
„ 20°	23 „ „	40 „
„ 23°	37 „ „	40 „
„ 25½°	32 „ „	40 „
„ 28°	20 „ „	40 „

Hierbij is de fixatie van 10 Augustus niet begrepen, daar de bloemaanleg dan pas begint.

Ook het aantal bloemen per bloeiwijze verschilde niet sterk in 20° of 23°; in de fixatie van 10 December bedroeg dit bij 20° gemiddeld 10,5, bij 23° 11,0 (van 3 resp. 6 bloeiwijzen).

Deze waarnemingen zijn in overeenstemming met hetgeen in de praktijk reeds bekend was, nl. dat de bollen van *Amaryllis Belladonna* in den zomer droog en

TABEL 7.

## STADIA VAN BLOEMVORMING BIJ VERSCHILLENDE TEMPERATUREN

	I •	I+-II	II+-III	III+-IV	IV+-V	V+-VI	VI+-VII	VII+-VIII	VIII+-IX	IX+-X	<x
20° 10 Aug.	9		1								
10 Sept.	6		1	2	1						
10 Oct.	2				4	3	1				
10 Nov.	5						4				1
10 Dec.	3								3		3
23° 10 Aug.	8		2								
10 Sept.	2	1		5	2						
10 Oct.					5	5					
10 Nov.					1		6	2	1		
10 Dec.	1						1		1	1	6
25½° 10 Aug.	9			1							
10 Sept.	3	2	3	2							
10 Oct.	1			1	6	1					
10 Nov.	2				1	6	1				
10 Dec.	1					7	1				
28° 10 Aug.	10										
10 Sept.	9	1									
10 Oct.	4	2	4								
10 Nov.	4	1	1	1	1		1				
10 Dec.	1			2	5	1					

warm moeten staan. Men meent in de praktijk wel dat het hier om de bloemaanleg gaat, die reeds in September te voorschijn zal komen (zie o.a. ook HERBERT p. 275 e.v.) terwijl in werkelijkheid deze aanleg de bloei voor het volgend jaar levert. Daar de bollen in den zomer droog staan, schijnt dit de beste tijd voor het verplanten, maar wij begrijpen nu ook, dat hierdoor zeer gemakkelijk de bloemaanleg verstoord kan worden. Uit de proef van § 1 blijkt, dat men zeer wel de bollen tot bijv. 10 September bij 23° bewaren kan en dat dan vrijwel zeker alle bloemen voor het volgende seizoen aangelegd zullen worden, terwijl bovendien alle bloemstengels van het vorige jaar te voorschijn zullen komen (zie tabel 6 en ook tabel I BLW IV en BLW V).

Het zeer schadelijke effect van het verplanten op de bloei in het volgende jaar is hiermee nu ook verklaarbaar.

Wij moeten echter aannemen, dat bij geplante bollen de bloemaanleg niet reeds bij 17° gestoord wordt en dat dan dus ook bij 13° en misschien nog lager bloemaanleg kan plaats hebben. Dit neemt niet weg, dat onze proeven wel hebben aangetoond, dat 23° gedurende de zomermaanden optimaal is voor de bloemaanleg en dat men door deze temperatuur zoo goed mogelijk te benaderen, hetzij in de grond, hetzij bij tijdelijk bewaren buiten de grond, de bloemaanleg zeer bevorderen zal.

## § 6. INVLOED VAN DE TEMPERATUUR OP ANDERE ORGANEN

Nagegaan werd de lengte van de eerste der loofbladen, die binnenkort zullen uitgroeien; omdat dit blad echter geen echt loofblad wordt, doch als een soort scheedeblad vrij kort blijft, en omdat de lengte ervan bovendien nogal sterk uiteen loopt, werd later gemeten de lengte van het 1e blad na BLW IV, d.i. dus het eerste blad van de 5e bladserie. Dit behoort nog tot de groep van loofbladen die in dit groeiseizoen zullen uitloopen.

In de volgende tabel 8 vindt men allereerst de gemiddelde lengte van het 1e scheedeblad op verschillende data en na verschillende behandelingen.

TABEL 8.

### LENGTE VAN HET EERSTE SCHEEDEBLAD IN CM

	22 Juli	10 Aug.	10 Sept.	10 Oct.	10 Nov.	10 Dec.
9°	} 3,6			4,9		3,9
13°				6,6		9,2
17°		4,5	5,4	7,4	8,6	8,9
20°		4,7	5,6	9,1	8,6	9,2
23°		5,2	6,2	7,1	9,1	9,0
25½°		5,3	5,9	6,6	7,0	7,4
28°		5,5	5,1	5,3	6,4	7,9
31°				4,3		5,7

Uit deze tabel ziet men dat de lengtegroei van dit 1e scheedeblad het sterkst is bij 13°-23°; op 10 Oct. ligt het optimum bij 20°. Verder zien we dat dit scheedeblad snel volgroeid is, ± 9 cm lang, hoewel het dan nog niet de lengte bereikt heeft, die we buiten aantreffen, nl. ± 15 cm. Het is zeer waarschijnlijk dat dit toe te schrijven is aan het niet geplant zijn der bollen, daar immers zonder water sterke strekking uit moet blijven.

In de volgende tabel 9 is het begin van de lengtegroei van de eerste bladafplitsing na bloem IV weergegeven.

Uit deze cijfers van tabel 9 blijkt dat 17° de gunstigste temperatuur is voor het begin van de lengtegroei van dit nog jonge blad in de periode van 10 Augustus tot 10 December. Wij moeten hierbij echter bedenken dat deze waarnemingen zijn gedaan aan droogliggende bollen.

Tenslotte werd nog nagegaan de invloed van de temperatuur op het aantal afsplitsingen dat na de 4e bloem gevormd was. Hierbij werden uitsluitend de bollen in aanmerking genomen, waarbij een 5e bloem aangelegd was. Indien dit niet het geval is, blijft het vegetatiepunt doorgaan met het afsplitsen van phyl-

TABEL 9.

## LENGTE VAN DE 1E BLADAFSPLITSING VAN DE 5E BLADSERIE IN CM

temperatuur	10 Aug.	10 Sept.	10 Oct.	10 Nov.	10 Dec.	10 Febr.
9°			0,8			1,5
13°			2,8		5,2	7,7
17°	0,9	1,9	3,2	4,8	6,7	
20°	0,9	1,8	2,6	3,9	5,4	
23°			2,2	3,3	4,7(2)	
25½°	0,8	1,0	1,8	2,6	2,9	
28°	0,8	0,8	1,1	1,5	1,9	
31°			0,8		0,75-1,0	1,5

lomen, zoodat zulke bollen voor het beoordeelen van deze bladseries geen waarde hebben. In sommige gevallen werd slechts bij 1 of 2 bollen bloemvorming aange troffen, dit vindt men in tabel 10 aangegeven door tusschen haakjes geplaatste cijfers. De meeste afsplitsingen van de 5e bladserie waren bij het begin der proeven reeds aanwezig, zooals wij reeds eerder vermeld hebben (gem. aantal afsplitsingen op 22 Juli bedroeg 9,9). In de betreffende kolommen van tabel 10 zien we dat het aantal afsplitsingen van de 5e bladserie niet sterk uiteenloopt. De invloed van de verschillende temperaturen blijkt echter duidelijk uit het aantal afsplitsingen van de 6e bladserie (zie de 2e kolommen van tabel 10). Na 23° is dit aantal het hoogst (gem. 6,6 op 10 December), zoodat ook in dat opzicht 23° zeer gunstig blijkt. In de proef van § 1 bedroeg dit aantal afsplitsingen op 10 December slechts 5,4. In 9°, 13° en 31° zijn geen tellingen verricht, daar hier immers geen bloemen gevormd werden.

TABEL 10.

## GEMIDDELD AANTAL AFSPLITSINGEN VAN DE 5E EN 6E BLADSERIE

temperatuur	10 Aug.		10 Sept.		10 Oct.		10 Nov.		10 Dec.	
	serie 5	serie 6	serie 5	serie 6	serie 5	serie 6	serie 5	serie 6	serie 5	serie 6
9°										
13°										
17°	-	-	11,0(1)	2,0	-	-	12,0(1)	4,0	12,0(1)	6,0
20°	11,0(1)	0	10,8(4)	1,2	11,2	2,4	11,0	4,6	11,2	5,7
23°	11,0(2)	0	11,1	1,2	10,9	2,8	11,0	4,4	11,1	6,6
25½°	11,0(1)	1,0	11,3	0,3	11,3	2,4	11,1	3,4	11,0	5,2
28°	-	-	11,0(1)	0	12,0	0	11,4	1,4	12,2	2,2
31°										

## §7. OVERBENKOMST EN VERSCHIL TUSSCHEN A. BELLADONNA EN HIPPEASTRUM

HERBERT (1837, p. 145) noemt 15 verschilpunten tusschen deze beide gewassen. De voornaamste hiervan worden hieronder genoemd, waarbij wij tusschen haakjes enkele opmerkingen onzerzijds voegen.

1e *Hippeastrum* bezit een holle bloemstengel.

2e de zaden van *Hippeastrum* zijn zwart.

- 3e de vruchtwand wordt niet ontijdig opengescheurd, maar springt met 3 kleppen open.
- 4e de bloem van *Hippeastrum* draagt een baardachtig aanhangsel in de keel (PAX en HOFFMANN spreken zelfs van een soort corona; in tegenstelling met de bijkroon of corona van de *Narcis* ontstaat dit aanhangsel pas zeer laat, nl. enkele weken vóór de bloei).
- 5e de bloemen van *Hippeastrum* verschijnen niet vóór de loofbladen zooals bij *Amaryllis Belladonna*, doch tegelijk met deze of zelfs later. (In enkele gevallen komen ze korten tijd vóór de loofbladen, maar het verschil met *A. Belladonna* is toch zeer duidelijk).
- 6e de groeiperiode van de loofbladen van *Hippeastrum* valt in het voorjaar en niet in den herfst, zooals bij *A. Belladonna* (het loof van *A. Belladonna* verschijnt bij normale cultuur in koude bak of op 't veld niet vóór het vroege voorjaar, terwijl *Hippeastrum* bij kascultuur ongeveer in dezelfde tijd nieuw loof ontwikkelt; dit kenmerk heeft daarom weinig waarde).
- 7e *Hippeastrum* is afkomstig uit tropisch Amerika, terwijl *A. Belladonna* in Z. Afrika thuis hoort.

Uit ons onderzoek zijn ook op grond van de bouw van de bol nog duidelijke verschilpunten gebleken:

- a. de bloemaanleg vindt bij *A. Belladonna* slechts eenmaal per jaar plaats; bij *Hippeastrum hybridum* worden echter regelmatig bloemknoppen gevormd, meer dan eenmaal per jaar, telkens nadat er 4 loofbladeren afgesplitst zijn.
- b. bij *A. Belladonna* blijven enkele (2) phyllomen kort als scheidbladeren, bij *Hippeastrum* groeien alle phyllomen tot loofbladeren uit.
- c. zoowel bij *A. Belladonna* als bij *Hippeastrum* is de bloeiwijze terminaal en wordt de bol voortgezet door een zijknop; echter is de 1e afsplitsing van deze zijknop bij *Hippeastrum* geadosseerd, bij *A. Belladonna* niet. Bovendien is dit eerste phylloom bij *A. Belladonna* half-omlopend, bij *Hippeastrum* geheel-omlopend.
- d. bij *A. Belladonna* wordt regelmatig een klister gevormd in de oksel van het voor-voorlaatste loofblad; deze regelmatige klistervorming ontbreekt bij *Hippeastrum*.
- e. de spathabladeren staan bij *A. Belladonna* afwisselend met de loofbladen, bij *Hippeastrum* zijn ze ongeveer 45° uit het vlak van de loofbladen verschoven.

Als punten van overeenkomst noemen wij:

- 1e de sympodiale bouw van de bollen bij beide gewassen (vergelijk het hierboven onder c genoemde punt van verschil).
- 2e de bouw van de bloeiwijze, die bij beide gewassen uit 2 schroeven bestaat.
- 3e beide gewassen vertoonen periodieke bloei, in den regel eenmaal per jaar; bij *A. Belladonna* hangt dit samen met het eenmaal per jaar aanleggen van de bloeiwijze, bij *Hippeastrum* echter met de jaarlijksche wisseling van uitwendige omstandigheden zoowel op de oorspronkelijke groeiplaats als bij kascultuur.
- 4e bij *A. Belladonna* zoowel als bij *Hippeastrum* is de laatste afsplitsing die aan de terminale bloeiwijze voorafgaat half-omlopend (dit is trouwens ook bij andere door ons onderzochte *Amaryllidaceae* het geval).

Wij hebben in dit onderzoek de naam *Amaryllis Belladonna* gehandhaafd. Volgens UPHOF (1938) zou dit niet de juiste naam voor dit gewas zijn en zou deze vervangen dienen te worden door *Callicore rosea*. *Hippeastrum equestre* zou dan in 't vervolg *Amaryllis Belladonna* moeten heeten. Zoowel SEALY (1939) als KRELAGE en HOOG (1939) hebben zich op verschillende gronden hier tegen verzet. Het ligt niet op onze weg een dergelijke nomenclatuur-kwestie op te lossen en daarom hebben wij ons gehouden aan de namen die sedert 1837 zoowel in de literatuur als in de praktijk algemeen gebruikt zijn.

Wageningen, Mei 1941.

## SUMMARY

### ORGAN FORMATION AND PERIODICITY OF *AMARYLLIS BELLADONNA*

*Amaryllis Belladonna*, a bulbous plant from the Cape Colony, has a perennial bulb. Usually the bulbs are left during four or five years, after which they are transplanted in fresh soil. The foliage appears in spring and dies off at the end of July. Not until after that time, in September-October, the flower-stalks appear.

#### *Composition of the bulb.*

As an example a fairly big bulb is described (circumference 26 cm), which had been fixed on 10 December 1936; from the outside towards the centre we distinguish:

some dried scales;

a large number of sound scales, the last of which is surrounding only half the bulb;

a dried flower-bud, called BLW I (1st inflorescence);

a series of phyllomes, in total 7, the first and the last of which are only half surrounding (2nd leaf-series);

the rest of flower-stalk BLW II;

a series of 12 phyllomes (3rd leaf-series);

the rest of flower-stalk BLW III;

a series of 11 phyllomes (4th leaf-series), among which 5 foliage-leaves;

the rest of flower-stalk BLW IV;

a series of 10 phyllomes (5th leaf-series), among which 5 foliage-leaves;

a flower-bud BLW V;

a series of phyllomes not yet completed (6th leaf-series).

The leaf-arrangement is opposite; the leaf-sheaths are entirely closed and form the scales of the bulb. Each leaf-series begins and ends with a scale surrounding half the bulb, for the rest all scales are entirely closed.

In contrast with *Hippeastrum hybridum* only once a year an inflorescence is formed in *Amaryllis Belladonna*. Thus BLW V should have flowered in the autumn of 1937, BLW IV flowered in the autumn of 1936 etc.

Table I gives the composition of 10 bulbs at each of the various fixing-dates, from 10 July 1936 to 10 March 1937, and the total number of inflorescences (R = rest of flower-stalk, V = dried flower-bud). At the same time the average



number of phyllomes of each leaf-series is indicated. The 5th inflorescence does not appear until August, the 6th leaf-series being formed after the rise of the 5th inflorescence.

Table II gives the variation in the number of phyllomes for each leaf-series separately. It is clear that this number is smaller for the 2nd leaf-series than for the following ones. This is connected with the transplanting of the bulbs in the autumn of 1932, which also causes the appearance of a great number of dried buds under BLW I (see table 3). Both in literature and in practice it is known that the plants mostly do not flower in the 1st year after being transplanted.

Each spring a number of foliage-leaves appears. From table 4 it will be seen that in the spring of 1937 these belong partly to the 4th, partly to the 5th leaf-series. The first 2 foliage-leaves which will develop mostly remain shorter (sheathing-leaves) and fairly soon die off again, so that they are then no longer reckoned to the foliage-leaves of this season.

#### *Flower-formation.*

After the last foliage-leaf has been split off the vegetation-point proceeds to form the flower. It rises slightly and is at the same time flattened at the top. From the up-standing wall, at the side of the last leaf but one, a new vegetation-point (ZVP fig. 2) arises which will yield the phyllomes for the following leaf-series. On top of the chief vegetation-point arise after each other the two spathe-leaves which alternate normally with the foliage-leaves (see fig. 3a and b). As with *Hippeastrum hybridum* and *Leucojum aestivum* the inflorescence of *Amaryllis Belladonna* consists of 2 bostryces which can turn to the left or to the right. The 1st flower of the 1st bostryx stands at the side of the 1st spathe-leaf, the 1st flower of the 2nd bostryx at the side of the 2nd spathe-leaf (see fig. 5). Each of the following flowers stands in the axil of a prophyll (see fig. 7, 8 and 9). We distinguish the following stages:

- stage I the vegetation-point splits off only leaves (fig. 1)
- stage II the vegetation-point rises and is slightly flattened; from the side arises a secondary vegetation-point (fig. 2);
- stage III the first spathe-leaf is entirely independent (fig. 3a and b);
- stage IV the second spathe-leaf is entirely independent;
- stage V the primordium of the 1st flower is split off (fig. 5);
- stage VI the 1st whorl of the 1st flower is split off (fig. 7);
- stage VII the 2nd whorl of the 1st flower is split off (fig. 8);
- stage VIII the 1st whorl of stamens is split off;
- stage IX the 2nd whorl of stamens is split off (fig. 9);
- stage X the three carpels are split off (fig. 10).

Each bostryx can consist of 8 to 9 flowers, which however do not all develop; the total number of flowers that develop varies from 9–12.

The inflorescence must be considered as the termination of a leaf-series. The new leaf-series arises from an axillary bud, as is clearly to be seen from the ontogeny (see fig. 2 and 3b).

In all *Amaryllideae* that we have examined hitherto the inflorescence is *terminal*, not *axillary*, as many investigators have assumed. In examining an old bulb the rest of a flower-stalk is always found within a half surrounding scale. In the youngest flower-stalk, however, it is very obvious that the axillary bud lies pressed against the base of the terminal flower-stalk (cp. fig. 1). In contrast

with an axillary bud forming a bulblet the first phyllome in this axillary bud is not addorsed. In *Narcissus Pseudonarcissus* and in *Leucojum aestivum* we also observed this phenomenon. We cannot, however, agree with various authors who find here an indication for their view that the inflorescence is axillary.

*Periodic development.*

The material that was sent us every month directly from the nursery proved to be of unequal origin. For that reason it was not possible to determine from that the development of *Amaryllis Belladonna* (see table 5).

The material we received on 22 July 1936 was more suitable. It was stored dry until 10 September at 23° and planted on 10 September in a greenhouse of about 15° C (see table 6). We must however take into consideration that here the development was somewhat accelerated by the absence of winter colds. From both tables (5 and 6) it appears that the formation of the flower begins already before the inflorescence of the previous season has appeared. In Cape Colony *Amaryllis Belladonna* flowers in February-April, i.e. also after warm summer-months. It is however not known when the formation of the new florescence begins in that country.

*Influence of temperature on the flower-formation.*

On 22 July 1936 bulbs of *Amaryllis Belladonna* were placed in 8 different temperatures, unplanted. Every month a number of 10 bulbs from each temperature was fixed and examined. In some temperatures (9°, 13° and 31°) no flower-formation was found, with 17° only in 3 bulbs; the results of other temperatures are given in table 7.

From this it appears that the flower-formation in 23° is quickest and best. We must, however, remember that these experiments were made with unplanted bulbs. Presumably flowers will also be formed in planted bulbs with other temperatures than 23°. But from practice it is known that a warm and dry place in summer is favourable for the flowering.

The influence of the temperature on the length of the 1st sheathing-leaf (table 8) and of the 1st foliage-leaf of the 5th leaf-series (table 9) is not great in unplanted bulbs. For the number of phyllomes of the new (6th) leaf-series the best temperature proves to be 23°.

*Resemblance and difference between Amaryllis Belladonna and Hippeastrum hybridum.*

From the 15 points of difference mentioned by HERBERT (1837) 7 were quoted by us (see page 33). Beside these we found the following points of difference:

- a. the flower-formation takes place only once a year in *A. Belladonna*; in *Hippeastrum hybridum* flower-buds are formed regularly, more than once a year, each time after 4 foliage-leaves have been formed.
- b. in *A. Belladonna* some (2) phyllomes remain short as sheathing-leaves, in *Hippeastrum* all phyllomes develop into foliage-leaves.
- c. both in *A. Belladonna* and in *Hippeastrum* the inflorescence is terminal and the bulb is continued by an axillary bud; but the 1st leaf-formation of this axillary bud is addorsed in *Hippeastrum*, not in *A. Belladonna*. Moreover this first phyllome is surrounding only half the bulb in *A. Belladonna*, entirely in *Hippeastrum*.

- d. in *A. Belladonna* a bulblet (klistër) is formed regularly in the axil of the last foliage-leaf but two; this regular bulblet-formation is absent in *Hippeastrum*.  
 e. the spathe-leaves alternate with the foliage-leaves in *A. Belladonna*, in *Hippeastrum* they are moved about 45° from the plane of the foliage-leaves.

We mention the following points of resemblance:

1. the sympodial structure of the bulbs in both plants (compare the point of difference mentioned above under c).
2. the structure of the inflorescence consisting of two bostryces in both plants.
3. both plants show periodic flowering, as a rule once a year; in *A. Belladonna* this is connected with the flower-formation once a year, in *Hippeastrum* however with the annual change of external circumstances both on the original habitat and in the greenhouse.
4. in *A. Belladonna* as well as in *Hippeastrum* the last phyllome preceding the terminal inflorescence is half surrounding the bulb (this is, indeed, also the case in the other *Amaryllidaceae* examined by us).

In this investigation we have maintained the name of *A. Belladonna*. According to UPHOF (1938) this is not the right name for this plant and it should be replaced by *Callicore rosea*. *Hippeastrum equestre* according to him, ought to be called *A. Belladonna* in future.

SEALY (1939) as well as KRELAGE and HOOG (1939) have opposed this view on different grounds. It is not for us to solve a question of nomenclature and therefore we have kept the names which have generally been used ever since 1837 both in literature and in practice.

#### EXPLANATION OF FIGURES

- Fig. 1. Position of the axillary bud beside the scar of the flower-stalk BLW V. The scars of the foliage-leaves L 9 to 11 of the 5th leaf-series can be seen, the last is surrounding half the bulb (11\*). In the axil of L 9 is found the vegetation-point of the bulblet (VP). The axillary bud is in the axil of L 10. The axillary bud has already 3 leaf-formations belonging to the 6th leaf-series. The first of these is half-surrounding the bulb and is not addorsed.
- Fig. 2. The vegetation-point of the 5th leaf-series begins to form a flower (stage II). The scars of L 7-9 can be seen, L 10\* having just been formed. At the foot of the vegetation-point, which is clearly higher and broader than in stage I, the axillary vegetation-point can already be seen (ZVP).
- Fig. 3a. On the vegetation-point 2 spathe-leaves have been formed, the first of which stands opposite L 12\*. In the axil of L 10 is the vegetationpoint VP of the bulblet.
- Fig. 3b. The same preparation seen from the other side, so that the axillary vegetation-point can be seen.
- Fig. 4. The flowerbud already fairly soon rises above the last foliage-leaves L 11 and L 12\*.
- Fig. 5. After the removal of the two spathe-leaves the first flowerprimordium BLP 1 can be seen to arise on the chief vegetation-point, with beside it the prophyll VB 1.
- Fig. 6. Young flower-bud after removal of surrounding foliage-leaves.
- Fig. 7. From the inflorescence consisting of 2 bostryces already 4 flowerprimordia have been formed. Both bostryces turn to the right. The first-formed flower has split off 2 of the outermost tepals: stage V-VI.

- Fig. 8. Inflorescence consisting of 2 bostryces turning to the left. The first-formed flower in stage VII<sup>-</sup>; 2 whorls of tepals are visible, the last T II not yet quite formed.
- Fig. 9. Inflorescence consisting of two bostryces turning to the left. Of both bostryces 4 flower-primordia can be seen. The first-formed flower in stage IX<sup>-</sup>: the second whorl of stamens not yet quite formed.
- Fig. 10. A flower in stage X: the carpels have also been formed.
- Fig. 11. A young, still closed flower in June. The front is cut away, so that the various organs become visible and at the same time the hairy excrescences of the outermost tepals which close off the flower-bud.
- Fig. 12. (pen-sketch). Inflorescence consisting of 2 bostryces turning to the left, each with 7, respectively 6 flowers. Of the older flowers only the scars of the flower-stalks have been indicated. The flowers 2-7 are in the axils of the prophylls 1-6.

#### AFKORTINGEN (ABBREVIATIONS)

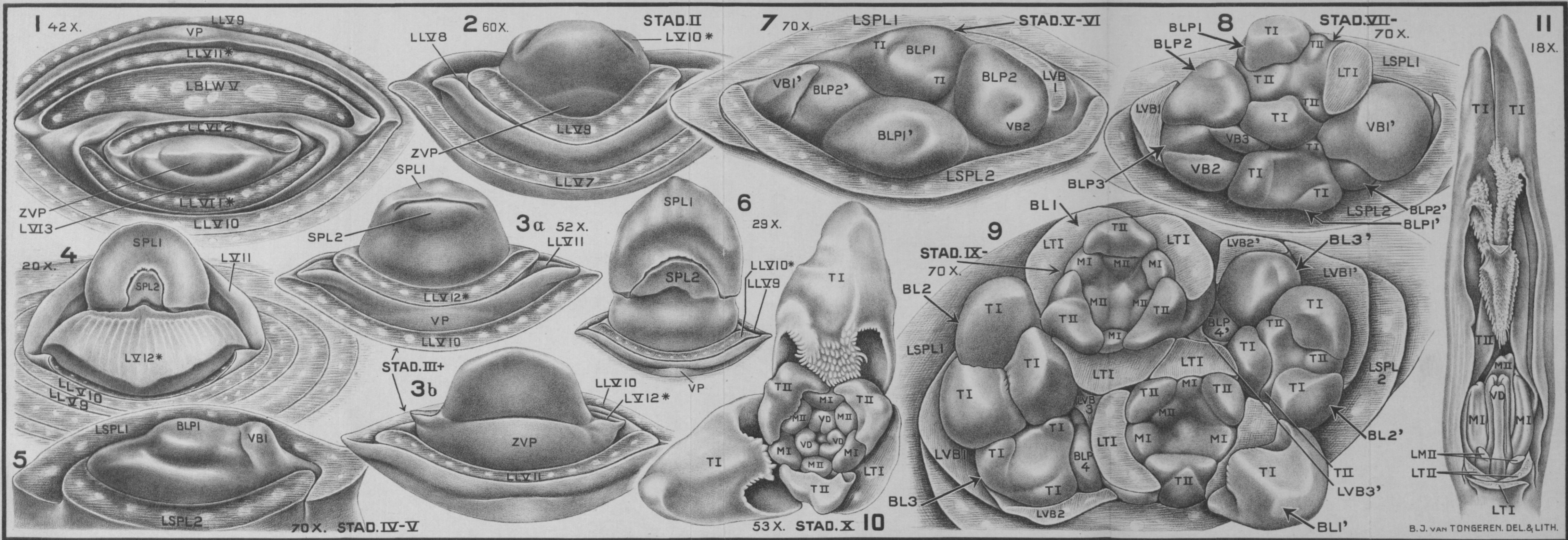
BL 1 enz.	1e bloem van de 1e serie, enz.	first flower of first series etc.
BL 1' enz.	1e bloem van de 2e serie, enz.	first flower of second series, etc.
BLP	bloemprimordium	flower-primordium
BLW	bloeiwijze	inflorescence
L	loofblad	foliage-leaf
L V 1	1e loofblad van de 5e bladserie	first foliage-leaf of 5th series
L V 11*	11e loofblad van de 5e bladserie, half-omlopend	11th foliage-leaf of 5th series, half-surrounding
LL	litteken loofblad	scar of foliage-leaf
LSPL	litteken spathablād	scar of spathe-leaf
LVB	litteken voorblad	scar of prophyll
M I	meeldraad van de 1e krans	stamen of the first whorl
M II	meeldraad van de 2e krans	stamen of the second whorl
SPL	spathablād	spathe-leaf
T I	bloemdekblad van de 1e krans	tepal of the first whorl
T II	bloemdekblad van de 2e krans	tepal of the second whorl
VB	voorblad	prophyll
VD	vruchtblad	carpel
VP	vegetatiepunt	vegetation-point
ZVP	zijvegetatiepunt	axillary vegetation-point

#### LITERATUUR

- ARBER, AGNES, 1925. Monocotyledons. Cambridge Botanical handbooks.
- BLAAUW, A. H., 1931. Orgaanvorming en periodiciteit van *Hippeastrum hybridum*. Med. v. h. Laboratorium v. Plantenphysiol. Onderzoek, No. 32.
- BREMEKAMP, C. E. B., 1937. Amaryllideen-Studien I. Ber. d. Deut. Bot. Gesellschaft, Bnd. 55, S. 401.
- CREASEY, L. B., 1939. *Callicore rosea* in its native habitat. *Herbertia* Vol. 6, p. 214.
- EICHLER, A. W., 1880. Ueber einige zygomorphe Blüten. Sitz. Ber. d. Gesellsch. naturforsch. Freunde, Berlin.
- GOEBEL, K., 1931. Blütenbildung und Sprossgestaltung. 2er Ergänzungsband zur Organographie der Pflanzen. Jena.

- HAECKEL, INGEBORG, 1930. Ueber Iridaceae. Flora N.F. Bnd. 25, Heft 1.
- HERBERT, W., 1837. Amaryllidaceae. London.
- HOOG, J. M. C., 1939. *Amaryllis Belladonna*, Linn. and *Hippeastrum equestre*, Herb. Gard. Chron. Vol. 106, p. 121.
- HUISMAN, EBELINE en HARTSEMA, ANNIE M., 1933. De periodieke ontwikkeling van *Narcissus Pseudonarcissus* L. Med. v. h. Lab. v. Plantenphysiol. Onderzoek, No. 38.
- IRMISCH, TH., 1850. Zur Morphologie der monokotylichen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin.
- KRELAGE, ERNST H., 1939. *Amaryllis Belladonna* Linn. and *Hippeastrum equestre* Herb. Gard. Chron. Vol. 106, p. 120.
- LUYTEN, IDA en v. WAVEREN, JOH. M., 1938. De orgaanvorming van *Leucojum aestivum* L. Med. v. h. Lab. v. Plantenphysiol. Onderzoek, No. 54.
- PAX and HOFFMANN, 1930. Amaryllidaceae. Engler and Prantl. Die natürl. Pflanzenfamilien, Bnd. 15.
- RÜTER, ELISABETH, 1918. Ueber Vorblattbildung bei Monokotylen. Flora N. F. Bnd 10, S. 193.
- SEALY, J. R., 1939. *Amaryllis* and *Hippeastrum*. Bull. of misc. inf. R. Bot. Gardens Kew, p. 49.
- UPHOF, J. C. TH., 1938. The history of nomenclature — *Amaryllis* (Linn.) Herb., and *Hippeastrum* (Herb.). Herbertia Vol. 5, p. 101.
- , 1939. Critical reviews of Sealy's „*Amaryllis* and *Hippeastrum*”. Herbertia, Vol. 6, p. 163.
- WEHRHAHN, H. R. 1931. Die Gartenstauden I. Berlin.





AMARYLLIS BELLADONNA L.

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