



Haalbaarheidsstudie voor de voorspelling van kiemrust en groeikracht van aardappelpootgoed

A. Veerman, P.C. Struik, A. Evenhuis, C.B. Bus & D. Bos



Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.
Sector AGV
Augustus 2005

Project 510193

© 2005 Wageningen, Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.

Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden vervoelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand, of openbaar gemaakt, in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, mechanisch, door fotokopieën, opnamen of enige andere manier zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Praktijkonderzoek Plant & Omgeving.

Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V. is niet aansprakelijk voor eventuele schadelijke gevolgen die kunnen ontstaan bij gebruik van gegevens uit deze uitgave.

Dit is een vertrouwelijk document, uitsluitend bedoeld voor intern gebruik binnen PPO dan wel met toestemming door derden. Niets uit dit document mag worden gebruikt, vermenigvuldigd of verspreid voor extern gebruik.

Dit onderzoek werd uitgevoerd in opdracht van het Hoofdproductschap voor Akkerbouw en werd financieel ondersteund door de Stichting Prof. Dr. J.M. van Bemmelenhoeve en door het Agrobiokon-onderzoeksprogramma.

Projectnummer: 510193

Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.

Sector AGV

Adres : Edelhertweg 1, Lelystad
: Postbus 430, 8200 AK Lelystad
Tel. : 0320-291111
Fax : 0320-230479
E-mail : info@ppo.dlo.nl
Internet : www.ppo.dlo.nl

Inhoudsopgave

pagina

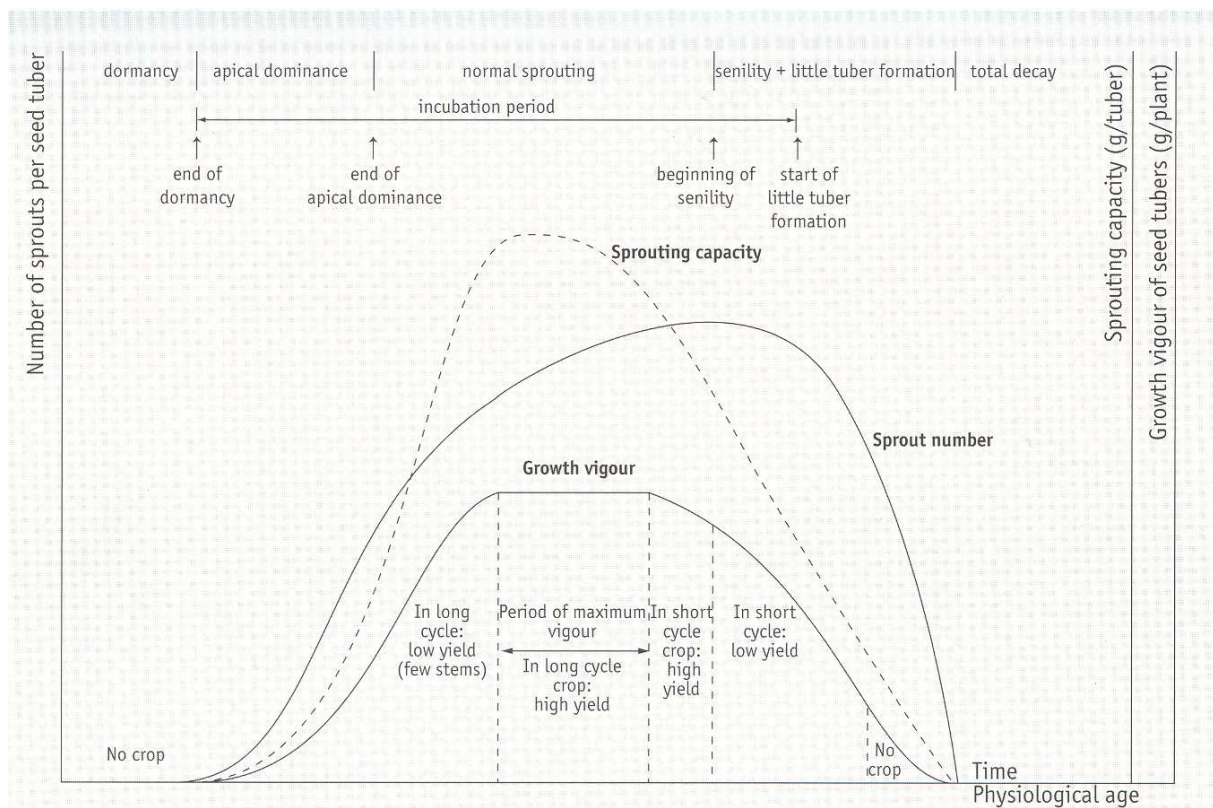
1	INLEIDING	6
1.1	Het belang van vitaliteit	6
1.2	Perspectief.....	7
1.3	Praktische probleemstelling.....	8
1.4	Wetenschappelijke probleemstelling	8
1.5	Aanleiding tot deze studie.....	9
1.6	Doelstellingen.....	9
1.6.1	Globaal	9
1.6.2	Specifiek.....	9
1.7	Afbakening	9
1.8	Leeswijzer.....	10
2	STAND VAN ZAKEN ROND DE KENNIS VAN KIEMRUST, GROEIKRACHT, AANTAL KIEMEN EN FYSIOLOGISCHE LEEFTIJD.....	11
2.1	Inleiding en achtergrond	11
2.2	Beschrijving en definities	11
2.2.1	Kiemrust	11
2.2.2	Groeikracht	13
2.2.3	Aantal kiemen.....	14
2.2.4	Fysiologische leeftijd	15
2.3	Indicatieve parameters en metingen	15
2.3.1	Kiemrust	15
2.3.2	Groeikracht	18
2.3.3	Aantal kiemen.....	19
2.3.4	Fysiologische leeftijd	20
2.4	Implicaties.....	21
3	INVENTARISATIE NIEUWE TECHNIEKEN	22
3.1	Moleculaire merkers	22
3.2	QTL	22
3.3	Transcriptomics.....	23
3.4	Proteomics	24
3.5	Metabolomics.....	24
3.6	Overig.....	25
4	CONCLUSIES	26
5	AANDACHTSPUNTEN VOOR DE TOEKOMST	27
6	BRONNENVERANTWOORDING.....	28
6.1	Trefwoorden.....	28
6.2	Referenties.....	28
6.3	Overige bronnen	31

1 Inleiding

1.1 Het belang van vitaliteit

De kwaliteit van een willekeurige partij pootaardappelen kan in twee hoofdbegrippen worden verdeeld: de gezondheid en de fysiologische vitaliteit. De gezondheid wordt bepaald door de mate van de aanwezigheid van ziekten en plagen die de kwaliteit of vitaliteit van het pootgoed kunnen verminderen, met als gevolg een geringere opbrengst, een geringere kwaliteit of geringere gezondheid van de nateelt. De fysiologische vitaliteit – het onderwerp van dit rapport – wordt gevormd door de fysiologische eigenschappen en prestaties zonder dat deze door de aanwezigheid van ziekten en plagen worden beïnvloed. In de mate waarin een partij als vitaal is aan te merken speelt het begrip groeikracht de hoofdrol. De groeikracht bepaalt in hoge mate het productievermogen van een gewas aardappelen in termen van zowel verse als droge opbrengst. Daarnaast is het aantal kiemen (= potentieel aantal te produceren stengels) een belangrijke eigenschap met grote invloed op de knolgrootteverdeling van de nateelt.

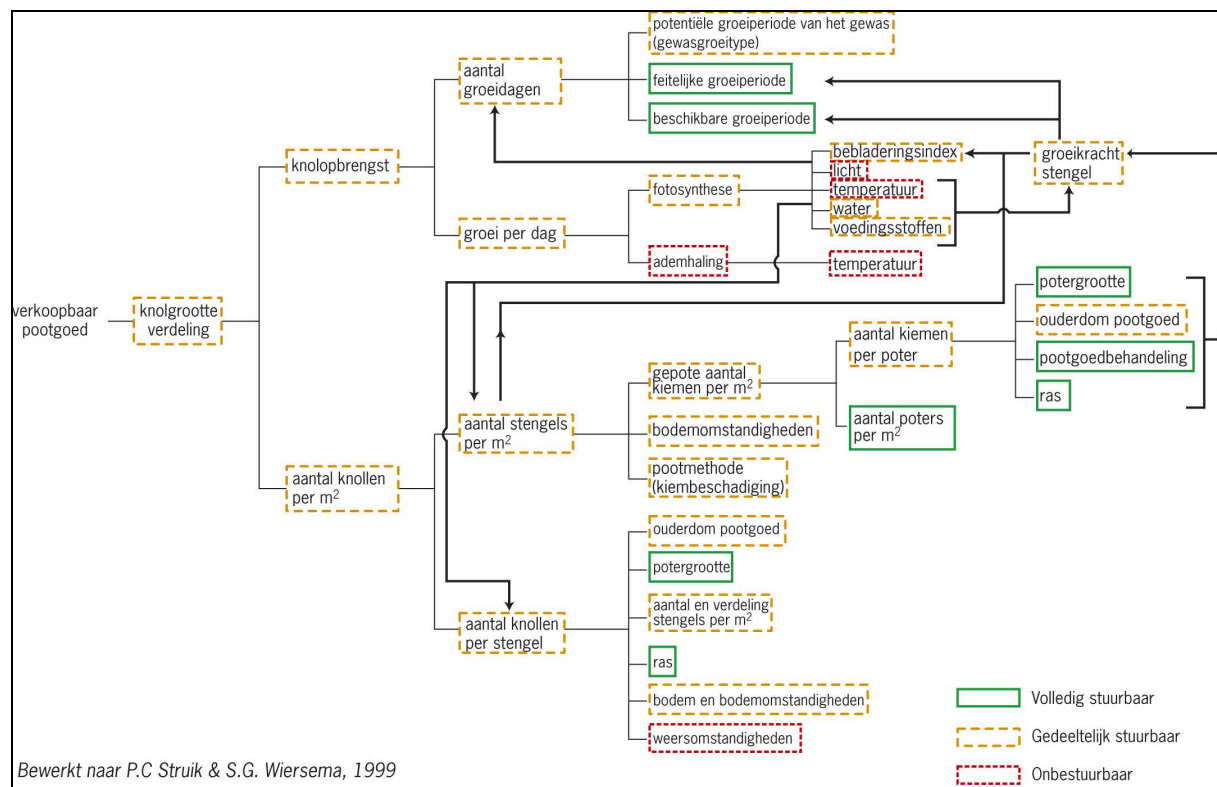
Groeikracht en het aantal kiemen worden in de eerste plaats sterk beïnvloed door de genetische eigenschappen, dat wil zeggen dat zij tussen rassen sterk kunnen verschillen. Daarnaast zijn groeikracht en aantal kiemen sterk gerelateerd aan de grootte en de ontwikkeling van de fysiologische leeftijd van de knollen. Zo kan tijdens de fase van kiemrust de aanwezige groeikracht nog niet tot expressie komen. De ontwikkeling van de fysiologische leeftijd wordt op haar beurt sterk beïnvloed door genetische eigenschappen en door de groei- en bewaaromstandigheden waaraan de knollen worden blootgesteld. (Figuur 1).



Figuur 1. Hypothetical scheme for the number of sprouts per seed tuber, the sprouting capacity of the seed tuber and its growth vigour, as functions of chronological or physiological age (Source: Struik & Wiersema, 1999).

Hoe groeikracht en aantal kiemen zich manifesteren in het veld en de opbrengst en sortering beïnvloeden wordt vervolgens nog medebepaald door vele andere beïnvloedbare en niet-beïnvloedbare factoren (bijvoorbeeld resp. potergrootte en de weersomstandigheden), zie Figuur 2.

De fysiologische kwaliteit van pootgoed is een belangrijke factor in het totstandkomen van een oogst van poot-, consumptie- of zetmeelaardappelen. Zij bepaalt in belangrijke mate de potentiële productie, de productie in de tijd (dus de haalbare opbrengst op een bepaald oogstmoment) en kwaliteit van een aardappelgewas en daarmee ook de bruikbaarheid en de waarde van het pootgoed voor de gebruiker.



Figuur 2. Factoren die knolaantal en -opbrengst en knolgrootteverdeling in een pootaardappelgewas beïnvloeden (bewerkt naar Struik & Wiersema, 1999).

1.2 Perspectief

Er zijn veel factoren die hun invloed tijdens de teelt en bewaring van aardappelen kunnen uitoefenen op de fysiologische kwaliteit. Een deel daarvan is dusdanig stuurbaar (bijvoorbeeld door bewaar temperatuur en samenstelling van de atmosfeer tijdens bewaring), dat daarmee een gerichte invloed kan worden uitgeoefend op deze eigenschappen. Met de introductie van tijdelijke kiemremmers die in pootgoed kunnen worden gebruikt ontstaat bovendien mogelijkheden tot sturing die voorheen niet mogelijk waren. Echter, om deze invloeden en sturingsmogelijkheden tot bedrijfszekere methodieken te ontwikkelen, is het een voorwaarde dat de invloed kan worden gedoseerd en afgestemd op de intrinsieke eigenschappen van een individuele partij aardappelen. Enerzijds kan dan het gewenste effect worden bereikt, anderzijds kan zo het risico op overdosering en het ontstaan van ongewenste (neven)effecten worden voorkomen. Het laatste is voor de bedrijfszekerheid van groot belang.

Het kunnen sturen zou het mogelijk maken veel beter in te spelen op de wensen van gebruikers van pootgoed in binnen- en buitenland en zou een belangrijke bijdrage leveren aan de afzetmogelijkheden en de waarde van de Nederlandse pootaardappelen. Het kunnen meten en karakteriseren van een partij is echter een voorwaarde om de in potentie aanwezige sturingsmogelijkheden optimaal te benutten en ze te ontwikkelen tot operationele systemen.

1.3 Praktische probleemstelling

Veel eigenschappen van aardappelknollen verschillen van ras tot ras, van jaar tot jaar en van partij tot partij en verschillen zelfs binnen partijen sterk van knol tot knol. Dat geldt ook voor de aan fysiologische leeftijd gerelateerde kiemrust, groeikracht en aantal kiemen. Deze eigenschappen worden bovendien sterk beïnvloed door de omstandigheden tussen loofdoding en het inschuren en door de bewaaromstandigheden, met name de temperatuur. Hoe deze eigenschappen van een individuele partij pootgoed worden gewaardeerd is afhankelijk van de (lokale) omstandigheden en teeltdoelen.

Dat de kiemrust, groeikracht en aantal kiemen verschillen tussen partijen aardappelen is een bekend gegeven. Hoe de eigenschappen zich per partij tijdens het groeiseizoen, tijdens de periode tussen loofdoding en inschuren, en tijdens de bewaarperiode ontwikkelen en hoe groot de verschillen tussen partijen zullen zijn valt echter met de huidige kennis in slechts beperkte mate te voorspellen voordat de eigenschappen zich manifesteren. Op het moment dat de eigenschappen zich manifesteren - of meetbaar worden - zijn de mogelijkheden om nog (bij) te sturen in de regel beperkt. De huidige mogelijkheden zijn voornamelijk gebaseerd op empirische relaties en kwalitatief van aard.

De voornaamste huidige mogelijkheden tot voorspelling vloeien voort uit bestaande inzichten over de rasverschillen, de invloed van het moment van loofdoding en oogst, de effecten van temperatuur en andere omgevingsfactoren tijdens het groeiseizoen, de invloed van grondsoort (zand vs. klei) en de invloed van de bewaar temperatuur. De voorspellingen zijn echter niet meer dan kwalitatief: het ene ras heeft een kortere te verwachten kiemrust dan het andere, op basis van een warm groeiseizoen of een warm seizoen voor inschuren wordt een kortere kiemrust verwacht dan in een koel seizoen. De bruikbaarheid van deze gegevens beperkt zich dan ook hoofdzakelijk tot (kleine) aanpassingen van de bewaar temperatuur aan met name rasverschillen, aangezien deze laatste over de jaren heen behoorlijk consistent zijn. Verfijningen van sturingsmogelijkheden (bijv. warmte- of koudeschokken, lichtbehandelingen) geven echter grote variatie in reactiepatronen tussen rassen te zien. De aanpassingen in de huidige bewaringsstrategieën vinden echter plaats op basis van een historie van ervaringsfeiten en niet op basis van een concrete voorspelling van de eigenschappen voor wat betreft het komende bewaar- en groeiseizoen. Dit zorgt er voor dat de aanpassingen zich afspeelen binnen een nog altijd grote bandbreedte van onzekerheid en onvoorspelbaarheid en dat bij de aanpassingen ruime veiligheidsmarges moeten worden gehanteerd. Het hebben van goede absolute indicaties (in termen van bijvoorbeeld graaddagen) is een voorwaarde om te komen tot een veel sterker partijspecifieke bewaring en voorbehandeling van het pootgoed. Pas met deze indicaties kan met diverse maatregelen gericht worden gestuurd in de richting van een optimaal stadium van kiemrust en groeikracht met het juiste aantal spruiten van een partij pootgoed, passend bij de lokale condities en de bestemming van de geplande teelt.

De urgentie van de ontwikkeling van de geschetste kennis en toepassingen is de laatste jaren flink gegroeid tegen de achtergrond van de ontwikkeling van de mogelijkheid tot tijdelijke kiemremming in pootgoed met behulp van Talent (werkzame stof carvon, Luxan BV).

1.4 Wetenschappelijke probleemstelling

Het centrale probleem – zowel praktisch als wetenschappelijk – is het gebrek aan meetbaarheid en voorspelbaarheid van (het verloop van) de kiemrust, de actuele en (het verloop van) de potentiële groeikracht en het (verloop van) potentieel aantal kiemen al voordat zij zich als zodanig manifesteren. Niet alleen in praktische, maar ook in wetenschappelijke zin vormen deze eigenschappen een complex spel: de ontwikkeling van de eigenschappen loopt niet synchroon en ze beïnvloeden elkaar. Zo valt het stadium van maximale groeikracht niet samen met het stadium van een maximaal aantal spruiten. Daarnaast beïnvloedt de groeikracht het aantal spruiten en ook de groeikracht daarvan: het aantal spruiten dat het uiteindelijk tot een volwaardige stengel brengt (Figuur 1). Er is behoefte aan parameters die de ontwikkeling van de eigenschappen kiemrust, groeikracht en aantal spruiten kunnen beschrijven. Dit levert minimaal de mogelijkheid om op partijniveau een relatief onderscheid te maken en om partijen een verschillende behandeling of bestemming te geven. Dit laatste krijgt echter pas een goede toepasbaarheid wanneer de parameters niet alleen een relatief onderscheid tussen partijen kunnen leveren, maar ook in staat zijn om een absolute vaststelling en voorspelling van (het verloop van) de kiemrust, groeikracht en potentieel aantal

kiemen te geven. Tenslotte moeten de relaties robuust genoeg zijn om ook de invloed van te nemen maatregelen (bijvoorbeeld aanpassing van de bewaar temperatuur) op de kiemrust en het verloop van de groeikracht en het potentiële aantal kiemen te voorspellen.

1.5 Aanleiding tot deze studie

Er is in binnen- en buitenland veel onderzoek gedaan op het terrein van de fysiologische vitaliteit van (poot)aardappelen. Dit heeft geleid tot een sterk verhoogd begrip van de concepten kiemrust, groeikracht en het potentiële aantal kiemen en van hoe zij zich globaal in de loop van de tijd ontwikkelen (Hoofdstuk 2). Er zijn echter nooit parameters gevonden die accurate voorspellers van de drie eigenschappen en hun verloop in de tijd bleken te zijn.

De voornaamste aanleiding voor een perspectievenstudie op dit moment zijn de grote ontwikkelingen die zich de laatste decennia op een aantal terreinen hebben voorgedaan. In de eerste plaats zijn veel meettechnieken verfijnder en gevoeliger geworden. In de tweede plaats zijn er veel nieuwe technieken beschikbaar gekomen die (grootschalige) metingen op het niveau van DNA en RNA (genetische informatie en activiteit van genen) en op het niveau van moleculen (eiwitten en andere metabolieten) mogelijk maken. In de derde plaats hebben grote ontwikkelingen plaatsgevonden op het terrein van het aanleggen en analyseren van zeer grote databestanden die met de nieuwe meettechnieken kunnen worden gevormd. Het zijn alle technieken die gebruikt kunnen worden voor diverse toepassingen. In hoeverre deze technieken een ingang bieden om kiemrust, groeikracht en het (potentieel) aantal kiemen van een partij aardappelen in een bepaald jaar te voorspellen is nog onduidelijk. Duidelijkheid verkrijgen over dit perspectief is dan ook het globale doel van deze haalbaarheidsstudie.

1.6 Doelstellingen

1.6.1 Globaal

De globale doelstelling is duidelijkheid te verkrijgen of de huidige beschikbaarheid van (onderzoeks)technieken voldoende perspectief biedt voor een succesvol uit te voeren project waarin een operationele voorspelling op partijniveau van kiemrust, groeikracht en aantal kiemen wordt ontwikkeld.

1.6.2 Specifiek

1. Het identificeren van parameters of technieken die perspectief bieden voor de ontwikkeling van absolute, kwantitatieve metingen en voorspellingen van respectievelijk de lengte van de kiemrust, de (potentiële) groeikracht en het potentiële aantal kiemen op partijniveau vanaf het moment van de oogst, inclusief te verwachten effecten van aan te leggen bewaarregimes of uit te voeren behandelingen met bijvoorbeeld carvon.
2. Van de geïdentificeerde parameters of technieken aangeven welke robuustheid ervan mag worden verwacht – of de mate van onzekerheid daarin –, met name voor wat betreft de voorspelbaarheid van na de oogst te hanteren bewaarregimes of van uit te voeren behandelingen.
3. In het geval van voldoende perspectief: het vaststellen van een globaal plan voor een vervolgproject waarin de geïdentificeerde potentieel bruikbare parameters tot operationele kennis worden ontwikkeld.

1.7 Afbakening

De haalbaarheidsstudie richt zich op de meetbaarheid en voorspelbaarheid van kiemrust, groeikracht en aantal kiemen van pootgoed. De voorspelling van de kiemrust is ook relevant voor de bewaring van consumptie- en zetmeelaardappelen, zij het dat uitgegroeide aardappelen andere eigenschappen hebben dan knollen die als pootgoed zijn geoogst. Het ligt echter voor de hand dat eventueel succes in pootgoed

ten aanzien van de voorspelling van kiemrust zich zal laten vertalen in een ook voor consumptie- en zetmeelaardappelen bruikbare toepassing.

De studie beperkt zich tot de haalbaarheid van meting, resp. voorspelling van kiemrust, van groeikracht en van aantal kiemen die het pootgoed (in potentie) bezit resp. op het moment van poten zal hebben.

Haalbaarheid van een voorspelling van opbrengst en sortering wordt in dit stadium niet inbegrepen. In de eerste plaats omdat op voorhand mag worden aangenomen dat er een nauwe relatie is tussen groeikracht en de haalbare opbrengst. In de tweede plaats is een voorspelling van de feitelijke opbrengst en sortering vele malen gecompliceerder door de grote invloed van de (weers)omstandigheden tijdens de teelt op onder andere de knolaanleg en –resorptie, omstandigheden die in hoge mate onvoorspelbaar zijn.

Het ontwerpen van operationele systemen die in potentie mogelijk worden met meting en voorspelling van kiemrust, groeikracht en aantal kiemen maakt geen onderdeel uit van deze studie, maar zal in een vervolgstudie kunnen worden uitgevoerd.

1.8 Leeswijzer

In hoofdstuk 2 zullen de begrippen (potentiële) kiemrust, groeikracht en aantal kiemen worden beschreven en gedefinieerd en zal de actuele stand van de kennis over deze begrippen worden samengevat. Tevens zal beschreven worden welke parameters tot dusver beschikbaar zijn en gebruikt worden om (een partij) aardappelen te beschrijven in relatie tot dezelfde drie begrippen.

In hoofdstuk 3 wordt een inventarisatie weergegeven van technieken die in aanmerking kunnen komen een rol te spelen in de verdere ontwikkeling van meet- en voorspellingsprotocollen. Per techniek zal aangegeven worden welke toepassingen mogelijk zijn. In hoofdstuk 4 wordt beschreven van welke technieken wordt geschat dat ze de haalbaarheid van de ontwikkeling van dergelijke protocollen wezenlijk dichterbij hebben gebracht.

2 Stand van zaken rond de kennis van kiemrust, groeikracht, aantal kiemen en fysiologische leeftijd

2.1 Inleiding en achtergrond

Na de aanleg van een aardappelknol maakt deze gedurende de groei en bewaring een aantal stadia door. Deze stadia worden vooral morfologisch beschreven aan de hand van het kiemgedrag van de knol. Eerst is er het stadium van de kiemrust, de knol wil dan normaal gesproken niet kiemen. Daarna volgt een fase van topspruitdominantie, waarbij slechts één of enkele kiemen uitgroeien. Later groeien meer kiemen uit die mettertijd meer de neiging hebben om te gaan vertakken. Nog later raakt de poter "versleten". Hij is dan het stadium van optimale prestaties voorbij en er worden dan zogenaamde haarspruiten gevormd of er worden – nog later – op de kiemen of direct op de knol nieuwe knolletjes gevormd. Na het poten worden dan geen of slechts een gering aantal stengels met bovendien weinig groeikracht gevormd. (Bodlaender et al, 1987, Van Loon, 1999; Struik & Wiersema, 1999). Struik & Wiersema (1999) maken bij de versleten poter onderscheid tussen een stadium dat aangeduid wordt met "senility" en een stadium dat "incubation" wordt genoemd. In het eerste geval worden veel vertakkende spruiten gevormd en een enkele kleine knol, in het tweede geval worden nog enkel kleine knollen gevormd op de moederknol.

Kiemrust, groeikracht en aantal kiemen (stengels) zijn eigenschappen die al gedeeltelijk vanaf het moment van knolaanleg gepredisponeren zijn. Ze veranderen tijdens de groei en bewaring, mede beïnvloed door de groei- en bewaaromstandigheden. De oogst is vooral in praktische zin een belangrijk moment: in de bewaring zijn de omstandigheden aanzienlijk meer controleer- en voorspelbaar dan in het veld. In fysiologische zin is het meer het moment van loofdoding dat de overgang vormt van groei- naar bewaarfase. Dit blijkt onder meer uit het werk van Van Ittersum (1992). Zolang de knol aan de moederplant zit is er een soort bufferende werking van de moederplant, deze verdwijnt zodra de binding wordt verbroken. Dit wordt o.a. geïllustreerd door het zeer geringe effect van temperatuur gedurende de groei ten opzichte van de grote werking van de temperatuur tijdens de bewaring.

De eigenschappen kiemrust, groeikracht en aantal kiemen staan in zoverre met elkaar in verband dat zij alle drie globaal volgens een vast patroon verlopen (Figuur 1) en dat tot op zekere hoogte de één voorwaardelijk is voor de manifestatie van de ander. Zo kan groeikracht zich niet (morfologisch) manifesteren wanneer de kiemrust nog niet is verstreken. Dat wil echter niet zeggen dat de (potentiële) groeikracht niet reeds in de eigenschappen van de knol ligt "opgesloten" op het moment dat zij nog niet kiemt. Daarnaast gedragen de eigenschappen zich op partijniveau in kwantitatieve zin zodanig verschillend in hun reacties op groei- en bewaaromstandigheden (Van Ittersum, 1992) dat zij voor de ontwikkeling van voorspellingen met operationele waarde als drie verschillende eigenschappen moeten worden beschouwd. Vooral de verschillen tussen rassen laten geen verband zien tussen de duur van kiemrust en incubatieperiode, of tussen de duur van de kiemrust en de snelheid van het verlopen van groeikracht.

In het onderstaande zullen de begrippen kiemrust, groeikracht en aantal kiemen en hun relatie met fysiologische leeftijd worden beschreven en gedefinieerd en zullen enige (praktische) implicaties worden beschreven. Vervolgens zal worden beschreven welke parameters tot dusver gevonden en gebruikt zijn om kiemrust, groeikracht en fysiologische leeftijd te beschrijven en te voorspellen.

2.2 Beschrijving en definities

2.2.1 Kiemrust

De kiemrust moet verstreken zijn om de groei van kiemen en het uitgroeien van een plant mogelijk te maken. Het begrip kiemrust wordt beschreven als de toestand van het pootgoed waarin het – ook onder daarvoor gunstige omstandigheden – geen kiemgroei vertoont (tenzij de kiemen niet levend zijn). Het

pootgoed “kan” dan niet kiemen (afgezien van extreme omstandigheden of ingrepen).

Er moet nadrukkelijk onderscheid worden gemaakt tussen kiemrust en kieming (kiemgroei). Kiemrust is de beschrijving van een fysiologische toestand, kieming is een morfologisch verschijnsel. Zowel de kiemrust als de kieming wordt beïnvloed door de omstandigheden, maar niet in gelijke mate. Dit heeft tot gevolg dat er tijdens de kiemrust geen kieming kan optreden, maar de afwezigheid van kieming – bijvoorbeeld bij koude bewaring – betekent niet noodzakelijk dat er sprake is van kiemrust.

Op het moment van potten moet vanzelfsprekend de kiemrust verstreken zijn om de vorming van kiemen en stengels mogelijk te maken. In het geval van teeltvervroeging door voorkiemen wordt – naast het feit dat de kiemrust verstreken moet zijn - doelbewust kiemgroei nagestreefd. Wanneer dit laatste niet het geval is wordt het verschijnsel kiemgroei over het algemeen als ongewenst beschouwd vanwege het vochtverlies dat kiemen veroorzaken en de ziektekundige risico's die de kiemen met zich meebrengen. De aanwezigheid van kiemen zorgt bovendien voor een versterkte ademhaling en een versnelde veroudering van het pootgoed. Hieruit blijkt dat kieming niet alleen één van de belangrijke eigenschappen is, maar ook een factor die invloed heeft op de groeikracht: in de groeikracht spelen dus poter en kiem beide een rol.

De beschrijving en definitie van kiemrust hierboven is een kwalitatieve. Het is het praktisch waarneembare verschijnsel van het onvermogen om kiemgroei te vertonen onder voor kiemgroei gunstige omstandigheden. Het geeft een momentane fysiologische toestand van het pootgoed aan. Burton (1989) noemt de term endodormancy, endogene kiemrust. Dit laatste komt overeen met het begrip “true dormancy” die het gevolg is van intrinsieke eigenschappen. Daarnaast kan er sprake zijn van enforced dormancy, waarbij als gevolg van de omstandigheden geen kieming optreedt (Struik & Wiersema, 1999), zoals bij het al genoemde voorbeeld van een lage bewaartemperatuur.

In zowel onderzoek als praktijk gaat het in de regel ook om de kwantitatieve component: de duur van de kiemrust. Burton (1989) definieert de duur van de endogene kiemrust als de periode tussen initiatie van de knol en het eind van de kiemrust is de kiemrustduur (Burton, 1989). Dit is echter een weinig praktische maat. Hieraan kan worden tegemoet gekomen door de tijd tussen planten en spruitvorming op de nieuw gevormde knol te gebruiken (Cho, et al., 1983; Harris, 1992). Echter, meestal wordt met kiemrustduur bedoeld de tijd tussen loofverwijderen, of de oogst, en het begin van spruiten van de knol (Struik & Wiersema, 1999). Het begrip kiemrustduur wordt dus door diverse auteurs verschillend gedefinieerd. In de praktijk wordt de duur van de kiemrust vrijwel altijd gedefinieerd als de periode die verstrijkt tussen de oogst en de aanvang van de kiemgroei.

De mate waarin de knollen in kiemrust zijn, bleek ook in onderzoek van Van Ittersum (1992) gedurende het groeiseizoen en de bewaarperiode te variëren, dit wordt door hem aangeduid met kiemrustintensiteit.

De “European Association for Potato Research” (EAPR) stelde de volgende definities voor (Harris, 1992; p 658):

- Kiemrust (dormancy): de fysiologische status van de knol waarbij spruitgroei niet optreedt, zelfs als de knol wordt geplaatst in voor spruitvorming ideale omstandigheden (donker, temperatuur 15 – 20 °C, RV = circa 90 %).

Bij de kiemrust periode wordt door de EAPR (Harris, 1992) onderscheid gemaakt tussen:

- Rustperiode (rest period): geen kieming van de spruiten ook al wordt de knol in optimale omstandigheden geplaatst voor spruiten.
- Echte kiemrust (dormant period of true dormancy): periode opvolgend aan de rustperiode, waarbij geen kieming plaats vindt bij suboptimale omstandigheden. De periode eindigt als 80 % van de knollen spruiten hebben van 3 mm of meer.

De kiemrustduur is afhankelijk van het ras en de omstandigheden (met name de temperatuur) tijdens de groeiperiode en de bewaring. Rassen reageren echter verschillend op deze omstandigheden (Burton, 1989, Struik & Wiersema, 1999). De verschillen tussen partijen van hetzelfde ras van verschillende herkomst kunnen meerdere weken tot zelfs maanden bedragen en daarmee dus relevant voor te nemen beslissingen over bewaring en de bestemming van het pootgoed (Struik & Wiersema, 1999). Kiemrustduur en snelheid van fysiologische ontwikkeling, samen met bewaarduur en doel van de teelt bepalen de optimale bewaartemperatuur. Ook binnen een partij treden tussen knollen grote verschillen. Deze verschillen hebben een relatie met knolgrootte, maar ook bij gelijke knolgrootte zijn de verschillen groot, dit staat onder meer in relatie tot de positie van de knol aan de stengel (Van Ittersum & Struik, 1992).

Van Ittersum (1992) vond een zeer betrouwbare interactie tussen jaar, locatie en ras als het gaat om

kiemrustduur gemeten in dagen na loofverwijderen (Van Ittersum, 1992).

Het moment van loofvernietiging heeft effect op de kiemrustduur (gerekend in dagen na initiatie). Wordt een gewas jong gerooid dan zal de kiemrust in de bewaring lang zijn. Wordt een gewas laat gerooid dan zal de kiemrust in de bewaring korter zijn. Echter chronologisch zullen de knollen van het vroeg gerooid gewas eerder uit kiemrust zijn dan die van het later gerooid gewas (Struik & Wiersema, 1999). Coleman & King (1984) vonden dat latere loofdoding een verlenging van de kiemrustduur (waarschijnlijk gerekend vanaf het moment van loofverwijderen) tot gevolg had. De tijd tussen loofvernietiging en rooien heeft een effect op fysiologische leeftijd door het temperatuursverloop in deze fase (Van Ittersum, 1992).

Hoge stikstofgift, hoge temperatuur, lage lichtintensiteit en lange fotoperiode tijdens de knolgroei kan de kiemrustduur beïnvloeden. De effecten waren meestal klein en niet altijd in dezelfde richting. Hoge stikstofgift verkorte de kiemrustduur met een week. Bij hoge temperatuur, en dagverlenging was er sprake van een rasafhankelijk effect in omvang en richting (Van Ittersum, 1992). Het effect van dagverlenging is zeer discutabel. De kiemrustduur werd verkort indien het gewas was gegroeid onder warme omstandigheden, op een lichte grond, bij weinig bodemvocht en bij lage N bodemvruchtbaarheid (Wiersema, 1995 a; Struik & Wiersema, 1999). Stikstof kan dus onder verschillende omstandigheden verschillende effecten veroorzaken. Het effect van lichtintensiteit op kiemrustduur lijkt verwaarloosbaar en het effect van regenval, en daarmee op knolaanleg en vervolgens op kiemrustduur is onvoldoende onderzocht (Struik & Wiersema, 1999).

Gebrek aan zuurstof (laag O_2 niveau) in de knol zou het einde kunnen induceren van de kiemrust, maar dan is deze opgeheven voor alle ogen tegelijk, terwijl normaal de kiemrust het eerst voorbij is voor de jongste knop en vervolgens voor de oudere knoppen, tenminste als de eerste kiemen niet de uitgroei van de andere kiemen verhinderen (Burton, 1989). Daarnaast stelt Burton (1989) dat het effect van de reductie van het zuurstofgehalte de balans zowel in remmende als in bevorderende richting kan doen omslaan, afhankelijk van de staat van het evenwicht op het moment dat de reductie optreedt (Tabel 12.18, Burton, 1989).

Voorals geen remmende stoffen meer aanwezig zijn dan heeft een laag O_2 -gehalte eerder een negatief dan een positief effect op kiemgroei. CO_2 zou spruitgroei bevorderen, tenminste als het CO_2 -gehalte in de bewaring niet hoger is dan 3-5 % (tabel 12.17; Burton 1989). De fysiologische basis voor het effect van O_2 en CO_2 op kiemrust ontbreekt (Coleman, 1987).

Van Ittersum gebruikte 6-benzylaminopurine om de kiemrust te breken, het kan ook met diverse andere chemische behandelingen, zoals Ethylbromide, bromine, ammonia, petrol, CCl_4 , en Ethyleen-di-chloride, ethyleen, CS_2 , etc. Een eenduidige verklaring voor de werking kan echter niet worden gegeven (Burton, 1989).

2.2.2 Groeikracht

Groeikracht is het begrip dat het (potentiële) vermogen van een pootaardappel beschrijft om in zo kort mogelijke tijd planten te produceren die zorgen voor een gesloten gewas om daarmee volledige lichtonderschepping en maximale productie per hectare per dag te bereiken. De groeikracht hangt sterk samen met de fysiologische leeftijd van het pootgoed en kent globaal het verloop van een optimumcurve. Van der Schild (1987) definieert groeikracht als het vermogen van de knol om onder gunstige groeiomstandigheden snel te kiemen en een plant te vormen. Struik & Wiersema (1999) definiëren groeikracht of "growth vigour" van een pootaardappel als de potentie om een goed ontwikkelde plant te vormen in een reële tijdsperiode, uitgedrukt in gram droge stof per plant. Er zijn meer definities in soortgelijke termen en ze hebben gemeen dat ze in kwalitatieve termen zijn gesteld. De afhankelijkheid van de omstandigheden maakt dat er geen kwantitatieve eenduidigheid is over de invulling van het begrip groeikracht. Dientengevolge is er ook geen eenduidige standaardisatie in onderzoeksmethodologie voor de vaststelling van groeikracht.

Groeikracht kan uitgedrukt worden in verschillende parameters. Elk van deze parameters lijkt te reageren volgens een optimumcurve als ze afgezet wordt tegen de bewaarduur (Bodlaender, et al., 1987):

- spruitkiemingscapaciteit: spruitgroei in gewichtseenheid per knol, in een standaard biotoets
- snelheid waarmee het gewas boven de grond komt
- percentage opgekomen poters
- snelheid waarmee het gewas het veld sluit
- potentieel aantal stengels per poter
- lengte van de stengels

- maximum LAI
- maximum totaal drooggewicht
- aantal knollen
- knolopbrengst

Na het verstrijken van de kiemrust neemt de groeikracht – uit te drukken in verschillende parameters – dus toe. Naarmate de potter ouder wordt is er sprake van een afnemende toename van de groeikracht totdat een plafond bereikt wordt. Deze maximale groeikracht kan gedurende kortere of langere tijd in stand blijven. Uiteindelijk neemt de groeikracht bij het ouder worden weer af. Dit patroon is in kwalitatieve zin uniform. De niveaus die bereikt worden verschillen echter van ras tot ras, van jaar tot jaar en worden beïnvloed door het milieu. Groeikracht wordt daarnaast beïnvloed door de fysiologische leeftijd van de potter, (herhaald) afkiemen, te koude bewaring, aantasting door zilverschurft en door onbedoelde herbicidenbespuiting (Van Loon, 1999).

Naarmate de gewaseigenschap waar naar gekeken wordt later in het groeiseizoen ligt zal het effect van groeikracht bij het uitschuren meer en meer overschaduw worden door weersomstandigheden, veldcondities, en het nemen van teeltmaatregelen.

Zoals gezegd is groeikracht en de verandering daarvan niet constant in de tijd. Het merendeel van de Nederlandse pootgoedrasen heeft na bewaring bij een temperatuur van 4-6 °C een maximale groeikracht in de periode tussen begin april en half mei (Van Loon, 1999). Fysiologische leeftijd is volgens een optimum curve gecorreleerd met groeikracht (Bodlaender, 1987). Dit betekent dat het optimale moment met betrekking tot groeikracht om een partij aardappelen te poten, afhankelijk is van de fysiologische leeftijd. Het bepalen van de fysiologische leeftijd of het voorspellen van de groeikracht kan bijdragen tot de juiste beslissing over het poten van aardappelen. Daarnaast is van belang in hoeverre door het variëren van de bewaartemperatuur gezorgd kan worden dat er een optimale groeikracht gerealiseerd wordt op het moment van poten.

Een complicerend gegeven is de wetenschap dat wanneer een knol eenmaal is gekiemd niet alleen de fysiologische leeftijd van de knol van belang is, maar dat ook de kiem een eigen fysiologische conditie heeft, die door de (bewaar)omstandigheden wordt beïnvloed (Struik & Wiersema, 1999).

2.2.3 Aantal kiemen

Als derde intrinsieke eigenschap is er het potentiële aantal te vormen kiemen en daarmee samenhangend het potentiële aantal te vormen stengels en knollen. Ook het aantal te vormen kiemen en stengels hangt sterk samen met de fysiologische leeftijd en doorloopt een optimumcurve, echter niet dezelfde als de groeikracht. Groeikracht en het potentiële aantal stengels zijn dus geen samenvallende begrippen en ook niet volledig gecorreleerd. Het aantal te vormen kiemen wordt bovendien sterk beïnvloed door de opeenvolging van bewaaromstandigheden (vooral temperatuur) waaraan de knollen in verschillende stadia van fysiologische leeftijd worden blootgesteld (Struik & Wiersema, 1999).

Het (potentieel) aantal kiemen in relatie tot het voortschrijden van de fysiologische leeftijd is voornamelijk slechts kwalitatief beschreven. De grote invloed van ras, groei- en bewaaromstandigheden maken kwantitatieve resultaten vaak exemplarisch van aard. Slechts wanneer het werk met hetzelfde ras voldoende vaak is uitgevoerd onder enigszins vergelijkbare omstandigheden, levert het een zekere “empirische voorspellingskracht”. Dit laatste is van toepassing op de invloed van pottergrootte en die van een lage bewaartemperatuur. Naarmate knollen groter zijn hebben ze een grotere groeikracht, zullen ze minder snel versleten zijn en zullen ze meer kiemen vormen. Naarmate knollen langduriger bij een lage temperatuur (4 °C) worden bewaard, wordt de kieming uitgesteld. Op het moment van kieming zal de topspruitdominantie verder afgenomen zijn en zullen er zich meer kiemen ontwikkelen (Beukema & Van der Zaag, 1990). Dit is een consistent optredend verschijnsel. Het is zodanig “bedrijfszeker” dat er in de huidige praktijk al gebruik van gemaakt wordt.

Een complicatie in zowel praktijk als in onderzoek is dat de gewasparameters waarop het aantal kiemen vooral invloed heeft, nl. het aantal te vormen stengels en het aantal te vormen knollen, ook sterk worden beïnvloed door de lokale (weers)omstandigheden na het poten. Wanneer de omstandigheden na het poten slecht voorspelbaar zijn, zal de voorspelling van het aantal te vormen stengels en knollen uit het (potentieel) aantal kiemen dan ook gebrekkig blijven. Een voorspelling van aantal stengels en aantal knollen zal dan in ieder geval niet meer dan een globale voorspelling kunnen zijn die voor een groot deel gebaseerd is op

empirische informatie.

Net als voor kiemrust en groeikracht is er geen sprake van een gestandaardiseerde test die een goede basis lijkt voor het beschrijven van verschillen tussen partijen.

2.2.4 Fysiologische leeftijd

Het begrip fysiologische leeftijd is geen kneieigenschap die zich als zodanig zichtbaar manifesteert. Het is een beschrijving van de fysiologische toestand van de knol waaruit voortvloeit hoe kiem- en stengelgroei zich manifesteren. Een beschrijving of meting van de fysiologische leeftijd vindt dan ook veelal plaats op basis van hoe de hierboven besproken eigenschappen kiemrust en groeikracht zich zowel kwalitatief en kwantitatief manifesteren, al dan niet onder geconditioneerde omstandigheden. Schattingen of metingen van fysiologische leeftijd worden gebruikt als verklarende factor in de groei van gewassen of als voorspeller van kiemrust en groeikracht van aardappelknollen.

Het ontwikkelingsstadium van een pootaardappel, gerelateerd aan de fysiologische leeftijd, wordt over het algemeen beschreven in morfologische termen. Eerst is er een fase van kiemrust, gevolgd door het stadium van topspruitdominantie, vervolgens "normale" kieming en tenslotte een fase waarin het pootgoed versleten raakt en tenslotte onderzeeërs vormt (Bodlaender et al., 1987, Van Loon, 1999). Struik & Wiersema (1999) voegen hieraan een stadium van normale kieming met meerdere vertakkende spruiten toe. Zij maken tevens onderscheid tussen seniliteit en incubatie, resp. een stadium met veel en sterk vertakkende spruiten met daarop de vorming van een enkele knol en een stadium waarbij er direct op de knol dochterknolletjes worden gevormd.

Fysiologische leeftijd geeft volgens Bodlaender (1987) aan in welk ontwikkelingsstadium de knol zich bevindt. Reust (1986) omschrijft fysiologische leeftijd als de fysiologische status van de knol die de productiecapaciteit beïnvloedt. Fysiologische leeftijd is de resultante van chronologische leeftijd en omgevingscondities. Een betere definitie van fysiologische leeftijd luidt dan ook: Het ontwikkelingsstadium van de knol, welke verandert tijdens toenemende chronologische leeftijd, afhankelijk van groei- en bewaaromstandigheden (Struik & Wiersema, 1999). De concretisering van het begrip fysiologische leeftijd vindt echter plaats in termen van de eerder besproken eigenschappen kiemrust, groeikracht en aantal kiemen.

Het hele proces van kiemrust tot onderzeeërvorming kost een zekere tijd. Factoren die de snelheid van fysiologische veroudering beïnvloeden zijn ras, knolmaat, bewaaromstandigheden, bewaarduur, knolbehandeling (afspruiten, snijden, chemie, voorkiemen), groeiomstandigheden, mate van knolfrijping bij de oogst (Struik & Wiersema, 1989).

2.3 Indicatieve parameters en metingen

2.3.1 Kiemrust

2.3.1.1 Morfologisch

De mate waarin de knollen in kiemrust zijn, bleek in onderzoek van Van Ittersum (1992) gedurende het groeiseizoen en de bewaarperiode te variëren, dit wordt door hem aangeduid met kiemrustintensiteit. Hierop gebaseerd werd een biotoets ontwikkeld waarbij ogen gedompeld werden in verschillende concentraties van 6-benzylaminopurine, een rustbrekende stof. Naarmate de knol meer of minder diep in rust was werden er in verschillende mate spruiten gevormd. Met de methode zou de kiemrustintensiteit gemeten kunnen worden en daarmee de resterende kiemrustduur geschat. De methode bleek echter zeer gevoelig voor veranderingen in uitwendige omstandigheden (Van Ittersum, 1992).

Gedurende de kiemrust veranderen de knoppen van onrijp geoogste knollen niet in aantal bladprimordia en lengte. De kiemrust en het einde ervan kan dus met behulp van het aantal bladprimordia niet worden gekwantificeerd resp. worden voorspeld (Van Ittersum, 1992). Gedurende de bewaring worden na het verstrijken van de kiemrust blad- en bloemprimordia gevormd (Struik & Wiersema, 1999).

Van Ittersum (1992) heeft ook studie verricht naar het verschil in kiemrust binnen partijen. Verschillen in kiemrustduur van knollen binnen een partij werden voldoende gekarakteriseerd door een plaatsparameter van 80% kieming te nemen en een spreidingsparameter uitgedrukt in tijdsduur tussen 10 – 90 % kieming.

2.3.1.2 Cytologisch

Burton (1989) suggereert dat tijdens de knolinitiatie er een overgang plaatsvindt, waarbij de biologische balans in het stolonuiteinde verschuift van een situatie van lengtegroei naar laterale groei, celexpansie en uiteindelijk het stoppen van celdelingen. Het metabolisme verandert de balans van een situatie waarbij de groei voorkomen wordt, naar een situatie waarbij groei mogelijk is.

In een aardappelgroei punt zijn de cellen op een duidelijk georganiseerde manier gerangschikt. In het midden liggen de initiaalcellen. Er liggen enkele lagen initiaalcellen boven elkaar. Deze initiaalcellen zijn de moedercellen voor de meristeemcellen die langs alle kanten in een plat vlak worden afgesplitst. Per cellaag zijn de cellen sterk verwant, terwijl die verwantschap er niet is tussen de cellagen. De cellen staan onderling met elkaar in verbinding via plasmodesmata. Van der Schoot (1993) veronderstelt dat tijdens de kiemrust de uitwisseling van informatie (wellicht metabolieten) via de plasmodesmata algemeen en ongericht is. Met andere woorden: elke cel krijgt alle informatie en kan zijn specifieke taak tijdens het spruitvormingsproces niet uitvoeren, omdat de cel niet in staat is de juiste informatie te selecteren. In een latere fase van de kiemrust wordt de informatie meer georganiseerd verstuurd, zodat elke cel afzonderlijk gestuurd wordt in een bepaalde richting. Het kan ook zijn dat sommige verbindingen wegvallen, waardoor bepaalde informatie bepaalde cellen niet meer bereikt. Ook dan is er sprake van gerichte sturing van die specifieke cellen. Combinaties van cellen kunnen op deze manier gestuurd worden om samen een jong blad te gaan vormen. Door het proces van ongerichte naar gerichte informatie voorziening te blokkeren of te stimuleren kan er voor gezorgd worden dat de kieming geremd wordt, of juist geactiveerd wordt. De onderlinge processen worden echter nog niet begrepen.

2.3.1.3 Hormonaal

Als remmende substanties voor spruitgroei worden beschreven een op salicylzuur gelijkende stof, absciscinezuur en een nog onbekende stof. Waarbij de laatste twee het meest remmend zijn (Holst, 1971; Burton, 1989). Dit wordt echter door Burton verworpen. Exogeen toegediende ABA kan de spruitgroei remmen, maar leek geen effect te hebben op kiemrustduur (Van Es & Hartmans, 1969; Burton, 1989). De absciscinezuur (ABA) concentratie neemt toe na knolvorming en is het hoogst midden in de kiemrustperiode. De gehalten dalen sterk bij het doorbreken van de kiemrust. Juist in die periode stijgt het GA gehalte van de knol (Van der Plas, 1987; Harris, 1992). In de literatuur is geen drempel beschreven waaronder de ABA concentratie moet zakken om spruiten mogelijk te maken. ABA is een belangrijke component van het "inhibitor- β -complex" (Coleman, 1987). ABA concentraties nemen sterk toe bij loof verwijdering en daarmee ook het prolinegehalte. Het prolinegehalte was niet gecorreleerd met verandering in de kiemrustduur of de initiatie van spruiten (Coleman & King, 1984). Suttle (1995) beschrijft een experiment waarin gesuggereerd wordt dat de afname van ABA gehalte geen voorwaarde is voor het doorbreken van de kiemrust en het begin van de spruitgroei. Dit wordt bevestigd door Biemelt et al. (2000). Het ABA gehalte van de knollen nam af gedurende de bewaring. Deze afname bleek echter niet gecorreleerd met het kiemgedrag van de aardappel. Op basis hiervan werd geconcludeerd dat verandering in ABA-gehalte niet verantwoordelijk is voor het doorbreken van de kiemrust (Biemelt, et al., 2000). Gibberelinen, in het bijzonder GA-3, worden beschreven als groeibevorderaars (Burton, 1989). De duur van de kiemrust wordt mogelijk gereguleerd door gibbereline. Het GA-gehalte was het laagst tijdens "diepe rust" en ging sterk omhoog vlak voordat de rust doorbroken werd. Bij het begin van de kieming is er een afname van het GA gehalte en een toename van het auxine gehalte. De verhouding tussen IAA en GA bepaalde de mate van apicale dominantie. Het aantal spruiten was gerelateerd aan het kwadraat van het quotiënt van IAA en GA aldus Lindblom.

Mogelijk dat de verhouding tussen hormonen, m.n. GA en ABA, een indicatie kan zijn in hoeverre kiemrust verstreken is en wellicht kan daaruit het moment voor optimale kiemkracht berekend worden.

Claassens (2002) veronderstelt dat de ontwikkelingsprocessen die ten grondslag liggen aan initiatie van de kiemrust en het breken van de kiemrust min of meer tegengestelde processen zijn, waarbij gekeken werd naar hormoon-, koolhydraat- en metabolietenniveaus. Een aanwijzing hiervoor is het GA-niveau dat nodig is om de kiemrust te breken. Tijdens initiatie van kiemrust zijn steeds hogere niveau's nodig en tegen het eind kan met lagere niveaus volstaan worden. Overigens geeft Claassens (2002) ook aan dat bij het doorbreken van de kiemrust met GA of ethanol andere processen gaan optreden dan bij "spontane" kieming en dat ze moeilijk kunnen dienen als model om processen te bestuderen die samenhangen met natuurlijke kieming (Tabel 6.2 & 6.3).

Dosis-responsstudies met cis-zeatine toonden aan dat de gevoeligheid van de aardappelknol voor het breken van de kiemrust met deze stof toenam met een langere bewaring. Het gebruikte ras was 81 dagen in kiemrust, waarna deze langzaam afnam totdat na 165 dagen geen kiemrust meer over was. In de bewaring nam het niveau van cis-zeatine de eerste 25 dagen snel toe, maar bleef daarna min of meer constant. Het niveau van cis-zeatineriboside bleef gedurende de hele bewaring constant (Suttle & Banowetz, 1999). Analyse op cis-zeatine of cis-zeatineriboside niveaus geeft waarschijnlijk geen aanknopingspunt bij de beoordeling of kiemrust voorbij is en wat de mate van groeikracht is. Een biotoets om de mate van gevoeligheid van de knol te bepalen voor cis-zeatine en daaraan groeikracht te relateren lijkt mogelijk, maar zal bewerkelijk en tijdrovend zijn.

2.3.1.4 Enzymatisch

Een lage DAB – peroxidase activiteit en verminderde (diminution) catalase activiteit tijdens de kiemrust zou kunnen leiden tot verhoogde niveaus van H₂O₂ waardoor (speculatie) de kiemrust zou worden doorbroken (Rojas-Beltran et al., 2000).

Meristemen die in rust zijn vertonen een lage RNA activiteit, het begin van spruitgroei laat een toename zien van transcriptionele activiteit. Een toename van DNA – methylatie kon waargenomen worden 100 tot 140 dagen na de oogst wat suggereert dat de transcriptionele activiteit zeer specifiek is voor het doorbreken van de kiemrust (Law & Suttle, 2000).

In de literatuur is weinig beschreven over het suiker- en zetmeelmetabolisme tijdens de kiemrustbreking en spruitgroei (Claasens, 2002). Het enzym ADPglucose-pyrofosforylase (AGP-ase) is betrokken bij de synthese van zetmeel. Zetmeelfosforylase (STP) kan betrokken zijn bij zowel synthese als afbraak van zetmeel en amylase bij de afbraak van zetmeel. AGP-ase vertoonde, zoals verwacht mocht worden, een grote activiteit tijdens knolvorming en nam daarna af. Voordat zichtbare spruitgroei optrad nam de activiteit toe, maar deze kon alleen histochemisch aangetoond worden. De amylase-activiteit volgde ongeveer hetzelfde patroon als AGP-ase. De STP activiteit was hoog tijdens de knolvorming en nam tijdens de kiemrust af en bleef daarna op een constant niveau. Claasens (2002) concludeert dat AGPase activiteiten één van de eerste fysiologische kenmerken is die het doorbreken van de kiemrust aankondigen.

Genexpressiestudies met AGPase S promotor gekoppeld aan het luciferase-reporter-gen liet een duidelijk grotere activiteit zien in spruitende knollen dan tijdens de kiemrust. Overigens werd dit werk uitgevoerd aan getransformeerde microknollen, onduidelijk is in hoeverre er een goede relatie bestaat met de praktijk. Tijdens de knolvorming vindt een verandering plaats in de afbraak van sucrose, waarbij het enzym invertase plaats maakt voor sucrose synthase (susy). Aan het eind van de kiemrustperiode wordt glucose-1-fosfaat waarschijnlijk omgezet in sucrose. Sucrose wordt vervolgens gebruikt in de groeiende spruit (Claasens, 2002).

Wordt de kiemrust geforceerd doorbroken dan volgt daarop dat chromatine zeer effectief de RNA-synthese stimuleert. De conclusie is dat het genoom van een in kiemrust zijnde knop grotendeels geremd is (Tuan & Bonner, 1964; Harris, 1992).

Het einde van de kiemrust ging gepaard met een toename van de aminozuur- en eiwitsynthese. Apelbaum suggereerde dat het ornithine decarboxylase enzym een betrouwbare indicator zou kunnen zijn voor de fysiologische leeftijd van de poter (Bodlaender, 1987).

Suttle (Internet, 2002) veronderstelt dat de kiemrust een gevolg is van een remming van celdeling van cellen in de meristemen. Bij hervatting van de groei volgt dan een enorme DNA synthese.

Groei van de spruit gaat gepaard met afbraak van zetmeel in suikers, waarbij het enzym α -amylase betrokken is. Dit wordt hormonaal gestuurd vanuit de spruit (Hemberg, 1985; Harris, 1992). In hoeverre er al toename van dit enzym is tijdens de bewaring die in relatie kan worden gebracht met potentiële kiemkracht wordt niet beschreven. In Duits onderzoek konden geen veranderingen in zetmeel afbrekende enzymen worden gevonden voor de zichtbare groei van spruiten. Hieruit werd geconcludeerd dat zetmeelafbraak geen voorwaarde is voor initiatie van spruitvorming. Na het begin van spruiten nam de activiteit van beta-amylase tweevoudig toe en alpha amylase activiteit nam toe met 30 % (Biemelt, et al, 2000).

2.3.1.5 Metabolisch

De rijpheid van de knol ten tijde van de oogst speelt een rol bij de gehalten in sucrose en reducerende suiker (glucose + fructose). Vooral in jonge knollen is het gehalte reducerende suikers hoog (Van Es & Hartmans, 1986; Harris, 1992; p. 691). Het gehalte aan reducerende suikers leek geen effect hebben op

kiemrust en spruiten, maar alleen gecorreleerd te zijn met de bewaar temperatuur bij drie Canadese rassen (Coleman & King, 1984). In hetzelfde onderzoek werd een negatieve correlatie aangetoond tussen sucrose gehalte en kiemrustduur, maar er werd geen causaal verband vastgesteld tussen sucrose gehalte en fysiologische leeftijd (Coleman & King, 1984).

Andere inhoudstoffen die een rol kunnen spelen bij het beëindigen van de kiemrustduur zijn ascorbinzuur, dat in de geogste knol in gehalten aanwezig is die het groeibevorderende effect van beta-indolazijnzuur kan remmen. Tijdens de bewaring neemt de concentratie ascorbinezuur af. Tryptofaan, een precursor van beta-indolazijnzuur neemt toe tijdens de bewaring. Gluthathion neemt vlak voor de spruitgroei 2 tot 5 maal toe. Eveneens werd een toename gevonden van proline. Mogelijk speelt ook licht of lichtduur een rol in de balans. Daarnaast speelt mogelijk conjugatie van ABA en / of GA met suikers een rol.

Verskillende natuurlijk voorkomende vluchtige kiemremmende stoffen worden afgescheiden door de knol en spelen mogelijk een rol bij de kiemremming. Echter de hoeveelheden waarin deze vluchtige stoffen worden afgescheiden zijn waarschijnlijk veel lager dan de concentraties die nodig waren om kiemremming te verkrijgen in laboratorium experimenten (Coleman, 1987).

2.3.1.6 Empirisch

De duur van de kiemrust hangt af van de mate waarin verandering noodzakelijk is en de snelheid waarmee de veranderingen gebeuren. Ras, groeiomstandigheden en bewaaromstandigheden beïnvloeden dit proces. Bijvoorbeeld na een koude natte augustusmaand bleek de kiemrust een maand langer te duren dan in ander jaren (Burton, 1963a; Burton 1989). Na een warme en droge periode bleek de kiemrustduur juist korter te zijn dan normaal (Krijthe, 1962, Burton, 1989). Wordt om de een of andere reden het verouderingsproces versneld dan neemt de kiemrustduur af. Rassen reageren verschillend met hun lengte van de kiemrust op verschillende bewaar temperaturen. Over het algemeen neemt de kiemrustduur volgens een machtsfunctie af bij hogere bewaar temperaturen (Schippers, 1956; Burton, 1989).

2.3.2 Groeikracht

2.3.2.1 Morfologisch

De fysiologische leeftijd schijnt vooral een rol te spelen bij de kiemontwikkeling tijdens de bewaring en bij het poten. De groeisnelheid van de kiemen en vooral het aantal kiemen vertonen een nauwe samenhang met de begingroeisnelheid van de planten. Dit heeft een effect op opbrengst en sortering. Het meten van de kiemkracht is de aangewezen methode om de fysiologische leeftijd vast te stellen. De methode neemt echter teveel tijd in beslag (Van der Schild, 1987). Een biotoets is ontwikkeld om de kiemkracht te bepalen. Poters die van spruiten zijn ontdaan worden gedurende 4 weken in het donker bij 18 °C geïncubeerd. Hierna wordt het versgewicht van de spruiten per poter bepaald. Bepaling van de kiemkracht twee weken na het inzetten van de biotoets leverde te geringe verschillen op om de fysiologische leeftijd en daarmee de groeikracht goed te voorspellen. Bij een periode van vier weken zijn de verschillen groter en kan de groeikracht beter voorspeld worden (Bodlaender, et al, 1987). Echter, een uitslag van de test na vier weken is mogelijk niet meer representatief voor de dan vier weken oudere partij (Van der Schild, 1987).

Alle effecten van fysiologische leeftijd kunnen bestudeerd worden in relatie tot het aantal, de groeikracht en de ontwikkelingssnelheid van de spruit (Van der Zaag & Van Loon, 1987; Bodlaender et al., 1987; Harris 1992). Het maakt niet uit of groeikracht uitgedrukt wordt in versgewicht van de spruit per knol, versgewicht van de spruiten per 100 g van het begingewicht van de knol of versgewicht van de spruiten per 100 g van het eindgewicht van de knol, of de gemiddelde lengte van de langste spruit (Ezekiel & Singh, 2000).

Krijthe (1962) suggereerde dat de fysiologische leeftijd van de knol geschat kon worden door naar de diverse groeistadia van de spruit te kijken, maar dit heeft weinig praktische waarde (Harris, 1992).

Incubatietijd is de tijd tussen het kiemen van de poter en de vorming van knollen aan de kiem in het donker, bij een temperatuur van 18 °C en een RV tussen 85 en 90 % (Bodlaender, et al., 1987). Een nauwe relatie wordt verondersteld tussen incubatietijd en fysiologische leeftijd (Van der Schild, 1987). Een aanwijzing is gevonden dat bij het begin van de periode van de maximum-groeikracht de incubatietijd 70 tot 80 dagen is. Aan het eind van de periode van de maximum-groeikracht is de incubatietijd 40 tot 60 dagen. De incubatietijd zou een grove voorspeller kunnen zijn om het begin en het eind van de maximale groeikracht te bepalen (Bodlaender et al., 1987). Hoewel de methode mogelijk accuraat is blijft het feit dat de methode teveel tijd kost om van praktische waarde te zijn (6.2.7. Harris, 1992).

2.3.2.2 Enzymatisch

Het enzym peroxidase gaat de vorming van verouderingsstoffen tegen. Bij het verouderen van de knol neemt de enzymactiviteit in de kiem toe. Op deze wijze is simpel vast te stellen of een knol verouderd is, maar niet of een knol de maximum groeikracht al heeft bereikt (Van der Schild, 1987). Het vaststellen van de peroxidase-activiteit in de kiemen kost tijd. De bepaling lijkt weinig geschikt om groeikracht te voorspellen, ook omdat de peroxidase-activiteit alleen een relatie heeft met het verouderingsproces.

2.3.2.3 Metabolisch

Bij verouderde knollen ontwikkelen de kiemen matig en worden onderzeeërs gevormd aan de kiemen. Dit gaat gepaard verhoging van het droge stof percentage door ophoping van zetmeel in de kiemen. Droge stofbepaling van kiemen is dus een eenvoudige methode om de veroudering vast te stellen, maar zegt niets over het bereiken van maximale groeikracht (Van der Schild, 1987). Het vaststellen van het drogestofpercentage van de kiemen kost (doorloop)tijd. De methode lijkt daarom weinig geschikt om groeikracht te voorspellen, temeer daar het gehalte alleen een relatie heeft met het verouderingsproces. Gedurende de bewaring veranderen de gehalten in suiker (sucrose), organische zuren (citroenzuur, appelzuur). Met name het suikergehalte wordt beïnvloed door de mate van volwassenheid (maturity) en de bewaartemperatuur (Harris, 1992). De verschillen tussen cultivars en het effect van groeiomstandigheden en bewaartemperatuur bieden slechts geringe aanknopingspunten voor m.n. suikers als voorspellers van groeikracht. Bijvoorbeeld het glucose + fructose gehalte in de knol was bij 10 °C vrijwel constant tot licht stijgend tijdens de bewaring, terwijl er bij 4 °C al heel snel een forse stijging van het gehalte gevonden werd, die bovendien nog afhankelijk was van de mate van rijpheid van de knol (Van Es & Hartmans, 1986; Harris, 1992; p. 691). Er was enige, maar onvoldoende overtuigende relatie met groeikracht. In onderzoek van Reust & Aerny (1985) nam tijdens de bewaring van aardappelen het gehalte aan citroenzuur af en het gehalte van appelzuur nam toe. De gehalten aan sucrose, citroenzuur en appelzuur in de knol mogen een bepaalde kritische waarde niet overstijgen bij het poten, anders treedt opbrengstverlies op. Echter de kritische waarden waren afhankelijk van ras en omstandigheden.

2.3.2.4 Empirisch

Allen & O'Brien (1986) suggereren dat graaddagen tussen eind van de kiemrust en einde van de bewaring een maat zou kunnen zijn voor fysiologische leeftijd. Verder vond men negatieve kwadratische relaties tussen opbrengst en graaddagen. Het optimum aantal graaddagen is minder naarmate later geoogst wordt (Allen & O'Brien, 1986). Het einde van de kiemrust moet echter wel via een biotoets bepaald worden, waardoor de voorspellende waarde voor groeikracht afneemt. Het voorspellen van groeikracht door het aantal graaddagen boven 0 of 4 °C lijkt slechts beperkt haalbaar. Bovendien moet van elk ras het optimum gekend zijn (Van Loon, 1999). Bij graaddagen maakt het uit op welke manier de graaddagen verkregen zijn. Verschillende combinaties van wisselende temperaturen die leiden tot het zelfde aantal graaddagen, gaven niet dezelfde biologische effecten (Bodlaender et al., 1987). Hetzelfde werd gevonden door Scholte (1987; Burton 1989). Bij dezelfde temperatuur was er wel een lineair verband tussen graaddagen (> 4 °C) en de lengte van langste spruit (O'Brien et al, 1983; Harris, 1992; Struik & Wiersema, 1999). Gillison et al. (1987) suggereren dat graaddagen in een later stadium een grotere bijdrage aan de fysiologische leeftijd leveren dan in een vroeger stadium, met andere woorden: het effect van een graaddag is geen constant gegeven. Struik (2002) stelt echter het omgekeerde: een zekere temperatuursom heeft meer effect tijdens vroege dan tijdens late bewaarfases, vooral bij snel verouderende cultivars.

2.3.3 Aantal kiemen

Net als groeikracht wordt het aantal kiemen beïnvloed door ras en knolgrootte en daarnaast door de groei- en bewaaromstandigheden. In grote lijnen volgt het aantal kiemen dat uitgroeit een patroon dat grote globale overeenkomst heeft met het patroon van groeikracht en dat net als groeikracht sterk samenhangt met het voortschrijden van de fysiologische leeftijd (Struik & Wiersema, 1999). Over het algemeen wordt het maximum aantal kiemen in een wat later stadium van fysiologische leeftijd bereikt dan het maximum van de groeikracht. Vaststelling van het aantal kiemen gebeurt over het algemeen in toetsen die ook voor groeikracht worden toegepast. Parameters die de fysiologische invloeden op het aantal kiemen voorspellen zijn er niet. De "voorspelling" van rasverschillen en de vertaling daarvan in agronomische adviezen is gebaseerd op empirische informatie. Deze informatie bevat ook de relatie tussen aantal kiemen en

uiteindelijk aantal stengels en de onzekerheid daarin. Deze onzekerheid kan voor een deel te maken hebben met intrinsieke factoren en voor een deel met de omstandigheden na het poten. Bus (1991) kon in uiterlijke kenmerken van kiemen op voorgekiemd pootgoed geen criteria vinden om te voorspellen welke kiemen al of niet uitgroeien tot een stengel.

2.3.4 Fysiologische leeftijd

2.3.4.1 Morfologisch

Incubatietijd is de tijd tussen het kiemen van de poter en de vorming van knollen aan de kiem in het donker, bij een temperatuur van 18 °C en een RV tussen 85 en 90 % (Bodlaender, et al., 1987). Een nauwe relatie wordt verondersteld tussen incubatietijd en fysiologische leeftijd (Van der Schild, 1987).

2.3.4.2 Cytologisch

In verouderde ("aged"; staat niet bij hoe oud) knollen wordt callose gevormd in opslagparenchymcellen (Wodicka & Wenzel, 1971; Harris, 1992). Eiwit kristallen komen voor in parenchymcellen in het floeem, maar ook in mergcellen. Tijdens de bewaring zijn dit de eerste eiwitten die als reservestof worden opgebruikt (Hölz & Bancher, 1958; Harris 1992). De eiwitkristallen, meest patatine, verdwijnen gedurende de kieming.

2.3.4.3 Hormonaal

Bespuiting van de spruiten met 0,01 M CaSO₄ kon het symptoom van veroudering opheffen. Ca in combinatie met de IAA / GA interactie zou hiervoor verantwoordelijk kunnen zijn (Burton , 1989).

2.3.4.4 Enzymatisch

Het enzym peroxidase gaat de vorming van verouderingsstoffen tegen. Bij het verouderen van de knol neemt de enzymactiviteit in de kiem toe. Op deze wijze is simpel vast te stellen of een knol verouderd is, maar niet of een knol de maximum groeikracht al heeft bereikt (Van der Schild, 1987).

Een hoog moleculair messenger RNA is aanwezig dat mogelijk nodig is tijdens de groei na het doorbreken van de kiemrust (Hölz, 1965, Hoff, 1971; Harris, 1992; p 108).

Het einde van de kiemrust ging gepaard met een toename van de aminozuur- en eiwitsynthese. Apelbaum suggereerde dat het ornithine decarboxylase enzym een betrouwbare indicator zou kunnen zijn voor de fysiologische leeftijd van de poter (Bodlaender, 1987).

2.3.4.5 Metabolisch

Veroudering van de knol gaat gepaard met het ontstaan van vrije radicalen, waardoor beschadigingen aan celstructuren ontstaan (Burton, 1989; Bachem et al., 2000). Veroudering van knollen gaat gepaard met een progressieve toename van oxidatieve stress, zoals blijkt uit een verhoogde activiteit in de " ascorbate-gluathione antioxidant pathway". Bij knollen met een verhoogd α -linolaatgehalte vond dit proces versneld plaats (Zabrouskov et al., 2002). In dit artikel wordt geen enkele relatie gelegd met groeikracht.

Reust (1982, 1985) heeft duidelijke trends gevonden tijdens de bewaring van de concentraties sucrose, ATP, citroenzuur en appelzuur, geen van deze parameters was echter een betrouwbare indicator van fysiologische leeftijd.

Door Coleman & King (1984) werd een negatieve correlatie aangetoond tussen sucrose gehalte en kiemrustduur, maar er werd geen causaal verband vastgesteld tussen sucrose gehalte en fysiologische leeftijd.

Om de groeikracht van zaden te bepalen wordt 2,3,5-triphenyl tetrazolium chloride (TZ) wel gebruikt. TZ reageert met metabolisch actief weefsel. Een dergelijk test is uitgeprobeerd bij aardappelknollen om de fysiologische leeftijd te bepalen en een voorspelling te doen over de opbrengst. Knollen worden gesneden en gedompeld in TZ, na verloop van tijd wordt gekeken naar de reflectiewaarde of naar de mate van penetratie van TZ in de knol. Een goede relatie werd gevonden tussen het aantal graaddagen (gebruik gemaakt van geforceerde veroudering) en de penetratie van TZ in de knol. Een goede relatie werd eveneens gevonden tussen graaddagen en de reflectiewaarde, mits geen kieming had plaats gevonden (Sacher & Iritani, 1982), de praktische waarde wordt door de laatste constatering sterk beperkt.

2.3.4.6 Empirisch

Een fysiologische leeftijd index gebaseerd op verschillen in groeikracht van aardappelen bewaard bij lage of hoge temperaturen geeft inzicht in de volgorde van vroegheid van rassen in een gegeven jaar (Van Ittersum et al., 1990). De methode duurt tenminste 40 weken en lijkt dus geen voorspellende waarde te hebben. Een fysiologische leeftijd index gebaseerd op het moment van loof verwijderen, het moment van planten en de incubatie tijd kan de fysiologische leeftijd kwantificeren. De methode lijkt vrij generalistisch als het gaat om verschillende rassen of bewaaromstandigheden. De methode heeft weinig voorspellende waarde, vanwege de lange tijd die het duurt voordat het resultaat bekend is (Caldiz et al., 2001).

2.4 Implicaties

De fysiologische leeftijd is de resultante van chronologische tijd en groei- en bewaaromstandigheden. Dit impliceert dat combinaties van tijd en omstandigheden in de eerste plaats een potentiële verklaring kunnen bieden voor kiemgedrag en groeikracht van een pootaardappel op een zeker moment. Echter, het is tot dusver niet mogelijk gebleken om op basis van empirische informatie tot een gedetailleerde verklaring op partijniveau te komen (Struik & Wiersema, 1999). Het impliceert daarnaast dat kiemgedrag en groeikracht te beïnvloeden zijn door het manipuleren van groei- en/of bewaaromstandigheden. Tot dusver heeft zich dat vertaald in globale praktische strategieën voor teelt en bewaring, maar slechts voor zover dat op basis van empirische informatie mogelijk was. Deze strategieën houden voornamelijk rekening met rasverschillen en – voor zover te voorzien – duidelijke verschillen in bestemming.

Het feit dat fysiologische leeftijd geen op zichzelf staande en objectiveerbare eigenschap is, maakt het begrip fysiologische leeftijd in termen van na te streven praktische toepassingen minder relevant. Immers haar effecten worden beschreven met behulp van de parameters kiemrust, groeikracht en aantal kiemen en worden - voor zover mogelijk - kwantitatief daarin uitgedrukt. Het zijn ook de parameters die van directe invloed zijn op de gewassen die uit het pootgoed moeten groeien en die van invloed zijn op de mate waarin het gewas kan voldoen aan de doelstellingen die de teler er aan heeft verbonden. Het begrip fysiologische leeftijd is in wetenschappelijke zin echter de basis om (het verloop van) kiemrust, groeikracht en aantal kiemen met elkaar in verband te brengen.

Er zijn meerdere definities van groeikracht, ze hebben gemeen dat ze veelal in vergelijkbare, kwalitatieve termen zijn gesteld. De afhankelijkheid van de omstandigheden maakt dat er geen kwantitatieve eenduidigheid is over de invulling van het begrip groeikracht en dat er ook geen eenduidige standaardisatie is in onderzoeksmethodologie voor de vaststelling van groeikracht. Uit de aard van de zaak moet er echter rekening gehouden worden met het feit dat het pootgoed niet onder gestandaardiseerde omstandigheden wordt gebruikt. Sterker nog: met name de bewaarperiode leent zich om invloed uit te oefenen op de prestaties van het pootgoed. Dit maakt het des te urgenter dat er met name een gestandaardiseerde voorspelling van potentiële groeikracht wordt ontwikkeld. De voorspelling van de feitelijke groeikracht na bewaring zal pas een feit zijn als de voorspelling van de potentiële groeikracht gecombineerd kan worden met de vastgestelde – hopelijk consistente - invloed van de variabele bewaaromstandigheden.

De wetenschap dat naast de knol ook de kiem een eigen fysiologische conditie heeft, die door de (bewaar)omstandigheden wordt beïnvloed, maakt het noodzakelijk ook deze conditie en de invloeden daarop te beschrijven/voorspellen.

Vaststelling van het aantal kiemen gebeurt over het algemeen in toetsen die ook voor groeikracht worden toegepast. Parameters die de fysiologische invloeden op het aantal kiemen voorspellen zijn er niet, laat staan dat er een voorspelling voorhanden is van het te realiseren aantal stengels in het veld. De “voorspelling” van rasverschillen en de vertaling daarvan in agronomische adviezen is gebaseerd op empirische informatie, inclusief (de onzekerheid in) de relatie tussen het aantal kiemen en het uiteindelijk te velde waargenomen aantal stengels.

Alle tot dusver beproefde methoden om kiemrust, groeikracht en aantal kiemen vast te stellen zijn afhankelijk van het optreden van kieming, de mate waarin en de wijze waarop deze plaatsvindt. De bepalingen die op partijniveau een voldoende goede indicatie van groeikracht geven, kosten teveel tijd om voldoende voorspellende waarde te hebben (o.a. incubatietijd Harris, 1992). Dit betekent dat de verkregen informatie van een partij pootgoed voor een groot deel slechts evaluerend en empirisch, maar niet anticiperend (bijvoorbeeld bewaartemperatuur) kan worden toegepast.

3 Inventarisatie nieuwe technieken

In dit hoofdstuk wordt een aantal nieuwe technieken besproken. Per techniek wordt aangegeven wat de mogelijkheden en eventueel onmogelijkheden zijn van de betreffende techniek. Zo mogelijk wordt dit geïllustreerd met een voorbeeld.

3.1 Moleculaire merkers

Moleculaire merkers worden veel bij de plantenveredeling gebruikt. Moleculaire merkers zijn meestal sterk gekoppeld met genen die een belangrijke eigenschap vertegenwoordigen. Meestal is selectie op moleculaire merkers eenvoudiger dan selectie op het gen met de gewenste eigenschap. Door de sterke koppeling van beide genen betekent selectie op de merker dat ook geselecteerd wordt op het gen met de gewenste eigenschap. Alleen indien crossing over heeft plaats gehad tussen de plaatsen van het gewenste gen en de merker zal niet het gewenste resultaat bereikt worden. Moleculaire merkers geven geen informatie over de al of niet actieve status van het gen met de eigenschap waarnaar gezocht wordt. Van aardappel is een ultra dichte genenkaart aanwezig. Meer dan 12.000 merkers zijn beschreven. De positie van deze merkers is mogelijk gekoppeld aan een eigenschap. Bij aardappel zijn meer dan 80.000 sequenties bekend die coderen voor bepaalde Expressed Sequence Tags (EST's). Van een klein deel is ook de positie op de genenkaart bekend. Dit maakt merkergerstuurde veredeling mogelijk (Visser, 11-2002). Moleculaire merkers om het verstrijken van de kiemrust vast te stellen zullen ongetwijfeld binnenkort voorhanden zijn en dan goede mogelijkheden bieden (Claassens & Vreugdenhil, 2000). Het lijkt niet goed mogelijk om moleculaire merkers in te zetten om de groeikracht van een partij aardappelen te bepalen. Ten eerste is nauwelijks bekend welke genen de potentiële groeikracht van de aardappel bepalen. Vervolgens zouden een of meerdere genen die hierbij betrokken zijn gekoppeld moeten zijn met bekende merkers. Belangrijker nog dan dat is dat groeikracht geen kwalitatieve eigenschap is. Dat wil zeggen alle rassen vertonen een zelfde patroon als het gaat om groeikracht alleen de duur en intensiteit verschilt. Het lijkt dan ook weinig aannemelijk dat verschillen in groeikracht gepaard gaan met aan of afwezigheid van bepaalde genen, maar veeleer met het tot expressie komen van die genen. Daar de aardappel tetraploid is zijn bovendien kwantitatieve allel-effecten te verwachten die het geheel verder compliceren.

3.2 QTL

Quantitative trait loci (QTL) is eigenlijk een statistisch begrip, waardoor kwantitatieve kenmerken, dus ook groeikracht, beschreven kunnen worden die gebaseerd zijn op meerdere genen en waarop een grote milieu-invloed van toepassing is.

Kwantitatieve kenmerken (zoals bijv. opbrengst, plantlengte, etc.) worden over het algemeen gekenmerkt door een complexe overerving en er zijn over het algemeen meer genen bij betrokken. QTLs kunnen niet elk individueel onderscheiden worden aan het fenotype en dragen gewoonlijk elk maar een klein deel bij aan een kenmerk. Daarnaast worden individuele QTL-effecten versluierd door milieu-invloeden, en door interacties tussen QTLs onderling en tussen QTLs en het milieu (Maliepaard, 2000).

QTL's geassocieerd met knolvorming werden vergeleken met QTL's in dezelfde kruisingspopulatie voor verschillende planthormonen. Hierdoor kon aangetoond worden dat de mogelijkheid tot knolvorming onder lange dagomstandigheden geassocieerd was met vroegrijpheid. Andersom, het ontbreken van de mogelijkheid tot knolvorming onder lange dag omstandigheden was geassocieerd met laatrijpheid (Ewing, 2004).

In polygene mapping studies werden 8 QTL's gevonden die geassocieerd waren met kiemrust in een terugkruisingspopulatie van een haploïde aardappel (*Solanum tuberosum*) met een diploïde wilde soort (*Solanum berthaultii*). Bij dezelfde populatie werd ook in kaart gebracht het gehalte aan ABA in de knollen. Deze QTL's werden vergeleken met eerder gevonden QTL's. Een interactie voor ABA leek op een interactie

voor kiemrust, hetgeen een associatie suggereerde tussen een hoog ABA gehalte en een lange kiemrustduur. Deze correlatie kon wel in kaart worden gebracht via polygene mapping, maar niet met conventionele correlatie analyse. Hieruit wordt geconcludeerd dat polygene mapping een interessant instrument is om associaties tussen hormoonniveaus en plantontwikkeling vast te stellen (Simko et al., 1997).

Yin et al. (2004) stellen dat het combineren van QTL's met gewasgroeimodellen goede mogelijkheden kan bieden om de interactie tussen genotype en groeiomstandigheden te karakteriseren en te voorspellen. Onder bekende groei-omstandigheden werden QTL's opgespoord voor het bloeitijdstip van gerst. Wanneer de gevonden QTL's gebruikt werden als inputparameters in een fysiologisch gewasgroeimodel bleek het bloeitijdstip zeer goed te kunnen worden voorspeld. Bovendien bleek het mogelijk om meer QTL's te vinden wanneer complexe eigenschappen werden "opgeknipt" in componenten van die eigenschap. De combinatie van fysiologische modellen en QTL's lijkt dus een goede mogelijkheid voor een goede beschrijving van de invloed van de interactie tussen de genetische eigenschappen van een gewas en de groeiomstandigheden op fysiologische eigenschappen.

3.3 Transcriptomics

Transcriptomics bestudeert de expressie van genen. Bijvoorbeeld genexpressie verkregen met RNA fingerprintingtechnieken (o.a. cDNA, AFLP). De intensiteit van individuele bandjes is gerelateerd aan het mRNA niveau van een specifiek transcript. Dit RNA wordt geïsoleerd en vertaald naar genexpressie (Bachem, et al., 1996; Visser p.m. 11-2002). Theoretisch kan op die manier nagegaan worden welke genen aan- of uitgeschakeld worden bij de processen van kiemrust en groei-kracht.

Met behulp van cDNA microarrays kan snel gekeken worden welke genen aan- of uitgeschakeld zijn bij bepaalde processen. Hiertoe worden DNA-monsters getrokken, deze worden gehybridiseerd met test- en referentie monsters. Vervolgens wordt gescand. De techniek geeft veel datapunten, maar de vertaling naar praktische toepassing ontbreekt (p.m. Visser, november 2002).

Veel cDNA isolaten vertegenwoordigen transcripts die onderscheidend tot expressie komen tijdens het verbreken van de kiemrust. Desondanks is nog weinig bekend welke biochemische en moleculaire processen een rol spelen bij de handhaving dan wel verbreking van de kiemrust (Moon, et al., 1997). Genexpressie patronen kunnen indicatief zijn voor de fysiologische conditie van versproducten en voor cellulaire processen die de produktkwaliteit beïnvloeden (Van Wordragen & Van Hoof, 2002). Dit zou inhouden dat ze mogelijk ook indicatief kunnen zijn voor de groei-kracht van aardappelen, mits de sleutelgenen die hierbij een rol spelen bekend zijn.

ATO-DLO claimt met behulp van genomics bewaarziekte in Conference (peer) te kunnen voorspellen. Bij aardappel zijn indicatorgenen die verzoeting voorspellen gekarakteriseerd. Door het expressieprofiel te koppelen aan fysiologische data werd een set van een 30-tal genen gevonden die gecorreleerd zijn met de voorspelbaarheid van verzoeting (Van Wordragen & Van Hoof, 2002). Uiteindelijk kunnen dip sticks ontwikkeld worden die aan de hand van het geldige expressieniveau een voorspelling kunnen doen over een bepaalde eigenschap / proces, zoals verzoeting van aardappelen.

Van 24 ontwikkelingsstadia van aardappel werd met cDNA-AFLP fingerprinting de genexpressie bepaald. Bepalingen werden onder andere uitgevoerd tijdens kiemrust en het spruiten. Tevens werd gekeken naar verschillende weefsels. Op deze manier werden 18000 cDNA fragmenten verkregen, waarvan 2600 statistisch geanalyseerd zijn. Het onderzoek werd uitgevoerd met in vitro opgekweekt materiaal van het ras Bintje. In het onderzoek werd gekeken naar de expressie van genen, de mate van expressie en de veranderingen in expressie gedurende de verschillende ontwikkelingsfasen. Gedurende kiemrust bleven de meeste "transcript derived fragments" (TDF's) onveranderd in het onderliggende transcriptie patroon. Voor de meeste van de wel veranderende TDF's bleek geen homologie te bestaan met bekende genen. Wel kon opgemaakt worden dat voor de overige een overeenkomst was met ontwikkelingsgenen voor homeotic eiwitten en transcriptie factoren. Geen TDF's werden geïsoleerd met homologie met koolwaterstof catabolic enzymen, zelfs niet tijdens het spruiten. Geconcludeerd werd dat cDNA-AFLP RNA fingerprinting een betrouwbare methode is om gen-expressie vast te stellen gedurende knolontwikkeling. Een vergelijkende controle tussen in vitro en in vivo gaf slechts geringe afwijkingen. De afwijkingen zijn mogelijk het gevolg van polymorfisme tussen rassen (Bachem, et al., 2000).

Met Differential Display Reverse Transcriptase PCR (DDRT-PCR) kunnen genen gelijktijdig gekarakteriseerd worden die verhoogd of verlaagd tot expressie komen bij verschillende fysiologische toestand en omgevingscondities. Een aantal cDNA banden die geassocieerd waren met kiemrust of juist met het spruiten van de aardappel werden gekloond. Hybridisatie van A2-1 en G1-1 toonde aan dat het eerste gen betrokken was bij de kiemrust, terwijl het tweede gen betrokken was bij het spruiten. Beide genen kwamen op een laag niveau tot expressie. Veranderingen in de genexpressie kwamen reproduceerbaar voor, voordat kieming zichtbaar werd. Het onderzoek werd uitgevoerd in bewaring bij 23 °C. G1-1 hybridiseerde met een kort mRNA dat afwezig was tijdens de kiemrust van de knollen, maar waarvan het expressie niveau geleidelijk toenam naar het tijdstip van spruiten toe (Agrimonti et al., 2000).

3.4 Proteomics

Bij proteomics wordt onderzoek gedaan aan het eiwit. Meestal worden eiwitten gescheiden door tweedimensionale gelanalyse. Een eerste scheiding vindt meestal plaats op iso-electrisch-punt of op een pH – traject. Vervolgens worden de eiwitten gescheiden op grootte. Door spectra op verschillende gels met elkaar te vergelijken kan gekeken worden welke eiwitten wel of niet tot expressie komen en hoe dit gekoppeld is aan een toestand in de plant. Eiwitten op een gel die mogelijk in verband kunnen worden gebracht met een mogelijke eigenschap of proces kunnen dan geïsoleerd, geanalyseerd en geïdentificeerd worden. Databanken met eiwitten die te maken hebben met fysiologische processen moeten nog opgebouwd worden (Visser 11-2002). Het perspectief voor deze techniek om gebruikt te kunnen worden in de vaststelling en voorspelling van eigenschappen, inclusief de effecten van interactie tussen genotype en groeiomstandigheden is op korte termijn dan ook beperkt.

3.5 Metabolomics

Zoals het woord metabolomics al aangeeft gaat het om studie van metabolieten die ontstaan bij processen in planten: producten die gevormd worden als gevolg van het tot expressie komen van genen. Metabolieten kunnen worden gescheiden met NMR, RP-HPLC, etc. Het verschijnen of uitblijven van pieken kan gerelateerd worden aan bepaalde eigenschappen. Zo kan van een kruisende populatie per plant bepaald worden welke metabolieten aanwezig zijn.

Het maken van een metabolietenprofiel door gebruik van gaschromatografie-massaspectrometrie is een techniek met potentie. Om dit te demonstreren werd een profielprotocol voor de detectie van hydrofiele metabolieten toegepast op 4 genotypen van aardappel. Deze genotypen werden gekarakteriseerd door veranderingen in het sucrosemetabolisme. Met behulp van statistiek werden clusters voor individuele plantsystemen gemaakt en kon de relatieve afstand tussen de clusters worden bepaald. Door extractie konden de belangrijkste componenten van deze clusters vastgesteld worden, waarbij nauwe relaties gevonden werden tussen een breed spectrum aan metabolieten. In een tweede experiment werd wild type aardappel blootgesteld aan diverse omgevingsinvloeden. Het metabolietenprofiel hiervan werd vergeleken met het metabolieten profiel van de transgene aardappelen. Dit illustreerde dat een genetische modificatie qua fenotype kan lijken op iets dat door omgevingsinvloeden is ontstaan. Roesner stelt dat hierdoor bewezen is dat met het maken van metabolietenprofielen in combinatie met statistiek het genotype van een plant beschreven kan worden (Roesner et al., 2001).

Bino (2003) en Bino et al. (2004) stelt dat het aan- of afwezig zijn van bepaalde metabolieten niet alleen kan worden geassocieerd met een bepaalde genetische eigenschap, maar ook met de omstandigheden waaronder die zich (dus fenotypisch) manifesteert. Naast metabolieten die altijd voorkomen zijn er ook die tijd-, plaats- en omstandighedenspecifiek, maar ook ontwikkelingsspecifiek worden gevormd. In combinatie met kennis over het genoom wordt het dus mogelijk om met behulp van metabolomics de koppeling tussen genotype en fenotype te maken. Ondanks de grote potentie valt er op het terrein van metabolomics nog veel werk te verzetten. Bino stelt dat van alle stoffen in het plantenrijk er slechts 1 % bekend is (inclusief metabolische functionaliteit). Vele stoffen kennen we in het geheel nog niet en van vele stoffen is slechts de (globale) chemische structuur bekend en ontbreekt inzicht in functie en synthese. Bioinformatica zal een belangrijke rol spelen om de enorme hoeveelheid gegevens die de interactie tussen tienduizenden genen en

een veelvoud daarvan aan voorkomende variaties is biotische en abiotische omstandigheden. De combinatie van genomics, proteomics en metabolomics in een zogenoemde systeembioologische aanpak is de grote uitdaging voor de toekomst hetgeen moet leiden tot een conceptueel model: een virtuele plant waarin de effecten van omstandigheden kunnen worden doorgerekend en voorspeld (Bino, 2003, Bino et al., 2004).

3.6 Overig

De mogelijkheid om vreemd T-DNA in te brengen dat een invloed heeft op of controle heeft over endogene hormonen biedt de gelegenheid om knolvorming uitgebreid te bestuderen (Harris, 1992: p 145). Mogelijk dat op deze wijze ook de spruitvorming bestudeerd kan worden. Dit zou dan moeten leiden tot aanwijzingen welke verhoudingen van hormonen gecorreleerd zijn met de mate van groei­kracht. Een directe relatie met het voorspellen van het absolute niveau van groei­kracht mag echter niet verwacht worden.

4 Conclusies

- Het belang van de vitaliteit van pootgoed is groot. Vitaal pootgoed is één van de belangrijkste componenten in een succesvolle aardappelteelt, ongeacht de bestemming. In de vitaliteit spelen de begrippen kiemrust, groeikracht en aantal kiemen de hoofdrol.
- Goede metingen en voorspellingen van kiemrust, groeikracht en aantal kiemen op ras- en partijniveau (tot stand gekomen afhankelijk van groeiomstandigheden) zijn op dit moment niet voorhanden. Voor een toegevoegde waarde aan de tot nu toe bekende vooral kwalitatieve en hooguit semi-kwantitatieve kennis en informatie zijn deze metingen en voorspellingen essentieel. Ze zijn tevens essentieel om maximaal gebruik te maken van de mogelijkheden die zich met de beschikking over tijdelijke kiemremmers voordoen.
- Genoemde metingen en voorspellingen bieden potentie om beter in te spelen op wensen van gebruikers van pootgoed in binnen- en buitenland.
- Alle tot dusver beproefde methoden om kiemrust, groeikracht en aantal kiemen vast te stellen zijn afhankelijk van het optreden van kieming, de mate waarin en de wijze waarop deze plaatsvindt. De bepalingen die op partijniveau een voldoende goede indicatie van groeikracht geven, kosten teveel tijd om voldoende voorspellende waarde te hebben (o.a. incubatietijd Harris, 1992). Dit betekent dat de verkregen informatie van een partij pootgoed voor een groot deel slechts evaluerend en empirisch, maar niet anticiperend (bijvoorbeeld bewaartemperatuur) kan worden toegepast.
- De begrippen kiemrust, groeikracht en aantal kiemen zijn fenotypische parameters. De interactie van de genetische eigenschappen met de groei-omstandigheden waaronder het pootgoed is gegroeid, alsmede de interactie met de (bewaar- en groei-) omstandigheden bepalen hoe de parameters zich kwantitatief verder ontwikkelen en manifesteren. Dit impliceert dat in te zetten technieken met deze interacties moeten kunnen omgaan.
- Onder voorgaande belangrijke voorwaarde lijkt er perspectief voor vooral de volgende technieken:
 - Transcriptomics
 - Het combineren van QTL's met gewasgroeimodellen
 - Proteomics
 - Metabolomics
- Gezien de hoeveelheid ontwikkelingswerk die er op al deze terreinen nog plaats moet vinden is op dit moment het direct formuleren van een projectplan met voldoende kans op slagen in de hierboven genoemde praktische doelstellingen niet opportuun. Er zal nog veel fundamentele en strategische kennis moeten worden ontwikkeld voordat de haalbaarheid van een dergelijk project voldoende groot zal zijn. Dit betekent dat een duidelijke fasering nodig is in een strategische en een praktische fase.
- Op basis van deze studie kan wel een aantal aandachtspunten worden geformuleerd die niet alleen voor een projectplan met praktische doelstellingen, maar ook voor de voorafgaande strategische fase van belang zijn. Deze aandachtspunten worden in Hoofdstuk 5 benoemd.

5 Aandachtspunten voor de toekomst

- In de eerste fase van onderzoek dient een aantal methodologische zaken te worden uitgezocht die te maken hebben met de variatie die aardappelknollen kennen. In de eerste plaats is er de altijd grote variatie tussen knollen, die echter wordt beïnvloed door ras en groeiomstandigheden. Bepalingen zullen dus altijd aan een zekere minimale monstergrootte moeten worden gedaan, waarbij niet alleen de gemiddelde waarde, maar ook de verschillen tussen individuele knollen en de relatie daarvan met andere parameters op het niveau van individuele knollen moeten worden vastgesteld.
- Naast de variatie tussen knollen is ook de variatie binnen knollen van belang. Veel gehalten verlopen van top naar navel. Ook deze variatie geeft een methodisch probleem: aan welk deel van de knol (of de kiem) moet welke parameter worden bepaald.
- Bovenstaande problemen zijn met name indringend bij destructieve bepalingen. Bij non-destructieve bepalingen – al of niet in de loop van de tijd – kan de betrouwbaarheid met behulp van monstergrootte worden opgevoerd. Bij destructieve bepalingen gaat de monstervariatie – die mede voortvloeit uit de knolvariatie – een belangrijke rol spelen. Het vergt relatief veel herhalingen en/of duplo-bepalingen om deze variatie methodisch voldoende te ondervangen.
- Enerzijds brengt de variatie tussen en binnen knollen grote inspanningen met zich mee, anderzijds kan zij ook worden gebruikt voor het verwerven van kennis over de relatie tussen knoleigenschappen en groeiomstandigheden, maar tevens kennis over het fysiologisch functioneren van de aardappelplant.
- De invloed van de omgeving op de fysiologische parameters die bepalend zijn voor de kiemrust, groeikracht en aantal kiemen (en de ontwikkeling daarvan in de tijd) vertoont sterke interactie met de genetische eigenschappen van rassen. Deze interactie is er met zowel de groeiomstandigheden in het veld als met de bewaaromstandigheden. In praktische zin wordt de scheiding tussen deze twee gevormd door het moment van oogsten. Echter, in fysiologische zin wordt de scheiding meer gevormd door het moment van loofdoding. Dit moment, in combinatie met de omstandigheden tussen loofdoding en oogst is (o.m. voor de kiemrust) van groot belang.
- Een complicerende factor op het bovenstaande is de niet te verwaarlozen (fenologische) invloed van het gebruikte pootgoed op de interactie tussen ras en groeiomstandigheden (zowel de beheersbare als de onbeheersbare). Het onderzoek moet de interactie tussen **een partij van een ras** en de groei- en bewaaromstandigheden omvatten. Het betekent naast een G*E interactie (Genotype*Environment). De parameters en de relaties waarnaar men op zoek is zijn tevens nodig als input voor het zoeken naar parameters en relaties. Bij het ontwerp zal dan ook gezocht moeten worden naar manieren om het onderzoek in eerste instantie zo ongevoelig mogelijk te maken voor het (aanvankelijke) gebrek aan deze input.
- De volgtijdelijkheid van genexpressies zou een bijdrage kunnen leveren aan de verklaring van bovenstaande interacties. Dit brengt met zich mee dat er bij het gebruik van deze techniek in het ontwerp veel aandacht nodig is voor wat er op welke momenten moet worden gemeten.
- Een belangrijke component in het onderzoek is het zoeken naar parameter en relaties die methodisch bij voorkeur “rasonafhankelijk zijn”. Dat wil zeggen dat de parameters en relaties wel de rasinvloed moeten beschrijven, maar niet daarvan afhankelijk zijn. Zou dit laatste het geval zijn, dan moet telkens bij de introductie van nieuwe rassen nieuw onderzoek gebeuren om de relaties tussen parameters vast te stellen. Hierbij moet er rekening worden gehouden dat rassen onder andere verschillen in:
 - Reacties van fysiologische leeftijd, resp. kiemrust, groeikracht en aantal kiemen op verschillende temperatuursregimes, zelfs bij gelijke temperatuursom
 - Variatie tussen individuele knollen
- De aardappel is tetraploid, dat betekent dat er kwantitatieve allel-effecten zullen optreden. Het ligt voor de hand om het zoeken naar parameters en relaties te starten met diploïden. Deze hebben echter als nadeel dat ze over het algemeen laatrijpend zijn.

6 Bronnenverantwoording

6.1 Trefwoorden

- Dormancy
- (Growth) vigour
- Incubation (period)
- Physiological (age)
- Emergence (rate)
- Genomics + Solanum
- Metabolomics + Solanum
- Proteomics + Solanum
- Physiological age + dormancy + growth vigour
- DNA methylation + dormancy + potato
- BAC: Bacterial Artificial Chromosome (libraries)

6.2 Referenties

- Agrimonti, C., G. Visoli & N. Marmioli, 2000. In vitro and in silico analysis of two genes (A2-1 and G1-1) differentially regulated during dormancy and sprouting in potato tubers. *Pot. Res.* (43): 325 – 333.
- Allen, E.J. & P.J. O'Brien, 1986. The practical significance of accumulated day-degrees as a measure of physiological age of seed potato tubers. *Field Crops Research* 14: 141 – 151.
- Bachem, C.W.B. et al., 1996. Sink to source transition: an investigation of processes regulation dormancy and sprouting in potato tubers. EU project. *Plant Science Catalogue – FP4 projects BIO4CT960529.*
- Bachem, et al., 2000. Functional genomics of potato tuber life-cycle. *Pot. Res.* 43: 297-312.
- Beukema en Van der Zaag, 1990. Introduction to potato production. Pudoc, Wageningen: 208 p.
- Biemelt, S., et al., 2000. Comparative analysis of abscisic acid content and starch degradation during storage of tubers harvested from different potato varieties. *Pot. Res.* (43): 371 – 382.
- Bino, R.J., 2003. De smaak van een tomaat en de geur van goed onderzoek. Inaugurele rede 16 juni 2003, Wageningen Universiteit, 13 pp.
- Bino,-R-J; Hall,-R-D; Fiehn,-O; Kopka,-J; Saito,-K; Draper,-J; Nikolau,-B-J; Mendes,-P; Roessner-Tunali,-U; Beale,-M-H; Trethewey,-R-N; Lange,-B-M; Wurtele,-E-S; Sumner,-L-W, 2004. Potential of metabolomics as a functional genomics tool, *Trends in Plant Science* 9, nr 9. p. 418-425.
- Bodlaender, K.B.A., et al., 1987. Effect of physiological age on growth vigour of seed potatoes of two cultivars. *Potato Research* 30: 397-472.
- Burton W.G., 1989. *The Potato*, 3rd edition, Longman Group UK Limited, 742 pp.

- Bus, C.B., 1991, dxe relatie tussen kiemen en stengels bij aardappelen, In: S. Zwanepol (ed.), Jaarboek 1990/1991, Publikatie nr. 58, PAGV, Lelystad, 266 pp.
- Caldiz, D.O., L.V. Fernandez & P.C. Struik, 2001. Physiological age index: a new reliable index to asses the physiological age of seed potato tubers based on haulm killing date and length of the incubation period. *Field Crop Res.* 69 (1): 69-79.
- Claassens, M.M.J. & D. Vreugdenhil, 2000. Is dormancy breaking the reverse of tuber initiation?, *Potato Research* 43, p. 247 – 369.
- Claassens, M.M.J., 2002. Carbohydrate metabolism during potato tuber dormancy and sprouting. PhD thesis of Wageningen University: 145 p.
- Claver, F.K., 1975.
- Coleman, W.K., 1987. Dormancy release in potato tubers: a review. *American Potato Journal* 64: 57-68.
- Coleman, W.K. & King, R.R., 1984. Changes in endogenous abscisic acid, soluble sugars and proline levels during tuber dormancy in *Solanum tuberosum* L. *American Potato Journal* 61: 437-449).
- Ewing, E.E., 2004. <http://www.cals.cornell.edu/dept/plantbreed/CEEM/Staff/ewing.htm>
- Ezekiel, R. & B. Singh, 2000. Comparative evaluation of some methods of expression of sprouting capacity used to measure physiological age of seed potatoes (*Solanum tuberosum*). *Indian Journal of Agricultural Sciences* 70 (6): 387-389.
- Firman, D.M., P.J. O'Brien & E.J. Allen., 1992. Predicting the emergence of potato sprouts. *Journal of Agricultural Science* 118: 55-61.
- Gillison, T.C., P.D. Jenkins & J.D. Hayes, 1987. Some factors affecting the expression of the physiological age of potato seed tubers. *J. Agric. Sci., Camb.* 108: 437-451. [Abstr.]
- Harris, P.M., 1992. *The Potato Crop*, 2nd edition, Chapman & Hall, London, 909 pp.
- Ittersum, M.K. van, 1992. Dormancy and growth vigour of seed potatoes. PhD thesis of Wageningen University: 187 p.
- Ittersum, M.K. van , K. Scholte & L.P.J. Kupers, 1990. A method to assess cultivar differences in rate of physiological ageing of seed tubers. *American Potato Journal* 67: 603-613.
- Kooman, P.L., 1995. Yielding ability of potato crops as influenced by temperature and daylength. PhD thesis of Wageningen University: 155 p.
- Law, R.D. & J.C. Suttle, 2000. Regulation of gene expression. Abs # 939: Dormancy alters DNA methylation status in potato tuber meristems. *American Society of Plant Biologists.*
- Lommen, W.J.M., 1995. Basic studies on the production and performance of potato minitubers,
- Loon, C.D. van, 1999. De vitaliteit van pootaardappelen. Waar kan het misgaan? *Aardappelwereld* maart 1999 (3): 35-37
- Loon, C.D. van, 1979. Aardappel – effect koudestoot op de duur van de kiemrust. *PAGV Jaarverslag*, 1979: 24.

- Madec & Perennec, 1969. Breaking of dormancy of potato tubers of different ages: action of rindite, gibberellin and eye excision, *Eur. Pot. J.* 12 (2), p 96-115.
- Maliepaard, C.A., 2000. Genetic mapping in a full-sib family of apple. PhD thesis of Wageningen University: 152 p.
- Moon, Y-S, S.K. Clendennen, L. Marino-Ramirez & G.D. May, 1997. Differential gene expression during the break in potato tuber dormancy. Abstract 1636. American Society of Plant Biologists.
- Rastovski, A., Van Es, A, et al., 1990. Storage of potatoes. Post-harvest behaviour, store, design, storage practise, handling. Pudoc, Wageningen: 453.
- Reust, W. & J. Aerny, 1985. Determination of physiological age of potato tubers with using sucrose, citric and malic acids as indicators. *Potato Research* 28: 251-261.
- Roessner, U., Brust, D., Fiehn, O., Linke, T., Willmitzer, L. , 2001. Metabolic profiling allows comprehensive phenotyping of genetically or environmentally modified plant systems. *The Plant Cell*. Jan 2001. v. 13 (1): 11-29.
- Rojas-Beltran, J.A., F. Dejaeghere, M. Abdallakotb & P. du Jardin, 2000. Expression and activity of antioxidant enzymes during potato tuber dormancy. *Pot. Res.* (43): 383 – 393
- Sacher, R.F. & W.M. Iritani, 1982. Tetrazolium tests as indicators of tuber physiological age and yield potential, *American Potato Journal* 59 (12), p. 613-625.
- Schild, J.W.H. van der, 1987. Fysiologische leeftijd en groeikracht van pootaardappelen. *Aardappelwereld*. December 1987 (6) 41-45
- Schoot, C. van der, 1993. Oog in oog met de aardappel. *Aardappelwereld – oktober 1993* (10): 28 – 29.
- Simko, I., S. McMurry, H. M. Yang, A. Manschot, P. J. Davies and E. E. Ewing, 1997 Evidence from Polygene Mapping for a Causal Relationship between Potato Tuber Dormancy and Abscisic Acid Content. *Plant Physiology* 115 (4): 1453-1459.
- Small, D., 2001. Potato Production - 4.83 REDUCE HARVEST DAMAGE - BRUISE PREVENTION Manitoba Agriculture and Food. [internet, tetrazolium ; potato]
- Struik, P.C., 2002. Developments in research on physiological age of seed tubers. In: Wenzel & Wulfert (eds), Abstracts and Posters of the 15th triennial conference of the EAPR July 14-19, Hamburg, p. 129.
- Struik, P.C. & Wiersema, S.G., 1999. Seed Potato technology. Wageningen pers, Wageningen: 383 p.
- Suttle, J.C., 2002. Physiological regulation of potato tuber dormancy. USDA / ARS.
- Suttle, J.C., 1995. Postharvest changes in endogenous ABA levels and ABA metabolism in relation to dormancy in tubers. *Physiologica Plantarum* 95(2): 233-240 [Abstr.].
- Suttle, J.C. & Banowitz, G.M., 2000. Changes in cis – zeatin and cis – zeatin riboside levels and biological activity during potato tuber dormancy. *Physiologia Plantarum* 109 (1), p. 68.
- Tuan & Bonner 1964: remming van het genoom Pl. *Physiol. Lancaster*, 39
- Visser, R., 2002. Genomica; technologie van populatie tot proteomics. Informatiedag Wageningen Potato

Centre, 15 november 2002.

Yin, X., P.C. Struik & M.J. Kropff, 2004. Role of crop physiology in predicting gene-to-phenotype relationships. *Trends-in-Plant-Science* 9 (9): 426-432.

Wordragen, M.F. van & M. van Hoof, 2002. Genomics als instrument voor agrobiagnostiek en kwaliteitsturing in de keten. Informatiedag Wageningen Potato Centre, 15 november 2002.

Zabrouskov, V., G.N.M. Kumar, J.P. Spychalla & N.R. Knowles, 2002. Oxidative metabolism and the physiological age of seed potatoes are affected by increased α -kinolate content. *Physiologia Plantarum* 116: 172-185.

6.3 Overige bronnen

- European Union Biotech Framework IV project "Biology of tuber dormancy and sprouting (BIO4 – CT96 – 0529) Het BIO4CT960529 project heeft als doel vast te stellen welke genetische, biochemische en fysiologische factoren een rol spelen bij kiemrust en spruiten van aardappelen. Ten tweede het produceren van genetisch veranderde aardappels, met een meer controleerbare kiemrust en tenslotte productie van aardappelplanten met een verbeterde groeikracht tijdens de eerste periode van kieming en plantontwikkeling (Bachem et al, 1996).