OVER DE HOUDBAARHEID VAN SNIJBLOEMEN

WITH A SUMMARY

ON THE KEEPABILITY OF CUT FLOWERS

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD
VAN DOCTOR IN DE LANDBOUWKUNDE
OP GEZAG VAN DE RECTOR MAGNIFICUS IR. W. DE JONG,
HOOGLERAAR IN DE VEETEELTWETENSCHAP,
TE VERDEDIGEN TEGEN DE BEDENKINGEN
VAN EEN COMMISSIE UIT DE SENAAT
DER LANDBOUWHOGESCHOOL TE WAGENINGEN
OP VRIJDAG 15 NOVEMBER 1957 TE 16 UUR

DOOR

JOANNES FRANCISCUS THEODORUS AARTS

H. VEENMAN & ZONEN – WAGENINGEN – 1957

Nr: 104581

OVER DE HOUDBAARHEID VAN SNIJBLOEMEN

ON THE KEEPABILITY OF CUT FLOWERS

Dit proefschrift met stellingen van

JOANNES FRANCISCUS THEODORUS AARTS,

landbouwkundig ingenieur, geboren te Boxmeer, 20 december 1931, is goedgekeurd door de promotor, Dr. Ir. S. J. WELLENSIEK, hoogleraar in de tuinbouwplantenteelt.

De Rector Magnificus der Landbouwhogeschool,
W. DE JONG

Wageningen, 4 september 1957

OVER DE HOUDBAARHEID VAN SNIJBLOEMEN

WITH A SUMMARY

ON THE KEEPABILITY OF CUT FLOWERS

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD
VAN DOCTOR IN DE LANDBOUWKUNDE
OP GEZAG VAN DE RECTOR MAGNIFICUS IR. W. DE JONG,
HOOGLERAAR IN DE VEETEELTWETENSCHAP,
TE VERDEDIGEN TEGEN DE BEDENKINGEN
VAN EEN COMMISSIE UIT DE SENAAT
DER LANDBOUWHOGESCHOOL TE WAGENINGEN
OP VRIJDAG 15 NOVEMBER 1957 TE 16 UUR

DOOR

JOANNES FRANCISCUS THEODORUS AARTS

H. VEENMAN & ZONEN – WAGENINGEN – 1957

Dit proefschrift verschijnt tevens in de Mededelingen van de Landbouwhogeschool
57 (9) 1–62 (1957) als Publicatie No. 174 van het Laboratorium voor Tuinbouwplantenteelt
te Wageningen

VOORWOORD

Doordat U, Hooggeleerde WELLENSIEK, het initiatief nam voor de in dit proefschrift beschreven studies, hebt U mij in contact gebracht met vele facetten van het planteleven, maar toch speciaal met het einde, de dood. Talloos nog zijn de vragen, die dit proces voor ons tot een mysterie maken. Een mysterie, dat ons met eerbied vervult jegens de Schepper of, zoals HAMERLING het zegt:

> Flüchtig ist die holde Blume;
> Aber deutet alles Dauerlose nicht auf Geisterbande hin.

Via de practische problemen, ontstaan door het verlangen meer van de bloem te genieten, stelde U mij in staat onder Uw leiding en met de steun van Uw critische belangstelling verder te werken aan mijn wetenschappelijke vorming. Voor dit voorrecht ben ik U oprecht dankbaar.

Tijdens mijn ingenieursstudie hebt U, Hooggeleerde PRAKKEN, mij getoond, hoever ons inzicht in de stabiliteit en differentiatie van de levensvormen rijkt, en hoe de mensheid zich dit ten nutte kan maken.

Door U, Hooggeleerde RIEMER en HORRING, heb ik scherp ervaren, hoe de biologische, technische en economische wetenschappen tot een eenheid worden verenigd in de landbouwkunde. Gaarne betuig ik U, zowel als de vele anderen, die hun bijdrage aan mijn vorming hebben willen geven, mijn dank.

De hartelijke sfeer in het Laboratorium voor Tuinbouwplantenteelt, maakte er het werken gemakkelijk. Dat ik van de kennis en kunde van zijn medewerkers heb mogen profiteren, stemt mij tot dankbaarheid jegens elk van hen. Speciaal de gesprekken met U, Zeergeleerde Mejuffrouw GORTER, waren vaak zeer verhelderend. Uw opmerkingen, Zeergeleerde DOORENBOS, bij een voorgaand manuscript maakten mij het schrijven van dit proefschrift gemakkelijker. I am very indebted to Miss A. M. MULLOCK for the correction of the english summary. Voor het anatomisch onderzoek was jouw assistentie, Mejuffrouw T. Y. BROUWER, onmisbaar, en met dankbaarheid kan ik opmerken, dat door de hulp van Mejuffrouw T. E. VAN ALLER het aantal vragen, dat mij bij het beëindigen van dit onderzoek overblijft, kleiner is. Vele malen heb ik voor foto- en tekenwerk de assistentie van de Heren J. W. GREVERS en R. JANSEN gevraagd. Voor de toewijding, waarmee niet alleen zij, maar ook de administratieve en technische medewerk(st)ers van het laboratorium mij steeds geholpen hebben, ben ik zeer erkentelijk. Hoewel vrijwel ieder, die zich op het laboratorium met bloeiende planten bezig hield, mij hierin heeft laten delen, wil ik toch speciaal danken de heren P. ULTEE en G. VLASTUIN, die zorgden voor een onafgebroken stroom van onderzoekingsmateriaal.

Beste ouders, zonder Uw aanmoediging, steun en geduld zou het niet mogelijk zijn geweest mijn Wageningse studies op deze wijze te voltooien. Ik hoop, dat hiermee ook een van Uw levenswensen vervuld wordt.

INHOUD

blz.

1. Inleiding 2
   1.1. Literatuur 2
   1.2. Doel van het onderzoek 3

2. Oriënterende onderzoekingen 4
   2.1. Methodiek en materiaal 4
   2.2. Verkorte aanduidingen voor veel gebruikte basismengsels 4
   2.3. Resultaten 5
      2.3.1. Bacteriewerende middelen 5
      2.3.2. Invloed van suiker 5
      2.3.3. Invloed van de zuurgraad 8
      2.3.4. Schimmelontwikkeling 8
      2.3.5. Groei- en remstoffen 9
      2.3.6. Enzymgiften 9
      2.3.7. Glucosiden 10
      2.3.8. Anorganische zouten en sporenelementen 10
   2.4. Discussie over de oriënterende onderzoekingen 10

3. Oorzaken van vatverstopping en middelen om ze te voorkomen 11
   3.1. Invloed van bacteriën 11
   3.2. Verstopping onafhankelijk van bacteriën 15

4. Invloed van suiker 21
   4.1. Inleiding 21
   4.2. Invloed van licht, blad en suiker op houdbaarheid en waterhuishouding 22
   4.3. De osmotische waarde van het celsap en de houdbaarheid en ontwikkeling . . . 26
   4.4. Ademhaling en houdbaarheid 31
      4.4.1. Methodiek 31
      4.4.2. Invloed van suiker 33
      4.4.3. Invloed van pH en enzymgiften 35
      4.4.4. Invloed van gibberellazuur 38
      4.4.5. Verband tussen ontwikkelingsstadium, ademhaling en suikerbehoefte . . . 40
   4.5. Invloed van boorzuur op de houdbaarheid en suikerbehoefte bij enkele gewassen 44
   4.6. Invloed van verschillende suikers en koolstofbronnen 49
   4.7. Invloed van suiker en ureum bij *Dahlia* 51
   4.8. Conclusies over de werking van suiker 52

5. Algemene conclusies 53

Samenvatting 54

Summary 56

Literatuur 58

1. INLEIDING

1.1. LITERATUUR

Het verlangen om bloemen zo lang mogelijk fris te houden is inherent aan het begrip snijbloem. Men tracht enerzijds de bloemen langer ter beschikking te hebben door het milieu tijdens de bewaring te beïnvloeden, anderzijds ook de houdbaarheid in normaal kamerklimaat te verlengen. Reeds PALLADIUS (85) (± 350 na Chr.) gaf in zijn verhandeling „De Re Rustica" een hoofdstuk „De rosis viridibus servandis" (over het bewaren van groene rozen).

In een groot aantal verspreide onderzoekingen werd vastgesteld, dat de volgende factoren de houdbaarheid van afgesneden bloemen kunnen beïnvloeden:

voeding, temperatuur en lichtintensiteit vóór het snijden (39, 52, 67, 68, 109),
het tijdstip van de dag, waarop gesneden wordt (40, 52, 58, 68, 76, 82, 88, 90),
het ontwikkelingsstadium van de bloem op het moment van snijden (58, 72, 82, 85, 108),
bevruchting (21, 22, 26, 41, 117),
de wijze van snijden (52, 90, 109),
temperatuur, samenstelling van de lucht en luchtvochtigheid tijdens vervoer, bewaring en daarna (14, 34, 66, 67, 68, 69, 70, 76, 77, 78, 81, 85, 91, 99, 106, 108, 110, 119),
mechanische (55, 58, 59, 72, 89, 104, 122) en chemische (4, 5, 13, 23, 33, 35, 36, 54, 55, 58, 59, 60, 65, 80, 86, 88, 122) middelen om belemmeringen in de wateropname te voorkomen,
middelen om waterverlies te beperken (2, 36, 48, 90, 100, 122),
chemische middelen om de stofwisseling van de bloem te beïnvloeden (4, 5, 13, 19, 20, 21, 23, 31, 48, 53, 58, 59, 60, 72, 73, 77, 82, 109, 110, 122).

Samenvattingen van deze onderzoekingen vindt men bij ANON. (3), ARNOLD (5), DICKIE (16), POST (90) en TINCKER (109).

Slechts de resultaten met chemische middelen worden hier meer uitvoerig beschreven. Dit onderzoek begon met het willekeurig en afzonderlijk toetsen van een groot aantal organische en anorganische zouten, zuren en basen en stoffen als aethanol, chloraal en suiker door FOURTEN en DUCOMET (23), KNUDSON (54) en HITCHCOCK en ZIMMERMAN (33). Daarnaast deed men critische waarnemingen over de invloed van huismiddelen als aspirine (acetylsalicylzuur) (4, 5, 13, 36, 58), keukenzout (NaCl) (4, 5, 13, 23), citroenzuur (4, 5, 23), metallisch koper (58, 93) en dergelijke. De meeste onderzoekers verkregen hiermee negatieve of slechts in enkele gevallen positieve resultaten. Dat de ontwikkeling van bacteriën hierbij een rol speelt, werd opgemerkt door ARNOLD (4, 5) LAURIE (59, 60) en RATSEK (93).

Als eerste combineerde ARNOLD (5) het bacteriewerende toluol met Knop's voedingsoplossing en met suiker. Ook LAURIE (58, 59, 60) deed proeven met mengsels van bactericiden en andere, fysiologisch werkzame stoffen. Hieruit concludeerde hij, dat een middel ter verlenging van de houdbaarheid van snijbloemen aan de volgende eisen moet voldoen:

a. de bacterie-activiteit verminderen;
b. de transpiratie bevorderen;
c. de ademhaling beperken;
d. zorgen voor de meest geschikte pH;
e. een optimale osmotische waarde bezitten.

Deze gedeeltelijk door proeven ondersteunde uitspraak gaf aanleiding tot het ontstaan van vele handelspreparaten, zoals bloomlife, floralife en chrysal.

Als ademhalingsremmers noemde LAURIE (59, 60) floroglucinol, resorcinol en hydrazine-sulfaat (ook gebruikt in 13, 80, 122). Resultaten van ademhalingsmetingen gaf hij echter niet. Kaliumaluin en natriumhypochloriet werden als bactericide toegevoegd en daarnaast vermeldt hij nog een gunstige werking van boorzuur en mangaansulfaat bij anjer en van „sodium amytol" bij lathyrus.

FAHRENKAMP (19, 20), MERTENS (73) en OTTO en KAMMRODT (82) vonden in bepaalde gevallen een gunstige invloed van extracten van *Digitalis*, *Convallaria* en *Scilla* en van de hieruit gezuiverde glucosiden, zoals strophantine, digilanide, scillareen en folinerine. Een verklaring voor de werking van deze middelen zoekt MERTENS in een invloed op de osmotische verhoudingen. Experimentele gegevens om deze opvatting te steunen geeft hij niet.

Gunstige resultaten met groeistoffen zijn slechts beperkt tot enkele incidentele waarnemingen zoals van WHITEMAN (121) bij *Paeonia*, van OTTO en KAMMRODT (82) bij *Euphorbia* en van WESTER en MARTH (120) bij *Prunus serrulata* en bij *Cornus florida*.

PASTAC en DRIGUET (86) namen waar, dat kleurveranderingen bij *Dahlia* door toevoeging van calciumnitraat + zilvernitraat aan het water werden uitgesteld. Dit gunstig resultaat verklaren zij door te veronderstellen, dat als gevolg van Donnan-evenwichten HNO_3 wel in de cel doordringt en daar een zuur milieu handhaaft, terwijl CaOH niet binnendringt en zorgt voor een basisch milieu buiten het celplasma. Als een van de belangrijkste factoren voor het verouderen van de cellen van de bloemkroon beschouwen zij een verhoging van de pH, maar ook zij geven geen experimentele bewijzen voor hun veronderstellingen.

In al deze onderzoekingen varieerden de resultaten met verschillende stoffen en concentraties bij verschillende plantesoorten. Bacteriewerende middelen gaven in bepaalde gevallen gunstige resultaten, maar niet bij alle planten; de resultaten met suiker werden wel regelmatiger, indien ze gecombineerd werden met een bacteriewerende stof, maar ook hier waren de optimale concentraties gebruikt door verschillende auteurs (4, 5, 23, 55, 58, 59, 60, 77) en voor verschillende gewassen weinig regelmatig. Ook met het gebruik van handelspreparaten waren de ervaringen niet gelijk voor elk gewas (2, 6, 33, 35, 53, 80, 90, 119).

1.2. DOEL VAN HET ONDERZOEK

Om te kunnen komen tot practisch bruikbare middelen en methodes om de levensduur van snijbloemen te verlengen werd een antwoord gezocht op de volgende vragen:

a. Wat zijn de oorzaken van het voortijdig verwelken?
b. Zijn deze oorzaken voor alle planten dezelfde?
c. Kan men deze oorzaken wegnemen en met welke middelen?
d. Kan ook het normale uitbloeiingsproces in normaal kamerklimaat worden vertraagd?

Om deze problemen althans dichter te kunnen benaderen, was een beter inzicht nodig in de fysiologische veranderingen van de afgesneden bloem, stengel en blad en van de invloed, die chemische middelen op deze processen uitoefenen.

2. ORIENTERENDE ONDERZOEKINGEN

2.1. METHODIEK EN MATERIAAL

Voor het verkrijgen van een globaal overzicht van de mogelijkheden werd een groot aantal stoffen getoetst op hun invloed op de houdbaarheid van verschillende gewassen.

Als maat voor de houdbaarheid werden tijdens het verloop van elke proef periodiek waarderingscijfers gegeven voor de toestand van de bloemen, terwijl daarnaast ook het gewicht periodiek werd bepaald en uitgedrukt in percenten van het aanvangsgewicht. Hierbij bestond elk object uit tenminste 3 bloemstelen en was in twee- of drievoud in de proef aanwezig. Steeds werd gezorgd, dat het uitgangsmateriaal zoveel mogelijk gelijk was en gelijkmatig over de verschillende objecten werd verdeeld. De verschillen in gewicht tussen de parallellen, uitgedrukt in percenten van de aanvangswaarde, waren dan ook meestal gering. Naar gelang dit percentage hoger, gelijk of lager was dan dat van de controle, werd geconcludeerd tot een gunstige werking, geen of een schadelijk effect. Bij het beëindigen van elke proef werd bovendien de hoeveelheid opgenomen water gemeten en omgerekend op het aanvangsgewicht van de bloemen. Zo nodig werd de proef herhaald tot met voldoende waarschijnlijkheid was vastgesteld, of zich tussen het concentratietraject van schadelijk tot „geen effect", ook nog een gunstig traject bevond. In elke proef werden controle-objecten opgenomen. Omdat de proeven zich over een tijdsverloop van twee jaar uitstrekten, kon niet steeds onder dezelfde omstandigheden worden gewerkt en moest het aantal proefgewassen vrij groot zijn. Zo werd voor het bactericiden-onderzoek gebruik gemaakt van *Antirrhinum majus*, *Chrysanthemum morifolium*, *Cyclamen persicum*, *Dahlia variabilis*, *Dianthus caryophyllus*, *Iberis sempervirens*, *Lathyrus odoratus*, *Matthiola incana*, *Rosa* hybriden, *Scabiosa atropurpurea* en *Zinnia elegans*. De resultaten geven dan ook slechts een globaal overzicht van de mogelijkheden.

De invloed van bacteriewerende stoffen op de bacterieontwikkeling werd nagegaan door één- of tweemaal tijdens de proef een druppel van het vaaswater met een vooraf gegloeide platinadraad af te strijken op een pepton-glucose-agar voedingsbodem.

De niet-bactericide stoffen werden ook getoetst in combinatie met een bactericide en al of niet na toevoeging van de voor het betreffende gewas optimale suikerconcentratie.

2.2. VERKORTE AANDUIDINGEN VOOR VEEL GEBRUIKTE BASISMENGSELS

Daar veelal naast een variërende stof een basismengsel bestaande uit één of meer bactericiden, een fungicide en soms suiker aan het water werd toegevoegd, worden hiervoor de volgende afkortingen gebruikt:

ACAC = $AgNO_3$ 0,003 % + $Ca(NO_3)_2$ 0,1 % + AAradon 0,001 % + cladox 0,025 %;
Us = uspulun 0,02 %;
UsCi = uspulun 0,02 % + citroenzuur 0,02 %;
S = saccharose (S_6 = saccharose 6 %);
G = glucose.

2.3. RESULTATEN

2.3.1. *Bacteriewerende middelen*

Naar hun werking kunnen de getoetste bacteriewerende middelen aldus ingedeeld worden:

a. Fytocide concentratie gelijk aan of lager dan de bactericide.
b. Gedurende korte tijd een gunstige werking, daarna niet meer, doordat zich schadelijke nevenverschijnselen voordoen, zoals het insterven van de stengels, of doordat de bacterie-ontwikkeling niet langer onderdrukt wordt.
c. Bacteriewerend en onschadelijk tenminste tot het tijdstip, waarop door andere oorzaken verwelking optreedt.

Tabel 1 op blz. 6 geeft een overzicht van de naar deze criteria ingedeelde en beproefde stoffen.

Tot de eerste groep behoren de volledig onbruikbare stoffen. In de tweede groep werden de langzaam werkende plantengiften opgenomen, zoals organische kwikpreparaten, en stoffen die alleen in hogere concentraties schadelijk zijn, b.v. zuren en enzymgiften. Zij doden het eerst de levende cellen van de stengel, zodat deze zijn stevigheid verliest. Ook moeten tot de tweede groep vele bacteriostatische middelen gerekend worden, zoals de sulfa-preparaten en antibiotica. Na enige tijd past zich de bacterieflora aan deze stoffen aan. De overige in deze groep voorkomende stoffen verliezen na enige tijd door oxydatie of reductie hun eigenschappen, zoals zwaveligzuur, hypochloriet, waterstofperoxyde en kaliumpermanganaat. De oxydatiemiddelen verliezen hun werking nog sneller, indien suiker wordt toegevoegd. Tot de laatste groep (C) behoren die middelen, die onder normale omstandigheden aan de genoemde bezwaren ontsnappen. Onder extreme omstandigheden, zoals hoge temperatuur, aanwezigheid van grote hoeveelheden organische stof door vele planten in weinig water te plaatsen, door beschadiging van de stengels of door toevoeging van stoffen, die zich met het bactericide verbinden, gaat ook hun werking verloren.

Veruit de langste bescherming en de minst schadelijke werking gaf zilvernitraat (0,002–0,006 %). Zilvernitraat verbindt zich gemakkelijk met proteïnen. Daardoor worden de aanwezige bacteriën in het water en op de stengelbasis snel gedood, maar dringt het zilvernitraat zeer weinig in de plant binnen. Bovendien zou het langzaam uit de gevormde verbindingen vrijkomende zilver op oligodynamische wijze (27, 47) een verdere bacterieontwikkeling onderdrukken.

Aanvankelijk vormt zich na toevoeging van zilvernitraat aan het water een lichte troebeling, maar door toevoeging van calciumnitraat (0,1 % $Ca(NO_3)_2 . 4H_2O$) bezinkt deze neerslag snel. Als reserve werd meestal het organische kwikpreparaat „AAradon" toegevoegd in een concentratie, die alleen niet voldoende bactericide, maar ook niet fytotoxisch is.

Protargol had vooral in combinatie met een zuur (tot pH 4) een gunstig effect. Aluminiumsulfaat en loodacetaat verlagen zelf de pH.

2.3.2. *Invloed van suiker*

Bij een aantal gewassen werd de invloed van saccharose en glucose in verschillende concentraties nagegaan. Als bactericide werd hierbij steeds $AgNO_3$ 0,003 % toegevoegd en meestal ook $Ca(NO_3)_2$ 0,1 % + AAradon 0,001 % + cladox 0,025 % (ACAC). In tabel 2 wordt het gewicht in percenten van de aanvangswaarde weergegeven als gecombineerde maat voor ontwikkeling en houdbaarheid.

TABEL 1. Toxische concentraties van chemicaliën in het vaaswater voor bacteriën en bloemen.
Toxic concentrations of chemicals in the water of the vase to bacteria and flowers.

middel *chemical*	minimale bacteriewerende concentratie *minimal bactericidal concentration* %	minimale fytotoxische concentratie *minimal phytotoxic concentration* %	optimale concentratie *optimal concentration* %
GROEP A			
AAglitan (gladiolenontsmetter)	0,1	0,005	–
Acetylsalicylzuur (Aspirine)	0,1	<0,075	–
Auramine	>0,01	<0,0001	–
Benzoëzuur	0,1	0,01	–
Boorzuur	>0,5	0,1–0,005	–
2:4-Dinitrofenol	0,005	0,001	–
Ethanol	>2	1	–
Fuchsine (basisch)	>0,004	<0,0004	–
Hydrazine-sulfaat	>0,02	0,02	–
Jodium (J_2)	50 % verz. opl.	20 % verz. opl.	–
Kamfer-olie	>1	>1	–
Koperoxychloride	0,05	<0,005	–
Kopersulfaat	0,005	<0,0005	–
Mercurichloride	0,002	<0,002	–
Mercurochroom (dibroomhydroxymercurifluoresceïne)	0,003	0,0008	–
Pepermunt-olie	>0,04	<0,04	–
Pikrinezuur	>0,05	<0,05	–
Resorcinol	>0,01	0,005	–
Salicylzuur	0,05	0,025	–
Streptomycine-sulfaat	>0,02	>0,02	–
Sulfanilamide	0,1	0,06	–
Superol (hydroxychinolinesulfaat)	0,05	0,0015	–
Thioureum	>0,1	<0,01	–
Thymol	verz. opl.	0,002	–
Toluol	>0,016	0,01	–
GROEP B			
AAradon (organische kwikverbinding)	0,003	0,003	0,003
Aluminiumnitraat	0,02	0,025	0,02
Bleekwater (5 % Cl-bestanddelen)	0,25	0,25	0,1
Calciumhypochloriet	0,05	0,05	0,05
Chloraalhydraat	0,075	0,075	0,075
Collargol (zilver-proteïne verbinding)	0,02	0,02	0,02
Kalium-aluin	0,02	0,02	0,02
Kaliumbichromaat	0,01	0,02	0,015
Kaliumpermanganaat	0,01	0,02	0,015
Katadyn-Sand	4,5	>4,5	4,5
Malachietgroen	0,02	0,02	0,02
Mercurijodide	0,001	0,001	0,0008
Mercurinitraat	0,001	0,002	0,0015
Natrium-azide	0,002	0,0015	0,0015
Orthocide-50 (N-trichloormethylthiotetrahydroftaalimide	0,025	0,02	0,025
Scabex (org. kwikverbinding)	0,015	0,01	0,01
Trypaflavine (chloormethyl-3:6-diaminoacridine)	0,03	0,075	0,05
Uspulun (org. kwikverbinding)	0,015	0,04	0,02
Waterstofperoxyde	>0,05	0,05	0,05
Zinksulfaat	0,05	0,1	0,05
Zwaveldioxyde	0,009	0,01	0,01
GROEP C			
Aluminiumsulfaat	0,04	0,08	0,05
Loodacetaat	0,05	0,1	0,06
Protargol (zilver-proteïne verbinding)	0,005	0,01	0,01
Zilvernitraat	0,001	0,01	0,003

TABEL 2. Invloed van saccharose- en glucoseconcentratie op de houdbaarheid van verschillende soorten snijbloemen, uitgedrukt in het gewicht in % van de aanvangswaarde.

Influence of sucrose and glucose concentration on the keepability of different species of cut flowers, expressed as weight in % of original weight.
S = saccharose (= *sucrose*) G = glucose.

soort *species*		dagen na inzetten *days after cutting*	suiker concentraties in % *sugar concentrations in %*											
			0	0,5	1	2	3	4	5	6	8	9	10	12
Cyclamen persicum 'Sylphide'	S	8	80	*83*	76	67	73	75						
	G		*80*	70	71	59	72	62						
Chrysanthemum coccineum (in knop)	S	23	120	131	145	134		123		136				
	G		120	*161*	138	135		139		123				
Zinnia elegans 'Canary Bird'	S	11	107			84								
	G		107	*116*	109	87		80						
Scabiosa atropurpurea (in knop)	S	27	38	64	*79*	70	70	66						
	G		38		77	*96*	68	63						
Matthiola incana (dubbelbloemig)	S	18	85		108	108		114						
	G		85		101	109		120						
Chrysanthemum morifolium 'Millersdale'	S	17	79	98		123	120	*138*						
	G		79	83	99	110	*131*	118						
Rosa 'Kirsten Poulsen'	S	9	58		91	107		122		*126*	119			
	G		58		123	130		143		*144*	133			
Dianthus caryophyllus 'William Sim'	S	13	57			87		114		*116*	112			
	G		57			67		112		*117*	116			
Tulipa 'Eclipse'	S	14	103			128		*139*		128				
	G		103			114		133		*134*				
Antirrhinum majus 'Defiance'	S	18	86		112	125		169		*176*				
	G		86		105	123		143		*149*				
Dahlia variabilis 'Vader v. d. Loef' (in knop)	S	4	130			162			167			*185*		
	G		130			158			170			*171*		
	S	10	105			*275*			259			202		
	G		105			*257*			232			253		
Freesia 'Buttercup'	S	6	84				95	98		*102*				
	G		84			97		106		*106*	103			
Dianthus plumarius	S	16	101		114	125		140		142	*148*			
	G		101		118	129		145		142	*148*			
Cosmos bipinnatus 'Dazzler' (in knop)	S	13	77		111	106		111		110	109		*126*	124
	G		77		95	100		103		110	109		*119*	108
Convallaria majalis	S	11	69		73	73		81		*84*				
	G		69		74	76		90		*102*				
Lathyrus odoratus 'Pinkie' (in knop)	S	6	84		90	131	144	143	153	145	*156*		134	
	G		84			131		132		129	*129*			

Glucose en saccharose geven in gelijke gewichtshoeveelheden slechts in enkele gevallen een verschil in werking; de optimale suikerconcentratie varieert voor de verschillende gewassen echter zeer sterk.

In vele gevallen kon door toediening van suiker ook de val van turgescente bloemen of bloemdelen worden voorkómen b.v. bij *Laburnum anagyroides*, *Lupinus polyphyllus*, *Ribes sanguineum* en *Tulipa* (zie 1).

2.3.3. *Invloed van de zuurgraad*

Verlaging van de pH van het water heeft op zichzelf een sterk remmende invloed op de bacterieontwikkeling. Wil men de fysiologische invloed van de pH van het water op de bloem nagaan, dan is het vooral hier noodzakelijk ook bij hogere pH de bacteriegroei volledig te onderdrukken. Aluminiumsulfaat en loodacetaat reageren op zichzelf reeds zuur, zodat alleen zilvernitraat en organische kwikverbindingen als bactericide gebruikt kunnen worden. De pH van het water beïnvloedt echter ook de bezinkingssnelheid van onoplosbare zilver- en kwikverbindingen. Daardoor konden de fysiologische werking van zuren en hun directe invloed op verstopping van de vaten niet geheel gescheiden worden.

De ontwikkeling en houdbaarheid van *Dahlia* werd b.v. verbeterd, indien het water werd aangezuurd tot een pH van ± 3,5 en bovendien zilvernitraat + suiker als basismengsel werden toegevoegd. Werd echter ook calciumnitraat 0,1 % gegeven, dan verdween de invloed van het zuur vrijwel geheel. Bij *Rosa* daarentegen lag zowel met als zonder calciumnitraat het pH-optimum bij 4. Ook bij *Convallaria* werd door calciumnitraat het effect van zuren wel verkleind, maar bleef toch het optimum bij pH 3,2.

Bij vele andere gewassen zoals *Antirrhinum*, *Dianthus* en *Zinnia* werd geen invloed van de pH gevonden.

De aard van de toegediende zuren was niet erg belangrijk. Zo werden goede resultaten verkregen met citroenzuur, barnsteenzuur, appelzuur, malonzuur en wijnsteenzuur, maar waren ook oxaalzuur, fosforzuur en zelfs salpeter- en zwavelzuur bruikbaar, indien het pH-traject van 3–4,5 maar niet werd overschreden. Dit laatste is natuurlijk gemakkelijker te bereiken met de zwak gedissocieerde zuren.

2.3.4. *Schimmelontwikkeling*

Vooral bij lage pH trad vaak ontwikkeling van schimmels op in het water en, indien de stengel werd aangetast, had dit spoedig een verwelking en bacterieontwikkeling tot gevolg. Daarom werden de volgende handelspreparaten op hun fungicide werking beproefd bij *Chrysanthemum morifolium:* AApirol (tetramethylthiuramdisulfide), cladox (2 : 4-dinitrorodaanbenzeen), koperoxychloride, orthocide (N-trichloormethylthiotetrahydroftaalimide), scabex (organisch kwikpreparaat) en spuitzwavel. Als basismengsel werd $AgNO_3$ 0,003 % + citroenzuur 0,04 % + saccharose 2 % gebruikt.

Koperoxychloride, spuitzwavel en AApirol boden in niet fytotoxische concentraties geen bescherming. Met cladox 0,05–0,01 %, orthocide 0,025–0,005 % en scabex 0,02–0,002 % werden de beste resultaten verkregen. In de meeste proeven werd aan het basismengsel een filtraat van cladox toegevoegd (2,5 % filtraat van een 1 % suspensie).

2.3.5. *Groei- en remstoffen*

Met het kaliumzout van α-nafthylazijnzuur, het kaliumzout van indol-3-azijnzuur, 2-methyl-5-chloorfenoxy-azijnzuur en 2:4-dichloorfenoxy-azijnzuur, toegevoegd aan het water, werd in geen enkele concentratie een herhaalbaar gunstig effect verkregen bij *Antirrhinum majus*, *Cyclamen persicum*, *Chrysanthemum morifolium*, *Dahlia variabilis*, *Dianthus caryophyllus*, *Dianthus plumarius*, *Erysimum perofskianum*, *Matthiola incana*, *Narcissus pseudonarcissus*, *Rosa* 'Parel van Aalsmeer', *Scabiosa atropurpurea*, *Tagetes patula* en *Tulipa*. Ook toevoeging van eosine, ascorbinezuur of fumaarzuur gaf geen gunstige groeistofinvloed. Groeistofbespuitingen bij *Antirrhinum majus*, *Cyclamen persicum*, *Delphinium ajacis*, *Lathyrus odoratus*, *Matthiola incana* en *Prunus triloba* hadden evenmin een gunstig resultaat. Bij de genoemde gewassen hadden groeistoffen geen invloed op de levensduur van de bloem en konden ze ook de bloemval niet voorkómen.

Dit laatste was wel mogelijk bij *Alnus glutinosa*, *Corylus avellana*, *Laburnum anagyroides* en *Lupinus polyphyllus*, dus in gevallen, waar de bloem of het bloemgestel in zijn geheel en in turgescente toestand afvalt (zie 1). Bij *Lupinus polyphyllus* had een groeistofbespuiting alleen dan effect, indien deze werd gevolgd door 1 dag zonnig weer, voordat de bloem werd gesneden, of indien de bespoten bloemen direct in 1–3 % saccharose geplaatst werden. In 4–8 % saccharose vielen de bloemen ook zonder groeistofbespuiting niet af.

Proeven met het Na-zout van 2:3:5-trijoodbenzoëzuur (0,0001–0,005 %) bij *Antirrhinum majus*, *Lathyrus odoratus* en *Matthiola incana*, met B 542 (= triethanolamine zout van α-cyano-β(2:4-dichloorfenyl)acrylzuur) (0,0001–0,02 %) bij *Bellis perennis*, *Dianthus plumarius*, *Lilium henryi*, *Magnolia stellata* en *Tulipa stellata* en met maleïne-hydrazide (0,0005–0,025 %) bij *Dahlia variabilis*, *Dianthus caryophyllus*, *Freesia* 'Buttercup', *Godetia grandiflora*, *Lathyrus odoratus*, *Rosa* 'Parel van Aalsmeer', *Scabiosa atropurpurea* en *Tagetes patula* gaven ook geen aanleiding tot verder onderzoek. Slechts werd bij *Amelanchier spicata*, *Dianthus plumarius*, *Godetia grandiflora*, *Iberis sempervirens*, *Scabiosa atropurpurea* en *Tagetes patula* de toxische concentratie van indol-3-azijnzuur verhoogd door toevoeging van maleïne-hydrazide en omgekeerd was maleïne-hydrazide minder schadelijk in combinatie met indol-3-azijnzuur.

2.3.6. *Enzymgiften*

In de meeste gevallen, waarin enzymgiften in verschillende concentraties, al of niet in combinatie met suiker en gedurende korte tijd of voortdurend werden toegediend, was hun invloed op de houdbaarheid afwezig of negatief. Getoetst werden 2:4-dinitrofenol (DNP), hydrazine-sulfaat, malachietgroen, malonzuur, monojoodazijnzuur, natriumazide (NaN_3), natriumfluoride (NaF), natriumdiethyldithiocarbamaat (dieca), fenylurethan, floroglucinol, resorcinol en oxychinolinesulfaat (superol) bij *Chrysanthemum morifolium*, *Convallaria majalis*, *Dahlia variabilis*, *Dianthus plumarius* en *Lathyrus odoratus*. DNP, Na-azide en superol werden ook bij *Antirrhinum majus*, *Dianthus caryophyllus*, *Rosa* hybriden, *Scabiosa atropurpurea* en *Tulipa* beproefd. Slechts 2:4-dinitrofenol (0,0001–0,001 %), malachietgroen (0,003–0,01 %), natriumazide (0,0002–0,0015 %) en superol (0,0005–0,002 %) gaven een gunstig resultaat bij *Chrysanthemum morifolium*, *Convallaria majalis*, *Rosa* hybriden en *Scabiosa atropurpurea*. Malachietgroen 0,005 % was gunstig bij *Chrysanthemum morifo-*

lium, *Convallaria majalis*, *Dahlia variabilis* en losse kroonbladen van *Dianthus* sp.

2.3.7. *Glucosiden*

Strophantine (0,0005 %–0,05 %) en digoxine (0,0001–0,00025 %) werden getoetst bij *Dianthus caryophyllus*, *Freesia* 'Buttercup', *Matthiola incana*, *Rosa* 'Kirsten Poulsen' en *Tulipa*. Zowel met als zonder bactericide of suiker werd nooit een duidelijk gunstig resultaat waargenomen. De gunstige resultaten van FAHRENKAMP (19, 20) en MERTENS (73) houden waarschijnlijk verband met een geringe bactericide werking van deze middelen.

2.3.8. *Anorganische zouten en sporenelementen*

Vooral calciumnitraat, magnesiumnitraat, magnesiumsulfaat en oplosbare fosfaten gaven in bepaalde gevallen gunstige resultaten. Of deze resultaten berusten op een directe werking op de plant of een indirecte door het sneller doen bezinken van zilver- en kwikverbindingen kon niet worden uitgemaakt met de beschikbare bactericiden. Wel werd met andere korte tijd werkzame bactericiden vastgesteld, dat voedingszouten in elk geval aanvankelijk nooit de beperkende factor vormen. Met de sporenelementen molybdeen, ijzer en koper werd nooit een gunstig effect verkregen. In enkele gevallen (*Dianthus plumarius*) had mangaansulfaat 0,01 % een gunstig effect. Boorzuur (0,05–0,125 %) voorkwam de bloemval bij *Lupinus polyphyllus*. Verdere resultaten met boorzuur worden op p. 44 besproken.

2.4. DISCUSSIE OVER DE ORIENTERENDE ONDERZOEKINGEN

De meeste zgn. huismiddelen, zoals splijten en hameren van de stengel, toevoegen van aspirine en bleekwater, zijn er op gericht belemmeringen in de wateropname te voorkómen. Meestal zijn echter de schadelijke nevenverschijnselen van deze middelen erger dan de kwaal. Desondanks kan in de gunstige werking van verschillende bacteriewerende middelen een bevestiging gezien worden van de opvatting van LAURIE (59, 60), dat onderdrukking van bacterieontwikkeling in het water een dwingende eis is, waaraan echter slechts door enkele middelen voldaan kan worden. Vanwege zijn speciale bactericide en bacteriostatische eigenschappen was zilvernitraat in dit opzicht het meest geschikt. Bacteriostatische middelen zijn over het algemeen te specifiek in hun werking en daarom slechts bruikbaar, indien ze tevens de pH verlagen of indien een zuur wordt toegevoegd. Deze mogelijkheid werd niet volledig onderzocht, hoewel zij van practisch belang kan zijn. Voor het onderzoek zijn dergelijke middelen minder geschikt, omdat de invloed van de pH bij verschillende gewassen sterk varieerde.

Dat de osmotische waarde van het vaaswater als zodanig een rol zou spelen (59, 60) lijkt niet waarschijnlijk. In vele gevallen immers had suiker een gunstige invloed, terwijl anorganische zouten geen effect hadden. Voor de werking van deze zouten wordt dan ook naar een andere verklaring gezocht (p. 18). Hier wordt slechts volstaan met de opmerking, dat de werking van deze zouten het duidelijkst was bij die gewassen, waar ook een verlaging van de pH en toevoeging van een enzymgift een gunstige werking hadden. Het vermoeden dat zij hetzelfde proces in de plant beïnvloeden, was dan ook gerechtvaardigd.

Suiker had enerzijds een belangrijke invloed op de ontwikkeling en de houd-

baarheid, maar was anderzijds ook werkzaam bij vrijwel geheel ontwikkelde bloemen. Daarom werd voor de werking van suiker gezocht naar een verband met de osmotische waarde van het celsap en met de ademhaling.

De incidentele gunstige resultaten met groeistoffen (82, 120, 121) en enkele glucosiden (19, 20, 73, 82) konden voor zover dit werd nagegaan niet worden bevestigd. Hieruit mag worden geconcludeerd, dat zij slechts onder bepaalde omstandigheden en bij enkele gewassen een gunstige invloed hebben.

3. OORZAKEN VAN VATVERSTOPPING EN MIDDELEN OM ZE TE VOORKOMEN

Uitgaande van het feit, dat bepaalde bacteriewerende middelen een gunstige invloed hebben op de houdbaarheid, doen zich de volgende vragen voor:

a. Oefenen bacteriën een schadelijke invloed uit en berust de werking van bactericiden uitsluitend op een onderdrukking van de bacterieontwikkeling in het water en in de vaten, of hebben bactericiden zelf een gunstig effect?
b. Indien bacteriën een schadelijke invloed uitoefenen, is die dan direct door ophoping in en verstopping van de vaten of indirect door de vorming van toxische stoffen?
c. Treedt er nooit verstopping van de vaten op, indien de bacteriegroei onderdrukt wordt?
d. In hoeverre geldt dit alles voor verschillende plantesoorten?

3.1. INVLOED VAN BACTERIEN

Materiaal en methoden. Wil men nagaan, of bacteriën de houtvaten verstoppen, of dat de plant zelf actief deelneemt aan de vatverstopping, dan moet men het aantal bacteriën in het water variëren. Hiervoor komen uitsluitend biologische middelen in aanmerking, omdat fysische (temperatuur en bestraling) of chemische middelen ook de plantestengel beïnvloeden. Men kan in een onschadelijke voedingsoplossing gekweekte bacteriën toevoegen, of de hoeveelheid water per stengel, dus het aantal infectiekansen variëren. De invloed van deze behandelingen werd nagegaan door:

a. lengtedoorsneden van de stengelbasis microscopisch te bekijken;
b. het tijdstip van verwelking na te gaan;
c. de wateropname te bepalen;
d. een directe meting van de vatverstopping.

Voor dit laatste werden de door GOTTLIEB (29) en WARNE (118) beschreven methodes om het specifiek waterdoorlatend vermogen van stengelstukken te meten, geschikt gemaakt voor gebruik op grote schaal in vergelijkende proeven. Stengelstukjes van gelijke lengte werden aan de bovenzijde met een stukje rubberslang aan de zuigleiding van een waterstraalpomp bevestigd en met de onderzijde in een bekende hoeveelheid water geplaatst. Na een bepaalde periode (afhankelijk van het object) werd de doorgezogen hoeveelheid water gemeten. Door gebruik te maken van drie hoofdbuizen elk met tien zijbuisjes kon het waterdoorlatend vermogen van dertig stengelstukjes tegelijk gemeten worden

(foto 1).[1] Door voor elke bepaling het gemiddelde te nemen van tenminste tien metingen werden verschillen in stengeldikte genivelleerd.

Om na te gaan of bacteriën direct of indirect hun schadelijke werking uitoefenen, werden bloemen geplaatst in water, waarin reeds eerder bloemen gestaan hadden. Dit water werd kiemvrij gemaakt met behulp van een Pasteurkaars (P 7), door verhitting in een autoclaaf (125°C), door beide bewerkingen of door toevoeging van zilvernitraat of uspulun.

Voor de meeste proeven betreffende de invloed van bacteriën werd gebruik gemaakt van *Dahlia variabilis* „Gerrie Hoek" zonder blad. Hoewel met *Chrysanthemum morifolium, Coreopsis lanceolata, Cosmos bipinnatus* en *Matthiola incana* overeenkomstige resultaten werden verkregen, worden deze hier niet gedetailleerd vermeld.

Resultaten. Microscopisch werd bij vele gewassen reeds na twee dagen een slijmerige ophoping van bacteriën en afbraakprodukten waargenomen, vooral vóór of even in de wijde vaten (foto 2). Tegelijkertijd kon bij *Alnus glutinosa, Amelanchier spicata, Chrysanthemum morifolium, Dahlia variabilis* en *Dianthus caryophyllus* een gedeeltelijke verstopping van het basisgedeelte van de stengel worden gemeten (tabel 3).

TABEL 3. Waterdoorlatend vermogen van de stengelbasis (8 cm) onder vacuumspanning bij verschillende gewassen na twee dagen in water of in water + bactericide (ACAC). Uitgedrukt in % van verse stengels.

Water conductivity under vacuum pressure of the lower 8 cm of the stem for different species after two days in water or water + bactericide (ACAC, see p. 4). Expressed in % of fresh stems.

gewas *species*	in water	in ACAC
Alnus glutinosa	8,0	75,7
Amelanchier spicata	15,9	92,5
Chrysanthemum morifolium	27,1	50,0
Dahlia variabilis	41,2	84,8
Dianthus caryophyllus	27,1	85,6

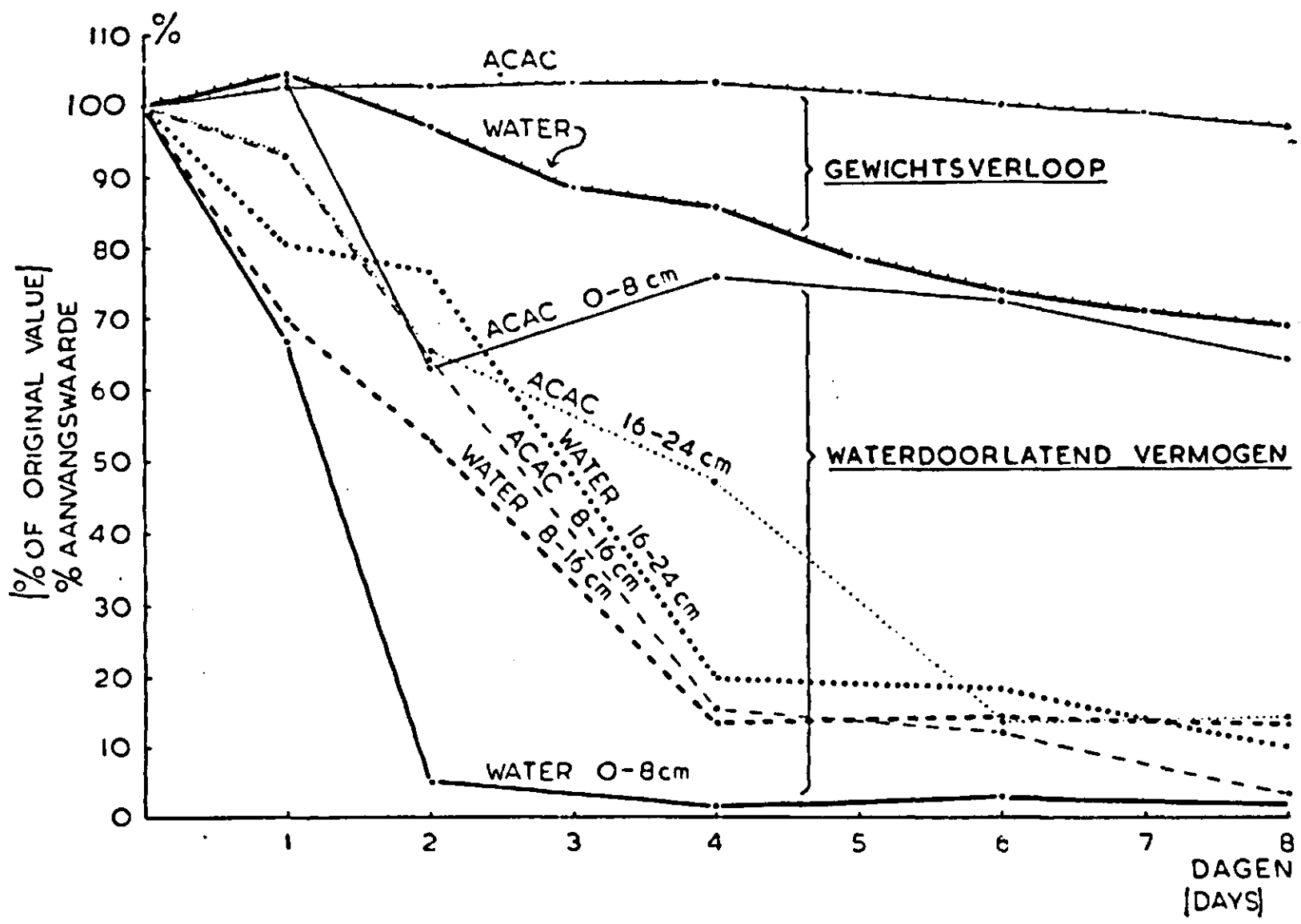
Bovendien nam de wateropname dan snel af en begon de verwelking (gewichtsafname) (grafiek 1). Door toevoeging van het basismengsel ACAC (p. 4) trad dit alles pas later op.

Door toevoeging van een 24 uur oude bacterieculture in pepton 0,5% + glucose 1% (toegediend 1 deel op 10 delen water) werd de ontwikkeling van *Coreopsis lanceolata* onmiddellijk geremd (tabel 4). Werden de bacteriën met zilvernitraat gedood, dan werd de schadelijke invloed aanvankelijk opgeheven. Na 30 uur waren ook de controle-behandelingen (PG) troebel geworden en trad ook hier een gewichtsdaling op.

Hieruit blijkt, dat levende bacteriën in het water in korte tijd een schadelijke invloed op de houdbaarheid uitoefenen.

Hoewel geen diepgaand onderzoek werd ingesteld naar de vraag, of hierbij bepaalde bacteriesoorten een specifieke werking uitoefenen, kan worden opgemerkt, dat meestal verschillende bacteriesoorten uit het water geïsoleerd konden worden. Werd uitgegaan van een reine culture, dan ging deze meestal spoedig

[1] Voor foto's wordt naar het eind verwezen.



GRAFIEK 1. Het verloop van het waterdoorlatend vermogen op verschillende hoogte in de stengel en van het versgewicht (bovenste lijnen) bij takken van *Amelanchier spicata* geplaatst in water en in ACAC.

GRAPH 1. *Correlation between fresh weight (upper lines) and changes of water conductivity (lower lines) of stem pieces (0-8, 8–16 and 16–24 cm from the base) of cut Amelanchier branches placed in water and in ACAC (see p. 4). Fresh weight and water conductivity expressed in % of original value.*

TABEL 4. Schadelijke invloed op het gewichtsverloop (in % van de aanvangswaarde) van *Coreopsis lanceolata* door toediening van een bacteriesuspensie.

Weight drift of Coreopsis lanceolata in % of original weight, as influenced by the addition of a bacterial suspension.

W = water; A = ACAC (p. 4); PG = pepton 0,05 % + glucose 0,1 %; PG Bact. = pepton 0,05 % + glucose 0,1 %, na 24 uur bacterieontwikkeling (*after 24 hours of bacterial growth*).

behandeling *treatment* \ uren *hours*	0	18	30	45	65	90	115
W – –	100	110	110	112	112	111	103
W PG –	100	108	107	106	104	98	96
W PG Bact.	100	104	101	100	100	100	94
A – –	100	107	110	111	114	114	110
A PG –	100	107	108	108	110	106	100
A PG Bact.	100	109	109	108	106	103	99

over in een gemengde bacteriepopulatie, wanneer er bloemstengels in geplaatst werden.

Op de vraag, hoe de bacteriën hun schadelijke invloed uitoefenen, werden twee antwoorden gevonden:

a. een directe verstoppende werking, die ook na het doden van de bacteriën blijft bestaan;

b. een indirecte schadelijke werking door vorming van schadelijke stoffen.

Water, waarin gedurende twee dagen *Dahlia*'s gestaan hadden, was reeds schadelijk voor verse *Dahlia*'s, die in dit water geplaatst werden. Deze schadelijke invloed bleef ook indien met zilvernitraat 0,003 % de bacteriën zelf gedood werden. Hier waren dus reeds schadelijke stoffen gevormd, die echter nog door filtreren met een pasteurkaars (P 7) verwijderd konden worden. Hadden de bloemen echter langer in dit water gestaan, dan kon de schadelijke werking van het gebruikte water niet meer geheel door filtreren worden opgeheven (tabel 5). Werd het heldere filtraat gedurende 1 uur bij 125 °C in de autoclaaf verhit, dan ontstond wederom een troebeling en was de schadelijke werking nog slechts gering. Door tweemaal te filtreren en te verhitten had het water vrijwel geen schadelijke invloed meer. Waarschijnlijk zijn de schadelijke stoffen van eiwitachtige aard. Bij deze proeven met gebruikt water werd de bacterieontwikkeling steeds verhinderd door toevoeging van zilver- + calciumnitraat of uspulun + citroenzuur.

TABEL 5. Opheffen van de schadelijke werking van reeds voor snijbloemen gebruikt water door filtreren en verhitten (bloemgewicht uitgedrukt in % van het aanvangsgewicht).

Removal of the harmful effect of water, already used for cut flowers, by filtration and heating (weight of the flowers in % of original weight).

A = $AgNO_3$ 0,0045 % + $Ca(NO_3)_2$ 0,3 %, toegevoegd als bactericide; U = uspulun 0,02 % + citroenzuur 0,02 % + $Ca(NO_3)_2$ 0,3 % als bactericide.
F = gefiltreerd door pasteurkaars P7 (*filtered through P7*);
H = 1 uur verhit bij 125 °C (*1 hour at 125* °C).

behandeling *treatment* / gewas *species*	aantal dagen na inzetten *days after cutting*	ouderdom gebruikt water (dagen) *age of used water (days)*	bactericide	onbehandeld *no treatment*	H	F	F H	H F	H F H	H F H F	controle vers water *fresh water*
Dahlia variabilis	9	10	A	94	–	105	111	–	–	–	115
	9	10	U	94	–	102	109	–	–	–	124
	9	22	U	89	–	91	103	–	–	–	124
	7	14	A	87	87	98	–	104	–	–	116
	7	14	U	85	97	102	–	105	–	–	112
Chrysanthemum morifolium	10	32	A	73	74	81	–	88	97	95	97
Amelanchier spicata	6	25	A	85	71	86	–	101	100	–	101

In water, waarin de bacterieontwikkeling door zilvernitraat steeds onderdrukt was, hadden zich geen schadelijke stoffen gevormd in dezelfde tijd, en met evenveel bloemstengels als waarmee dit *met* bacteriën wel het geval was. De schadelijke stoffen worden dus niet door de plant zelf afgescheiden. De mogelijkheid immers, dat deze stoffen door zilvernitraat gebonden zouden worden, is niet waarschijnlijk, want indien zilvernitraat naderhand toegevoegd wordt, kan het de schadelijke stoffen ook niet binden.

Bovendien was de schadelijke werking van de gevormde stoffen nooit specifiek voor de plant, waarbij ze gevormd werden. Zo was water gebruikt voor *Matthiola incana* schadelijk bij *Amelanchier canadensis* en vuil *Dahlia*-water bij *Chrysanthemum morifolium*.

Nu bleef nog de vraag, hoe werken deze schadelijke stoffen? Daarom werd bij *Dahlia variabilis* 'Gerrie Hoek' en *Amelanchier spicata* de invloed van gebruikt water op de vatverstopping nagegaan, nadat het de genoemde bewerkingen had ondergaan. Uit deze proeven bleek, dat naarmate de genoemde bewerkingen de schadelijke invloed op de houdbaarheid beïnvloedden, zij ook de vatverstoppende werking ophieven (tabel 6).

TABEL 6. De gevolgen van gebruikt water op het waterdoorlatend vermogen van de stengelbasis (8 cm) bij *Amelanchier spicata* en *Dahlia variabilis*, uitgedrukt in % van verse stengels. Afkortingen als in tabel 5.

Influence of already used water on the water conductivity of the base of stems (8 cm) of Amelanchier spicata and Dahlia variabilis, expressed in % of fresh stems. Abbreviations see table 5.

gewas *species* / behandeling *treatment*	aantal dagen na inzetten *days after cutting*	ouderdom gebruikt water (dagen) *age of used water (days)*	bactericide	onbehandeld *no treatment*	H	F	H F	H F H	controle vers water *fresh water*
Dahlia variabilis	3	12	U	24	–	58	53	–	85
Amelanchier spicata . . .	6	25	A	6	5	25	65	100	99

Samenvattend kan men concluderen:

a. Bacteriën oefenen een schadelijke werking uit;

b. Deze schadelijke werking berust aanvankelijk uitsluitend op de vorming van filtreerbare deeltjes. Later worden ook andere verwelkingsinducerende stoffen gevormd, die niet filtreerbaar zijn, maar bij verhitting coaguleren en dan afgefiltreerd kunnen worden. Waarschijnlijk zijn deze stoffen van eiwitachtige aard.

c. Beide groepen van stoffen hebben een verstopping van de houtvaten tot gevolg.

3.2. VERSTOPPING ONAFHANKELIJK VAN BACTERIËN

Symptomen. Ook indien met zilvernitraat of uspulun de bacterieontwikkeling in het water geheel werd voorkómen en bovendien ook uit steriel gesneden stengelcoupes geen bacteriën konden worden geïsoleerd, werd toch vaak een verstopping van de vaten gemeten. Deze verstopping trad meestal eerst later op en was ook hoger in de stengel meetbaar (grafiek 1 op p. 13).

Bij *Alnus glutinosa*, *Dahlia variabilis* en in mindere mate ook bij *Amelanchier spicata* werd microscopisch na enige tijd een gomachtige stof in de houtvaten waargenomen. In het begin waren deze verstoppingen vrijwel ongekleurd, na enige tijd werden ze vaak bruin (foto 3). Dit komt overeen met de waarnemingen van BEWLEY (11) en LUDWIG (64) bij tomaten met verwelkingsziekte. In vele gevallen werd echter reeds voor de verstopping microscopisch zichtbaar was, een

vrijwel volledige verstopping gemeten met de op p. 11 beschreven doorzuigmethode. Lucht in de vaten kan niet de oorzaak zijn, want in rust verkerende takken van *Alnus glutinosa* bevatten veel lucht in de vaten, maar bezitten toch een groot waterdoorlatend vermogen.

Verder onderzoek naar de chemische aard van de verstopping werd niet gedaan en ook een literatuuronderzoek betreffende het optreden van vatverstopping bij diverse verwelkingsziekten (8, 11, 15, 17, 28, 29, 37, 50, 64, 96, 105, 123, 125) leverde, wat dit betreft, weinig concrete aanknopingspunten op. Het meest waarschijnlijk lijkt de opvatting, dat bij verwelkingsziekten veelal afbraakprodukten van pectinen gevormd worden (18, 28, 64, 123).

Materiaal en methoden. Bij het verder onderzoek over de oorzaak en het voorkómen van deze niet door bacteriën geïnduceerde vatverstopping werd voornamelijk gewerkt met één- en tweejarige takken van *Alnus glutinosa* en *Amelanchier spicata*. De takken van *Alnus glutinosa* waren in rust op het moment van snijden en werden tijdens het experiment in bloei gebracht bij 25 °C in donker. Bij de proeven met *Amelanchier spicata* werd aanvankelijk eveneens met in gedwongen winterrust verkerende takken gewerkt, later ook met bebladerde takken. Dit werd in het licht gedaan en hierbij was de temperatuur niet gelijk, zodat de experimenten onderling, ook afgezien van het verschil in ontwikkelingsstadium, niet vergelijkbaar zijn. Steeds werd het waterdoorlatend vermogen gemeten van stengelstukjes van 8 cm lengte gedurende 15 minuten onder een druk van ± 2 cm kwik. Het waterdoorlatend vermogen van de onderste 24 cm van de stengel werd in drie gedeelten afzonderlijk bepaald. Als controle werd het gemiddelde genomen van het waterdoorlatend vermogen van verse takken bij het inzetten van de proef en van twijgen, die tegelijk met de behandelde takken gemeten werden, maar onmiddellijk voor de bepaling vers gesneden waren. Meestal verschillen deze beide waarden slechts weinig. Elke bepaling geeft het gemiddelde waterdoorlatend vermogen van tenminste tien takken weer. De invloed van dikteverschillen tussen de twijgen werd aldus voldoende genivelleerd, indien het materiaal gelijkmatig over de verschillende behandelingen verdeeld was.

Omdat de meting meestal werd gedaan, zodra de slechtste behandeling de eerste verwelkingssymptomen te zien gaf, kon de invloed van de behandeling op de mate van verwelking niet gelijktijdig worden nagegaan. Dit werd gedaan met een gewas, dat zeer gevoelig is voor verstopping van de vaten, nl. met *Convallaria majalis*, die voor of tijdens het opengaan van de eerste bloempjes gesneden werd. Ook hierbij zijn de resultaten door het verschil in ontwikkelingsstadium onderling niet vergelijkbaar. In het algemeen waren de resultaten duidelijker naarmate de bloemtrossen jonger waren op het moment van snijden. De toevoeging van 6–8 % suiker en een bactericide (zilvernitraat 0,003 % of uspulun 0,01 %) is dan noodzakelijk, maar niet voldoende voor een volledige ontwikkeling.

Resultaten. Tabel 7 laat zien, dat bij beschadiging van de stengel door koken, in het gedode stengeldeel geen vatverstopping optrad, maar dat juist boven het gekookte gedeelte de vatverstopping vrijwel volkomen was. Duidelijk blijkt dus, dat voor het optreden van vatverstopping de aanwezigheid van levende cellen noodzakelijk is, en dat anderzijds van beschadigde cellen een prikkel uitgaat, die de levende cellen stimuleert om de vaten te verstoppen.

TABEL 7. Invloed van diverse behandelingen op het waterdoorlatend vermogen van de stengel, op verschillende hoogten, uitgedrukt in % van verse stengels bij *Alnus glutinosa* en *Amelanchier spicata*.

Influence of some treatments on the water conductivity, expressed in % of fresh stems, of stem pieces of Alnus glutinosa and Amelanchier spicata.

A = ACAC
O = SO_2 0,015 % + H_3PO_4 0,005 % + H_3BO_3 0,0002 % + Superol 0,0005 % (ODOM, 80).

behandeling *treatment*	*Alnus glutinosa*					*Amelanchier spicata*				
	dagen na snijden *days after cutting*	bactericide	hoogte vanaf de stengelbasis *height from the base* cm			dagen na snijden *days after cutting*	bactericide	hoogte vanaf de stengelbasis *height from the base* cm		
			0–8	8–16	16–24			0–8	8–16	16–24
onbehandeld (*check*)	11	A	24	36	–	14	A	100	72	97
8 cm gekookt (*boiled*)			53	1	–			133	22	58
16 cm gekookt			52	86	–			124	114	28
onbehandeld (*check*)			–	–	–	14	–	22	18	17
aeratie			–	–	–		–	4	24	31
onbehandeld (*check*)			–	–	–	14	O	110	91	80
aeratie			–	–	–		O	72	36	14
onbehandeld (*check*)	11	A	10	77	74	9	–	5	11	21
vacuüminjectie met water			56	58	51		–	11	13	20
vacuüminjectie met $AgNO_3$ 0,01 %			77	62	68		–	93	69	31
onbehandeld (*check*)			–	–	–	9	A	28	12	24
vacuüminjectie met $AgNO_3$ (gehele tak)			–	–	–			70	53	54
vacuüminjectie met $AgNO_3$ (stengelbasis 25 cm			–	–	–			63	26	21
dito met water			–	–	–			61	14	10
steel 6 cm in water			–	–	–	9	–	3	7	20
steel 15 cm in water			–	–	–		–	15	15	15
steel 40 cm in water			–	–	–		–	51	102	93
onbehandeld (*check*)	9	A	28	62	88	7	A	69	23	10
natriumazide 0,001 %			89	61	91			111	122	56
Na-diethyldithiocarbamaat 0,01 %			–	–	–			37	18	16
fenylurethan 0,01 %			–	–	–			100	31	28
onbehandeld (*check*)	10	A	10	79	76			–	–	–
malachietgroen 0,01 %			13	109	115			–	–	–
onbehandeld (*check*)	11	A	61	48	–			–	–	–
superol 0,001 %			60	49	–			–	–	–
onbehandeld (*check*)	10	A	10	79	60	9	A	28	10	21
2:4-dinitrofenol (DNP) 0,003 %			42	73	100			111	111	128
onbehandeld (*check*)			–	–	–	8	A	61	22	20
DNP 0,001 %			–	–	–			156	141	103
DNP 0,0001 %			–	–	–			71	26	38
onbehandeld (*check*)			–	–	–	7	A	80	7	20
citroenzuur 0,04 %			–	–	–			98	99	85

Door een fijn verdeelde luchtstroom in het water onder het snijvlak van de stengel te doen opstijgen (aëreren) werd de vatverstopping bevorderd. Door de stengel of de gehele plant aan een vacuüminjectie met water te onderwerpen (onder water dus alle lucht uit de intercellulaire holten te verwijderen en te vervangen door water), werd vatverstopping voorkómen. Tenslotte bleek, dat indien takken van *Amelanchier spicata* 6, 15 of 40 cm diep in een gelijk volume water geplaatst werden, de vatverstopping minder en de houdbaarheid groter was, naarmate ze met hun stengels dieper in het water stonden.

Dit alles wijst er op, dat de actieve verstopping van de vaten een aëroob proces is.

Van meer practisch belang zijn de chemische middelen om vatverstopping te voorkomen. Van de getoetste enzymgiften hadden vooral natriumazide 0,001 % (NaN_3) en 2:4-dinitrofenol 0,001–0,003 % (DNP) een sterke vermindering van de vatverstopping tot gevolg. Een gering effect had malachietgroen 0,01 %; geen effect hadden natriumdiethyldithiocarbamaat 0,01 %, fenylurethan 0,01 % en 8-hydroxychinoline-sulfaat (superol) 0,001 %.

Het verschil in werking van NaN_3 en DNP enerzijds en van de overige enzymgiften anderzijds suggereert, dat het optreden van vatverstopping afhankelijk is van fosforyleringsprocessen (44, 63, 103, 107).

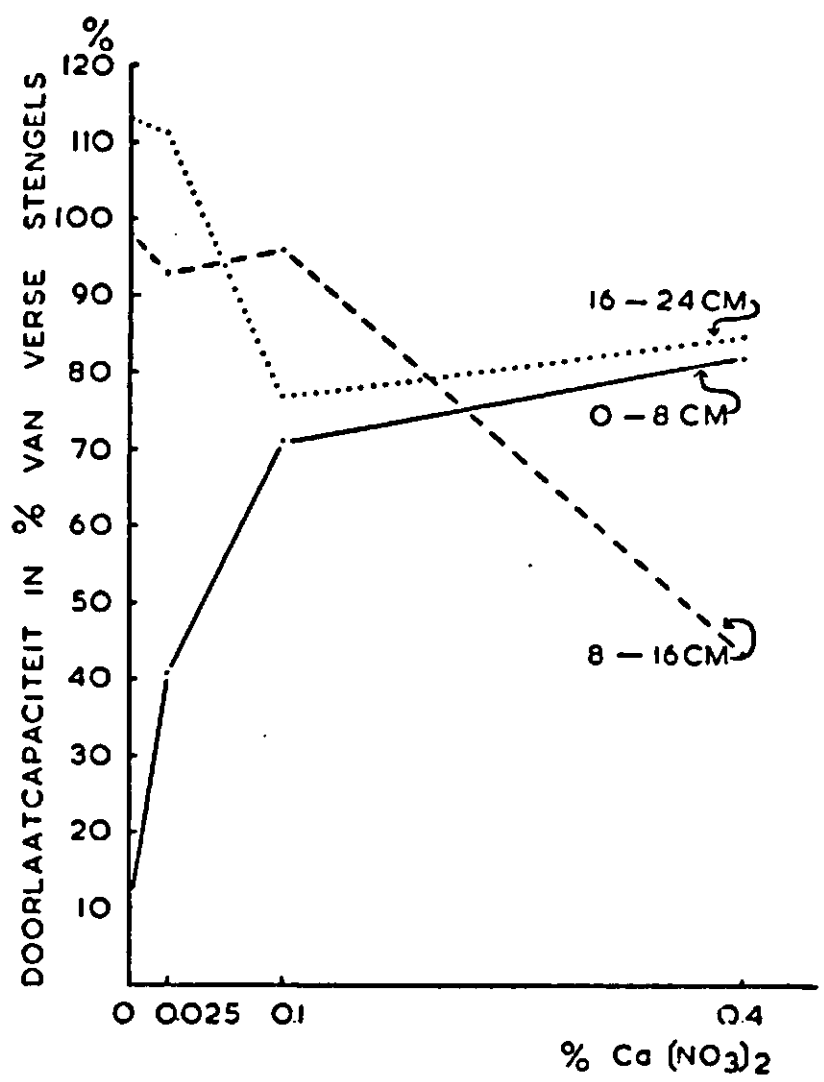
Behalve door genoemde enzymremmers kon ook door toevoeging van calciumnitraat vatverstopping worden voorkomen (grafiek 2). Hoewel de hogere concentraties verstopping van de vaten het beste voorkwámen, was 0,5 % en hoger bij *Amelanchier spicata* toch schadelijk voor de houdbaarheid; deze was optimaal bij 0,1–0,2 % calciumnitraat.

Verlaging van de pH met citroenzuur 0,04 % tot ± 3,5 (tabel 7) heeft vrijwel hetzelfde effect op de vatverstopping als calciumnitraat 0,1 % en hoger.

Deze gegevens samenvattend lijkt het waarschijnlijk, dat voor het optreden van actieve vatverstopping de volgende factoren vervuld moeten worden:

a. beschadiging van cellen;

b. de aanwezigheid van lucht (zuurstof?);

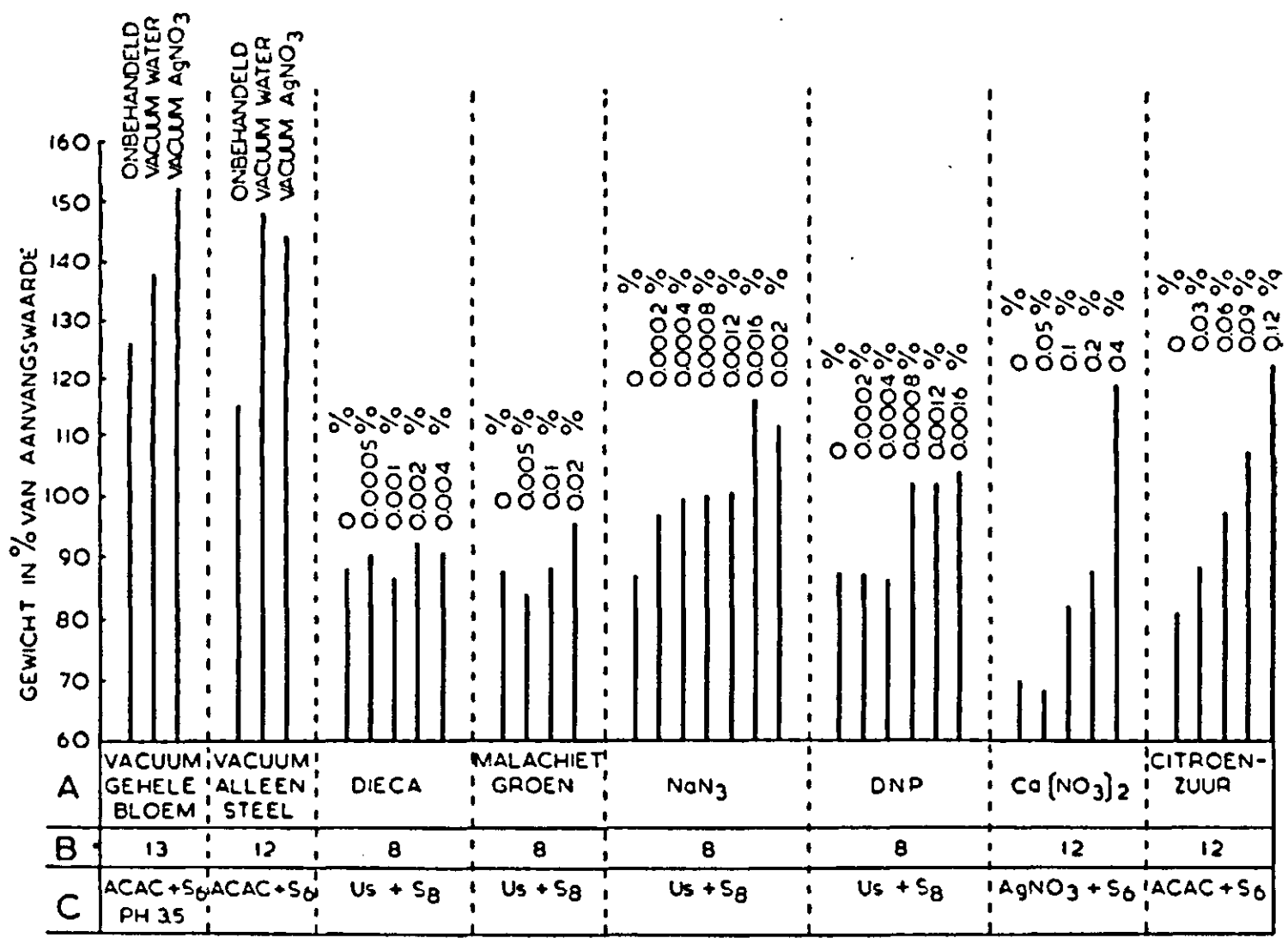


GRAFIEK 2.
Invloed van calciumnitraat (0–0,4 %) op het waterdoorlatend vermogen van stengelstukjes (0–8, 8–16 en 16–24 cm boven het snijvlak) bij afgesneden takken van *Alnus glutinosa*. Toestand na 12 dagen. Basismengsel: $AgNO_3$ 0,003 % + cladox 0,025 %.

GRAPH 2.
Water conductivity of stem pieces (0–8, 8–16 and 16–24 cm from the base) of cut Alnus glutinosa branches, as influenced by calcium nitrate (0–0,4 %). Condition after 12 days, expressed in % of fresh stems conductivity.

c. het vrijkomen van bepaalde enzymen, die door enzymgiften en mogelijk ook door lage pH en calciumionen hun werking verliezen.

Het verband tussen vatverstopping en houdbaarheid wordt duidelijk, indien men het effect van de besproken behandelingen op de vatverstopping bij *Amelanchier spicata* en op de houdbaarheid (gewicht in percenten van het aanvangsgewicht) bij *Convallaria majalis* met elkaar vergelijkt. Alle behandelingen, die gunstig waren bij *Amelanchier*, waren dit ook bij *Convallaria* (grafiek 3), terwijl natrium-diethyldithiocarbamaat (dieca) ook hier geen invloed had en de werking van malachietgroen slechts gering was.



GRAFIEK 3. Invloed van diverse behandelingen op de houdbaarheid van *Convallaria majalis* gesneden in knop.

GRAPH 3. *Influence of different treatments on the keepability (expressed in weight as % of original weight) of Convallaria majalis.*

A. Behandeling – *treatment.*
B. Aantal dagen na snijden – *days after cutting.*
C. Basismengsel – *basal solution (compare p. 4).*

Bij deze proeven moet worden opgemerkt, dat de gebruikte concentraties voor vele andere gewassen te hoog zijn. Door *Convallaria* wordt relatief zeer weinig water en daarmee ook weinig chemicaliën opgenomen.

Discussie. In vele gevallen kan dus ook de van de plant zelf uitgaande verstopping worden voorkómen, maar toch gelden ook hier geen algemene regels; immers slechts bij *Dahlia*, *Rosa* en *Convallaria* wordt een duidelijk gunstige invloed van een lage pH waargenomen. Calciumnitraat kan deze invloed van zuren wel geheel (*Dahlia*) of gedeeltelijk (*Rosa*) vervangen, maar heeft bovendien ook bij een groot aantal andere planten nog een gunstige werking. Dergelijke verschillen kunnen verklaard worden door verschillen in gevoeligheid voor de toxische werking van zuren en zouten, door een verschil in transpiratiesnelheid

en dus van water- en zout- of zuuropname, en bovendien door een verschillende invloed op het uitvlokken van de suspensie van zilververbindingen, die in het water ontstaat. De aard en de bezinkingssnelheid van deze suspensie hangen bovendien af van de plant, die in de zilvernitraatoplossing geplaatst wordt. Bij *Dahlia* gebeurt dit b.v. langzamer dan bij anjer.

Hoewel het een door bloemisten algemeen toegepast gebruik is om bloemen zo diep mogelijk in water te zetten, vond LAURIE (59, 60) vrijwel nooit een gunstig effect van diep water en in vele gevallen was het plaatsen in ondiep water gunstig. Enerzijds is er dan minder gevaar voor schimmelaantasting, doordat de stengel aan de basis steviger is, anderzijds zijn het in water gedompelde oppervlak van de stengel en daarmee de infectiekans en voedselvoorziening voor bacteriën geringer. Door de stengels met vaseline en paraffine in te smeren toonde LAURIE aan, dat vrijwel geen water via de bast wordt opgenomen, zodat het opname-oppervlak niet groter wordt door de stengels dieper in water te plaatsen. POST (90) merkt op, dat in diep water de lucht gemakkelijk uit de vaten verdreven wordt, doordat aldus een systeem van communicerende vaten ontstaat.

De oude opvatting, dat bij het snijden de cohesie van het water in de vaten verbroken wordt, dat vervolgens een belangrijke hoeveelheid lucht in de vaten dringt en dat deze gas-embolie de wateropname zou verhinderen (38, 116), is niet in overeenstemming met de opvatting van PEIRCE (87) en PRESTON (92) en met de resultaten van SCHOLANDER e.a. (97, 98). Bij het afsnijden van lianen drong weliswaar lucht in de vaten, maar hierdoor werd de wateropname niet beïnvloed. Dat desondanks het snijden of bijsnijden onder water (3, 16, 59, 60, 90, 109) en het plaatsen in diep water een gunstige invloed hebben, is begrijpelijk, indien de aanwezigheid van zuurstof een vereiste is voor het optreden van vatverstopping.

De gunstige invloed van het dompelen van de stengelbasis in kokend water kan eveneens verklaard worden door het verdrijven van lucht uit de vaten. Dit echter niet zozeer met het oog op een herstel van de continuiteit van de waterstroom, zoals PEIRCE veronderstelt, maar meer om lucht als mede-oorzaak voor het optreden van vatverstopping te verdrijven. Bovendien worden door dompelen in kokend water (58, 90, 104, 122) of zoutzuur (82) of salpeterzuur (122) schadelijk werkende enzymen afgebroken of geneutraliseerd.

Mogelijk beïnvloedde ook TINGA (110) dit proces, toen hij zijn bloemen gedurende 1 uur in een oplossing van een „household-detergent" of van enzymgiften plaatste. Vooral de invloed van de detergenten doet denken aan een remming van pectinesterase (71) (vergelijk p. 16). TINGA zelf veronderstelt, dat de toegediende enzymgiften rechtstreeks de ademhaling van de bloem beïnvloeden en aldus de houdbaarheid bevorderen. Overigens biedt zijn methode van voorbehandeling gedurende een korte tijd vooral perspectieven voor die gevallen, waar de wateropname zo groot is, dat alle in het voorgaande besproken oplossingen schadelijk gaan werken, indien de bloemen er lange tijd in geplaatst worden.

Ook de gunstige werking van gasadsorberende stoffen, zoals houtskool (58, 88) in het water, wordt begrijpelijk, indien de vatverstopping een aëroob proces is.

Bij *Cyperus* nam OVERTON (83) na stomen van een gedeelte van de stengel na ongeveer acht dagen een verwelking van de bladeren waar. Hij schrijft dit langzame afsterven toe aan de vorming van toxische stoffen uit beschadigde cellen. In aansluiting op de hier beschreven proeven, waarin stengeldelen van *Amelan-*

chier en *Alnus* door koken gedood werden, lijkt het waarschijnlijk, dat ook bij *Cyperus* een geleidelijk toenemende vatverstopping optrad boven het gedode stengeldeel. Mogelijk speelt dit proces zich ook af bij vele verwelkingsziekten, die men thans toeschrijft aan de vorming van toxische stoffen met een directe schadelijke werking op het plasma van het verwelkende weefsel (17, 29, 125).

Hoewel niet uitvoerig onderzocht, is het waarschijnlijk, dat zilvernitraat ook alleen reeds de actieve vatverstopping gedeeltelijk kan voorkómen door binding van de door verwonding vrijgemaakte stimulus of van de direct bij de verstopping betrokken enzymen. Zo was de invloed van een vacuüminjectie met een zilvernitraat-oplossing groter dan met water. Het is dan ook mogelijk dat andere bactericiden, die op zichzelf een slechter resultaat geven dan zilvernitraat, na toevoeging van een zuur of enzymgift in bepaalde gevallen een goed basismengsel vormen. Uspulun b.v. is op zichzelf bij roos volkomen onbruikbaar, maar in combinatie met een zuur wordt het niet door zilvernitraat + calciumnitraat overtroffen.

4. INVLOED VAN SUIKER

4.1. INLEIDING

Indien men vatverstopping buiten beschouwing laat, was suiker het enige middel met een vrij algemene invloed op de houdbaarheid van afgesneden bloemen. Om een beter inzicht te krijgen in de verwelkings- en verouderingsoorzaken bood dan ook een nadere analyse van de werking van suiker de meeste aanknopingspunten.

ARNOLD (5) trok uit zijn proeven over de invloed van suiker op de houdbaarheid de conclusie, dat een beperking van de wateropname gunstig was voor de houdbaarheid; HITCHCOCK en ZIMMERMAN (36) en LAURIE (59, 60) huldigden een juist tegenovergestelde mening. Naar aanleiding hiervan werd de invloed nagegaan van suiker op de waterhuishouding van blad en bloem en op de osmotische verhoudingen.

Mede naar aanleiding van proeven van ODOM (80) over de invloed van de lichtintensiteit op de houdbaarheid, werd de invloed van licht, blad en suiker met elkaar in verband gebracht. Bovendien werd de invloed van suiker op de groei, ademhaling en houdbaarheid in hun onderling verband nagegaan. Hierbij werd vooral aandacht geschonken aan het ontwikkelingsstadium op het moment van snijden. Daar volgens GAUCH en DUGGER (24) borium het suikertransport beinvloedt en door LAURIE (58) en ODOM (80) een gunstige invloed van boorzuur op de houdbaarheid werd waargenomen, werd ook deze stof in het onderzoek betrokken.

Het zou van practisch belang zijn, indien de dure suiker door andere organische of anorganische verbindingen vervangen zou kunnen worden; daarom werd hier enige aandacht aan besteed.

Tenslotte wordt het verband tussen stikstof en koolstof met betrekking tot de houdbaarheid ter sprake gebracht.

4.2. INVLOED VAN LICHT, BLAD EN SUIKER OP HOUDBAARHEID EN WATERHUISHOUDING

Methodiek. In perspotjes gekweekte bloeiende planten van *Matthiola incana* werden in kasten met 0, 4 of 8 fluorescentiebuizen (TL 40) gedurende 12 uur per etmaal belicht. Op bladhoogte was dan de lichtintensiteit 0, ± 2000 resp. 3000 μ W/cm² Ø. Ondanks een vrij krachtige ventilatie, was de temperatuur bij de hoogste lichtintensiteit gedurende de belichtingstijd ± 1,5°C en met 4 lampen ± 0,5°C hoger dan in de donkere ruimte.

De bloeiende planten werden zowel in hun geheel (met perspotje) als afgesneden in de kasten geplaatst. Deze laatste groep behield 5–7 bladeren en kwam in jampotjes met 0, 2 of 4 % saccharose en als basismengsel $AgNO_3$ 0,003 % + citroenzuur 0,04 % + cladox 0,025 %. Dezelfde proeven werden gedaan met afgesneden bloemen van *Dianthus caryophyllus* 'William Sim' met 4 bladparen en *Tulipa* 'Van der Eerden' met twee bladeren.

De invloed van blad werd nagegaan in een kas. Hierbij werd de invloed van de bladeren gevarieerd door ze weg te nemen of door ze met papieren zakjes te verduisteren. De transpiratie werd beperkt door de bladeren te hullen in zakjes van poly-ethyleen, of aan beide zijden te besmeren met vaseline.

De wateropname werd bepaald door periodiek wegen van de vazen zonder de bloemen, met als controle vazen met uitsluitend oplossing.

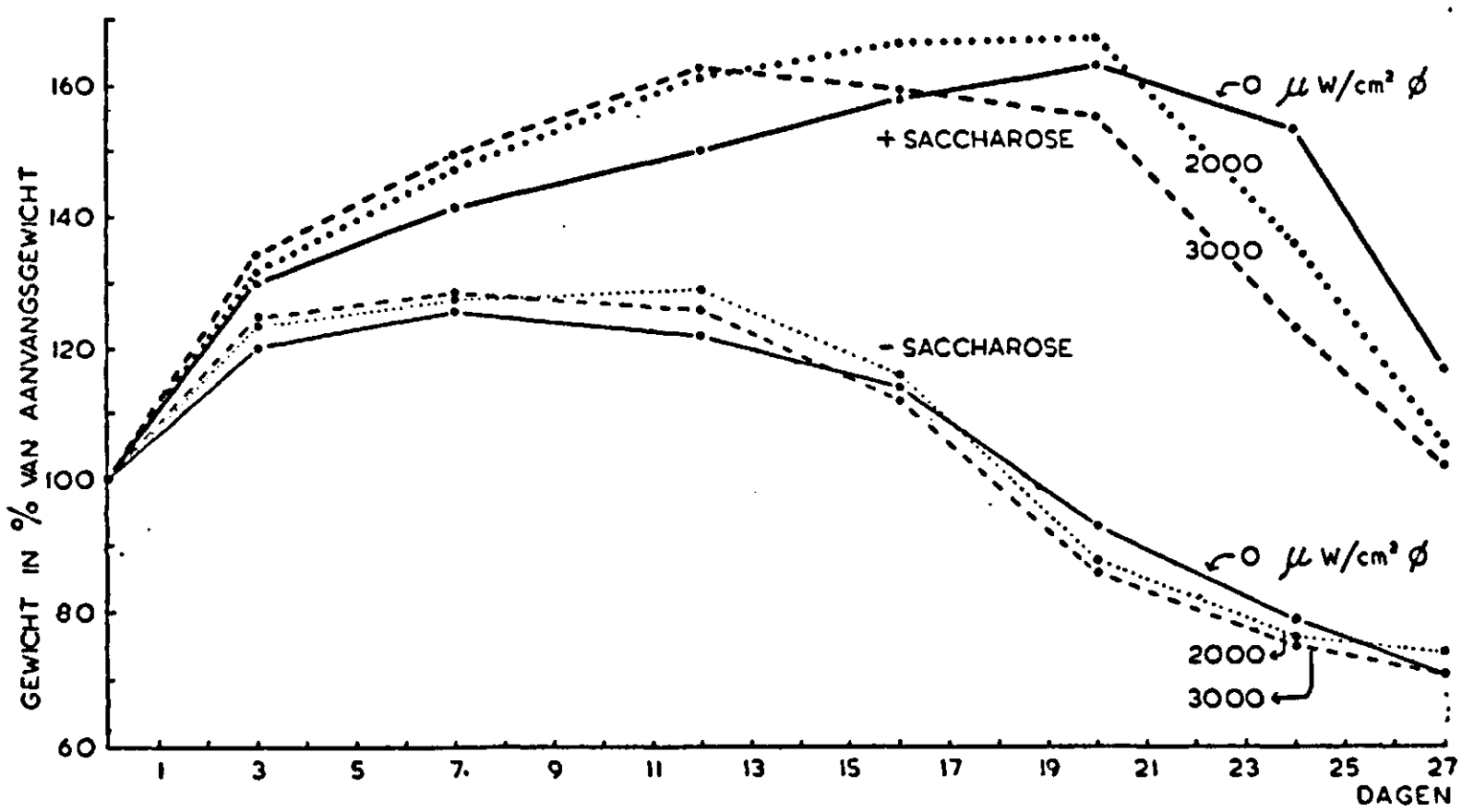
De openingstoestand van de stomata werd slechts globaal onderzocht door om 11 uur a.m. na te gaan, hoe snel en op hoeveel plaatsen een druppel xylol, alcohol of petroleum-aether aan de bladonderzijde in het weefsel binnendrong (57). De verkregen gegevens stemden overeen met het microscopisch beeld van direct in absolute alcohol gefixeerde lapjes van de epidermis (62).

Invloed van licht. Bij *Matthiola* waren na 13 dagen in donker, zowel met als zonder wortel, alle bloempjes verwelkt; bovendien was het blad geel en de ontwikkeling volledig gestaakt, tenzij suiker was toegevoegd (foto 4). Met 2 % saccharose begon in donker de verwelking na 18 dagen en met 4 % na 24 dagen. In het licht begon de verwelking, zowel met als zonder suiker, na 20 dagen en was de houdbaarheid van de bloemen met wortel langer dan van de afgesneden bloemen. Een gering gunstig verschil in houdbaarheid bij 2000 μ W/cm² Ø vergeleken met 3000 μ W/cm² Ø moet waarschijnlijk aan de lagere temperatuur of de geringere opname van water en dus van schadelijk werkend bactericide worden toegeschreven. Indien geen suiker werd toegevoegd, had licht in elk geval een aanzienlijk gunstig effect.

Bij *Dianthus caryophyllus* werd zowel met als zonder suiker vrijwel geen invloed van de lichtintensiteit gevonden (grafiek 4).

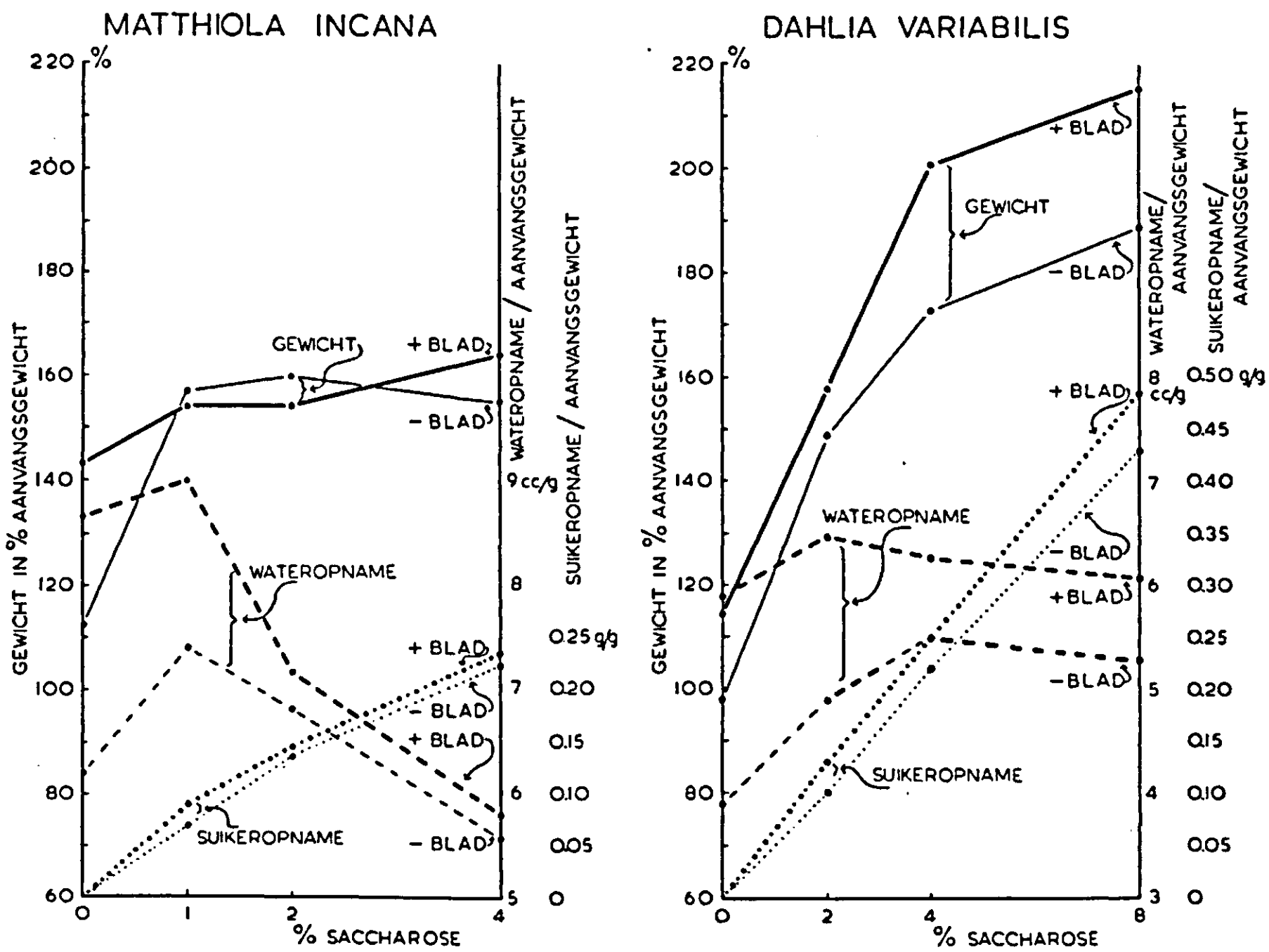
Bij *Tulipa* was de levensduur bij 3000 μ W/cm² Ø ongeveer twee dagen korter dan in donker of bij 2000 μ W/cm² Ø. Indien 2 % saccharose was toegevoegd, werd ditzelfde verschil verschoven naar een later tijdstip. De bloemen geplaatst onder 4 lampen of in donker vertoonden geen verschil in houdbaarheid, maar wel waren de stelen in donker slapper en meer gebogen. Ditzelfde gold ook voor anjers.

Afgezien van de zeer hoge lichtintensiteit, die gepaard ging met een hogere temperatuur, werd dus nergens een schadelijke invloed van licht gevonden, zodat de opvatting van ODOM (80) niet kon worden bevestigd. Bij *Matthiola incana* had licht zelfs een duidelijk gunstig effect, dat door suiker kon worden vervangen.



GRAFIEK 4. Invloed van 4% saccharose op de houdbaarheid (gewichtsverloop) van *Dianthus caryophyllus* bij verschillende lichtintensiteiten (μW/cm² ø).

GRAPH 4. *Influence of 4% sucrose (= saccharose) on the keepability (weight drift) of cut Dianthus caryophyllus placed under different light intensities (μW/cm² ø).*



GRAFIEK 5. Invloed van saccharose-concentratie op houdbaarheid (versgewicht), wateropname en suikeropname bij *Matthiola incana* en *Dahlia variabilis* met (+) en zonder (-) blad. Toestand na 12 resp. 13 dagen. Basismengsel ACAC.

GRAPH 5. *Influence of sucrose (= saccharose) concentration on fresh weight (= gewicht), water uptake (= wateropname) and sugar uptake (= suikeropname) with Matthiola incana (left) and Dahlia variabilis (right) with (+) and without (-) leaves (= blad). Condition after 12 and 13 days respectively.*

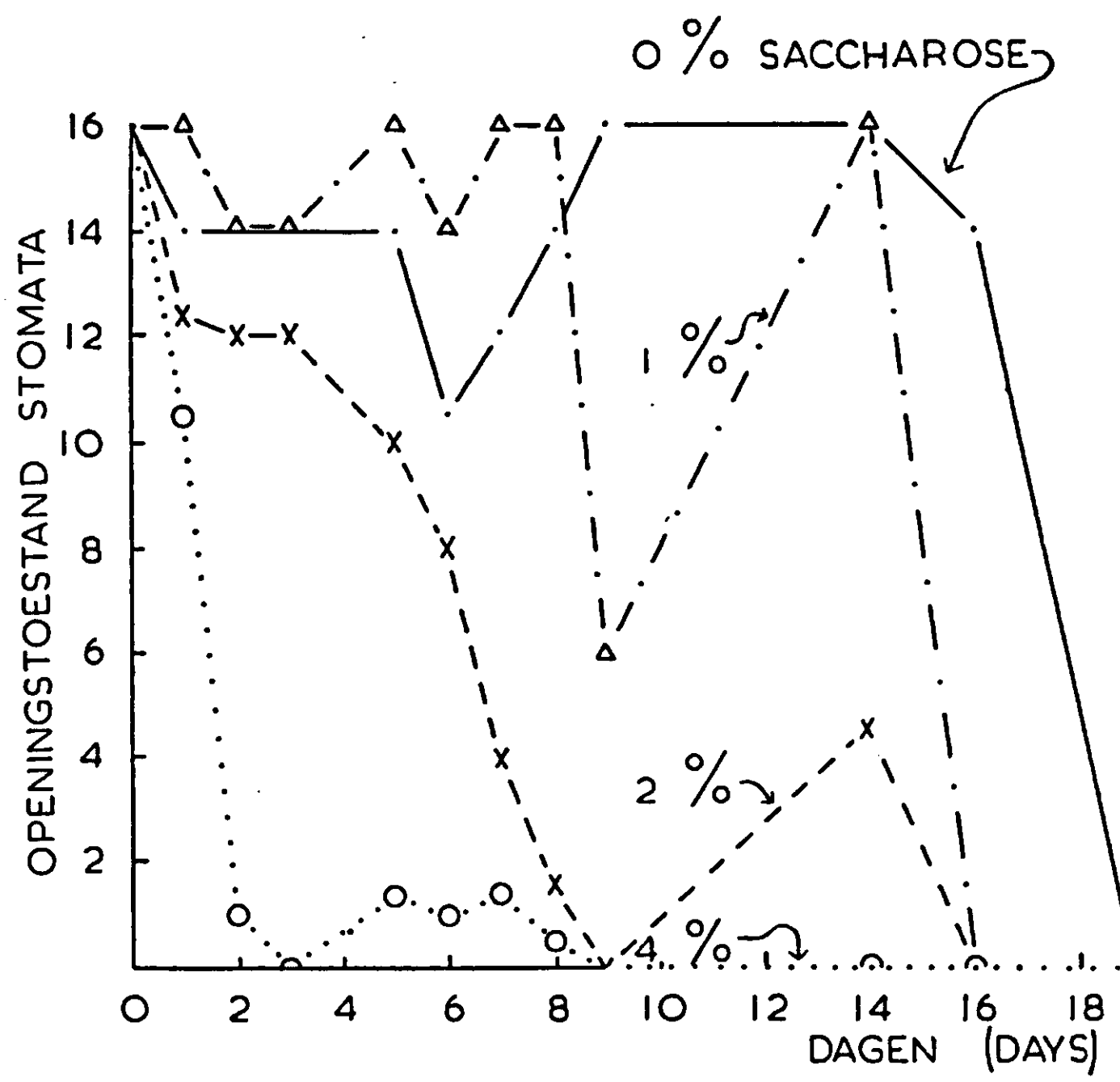
Invloed van blad. Dat inderdaad deze gunstige invloed van licht indirect werkzaam is via het blad, kon worden aangetoond door in het licht de invloed van blad op de houdbaarheid na te gaan. Dergelijke proeven werden gedaan bij *Chrysanthemum coccineum*, *Chrysanthemum morifolium*, *Dahlia variabilis* en *Matthiola incana*.

Steeds was de aanwezigheid van blad gunstig voor de houdbaarheid en kon de invloed van blad worden vervangen en meestal zelfs overtroffen door suiker.

Toch was bij *Dahlia* en *Chrysanthemum coccineum* de aanwezigheid van blad ook in combinatie met suiker gunstig, bij *Matthiola* daarentegen was eerder het omgekeerde het geval (grafiek 5, blz. 23). Dit verschil in reactie van *Dahlia* en *Matthiola* hangt samen met het verschil in suikerbehoefte en in de invloed van suiker op de transpiratie en wateropname.

In het algemeen wordt door suiker de transpiratie via de bladeren beperkt (grafiek 5), maar terwijl bij *Dahlia* door de aanwezigheid van blad ook bij toediening van veel suiker aanvankelijk nog aanzienlijk meer water en dus ook suiker wordt opgenomen, wordt bij *Matthiola* door hogere suikerconcentraties de wateropname zo sterk beperkt, dat de water- en suikeropname met en zonder blad vrijwel gelijk zijn.

De oorzaak van de beperking der transpiratie moet worden gezocht in de invloed van suiker op de stomata. Het verloop van de openingstoestand van de huidmondjes bij *Matthiola* (grafiek 6) toont aan, dat door suikertoediening de stomata spoedig gesloten werden. Hoewel door 3–4 % saccharose (in het licht)



GRAFIEK 6. Invloed van saccharose-concentratie op de openingstoestand van de stomata bij bladeren van afgesneden *Matthiola incana*. Basismengsel ACAC.

GRAPH 6. *Stomatal aperture of cut Matthiola incana leaves as influenced by placing in 0, 1, 2 and 4% sucrose. Measured always at 11 o'clock a.m.*

het chlorofyl verdween en het blad na 5–6 dagen geel werd, bleef dit turgescent en werd het openingsmechanisme van de stomata niet vernietigd. Ze bleven nl. reageren op veranderingen in de weersomstandigheden.

Ook bij *Dahlia* hebben hoge suikerconcentraties een sluitende invloed op de stomata, maar veel minder en hier werd met 8 % saccharose vooral in het begin nog meer suiker opgenomen met blad dan zonder blad. Daardoor was ook bij deze hoge suikerconcentraties de invloed van blad gunstig voor de ontwikkeling en houdbaarheid.

Door de transpiratie van de bladeren met plastic zakjes of vaseline te voorkómen, of door het blad te verduisteren, verdwijnt de gunstige invloed van blad, zowel met als zonder suiker geheel (tabel 8). Het verduisterde blad verdorde bij *Dahlia* reeds in 7 dagen volledig, indien geen suiker werd toegevoegd. Met suiker bleef het verduisterde blad wel fris, maar had geen invloed op de houdbaarheid van de bloem.

TABEL 8. Invloed van blad op houdbaarheid (gewicht) en wateropname bij *Dahlia*. Toestand na 10 dagen. S = saccharose 3%.
Influence of leaves on keepability (weight) and water-uptake of Dahlia. Condition after ten days. S = sucrose 3%.

bladbehandeling *treatment of leaves*	gewicht in % van aanvangswaarde *weight in % of original weight*		wateropname (cc/gram aanvangsgewicht) *water-uptake*	
	– S	+ S	– S	+ S
onbehandeld . . . . . *no treatment*	92,6	126,3	3,57	4,30
ontbladerd . . . . . *no leaves*	84,5	102,8	3,00	3,12
blad in plastic zakjes . . . . . *leaves in plastic bag*	83,5	102,8	2,50	3,65
blad verduisterd . . . . . *leaves darkened*	69,4	100,4	2,65	3,02

Men mag dus concluderen, dat de gunstige invloed van het blad op de bloem grotendeels of geheel te danken is aan de vorming van assimilaten.

Discussie. De waargenomen invloed van suiker op de stomataire transpiratie geeft een verklaring voor de tegenstrijdige opvattingen van ARNOLD (5) enerzijds en HITCHCOCK en ZIMMERMAN (36) en LAURIE (59, 60) anderzijds. Op grond van het feit, dat de wateropname door suiker beperkt werd, concludeert ARNOLD (5), dat een vermindering van de transpiratie gunstig is voor de houdbaarheid van de bloem. HITCHCOCK en ZIMMERMAN en LAURIE constateerden daarentegen, dat in het algemeen een verhoogd waterverbruik gepaard ging met een verhoogde houdbaarheid. De opvatting van ARNOLD geldt slechts voor bloemen met blad, in het licht en met suiker, in alle andere gevallen gaat een verlengde levensduur van de bloem gepaard met een verhoogd waterverbruik.

Het geel worden van de bladeren van *Matthiola* bij hoge suikerconcentraties in het licht (ook waargenomen bij *Chrysanthemum coccineum* en *Chr. morifolium*) als gevolg van het verdwijnen van chlorofyl, komt overeen met de resultaten van MUDRACK (75) met geïsoleerde chloroplasten in suikeroplossingen, waarbij door een te snelle verhoging van de osmotische waarde buiten de chloroplasten de membraan brak.

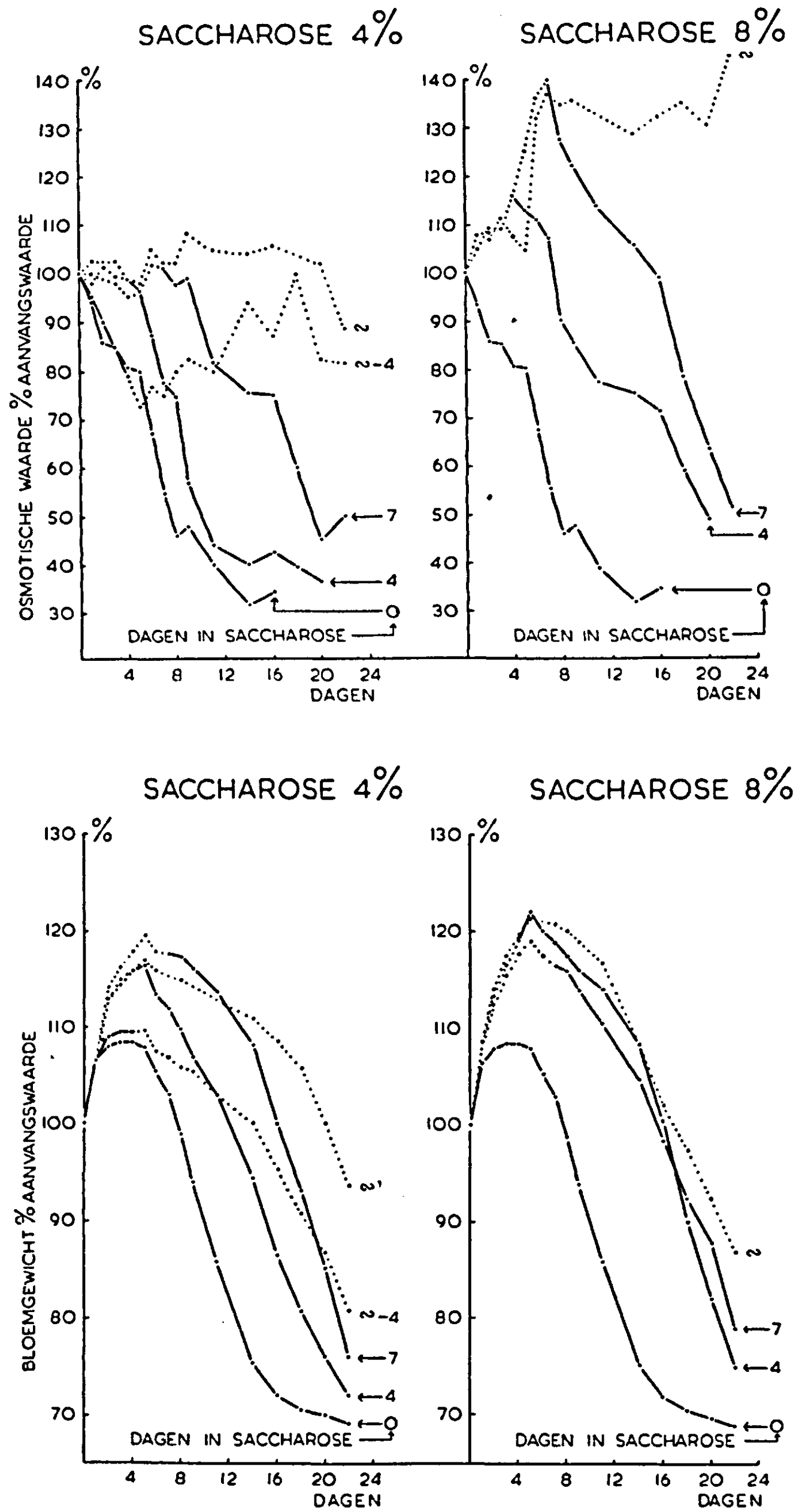
4.3. DE OSMOTISCHE WAARDE VAN HET CELSAP EN DE HOUDBAARHEID EN ONTWIKKELING

Elke verwelking is een gevolg van het verlies van zuigspanning van de cellen. Volgens de formule van URSPRUNG (114) $Z_{cel} = Z_{celsap} - W$, wordt de zuigspanning van de cel (Z_{cel}) kleiner, indien de zuigspanning (= osmotische waarde) van het celsap (Z_{celsap}) kleiner wordt bij gelijkblijvende wanddruk (W). De mogelijkheid bestaat dus, dat op een gegeven moment de zuigspanning van het celsap zo klein is, dat bij daling van de wanddruk door transpiratie (turgorverlies) de toenemende Z_{celsap} niet meer in staat is Z_{cel} voldoende te doen stijgen om het watertekort van de betreffende cel aan te vullen. Vooral indien door belemmeringen van de watertoevoer in de vaten een hogere zuigspanning vereist wordt, kan dus een verhoging van de zuigspanning van het celsap van belang zijn. In verband hiermee was het van belang het verloop van de osmotische waarde van het celsap na te gaan, waarbij echter niet uit het oog mocht worden verloren, dat de afwezigheid van stoffen, die enerzijds de basis vormen voor de osmotische waarde van het celsap, anderzijds ook van invloed kunnen zijn op de structuur van het celplasma en op chemische processen in de cel (ademhaling).

Materiaal en methode. Voor het bepalen van de osmotische waarde van het celsap werd gebruik gemaakt van de plasmolytische methode. Daar de waarnemingen zich hier, evenals bij LEVITT en SCARTH (61) over een lange periode uitstrekten, werd gebruik gemaakt van calciumchloride (purum siccum) als plasmolyticum. Per proefserie werd dan steeds dezelfde reeks van oplossingen gebruikt. Voor alle experimenten werden van nature gekleurde epidermiscellen gebruikt, zodat duidelijk de concentratie kon worden vastgesteld, waarbij de cellen begonnen te plasmolyseren (randcellen bleven buiten beschouwing (95)). Direct na het snijden van de coupes werden ze overgebracht in de oplossingen en na 30 minuten werd de plasmolyse gecontroleerd. Daar het steeds gaat om relatieve getallen, wordt de osmotische waarde hier slechts weergegeven in gewichtsprocenten $CaCl_2$, waarin juist plasmolyse begon op te treden. Elk getal geeft het gemiddelde van 6–10 bepalingen van verschillende, maar op gelijke wijze behandelde bloemen.

Proeven met *Dianthus caryophyllus*. Het bleek, dat bij *Dianthus caryophyllus* na 6–8 dagen verdere toediening van suiker geen invloed meer had op de houdbaarheid. Daarom werd het verloop nagegaan van de osmotische waarde van het celsap van de binnenepidermis bij de buitenste kroonbladeren, terwijl verschillende suikerconcentraties gedurende 0, 4 en 8 dagen en steeds (∾) werden toegediend. Grafiek 7 laat zien, dat zodra de suikertoevoer ophield, de osmotische waarde van het celsap snel daalde en dat de afwijking van het normale gewichtsverloop duidelijk werd, zodra de osmotische waarde tot ± 80 % van de oorspronkelijke waarde gedaald was. Door 4 dagen meer dan 4 % suiker toe te voegen, steeg de osmotische waarde boven de aanvangswaarde en duurde het ook langer vóór de osmotische waarde tot 80 % gedaald was. Ook dan ging de houdbaarheid pas afwijken van de voortdurend in suiker geplaatste controle, wanneer de 80 % grens gepasseerd werd.

Er bestaat bij anjer dus een kritieke waarde, beneden welke de osmotische waarde (voor zover deze althans door suiker wordt bepaald) niet mag dalen. Tevens bleek door een voorbehandeling met suiker de osmotische waarde kunst-



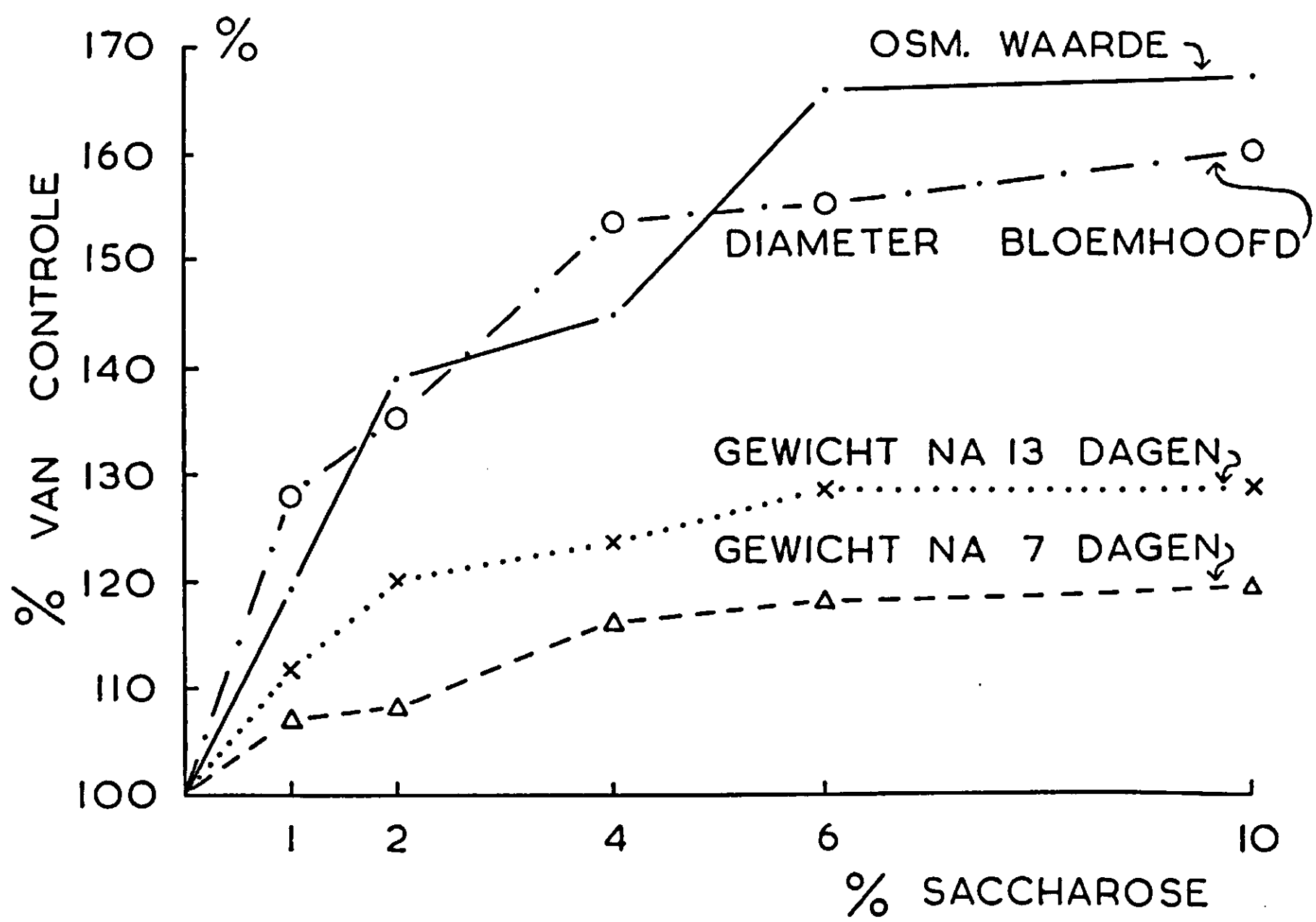
GRAFIEK 7. Het verloop van de osmotische waarde van het celsap van de kroonbladepidermis (boven) en de houdbaarheid (versgewicht) (onder) bij *Dianthus caryophyllus* onder invloed van saccharose, toegediend gedurende 0, 4, 7 dagen en steeds (∾) of pas na 4 dagen (∾–4). Links 4% saccharose, rechts 8% saccharose. Basismengsel ACAC.
—— = – saccharose (– *sucrose*); ····· = + saccharose (+ *sucrose*).

GRAPH 7. *Changes in osmotic pressure of corolla-epidermis cell sap (above) and keepability (expressed in fresh weight) (below) of Dianthus caryophyllus as influenced by 4% (left) and 8% (right) sucrose given during 0, 4, 7 days, always (∾) and only after 4 days (∾–4). Basal solution ACAC (p. 4). All values expressed in % of original value.*

matig verhoogd te kunnen worden en daarmee tot een bepaalde grens ook de houdbaarheid. Bovendien kon de houdbaarheid ook van anjers, die tot dusver geen suiker ontvangen hadden, door suikertoediening alsnog vergroot worden, zolang de osmotische waarde niet beneden het kritieke niveau gedaald was (∾ –4 in grafiek 7, blz. 27).

Dat de osmotische waarde van het celsap in elk geval niet de enige factor is, die de houdbaarheid bepaalt, bleek duidelijk uit het feit, dat ook bij hoge en zeer hoge osmotische waarden op den duur verwelking optreedt, en dat een verhoging van de osmotische waarde boven het aanvangspeil met 8 % saccharose geen betere houdbaarheid gaf, dan wanneer de osmotische waarde met 4 % saccharose op het aanvangspeil gehandhaafd bleef.

Proeven met *Cosmos bipinnatus.* Werd *Cosmos bipinnatus* gesneden in volledig gesloten knop, dan werd de ontwikkeling van de straalbloemen geheel bepaald door de hoeveelheid toegevoegde suiker. Tevens bleek dan de diameter van het bloemhoofd geheel gecorreleerd te zijn met de osmotische waarde van het celsap van de binnenepidermis (grafiek 8). Hier is dus de osmotische waarde van het celsap gecorreleerd met de groei van de kroonbladeren. Bij de laagste suikerconcentraties treedt deze correlatie bovendien op met de houdbaarheid, maar bij 2 % saccharose begint de verwelking op vrijwel hetzelfde moment als bij

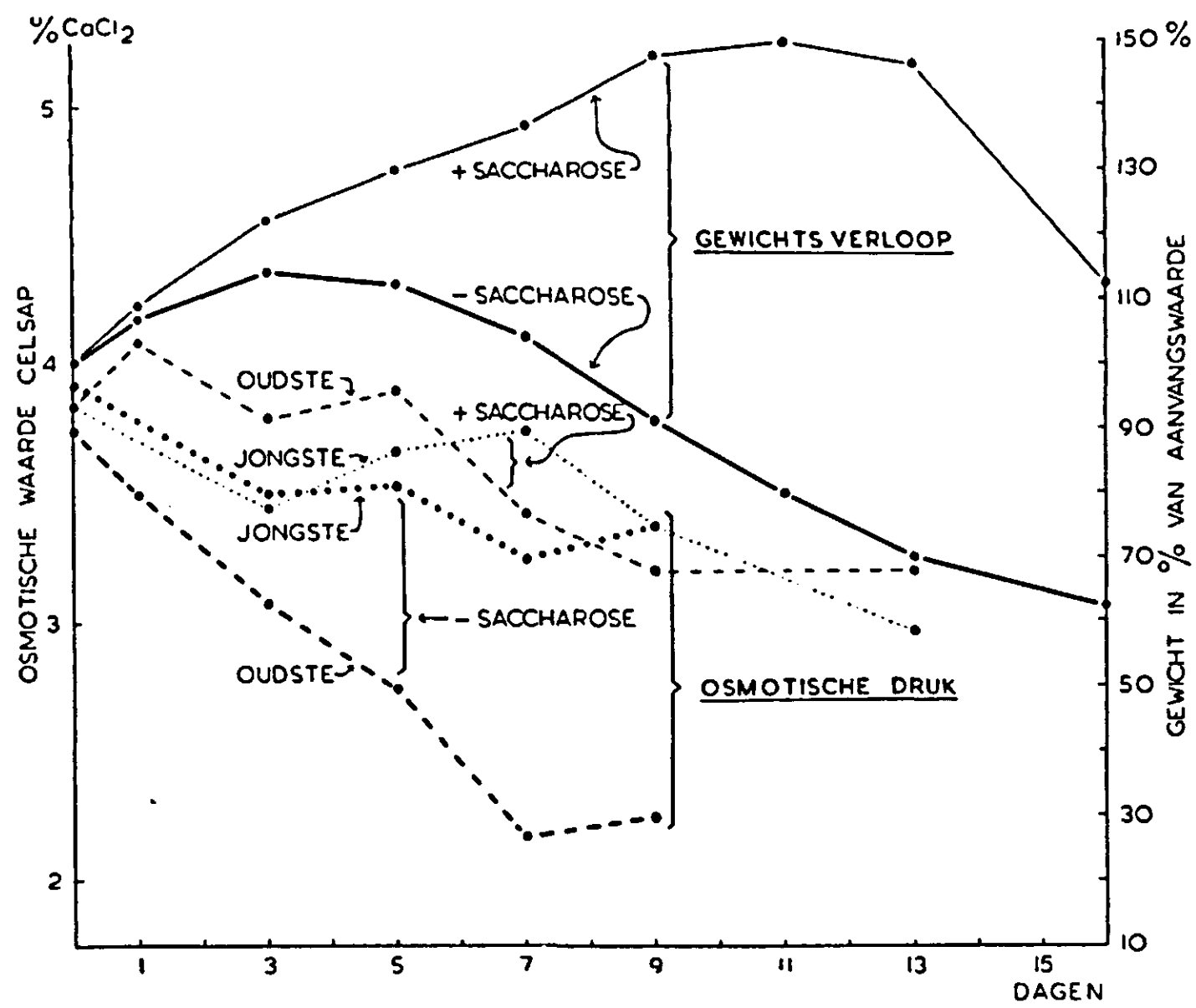


GRAFIEK 8. Invloed van saccharose-toediening op osmotische waarde van kroonbladcellen, ontwikkeling (diameter bloemhoofd) en houdbaarheid (gewichtsverschil na 7 en 13 dagen) bij *Cosmos bipinnatus* 'Dazzler', gesneden in knop. Basismengsel ACAC.

GRAPH 8. *Influence of sucrose (= saccharose) application on osmotic pressure of corolla cells (——), on development (diameter of capitulum) (.—.—.—) and keepability (difference between weight after 7 (-----) and 13 (.....) days) of Cosmos bipinnatus cut in bud stage (data expressed in % of untreated flowers).*

de hogere concentraties, hoewel de osmotische waarde niet zo hoog en de bloem niet volgroeid is.

Proeven met *Matthiola incana.* Bij *Matthiola incana* werd waargenomen, dat zonder suiker de onderste (oudste) bloempjes snel verwelken, terwijl in de top nog groei plaats vindt. Wordt echter suiker toegevoegd, dan blijven de onderste bloempjes vrijwel even lang in leven als de bovenste. Daardoor daalt het bloemgewicht met suiker veel later, maar dan ook veel sneller dan zonder suiker (grafiek 9). Onderzoekt men de osmotische waarde, dan blijkt dat deze bij de jongste bloempjes ook zonder suiker vrijwel op het aanvangspeil blijft, terwijl deze bij volgroeide bloempjes snel daalt (grafiek 9). *Met* suiker blijft een dergelijke gradiënt vrijwel achterwege. Ook hier was dus de osmotische waarde gecorreleerd met de houdbaarheid.



GRAFIEK 9 Invloed van saccharose 3% (dunne lijnen) op de houdbaarheid (gewichtsverloop) (——) en op het verloop van de osmotische waarde van kroonblad-epidermiscellen van de oudste (---) en jongste (....) bloempjes uit de bloemtros bij *Matthiola incana.* Basismengsel ACAC.

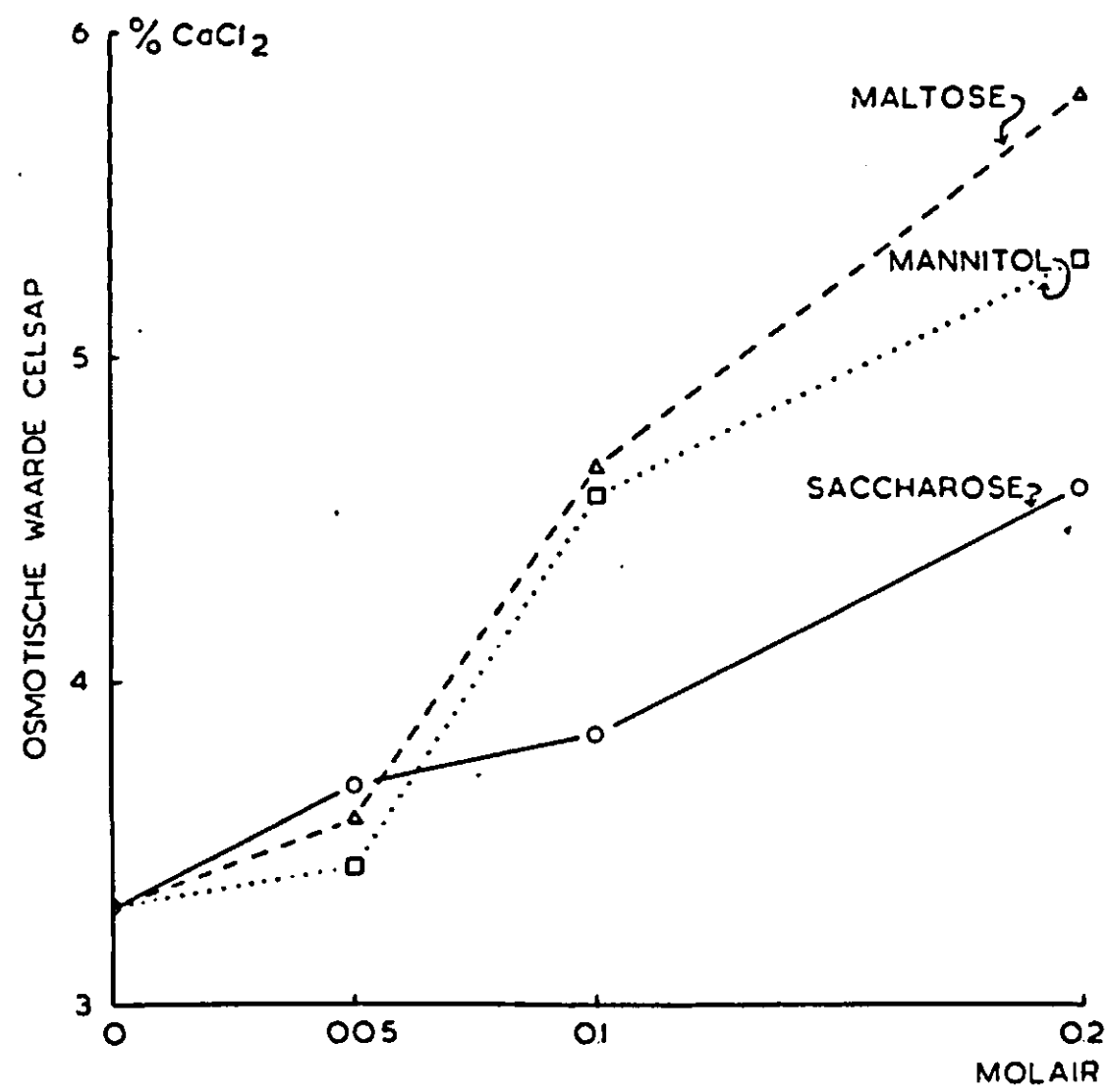
GRAPH 9. *Influence of 3% sucrose (thin lines) on keepability (variation in weight) (——) and changes in osmotic pressure of corolla epidermis cells of the oldest (-----) and youngest (.....) florets of Matthiola incana spikes.*

Men zou kunnen veronderstellen, dat de genoemde gradiënt een onttrekking van water of voedsel tot gevolg heeft. Door de niet ontwikkelde bloemen te verwijderen werd echter de houdbaarheid van de onderste bloempjes nauwelijks verhoogd en evenmin had het wegnemen van de geopende bloempjes (voedselbron?) een schadelijke invloed op de ongeopende bloemen.

De invloed van andere stoffen dan suiker. Slechts weinig stoffen zijn in staat de osmotische waarde van het celsap van volledige bloemen te verhogen.

Immers zuren, zouten en stoffen als alcohol, glycol, glycerol of ureum kunnen vanwege hun grote permeatie-snelheid niet gebruikt worden; vóór ze in voldoende hoeveelheid in de bloem zijn binnengedrongen, zijn ze reeds schadelijk voor andere delen van de plant. Meer geschikt bleken mannitol en maltose, die werden vergeleken met saccharose bij *Rosa* 'Kirsten Poulsen'. Maltose heeft alleen in lage concentraties een gering gunstig effect op de houdbaarheid van rozen (zie p. 50), in hogere concentraties is het niet direct schadelijk, maar ook niet gunstig. Dit laatste geldt ook voor mannitol, dat in geen enkele concentratie een gunstig effect heeft en tot 0,2 molair ook niet schadelijk is.

Grafiek 10 laat zien, dat deze beide stoffen de osmotische waarde van het celsap konden handhaven of verhogen. Zij hebben echter geen invloed op de houdbaarheid (zie boven en p. 50). De verhoging van de osmotische waarde was zelfs groter dan met saccharose. Doordat een gedeelte van de saccharose verbruikt wordt bij het verder uitgroeien van de kroonbladen, was dit ook te verwachten.



GRAFIEK 10. Saccharose, maltose en mannitol toegediend in verschillende concentraties verhogen de osmotische waarde van het celsap van de bloemkroon bij *Rosa* 'Kirsten Poulsen'. Toestand na 3 dagen. Basismengsel ACAC.

GRAPH 10. *Osmotic pressure of corolla epidermis cells of Rosa 'Kirsten Poulsen' as influenced by sucrose (= saccharose), maltose and mannitol added in different concentrations (molar). Condition after 3 days.*

Discussie. Hoewel in vele gevallen de invloed van suiker op de houdbaarheid tot een bepaalde concentratie gecorreleerd was met de osmotische waarde (ook bij *Chrysanthemum morifolium*, *Coreopsis lanceolata*, *Dianthus plumarius*, *Freesia* 'Buttercup', *Tulipa* 'Van der Eerden' en andere), lijkt het toch onwaarschijnlijk, dat de osmotische waarde van het celsap op zichzelf bepalend is voor de houdbaarheid. Zo is de maximaal zonder schade bereikbare osmotische waarde meestal hoger dan de optimale suikerconcentratie. Ook kon niet worden aangetoond, dat een door toediening van suiker verhoogde osmotische waarde van het celsap de weerstand tegen verstopping (door toevoeging van een bacteriecultuur) verhoogde. Een osmotische gradiënt in de bloemtros van *Matthiola*

was wel gecorreleerd met, maar niet de oorzaak van het verschil in houdbaarheid. En tenslotte als belangrijkste argument, kon ook bij verhoging van de osmotische waarde door toediening van langzaam permeërende stoffen de houdbaarheid niet vergroot worden, indien deze stoffen niet in staat waren deel te nemen aan de stofwisseling.

In dit verband is het ook van belang de opvatting te vermelden van sommige onderzoekers (46, 112, 113) over het vraagstuk van de winterhardheid. Zij brengen de werking van een hoge suikerconcentratie in de cel niet in verband met het osmotische systeem van de plant, maar beschouwen suiker als een stabilisator van de plasma-eiwitten. Deze opvatting verdient vooral aandacht sinds in vitro de beschermende werking van suiker op het handhaven van de colloidale toestand van plantaardige eiwitten bij lage temperatuur kon worden aangetoond (112, 113).

Al staat overigens de osmotische waarde niet in oorzakelijk verband met de houdbaarheid, toch vormt zij in vele gevallen een eenvoudig middel om een inzicht te krijgen in het suikerniveau van de cel.

4.4. VERBAND TUSSEN ADEMHALING EN HOUDBAARHEID

Nadat door VAN HERK (115) en JAMES en BEEVERS (45) een duidelijk verband was gelegd tussen ademhaling en bloeiverloop bij de spadix van *Sauromatum* resp. *Arum*, was het van belang om na te gaan of ook bij andere gewassen een dergelijk verband bestaat en hoe dit wordt beïnvloed door stoffen, die de houdbaarheid van de bloem verlengen.

4.4.1. *Methodiek*

Met behulp van de Warburg-techniek werd periodiek de zuurstofopname bij 25 °C gedurende 1 uur gemeten. Hiervoor werd gebruik gemaakt van grote vaatjes (30 cc) met losse deksel en met 0,2 cc KOH 20 % in een zijvaatje. Hoewel wellicht niet alle vrijgekomen CO_2 direct werd gebonden, bleek de methode goed bruikbaar om relatieve verschillen in de zuurstofopname aan te tonen.

Aanvankelijk werd het plantedeel, waarvan de ademhaling gemeten werd, ook tijdens de meting in het vaatje in dezelfde oplossing geplaatst als vóór en na de bepaling. Toen echter bleek, dat dit voor een goed verloop van de proef niet nodig was, werden in latere proeven de plantedelen droog in de vaatjes gebracht. Voor de opeenvolgende bepalingen werd voor een bepaald plantedeel steeds gebruik gemaakt van hetzelfde Warburg-vaatje als bij de eerste bepaling. Aldus kon het ademhalingsverloop worden berekend in procenten van de aanvangswaarde, direct na het snijden. Doordat grote vaatjes gebruikt werden, is de fout als gevolg van groei en dus verandering van het gasvolume maximaal 1 %. Bij de berekening van het verloop werd deze verwaarloosd.

Tussen de opeenvolgende metingen werden de plantedelen met het snijvlak in de verschillende oplossingen geplaatst in een thermostaat bij 25 °C. Van essentieel belang is, dat hierbij gebruik werd gemaakt van een semisteriele methode, waarbij de vloeistof, waarin de plantedelen stonden, met behulp van ACAC (zie p. 4) steriel werd gehouden; aldus werden belemmeringen in de wateropname door bacterieontwikkeling voorkómen, zonder het gehele plantedeel te ontsmetten.

TABEL 9. Invloed van saccharose-toediening op het verloop van de O_2-opname van afgesneden bloemen, uitgedrukt in % van de aanvangswaarde.
Influence of sugar feeding on the respiration drift (O_2-uptake) of cut flowers, expressed in % original uptake.
B = berekend per bloem (*per flower*)
V = berekend naar versgewicht (*per fresh weight*).

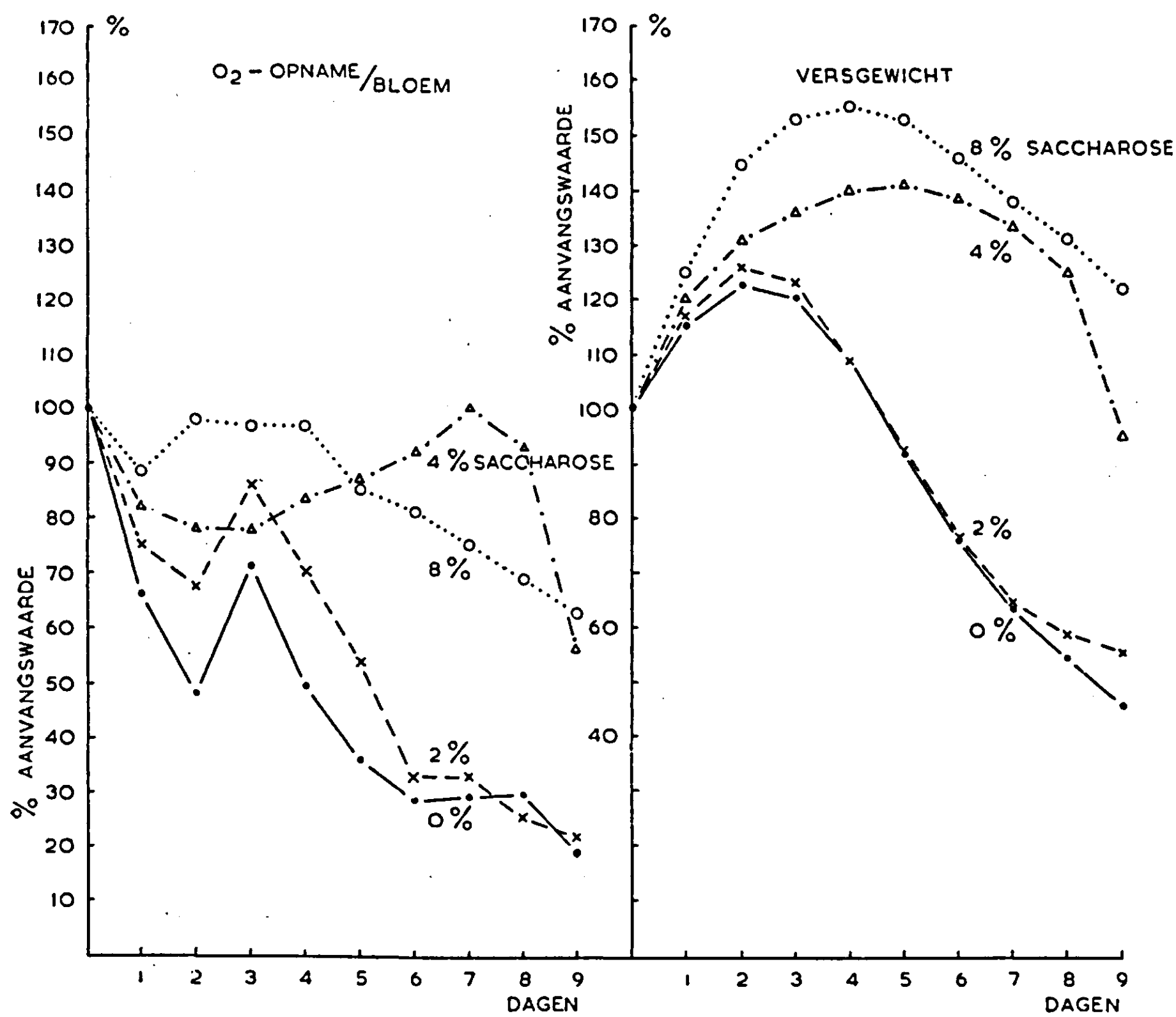
gewas en plantedeel *species and part of plant*	saccharose *sucrose* %	berekeningsbasis	dagen na snijden *days after cutting* 0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	aantal dagen tot verwelking *days until wilting*
Chrysanthemum	0	B	100	82	–	83	–	72	–	–	64	–	78	46	10
morifolium	4	B	100	88	–	90	–	97	–	–	81	–	93	75	16
(lintbloempjes)	0	V	100	–	–	79	–	–	–	–	83	–	–	62	
(*ray florets*)	4	V	100	–	–	85	–	–	–	–	106	–	–	102	
Dahlia variabilis	0	B	100	56	44	36	31	24	25	–	32	–	40	–	4
(lintbloempjes)	5	B	100	77	85	98	110	90	100	–	87	–	83	–	10
(*ray florets*)	0	V	100	39	27	–	20	–	–	–	25	–	44	–	
	5	V	100	55	46	–	48	–	–	–	44	–	56	–	
Dianthus plumarius	0	B	100	70	60	56	72	62	47	–	30	–	21	–	4
(bloem)	5	B	100	79	80	75	78	83	75	–	67	–	46	–	8
(*flower*)	0	V	100	63	50	47	61	53	45	–	33	–	28	–	
	5	V	100	70	64	57	58	61	56	–	51	–	42	–	
Iberis sempervirens	0	B	100	77	49	48	43	36	–	40	–	–	–	–	–
(bloemtros)	1	B	100	77	65	63	63	57	–	65	–	–	–	–	–
(*inflorescence*)	0	V	100	70	42	40	35	30	–	35	–	–	–	–	
	1	V	100	70	56	49	48	43	–	51	–	–	–	–	
Lathyrus odoratus	0	B	100	55	55	43	63	55	–	–	–	–	–	–	2,5
(bloem)	8	B	100	73	67	66	87	100	–	–	–	–	–	–	4
(*flower*)	0	V	100	46	47	40	66	81	–	–	–	–	–	–	
	8	V	100	62	61	60	93	124	–	–	–	–	–	–	
Matthiola incana	0	B	100	–	89	–	–	72	–	35	–	16	–	–	4
(dubbel bloeiend)	2	B	100	–	95	–	–	103	–	81	–	69	–	–	7
(bloem)	0	V	100	–	80	–	–	101	–	145	–	87	–	–	
(*flower*)	2	V	100	–	82	–	–	104	–	102	–	156	–	–	

4.4.2. *Invloed van suiker*

Zoals in tabel 9 wordt aangegeven, trad in alle onderzochte gevallen na het snijden een daling van de zuurstofopname op. Werd suiker toegediend, dan was deze daling steeds minder groot en trad soms zelfs een verhoging van de O_2-opname op. Deze was dan meestal het gevolg van groei van het betreffende plantedeel, en per gram versgewicht nam dan de ademhalingsintensiteit toch ook af. Na het verwelken werd soms weer een hogere O_2-opname gemeten, als gevolg van het optreden van micro-organismen.

Bij *Dianthus plumarius* (grafiek 11) en ook bij *Lathyrus odoratus* en *Matthiola incana* werd vastgesteld, dat de invloed van verschillende suikerconcentraties op de houdbaarheid overeenkomt met de invloed op de ademhaling. Een maximale ademhalingsintensiteit ging samen met de beste houdbaarheid. Vooral gedurende de eerste periode na het snijden was deze invloed van de concentratie het duidelijkst.

Bij *Dianthus plumarius* wordt het einde van de bloei ingezet met een plotseling samenvouwen van de kroonbladen. Deze contractie (bij 25°C drie dagen na het



GRAFIEK 11. Het verloop van O_2-opname (links) en houdbaarheid (versgewicht) (rechts) van afgesneden bloempjes van *Dianthus plumarius* geplaatst in 0, 2, 4 en 8% saccharose. Basismengsel ACAC.

GRAPH 11. *Drift of O_2-intake (left) and keepability (fresh weight) (right) of detached Dianthus plumarius flowers in 0, 2, 4. 8% sucrose solution (both expressed in % of original value).*

snijden van de bijna geopende bloemen) gaat gepaard met een plotseling verhoogde ademhaling (grafiek 11) gevolgd door een snelle daling tijdens het verdere afsterven van de kroon. Door toediening van suiker konden, afhankelijk van de concentratie en het ontwikkelingsstadium op het moment van snijden, het samenvouwen en de ademhalingsstijging worden uitgesteld. Bij toediening van 6% of meer saccharose traden geheel geen kroonbladcontractie en ademhalingsstijging op. De verwelking begint dan aan de rand van het kroonblad en schrijdt geleidelijk voort.

De plotselinge stijging is beperkt tot de kroon. Werd het ademhalingsverloop van losse kroonbladen nagegaan, dan traden vrijwel op hetzelfde moment als bij ongedeelde bloemen de stijging van de ademhaling en het samenvouwen van de kroonbladen op (vergelijk grafiek 22 p. 48 de lijn – B).

Discussie. SIEGELMAN (99) zocht naar een verband tussen het ademhalingsverloop van afgesneden bloemen (roos en gardenia) en vruchten. Als resultaat hiervan noemt hij onder andere het ontbreken van een climacterium tijdens het bloeiproces bij bloemen. Aangezien de bloemen tijdens de meting (12 dagen onder glasklokken) geen water konden opnemen, waren de omstandigheden wel zeer abnormaal. Bovendien verwelken bij roos en gardenia de kroonbladen meestal niet gelijktijdig, zodat een opleving van de ademhaling bij gehele bloemen niet of nauwelijks aan het licht kan komen.

In de hier beschreven proeven met *Dianthus plumarius* werd wel duidelijk een opleving van de O_2-opname waargenomen. Desondanks is het onwaarschijnlijk, dat deze opleving vergelijkbaar is met de „climacteric rise" (51) bij vruchten. Immers hoewel niet strikt bewezen, zijn er toch sterke aanwijzingen, dat het tijdstip van deze ademhalingsopleving bij vruchten niet bepaald wordt door de hoeveelheid koolhydraten of suiker (51). In het geval van *Dianthus plumarius* kon door suikertoediening de opleving uitgesteld of zelfs voorkómen worden.

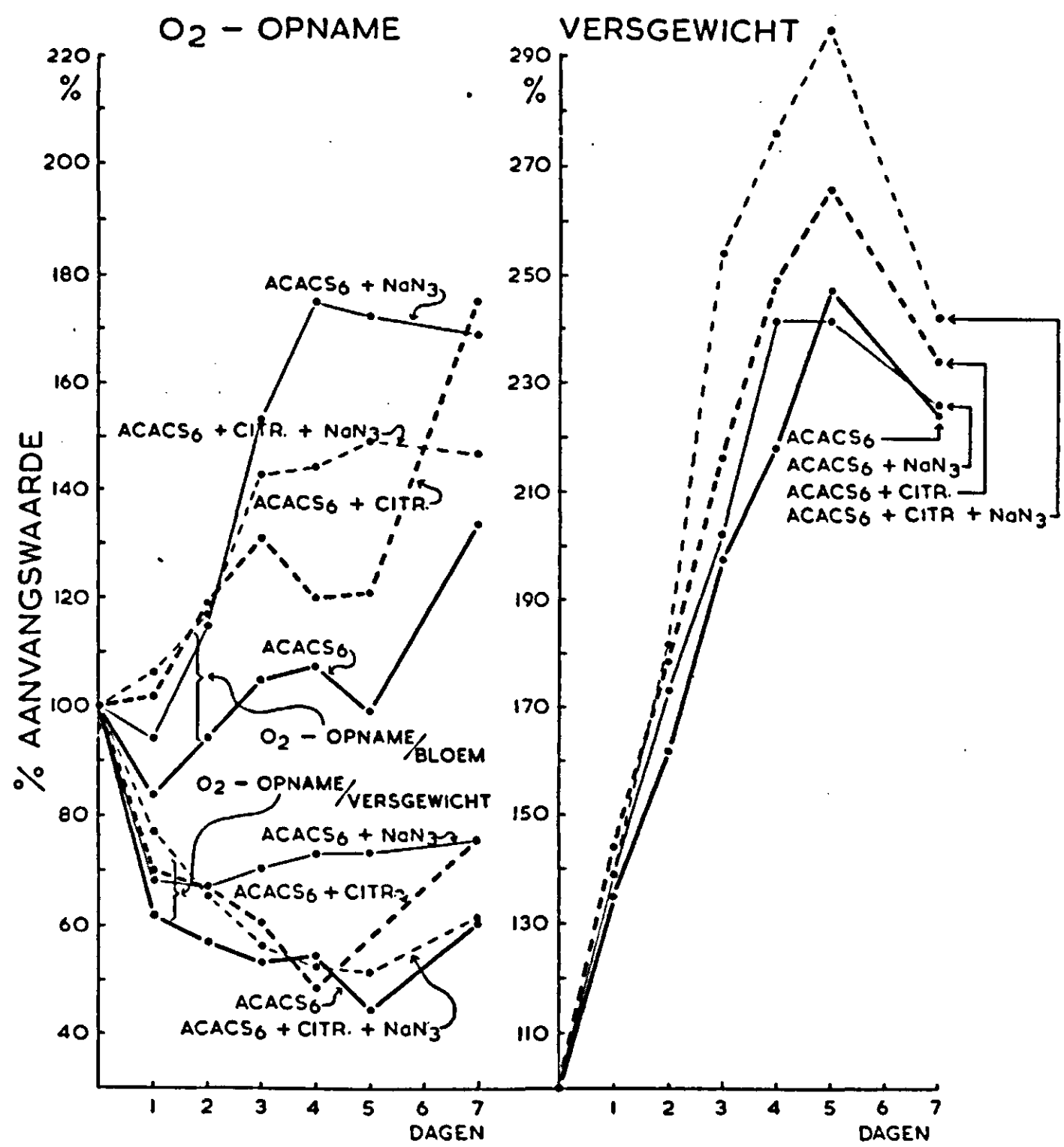
Meer aanknopingspunten geven dan ook de ademhalingsproeven met afgesneden bladeren (44, 56, 124). Door vrijwel alle onderzoekers werd bij afgesneden bladeren een correlatie gevonden tussen de daling van het gehalte aan koolhydraten, speciaal suikers, en van de ademhaling (44); de daarop volgende opleving van de ademhaling ging gepaard met een sterk proteïneverlies. Dit laatste in tegenstelling met rijpende vruchten, waar tijdens het climacterium juist een proteïne-synthese gevonden werd (42). VAN HERK (115) en JAMES en BEEVERS (45) vonden tijdens het ontvouwen van spadices van *Sauromatum* respectievelijk *Arum* een stijging van de ademhaling. Deze toename van de ademhaling ging langer door dan de toename in drooggewicht en daardoor was de O_2-opname tijdens het begin van de verwelking het grootst. JAMES en BEEVERS noemen hier het koolhydraatgebrek als eerste oorzaak voor de latere verwelking. De oorzaak voor de verhoogde ademhaling zou zijn het optreden van bepaalde „no-metallo enzymes" (slechts te remmen met mono-joodazijnzuur of natrium fluoride), volgens VAN HERK een flavo-proteïne. De oorzaak van de toegenomen activiteit van deze enzymen kan niet worden genoemd. Of deze enzymen ook in andere bloemen de rol van eind-oxydase vervullen is niet bekend.

In elk geval moet de functie van suiker bij de houdbaarheid van snijbloemen zeker ten dele worden beschouwd als het aanvullen van een door verademing gedaald gehalte aan koolhydraten. Hierbij is het mogelijk dat door suikertoediening:

a. Een op niet bekende wijze geïnduceerde verhoging van de ademhaling wordt opgevangen, zodat geen plasma-eiwit behoeft te worden aangesproken.
b. Het vrijkomen van de inducerende factor wordt voorkómen, doordat deze niet wordt gevormd of getransporteerd (invloed van suiker op de plasmapermeabiliteit, „organization resistance" (12)).
c. De colloidale structuur van het plasma door suiker rechtstreeks beschermd wordt, zodat deze niet in de stofwisseling betrokken kan worden.
d. Een samenspel van de genoemde factoren de structuur en semipermeabiliteit van het plasma handhaaft.

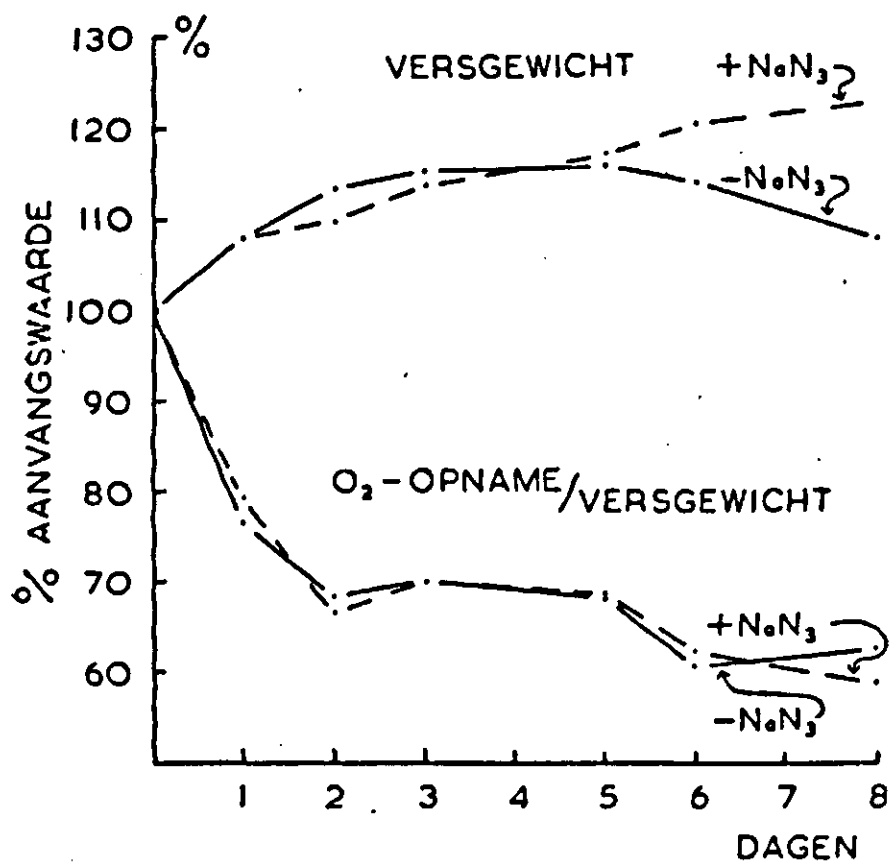
4.4.3. *Invloed van pH en enzymgiften*

Eén van de eisen van LAURIE (59, 60) voor een preparaat ter verhoging van de levensduur is het verlagen van de ademhaling. Als bruikbare ademhalingsremmers noemt hij hydrazine-sulfaat, floroglucinol en resorcinol. Gegevens over hun invloed op de ademhaling geeft hij niet. Ook TINGA (110) trachtte een verband te leggen tussen de gunstige werking van een korte behandeling met en-



GRAFIEK 12. Invloed van natriumazide 0,0005 % (NaN_3) en citroenzuur 0,04 % (CITR.) op het verloop van O_2-opname (links) en ontwikkeling (versgewicht) (rechts) van afzonderlijke bloempjes van *Dahlia variabilis*. Basismengsel: ACAC + S_6 (zie p. 4).

GRAPH 12. *Influence of sodium azide 0.0005 % (NaN_3) and citric acid 0.04 %* (CITR.) *on the drift of O_2-uptake (left) and development (fresh weight) (right) of isolated ray florets of Dahlia variabilis (both expressed in % of original value).*



GRAFIEK 13.
Invloed van natriumazide 0,00075 % (NaN_3) op het verloop van O_2-opname en versgewicht van afgesneden bloemtrossen bij *Iberis sempervirens*. Basismengsel: ACAC + S_1 (zie p. 4).

GRAPH 13.
Influence of sodium azide 0.00075 % (NaN_3) on the drift of O_2-uptake (below) and fresh weight (above) of detached Iberis sempervirens spikes (expressed in % of original value).

zymgiften (natrium-azide, natrium-malonaat en natrium-joodacetaat) op de houdbaarheid en een vermindering van de ademhaling.

Daar het ongetwijfeld goedkoper zou zijn om de ademhaling, dus de afbraak van koolhydraten, te remmen, dan gebrek aan substraat te voorkómen door suikertoediening, zou een remming met chemische middelen uitermate belangrijk zijn.

Zoals onder 2.3.6. en 3.2. werd uiteengezet, hadden stoffen als 2:4-dinitrofenol en natriumazide in enkele gevallen een gunstige invloed op de houdbaarheid. Daarom werd ook de invloed van deze stoffen in niet schadelijke concentraties op de ademhaling nagegaan.

Zoals grafiek 12 en 13 laten zien had natrium-azide (NaN_3) bij *Dahlia* en *Iberis sempervirens* eerder een stimulerende dan een remmende invloed op de O_2-opname, terwijl het toch in beide gevallen een gunstige invloed had op de ontwikkeling en houdbaarheid.

Ditzelfde werd gevonden bij *Dahlia* met floroglucinol 0,006 en 0,03 % (tabel 10); pyrogallol daarentegen had in dezelfde concentraties een remmende invloed op de O_2-opname, maar was ook schadelijk voor de houdbaarheid. Bij *Dianthus plumarius* hadden natriumazide en 2:4-dinitrofenol (DNP) vrijwel geen invloed op de O_2-opname. De houdbaarheid van losse kroonbladen van *Dianthus caryophyllus* werd in sterke mate bevorderd door malachietgroen 0,005 % toe te voegen. Dit resulteerde in een geringe remming van de O_2-opname tijdens het samenvouwen van de onbehandelde kroonbladen (na 2 dagen), maar niet vóór het verwelken (na 1 dag); na het verwelken was de O_2-opname met malachietgroen zelfs steeds hoger. Van een besparing op ademhalingssubstraat als oorzaak van de gunstige werking kan dan ook geen sprake zijn.

Het ademhalingsverloop bij *Dahlia* onder invloed van lage pH (door barnsteenzuur, citroenzuur (grafiek 12), malonzuur, fosforzuur (tabel 10)), vertoont dezelfde verhoging van de O_2-opname, als met natriumazide. In beide gevallen ging zij gepaard met een snellere groei, zodat per gram versgewicht de O_2-opname slechts weinig beïnvloed werd.

Discussie. Indien we deze resultaten combineren met de gegevens van p. 18 over de invloed van de besproken stoffen op de verstopping van de stengelvaten, dan wordt het waarschijnlijk, dat enzymremmers en zuren geen directe

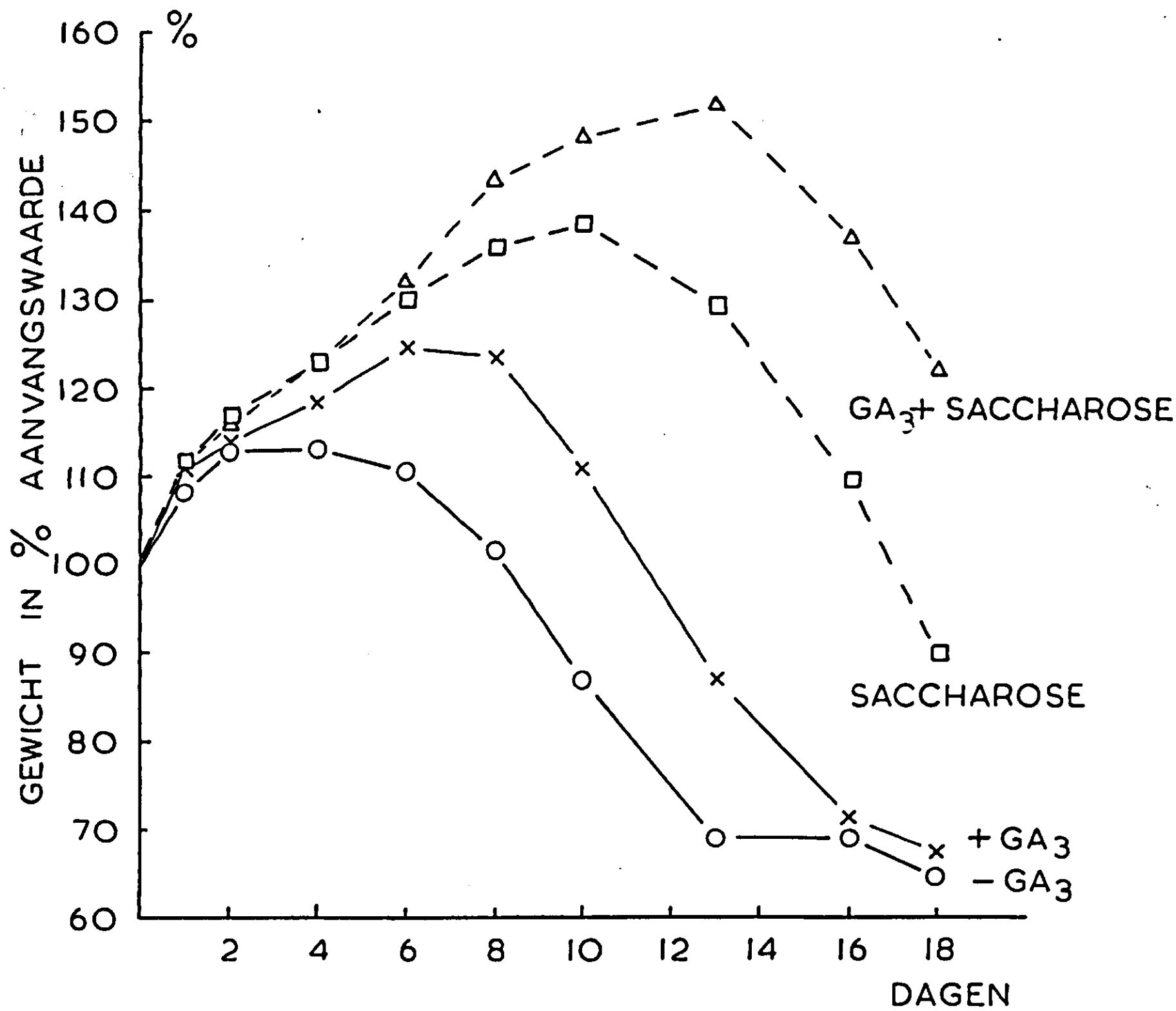
TABEL 10. Invloed van enzymgiften en lage pH op O_2-opname en houdbaarheid (versgewicht) van afgesneden bloemen (beide aangegeven in % van de aanvangswaarde).
Influence of enzyme inhibitors and low pH on oxygen uptake and keepability (fresh weight) of cut flowers (both expressed in % of original value).

gewas *species*	enzymgift *enzyme inhibitor*	d.p.m. *p.p.m.*	O_2-opname *O_2-uptake* per bloem *per flower*	O_2-opname *O_2-uptake* per versgewicht *per fresh weight*	versgewicht *fresh weight*	saccharose *sucrose* %	aantal dagen na snijden *days after cutting*
Dahlia variabilis (straalbloempjes) (*ray florets*)	natriumazide	0	135	63	214	6	4
		5	156	68	228		
	natriumfluoride	0	90	–	–	5	3
		100	82	–	–		
	floroglucinol	0	99	52	191	5	2
		60	109	56	194		
		300	113	57	200		
	pyrogallol	0	99	52	191	5	2
		60	84	49	173		
		300	81	48	169		
Dianthus plumarius	2:4-dinitrofenol	0	54	–	–	3	2
		10	53	–	–		
	natriumazide	0	80	–	–	3	2
		10	88	–	–		
		0	94	–	–	3	2
		10	91	–	–		
Dianthus caryophyllus	malachietgroen	0	99	94	106	4	1
		50	100	93	107		
		0	98	95	103	4	2
		50	93	85	110		
		0	91	92	99	4	3
		50	93	87	107		
	pH	molair					
Dahlia variabilis	fosfaatbuffer pH 3,7	0	130	49	265	5	5
		0,02	174	62	279		

invloed hebben op de stofwisseling van de cellen van de bloem, maar slechts de water- en suikeropname vergemakkelijken, waardoor een tekort aan water (18, 43) of suiker (10, 51, 124) als ademhalingsbeperkende factor wordt voorkomen of uitgesloten. Bovendien moet worden opgemerkt, dat de voor de bloem bruikbare concentraties aanzienlijk lager zijn dan de concentraties, waarin DNP en natriumazide als enzymgiften in biochemisch en fysiologisch onderzoek werkzaam zijn.

Indien men de geringe stijging van de ademhaling onder invloed van DNP en NaN_3 toeschrijft aan een ontkoppeling van ademhaling en synthese (63, 103, 107), blijft het moeilijk hierin een verklaring te zien voor de gunstige werking op de houdbaarheid. Het beschikbare substraat wordt immers ook dan verademd.

De gunstige werking van hydrazine-sulfaat, floroglucinol en resorcinol (13, 59, 60, 80) kwam in combinatie met zilvernitraat of uspulun nooit duidelijk tot uiting bij volledige bloemen met steel. Mogelijk oefenen zij echter met andere bactericiden een gunstige werking uit door hun zwak reducerende eigenschappen; ook in dit geval is het resultaat waarschijnlijk een gevolg van het voorkómen van vatverstopping.



GRAFIEK 14. Invloed van 0,0001 % gibberellazuur (GA_3) op de houdbaarheid van afgesneden bloemtrossen van *Matthiola incana* al (----) of niet (——) in combinatie met 1,5 % saccharose. Basismengsel ACAC.

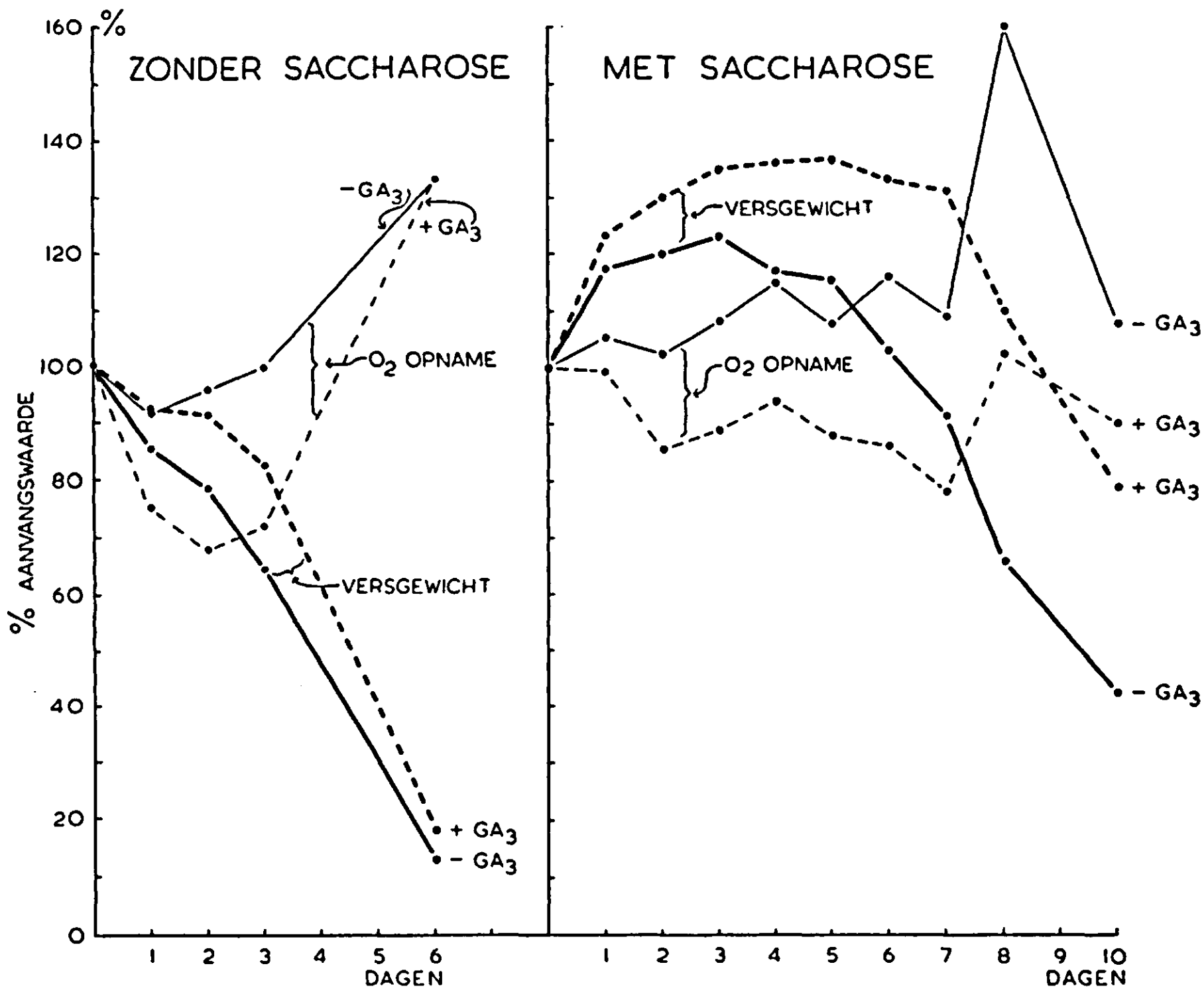
GRAPH 14. *Influence of 0.0001 % gibberellic acid (GA_3) on the keepability (weight in % of original weight) of Matthiola incana spikes with (----) and without (——) addition of 1.5 % sucrose.*

4.4.4. *Invloed van gibberellazuur*

Slechts twee gevallen werden tot nu toe gevonden, waarin een stof met een gunstige invloed op de houdbaarheid, tevens de O_2-opname van de bloem beperkte, nl. boorzuur bij *Dianthus* (p. 48) en gibberellazuur (GA_3) bij *Matthiola incana.*

Zowel met als zonder suiker had 0,0001 % gibberellazuur in het water van de vaas een gunstige invloed op de houdbaarheid van dubbelbloemige violieren (grafiek 14). In beide gevallen ook werd de O_2-opname per bloem, maar vooral per gram versgewicht geremd (grafiek 15). Deze remming trad reeds op, voordat bij de onbehandelde bloemen de eerste tekenen van verwelking zichtbaar werden. Tijdens de verwelking (gewichtsdaling) van de controle-bloemen werd het verschil in de ademhaling groter.

Het enige geval, waarin tot nu toe eveneens een gunstige invloed van GA_3 (1–10 d.p.m.) op de houdbaarheid werd gevonden, was bij *Ribes sanguineum.* Hiermee werden geen ademhalingsproeven gedaan. Geen invloed van GA_3 toe-



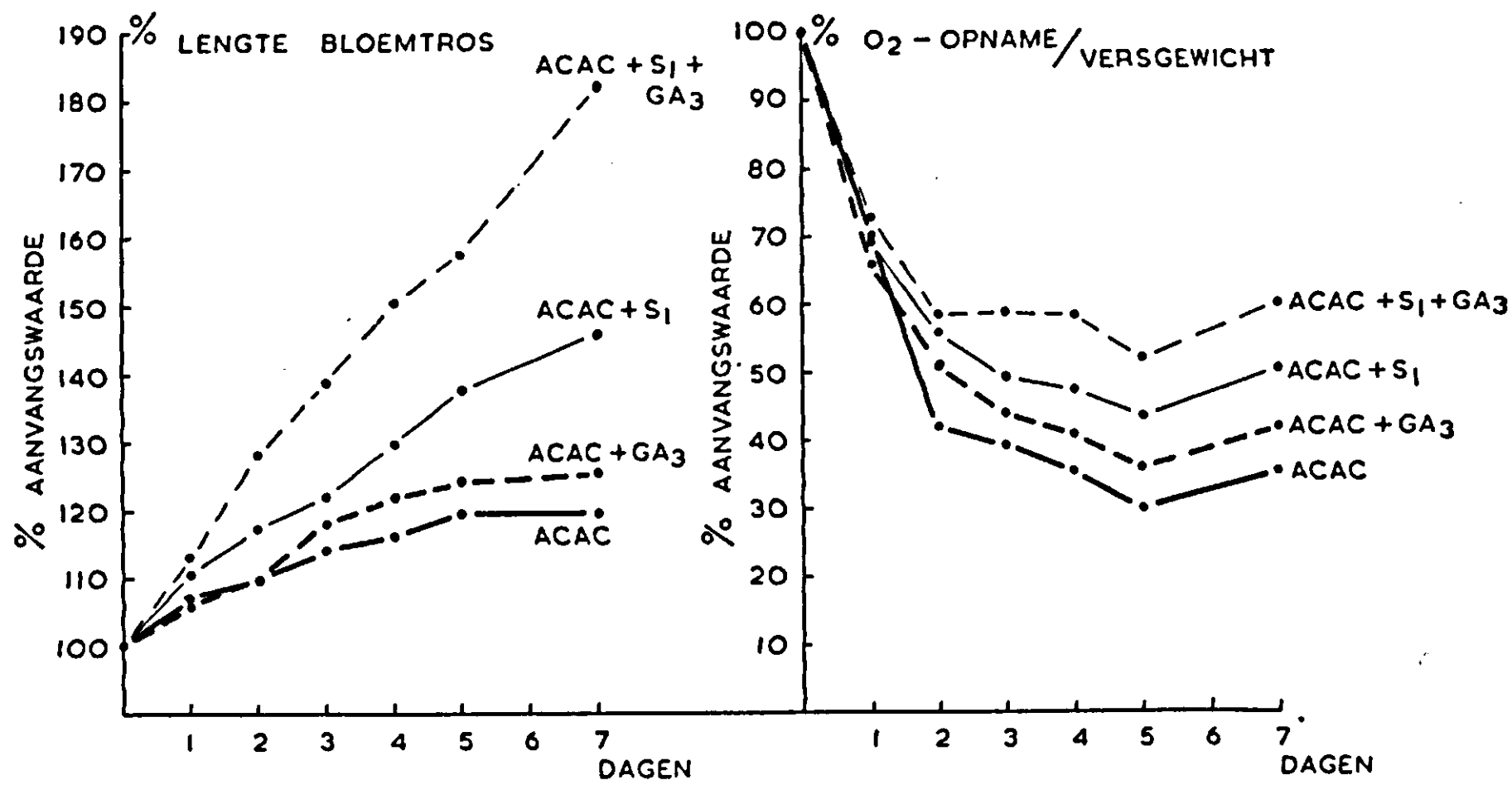
GRAFIEK 15. Invloed van 0,0005 % gibberellazuur (--- GA_3) op het verloop van versgewicht (vette lijnen) en O_2-opname per g versgewicht (dunne lijnen) bij afzonderlijke bloempjes van *Matthiola incana*. Links zonder, rechts met 2 % saccharose. Basismengsel ACAC.

GRAPH 15. *Influence of 0.0005 % gibberellic acid (--- GA_3) on the drift of fresh weight (heavy lines) and O_2-uptake per gm fresh weight (thin lines) of detached Matthiola incana florets (expressed in % of original value). Left without, right with 2 % sucrose.*

gediend met het water in de vaas werd waargenomen bij *Aquilegia chrysantha, Convallaria majalis, Dianthus plumarius, Laburnum anagyroides, Lathyrus odoratus, Muscari armeniacum* en *Scabiosa caucasica*. Mogelijk was in deze gevallen de opgenomen hoeveelheid gibberellazuur te gering.

Bij *Iberis sempervirens* had GA_3, vooral in combinatie met saccharose (0,5–2 %), een sterke invloed op de strekking van de bloemtros (grafiek 16) en werd een parthenocarpe vruchtvorming geïnduceerd; de houdbaarheid van de bloemen werd echter niet beïnvloed. Het groeibevorderende effect van GA_3 ging bij *Iberis*, zowel met als zonder suiker, gepaard met een verhoging van de O_2-opname per gram versgewicht van ongeveer 10 % (grafiek 16, blz. 40).

Discussie. Daar ook na toevoeging van suiker, gibberellazuur zijn invloed op houdbaarheid en O_2-opname behield, berust deze werking van GA_3 niet op besparing van ademhalingssubstraat, maar lijkt het meer waarschijnlijk, dat het vrijkomen of de werking van een veroudering inducerende factor (enzymen?) werd voorkómen. De verminderde O_2-opname door GA_3 bij *Matthiola* doet vermoeden, dat deze verouderingsfactor bepaalde oxydatieve processen induceert.



GRAFIEK 16. Invloed van gibberellazuur 0,0001 % (--- GA_3), al of niet in combinatie met saccharose 1 % (S_1), op het verloop van lengtegroei (links) en O_2-opname (rechts) bij afgesneden bloemtrossen van *Iberis sempervirens*. Basismengsel ACAC.

GRAPH 16. *Influence of 0.0001 % gibberellic acid (--- GA_3) in combination with (thin lines) or without (heavy lines) 1 % sucrose (S_1) on the elongation (left) and drift of O_2-uptake (right) of detached Iberis sempervirens spikes (expressed in % of original value).*

Als men dit in verband brengt met de werking van suiker, dan pleit het voor de opvatting, dat na toevoeging van suiker de verouderingsinducerende en ademhalingsverhogende factor wel in werking treedt, maar het schadelijk effect (verhoogde ademhaling) wordt opgevangen zonder hiervoor het plasma aan te tasten.

Het verband tussen de verminderde O_2-opname bij *Matthiola* en de verhoogde O_2-opname bij *Iberis* en ook bij stengelstukjes van erwt (49) is volstrekt niet duidelijk of afwezig. Beschouwt men de verhoogde O_2-opname als een gevolg van een toegenomen energieverbruik bij de groei, dan kan men concluderen, dat gibberellazuur primair een remmend effect heeft op bepaalde nog onbekende stofwisselingsprocessen.

4.4.5. *Verband tussen ontwikkelingsstadium, ademhaling en suikerbehoefte*

Anjers, chrysanten, dahlia's, freesia's, lathyrus en vele andere snijbloemen ontwikkelen zich niet of zeer slecht, indien ze gesneden worden vóór ze geheel geopend zijn. In verschillende gevallen is de houdbaarheid van in knop gesneden bloemen zelfs korter dan van geheel geopende dus fysiologisch oudere bloemen.

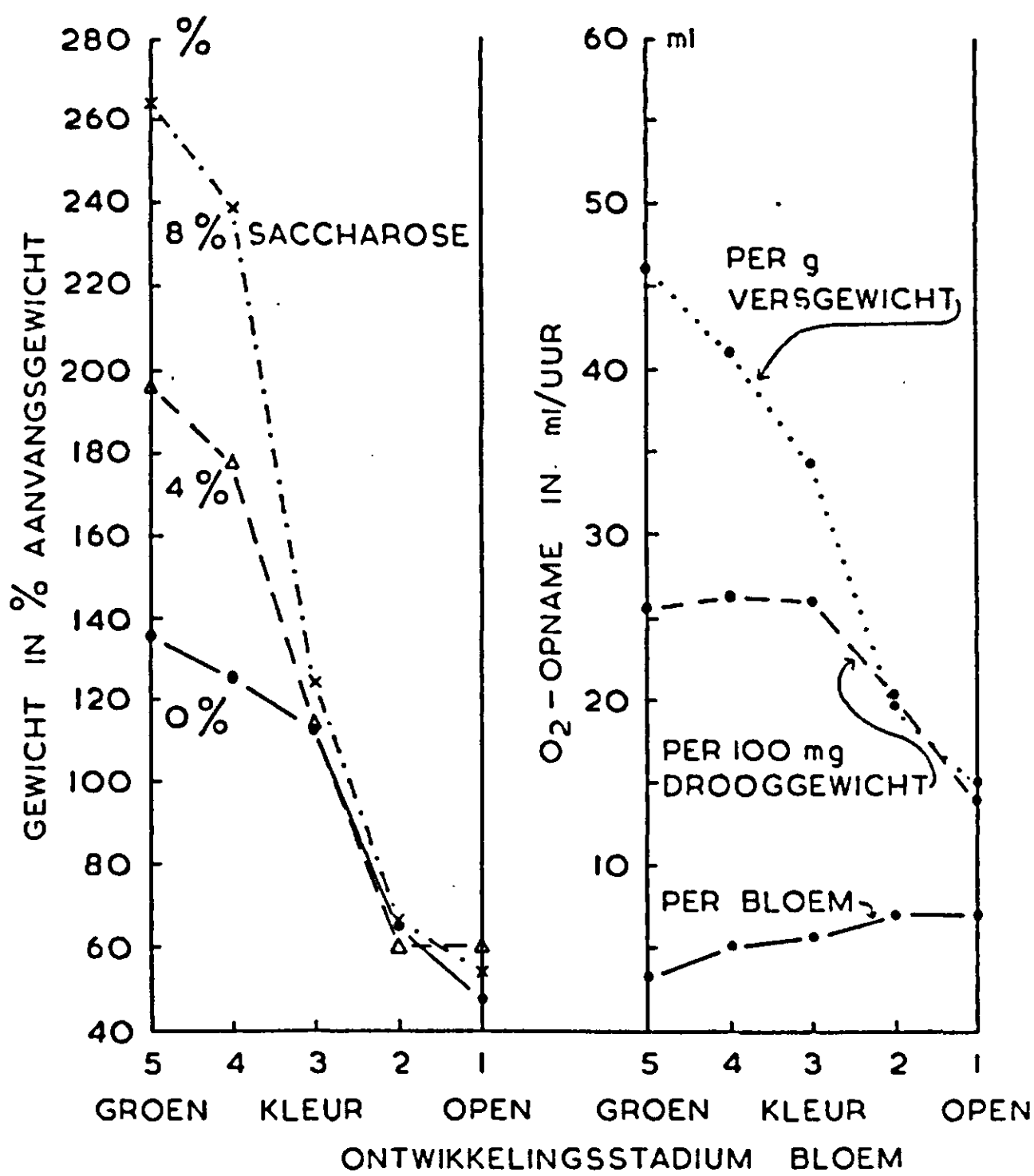
Toen bleek, dat vrijwel al deze gewassen zeer aanzienlijk veel vroeger gesneden konden worden, indien voldoende suiker werd toegevoegd, werd ook hier gezocht naar een verband met de ademhaling.

Materiaal en methode. De O_2-opname werd volgens de op p. 31 beschreven methode bepaald, waarbij voor de berekening van de vatconstante het soortelijk gewicht van de bloemen op 1 gesteld werd. Dit geeft aanleiding tot een fout van maximaal 0,1 %. Bij *Freesia* en *Dahlia* werd de O_2-opname van de opeenvolgende bloempjes uit één bloemtros resp. bloemhoofd met elkaar verge-

leken; bij *Dianthus plumarius* werden de bloemen van één plant in verschillende stadia van ontwikkeling gebruikt; bij *Lathyrus odoratus* werd zowel het een als het ander gedaan, waarbij overigens geen verschil werd gevonden. Direct na elke proef werden het vers- en drooggewicht bepaald.

De suikerbehoefte in de verschillende ontwikkelingsstadia werd enerzijds nagegaan door de optimale suikerconcentratie voor ontwikkeling en houdbaarheid in verschillende bloeistadia te bepalen, en anderzijds door de invloed van suiker gedurende een korte periode na het snijden na te gaan. De afzonderlijke bloempjes uit een bloemtros van *Freesia* of uit één bloemhoofd van *Dahlia* werden daarbij geplaatst in halve petrischalen, waarin zij met glazen buisjes en ringen gesteund en van elkaar gescheiden gehouden werden (foto 5).

Resultaten. De resultaten met *Freesia* (grafiek 17) laten zien, dat de invloed van suiker zowel op de houdbaarheid als op de O_2-opname berekend per gewichtseenheid, bij de jongste bloempjes het grootst is.



GRAFIEK 17. Links: Afzonderlijke bloempjes van *Freesia* in verschillende stadia van ontwikkeling, werden in 0, 4 en 8% saccharose geplaatst. Bij de oudste bloempjes (1 en 2) heeft saccharose geen invloed meer op de ontwikkeling en houdbaarheid (uitgedrukt in het versgewicht na 5 dagen). Basismengsel ACAC.
Rechts: De O_2-opname op het moment van snijden (berekend per gewichtseenheid) neemt af naarmate de bloempjes verder ontwikkeld zijn.

GRAPH 17. *Left: The influence of sucrose (0, 4 and 8%) on the keepability (expressed as fresh weight after 5 days in % of original weight) of detached Freesia florets decreases with increasing stage of development (1 = oldest) at the time picking.*
Right: The respiratory intensity at the moment of picking (expressed per unit of resh (····) and dry (----) weight) decreases with flower development.

Bij afzonderlijke bloempjes van *Dahlia* werd vastgesteld, dat enerzijds gedurende een bepaalde periode toediening van suiker noodzakelijk is, maar dat na 3 tot 4 dagen de houdbaarheid zelfs beter is, indien geen suiker meer wordt toegediend (tabel 11). Tevens bleek, dat naarmate de bloempjes op het moment van snijden jonger zijn, ze meer en langer suiker nodig hebben. Ook bij *Dahlia* was de ademhalingsintensiteit van jonge bloempjes aanzienlijk hoger dan van volwassene (grafiek 18A). Dit resultaat werd bevestigd bij gehele bloemhoofden

TABEL 11. Het gewichtsverloop (in % van de aanvangswaarde) van afzonderlijke bloempjes van *Dahlia variabilis* onder invloed van suiker, toegediend in verschillende ontwikkelingsstadia en gedurende verschillende tijden. Basismengsel ACAC.

Influence of sugar on variations of weight (in % of original) of isolated ray florets of Dahlia, picked in different stages of development. The sugar given during different periods of time after picking and in different concentrations.

lengte bloempjes bij inzetten *flower length at time of picking* cm	duur van de suikertoediening (dagen) *days in sugar solution*	saccharose 4 % *sucrose 4 %*					saccharose 8 % *sucrose 8 %*				
		gewicht na ..... dagen *weight after ..... days*									
		0	2	4	8	12	0	2	4	8	12
2	0	100	109	110	92	86	100	109	110	92	86
	2	100	128	140	144	116	100	111	152	185	166
	4	100	118	133	200	184	100	119	137	236	208
	∾	100	121	136	189	174	100	116	134	179	172
4	0	100	112	111	93	85	100	112	111	93	85
	2	100	112	129	132	114	100	107	145	160	144
	4	100	120	130	177	164	100	115	125	186	189
	∾	100	116	131	157	143	100	122	128	145	122
8	0	100	100	92	81	60	100	100	92	81	60
	2	100	94	97	103	85	100	90	108	110	103
	4	100	96	99	112	111	100	93	93	124	121
	∾	100	93	100	109	106	100	88	89	93	88

TABEL 12. Invloed van saccharose, toegediend in verschillende concentraties en gedurende verschillende tijden, bij *Lathyrus odoratus* in verschillende stadia van ontwikkeling.

Influence of sugar concentrations and periods of treatment on Lathyrus odoratus in different stages of development.

ontwikkelingsstadium *stage of development* \ saccharose *sucrose* %	0	2	4	8	8	8	8	8	8
uren *hours*	∾	∾	∾	∾	0	8	24	48	∾
	gewicht na 4 dagen in % van aanvangswaarde *weight after 4 days in % of original weight*								
groene knop (*green bud*)	114	140	161	162	114	124	147	162	162
begin ontplooiing (*unfolding*)	118	118	121	132	118	130	129	134	132
1 dag open (*1 day open*)	100	98	104	113	100	114	112	115	113
	aantal dagen tot eerste verwelking *number of days until first signs of wilting*								
groene knop (*green bud*)	2	4	5	5½	2	3½	4	5½	5½
begin ontplooiing (*unfolding*)	2	4	4½	5	2	4	5	5	5
1 dag open (*1 day open*)	3	3	3½	4	3	4	4	4	4

van *Dahlia*, waarbij de houdbaarheid optimaal was, indien aanvankelijk veel en later minder suiker werd toegediend.

Bij *Lathyrus* heeft toediening van suiker langer dan 8 uur nauwelijks zin, tenzij de bloem jong gesneden wordt (tabel 12). Indien omgekeerd pas na 24 uur de bloemen in een suikeroplossing werden geplaatst, had dit vrijwel geen invloed meer op de bloemkroon (foto 6), wel groeiden de vruchten dan beter uit. Ook hier nam de O_2-opname snel af, naarmate de ontwikkeling vorderde (grafiek 18B).

Bij een plant als *Cosmos bipinnatus* (in knop gesneden) of *Dianthus caryophyllus* heeft toediening van suiker gedurende de eerste periode na het snijden wel een nawerking, maar duurt de suikerbehoefte toch veel langer (zie p. 26).

Dianthus plumarius gedroeg zich eveneens anders dan *Lathyrus* en *Dahlia*. De ademhaling nam slechts zeer weinig af tijdens de ontwikkeling (grafiek 18C), maar ook de optimale suikerconcentratie was vrijwel onafhankelijk van het ontwikkelingsstadium (tabel 13).

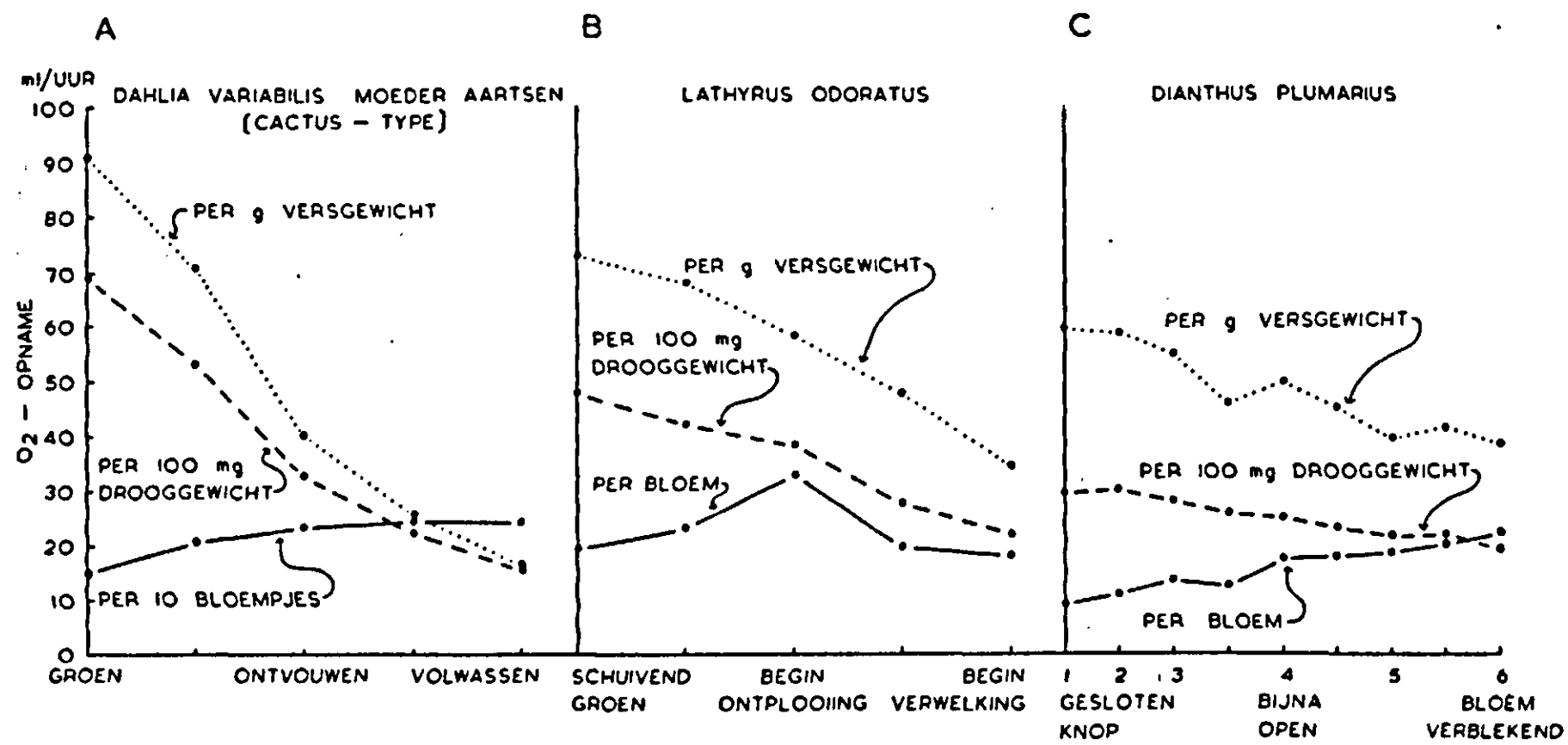
TABEL 13. De optimale suikerconcentratie bij *Dianthus plumarius* gesneden in verschillende stadia van ontwikkeling (gewicht na 11 dagen in % van aanvangswaarde).
Optimal sucrose concentrations on Dianthus plumarius in different stages of development at the time of picking, expressed in weight after 11 days in % of original weight.

saccharose-concentratie % *sucrose concentration %*	0	2	4	8	8
dagen in saccharose *days in sucrose*	2	2	2	2	4
ontwikkelingsstadium *stage of development*					
kleine gesloten knop (*small green bud*)	87	163	204	244	129
gesloten knop (*green bud*)	84	134	144	157	119
brekend (*breaking bud, early stage*)	74	97	136	147	112
schuivend (*breaking bud, late stage*)	59	84	109	119	105
open (*open*)	61	81	88	101	91
verblekend (*bleaching flower*) . . .	56	77	86	91	92

Jonge knoppen van *Dianthus plumarius* zijn, mits enige suiker wordt toegediend, in staat zich aan het lage koolhydraatniveau aan te passen; dit in tegenstelling met geopende bloemen. Zonder suiker stopt de ontwikkeling van de knoppen vrij snel; met 2% saccharose ontwikkelen ze zich nog wel, maar ze blijven dan kleiner en volkomen wit (normaal rose) en het vruchtbeginsel groeit niet uit; de houdbaarheid van de kroon is echter slechts enkele dagen korter dan van bloempjes in 8% saccharose, die zich wel volledig ontwikkeld hebben. Zodra de kleur zich heeft ontwikkeld, is er geen aanpassing meer mogelijk.

Discussie en practische conclusies. Als algemene conclusie kan men zeggen, dat de ademhaling en suikerbehoefte parallel verlopen. Hoewel het aantal onderzochte gevallen nog beperkt is, bleek hierbij, dat de gewassen, waarvan het praktijkvoorschrift luidt „in geheel geopende toestand snijden", zoals *Dahlia* en *Lathyrus*, een sterke daling van de ademhaling vertonen na het beëindigen van de ontwikkeling.

Tevens bleek, dat ook bloemen, gesneden tijdens de periode van zeer hoge



GRAFIEK 18. De ademhalingsintensiteit (O_2-opname) op het moment van snijden bij *Dahlia variabilis* (A), *Lathyrus odoratus* (B) en *Dianthus plumarius* (C) in verschillende stadia van ontwikkeling.

GRAPH 18. *Respiratory intensity (O_2-uptake) at the time of picking of Dahlia variabilis (A), Lathyrus odoratus (B) and Dianthus plumarius (C) in different stages of development (from green bud until first signs of wilting, compare table 12 and 13).*
—— per flower, ... per gm fresh weight, ----- per 100 mg dry weight.

ademhalingsintensiteit, een goede ontwikkeling en houdbaarheid kunnen hebben indien suiker wordt toegediend.

Op grond van deze overwegingen kan men de snijbloemen als volgt indelen:

a. Bloemen, waaraan vrijwel gedurende de gehele ontwikkelingscyclus suiker toegediend moet worden b.v. *Dianthus.*

b. Bloemen, die door de aanwezigheid van koolhydraatreserve of van blad + licht zelf in hun suikerbehoefte kunnen voorzien, b.v. cyclamen en pyrethrum.

c. Bloemen waarbij de ademhaling na het opengaan snel daalt, zodat de suikerbehoefte gering wordt. In dit geval dient men na te gaan, of de bloem reeds vóór het opengaan sierwaarde bezit, of om handelstechnische redenen beter in ongeopende toestand gesneden kan worden. Is dit zo, dan moet voor een goede ontwikkeling en houdbaarheid suiker toegediend worden. Afgezien van de onder b. genoemde mogelijkheid moeten tot deze groep dus alle snijbloemensoorten gerekend worden, waarbij zich bloemen of bloempjes in verschillende stadia aan een zelfde stengel bevinden.

4.5. INVLOED VAN BOORZUUR OP DE HOUDBAARHEID EN SUIKERBEHOEFTE BIJ ENKELE GEWASSEN

LAURIE (58, 59, 60) en ODOM (80) vermelden de gunstige invloed van boorzuur bij anjers. GAUCH en DUGGER (24) zijn van mening, dat het suikertransport door boorzuur wordt bevorderd. Dit werd aanleiding om de invloed van boorzuur op de suikerbehoefte en -verdeling na te gaan. Daarnaast werd gezocht naar de invloed van boorzuur op de stofwisseling van de bloem.

Resultaten. De invloed van boorzuur werd zowel met als zonder suiker bij een aantal gewassen nagegaan (tabel 14). Hiervan kon slechts bij *Convallaria, Dianthus, Lathyrus* en *Syringa* een gunstige invloed van boorzuur worden vastgesteld. De werkzame concentraties van boorzuur waren bij deze gewassen zo

TABEL 14. Invloed van boorzuur-toediening op de houdbaarheid van enige snijbloemen al of niet in combinatie met suiker.
Influence of boric acid on the keepability of some cut flower species with or without sugar.

gewas *species*	beproefd concentratie-traject d.p.m. *range of concentrations tested p.p.m.*	toegevoegde saccharose *added sucrose* %	gunstige concentra-ties d.p.m. *beneficial concentrations p.p.m.*	laagste toxische concentratie d.p.m. *lowest toxic concentration p.p.m.*	optimale concentratie d.p.m. *optimal concentration p.p.m.*
Antirrhinum majus	25–1000	0, 1, 2, 3	–	100	–
Chrysanthemum morifolium	25– 500	0 en 2	–	100	–
Cosmos bipinnatu	50– 800	0, 3 en 6	–	100	–
Convallaria majalis	15– 600	0	–	600	–
	15– 600	4	100– 450	>450	450
	15– 600	8	100– 450	>450	300
Dahlia variabilis	50–1000	0, 1, 3, 6	–	150	–
Dianthus caryophyllus	100– 750	0	500– 750	>750	600
	100– 500	1	100– 500	>500	400
	50– 500	4	50– 500	>500	100
Dianthus plumarius	125–2000	0	50–2000	>2000	1000
	20–1000	1	100–1000	>1000	750
	100–2000	4	500–1000	2000	500
	25–2000	8	–	2000	–
Lathyrus odoratus	25–1000	0	100– 800	1000	750
	250–1000	1	250– 750	1000	500
	500–1000	2	500– 750	750	500
	250–1000	3	250– 400	500	300
	500–1000	5	>500	500	<500
	250–1000	6	250	300	<250
Lilium henryi	25–2000	0, 3 en 6	–	750	–
Scabiosa atropurpurea	50– 400	0 en 3	–	100	–
Syringa vulgaris	2– 500	0 en 3	8– 200	300	100

hoog, dat ze bij de andere gewassen schadelijk waren. In alle proeven werd met ACAC (p. 4) het water bacterievrij gehouden, maar ook met 0,01 of 0,02 % uspulun als bactericide had boorzuur bij *Dianthus* en *Lathyrus* een gunstige invloed. De werking van boorzuur berust dus niet op het weren van bacteriën en waarschijnlijk ook niet op het neutraliseren van schadelijke stoffen uit het basismengsel.

Ook de pH speelt geen rol, want de invloed van boorzuur op de zuurgraad is in de gebruikte concentraties gering, terwijl bovendien ook bij lage pH en met natriumbiboraat ($Na_2B_4O_7.10H_2O$) bij *Lathyrus* en *Dianthus* een gunstig effect werd waargenomen (tabel 15).

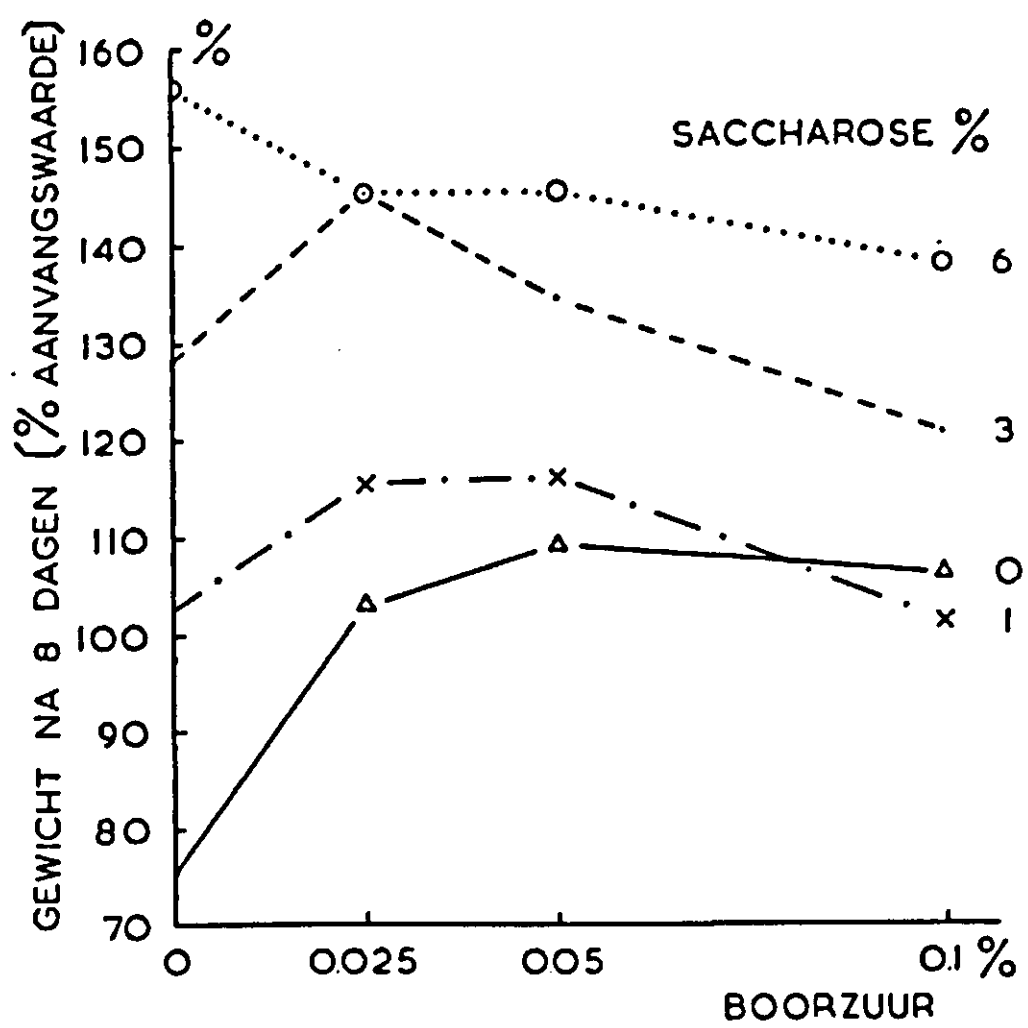
Grafiek 19 laat zien, dat bij *Lathyrus* enerzijds de optimale suikerconcentratie onder invloed van boorzuur lager wordt en anderzijds onder invloed van suiker de optimale boorzuur-concentratie afneemt. Hetzelfde effect werd waargenomen

TABEL 15. Invloed van boraat-ion op de houdbaarheid (gewicht in % van aanvangswaarde) onafhankelijk van de pH bij *Lathyrus odoratus* en *Dianthus plumarius*. Basismengsel ACAC.

Effect of borate on the keepability of cut flowers (weight in % of original weight) independent of acidity.

C = 0,02% citroenzuur (*0.02% citric acid*).

gewas *species*		boorzuur (H_3BO_3) d.p.m. *boric acid p.p.m.*					dagen na snijden *days after picking*
		0	100	200	400		
Lathyrus odoratus	– C	98	115	119	124		10
	+ C	103	116	120	126		
		natriumbiboraat ($Na_2B_4O_7.10\ H_2O$) d.p.m.					
		0	100	500	1000	2000	
Lathyrus odoratus		80	96	115	108	–	7
Dianthus plumarius		97	–	111	122	120	11

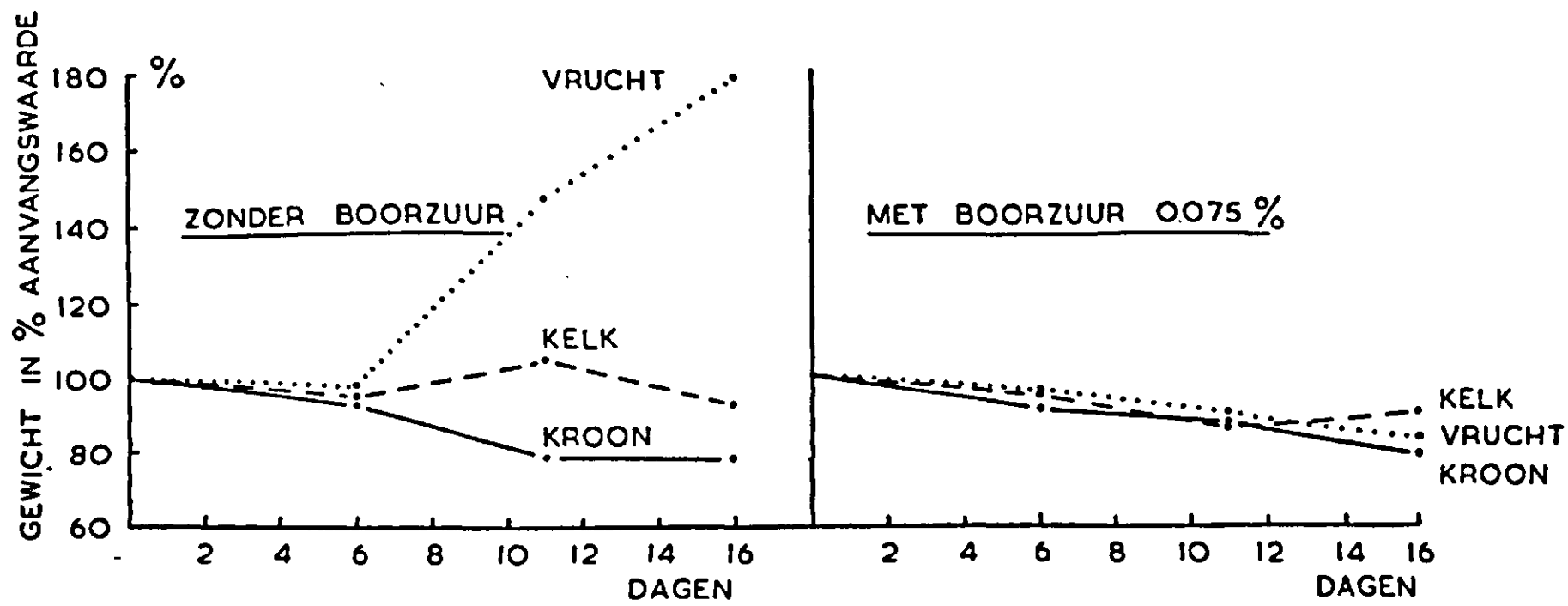


GRAFIEK 19. Verschuiving van de optimale boorzuur-concentratie bij *Lathyrus odoratus* door toediening van saccharose (0, 1, 3 en 6%). Toestand na 8 dagen. Basismengsel ACAC.

GRAPH 19. *Higher sucrose concentrations result in a decrease of optimal boric acid concentration with Lathyrus odoratus. Weight after 8 days in % of original weight.*

bij *Dianthus* sp. Dit doet vermoeden, dat er een verband bestaat tussen suikertransport en boorzuur. De volgende waarnemingen tonen aan, dat dit transport vooral bij *Dianthus caryophyllus* en *Dianthus plumarius* in een voor de houdbaarheid gunstige richting wordt veranderd.

Het drooggewicht van kroon, kelk en vruchtbeginsel bij *Dianthus caryophyllus* 'Rode Sim' neemt onder invloed van boorzuur geleidelijk en gelijkmatig af (grafiek 20). Dit geldt ook voor het versgewicht. Zonder boorzuur echter groeit de vrucht tijdens de verwelking van de kroon zeer snel (foto 7) en blijft

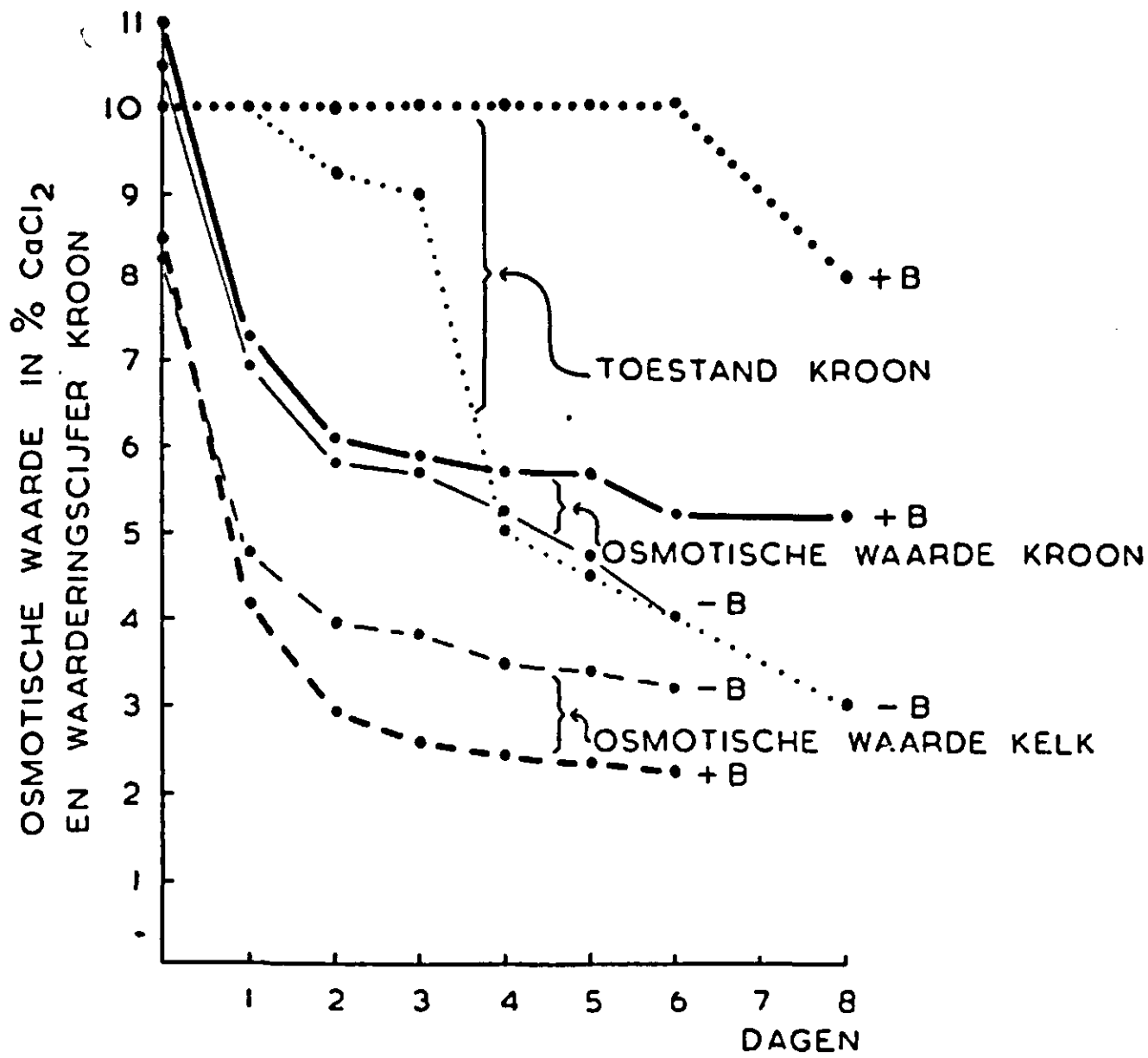


GRAFIEK 20. Invloed van boorzuur 0,075 % (rechts) op het verloop van het drooggewicht van kroon (——), kelk (-----) en vrucht + stijl (.....) bij *Dianthus caryophyllus*, uitgedrukt in % van de aanvangswaarde. Basismengsel ACAC.

GRAPH 20. *Dry weight drift of corolla* (——), *calyx* (-----) *and gynoecium* (....) *of cut Dianthus caryophyllus flowers as influenced by 0.075 % boric acid* (*right*). *Left in basal solution ACAC only. Weight in % of original weight.*

de kelk vrijwel constant in gewicht. Met boorzuur werd de kelk snel geel en verdorde eerder dan de kroon en veel eerder dan zonder boorzuur.

Metingen van de osmotische waarden van epidermiscellen van kelk en kroon (grafiek 21) laten zien, dat bij *Dianthus plumarius* de osmotische waarde van het



GRAFIEK 21. Invloed van 0,05 % boorzuur (dikke lijnen + B) op het verloop van de houdbaarheid van de kroon (....) en van de osmotische waarde van het celsap van de kroon (——) en de kelk (-----) bij *Dianthus plumarius*. Basismengsel ACAC.

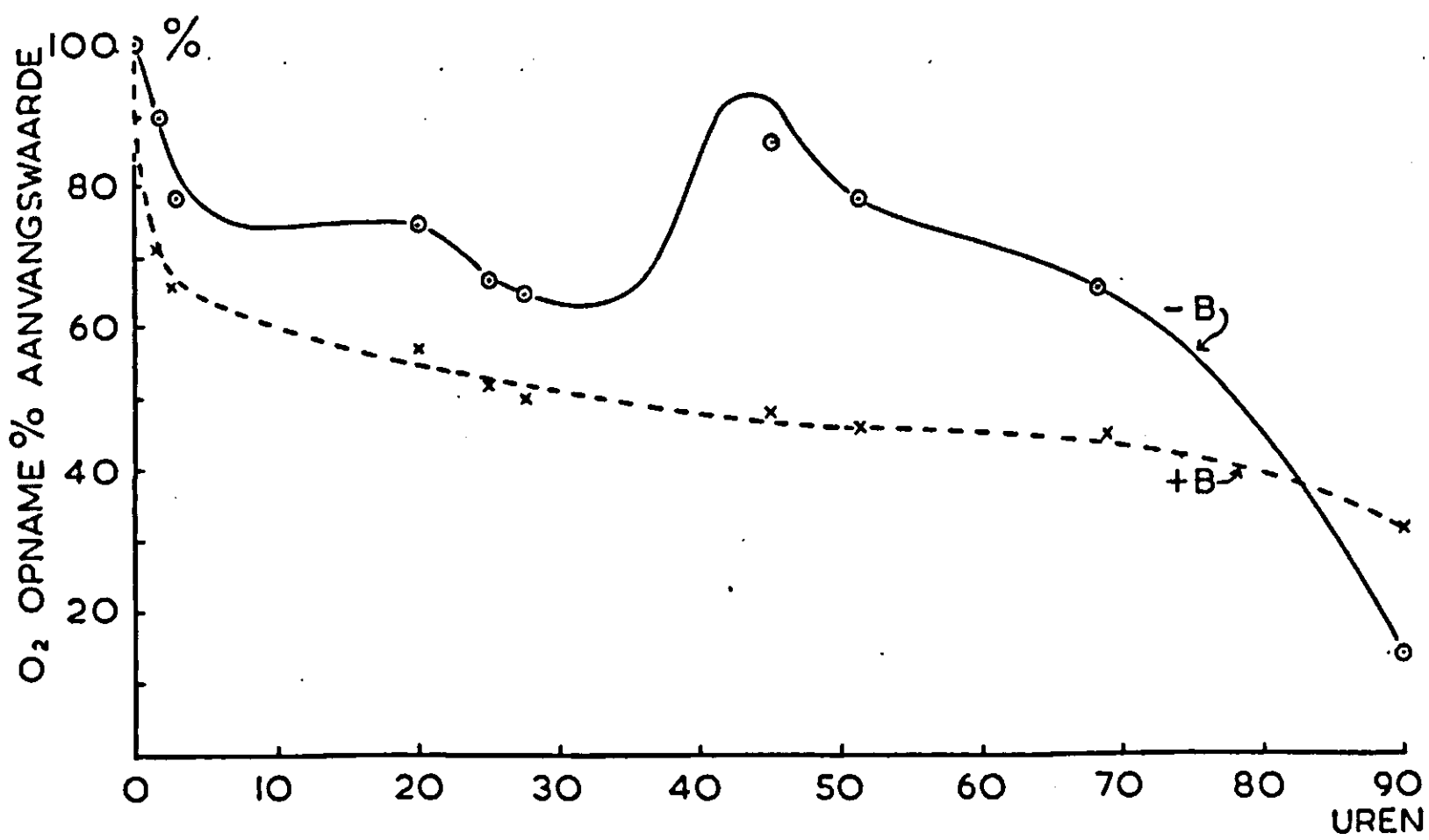
GRAPH 21. *Influence of 0.05 % boric acid* (*heavy lines + B*) *on the keepability of petals* (....) *and on the osmotic pressure drift of petal* (——) *and sepal* (-----) *cell sap with Dianthus plumarius.*

celsap (suikergehalte?) van de kelk onder invloed van boorzuur snel daalt, terwijl de osmotische waarden van de kroon aanvankelijk met en zonder boorzuur gelijk dalen, tot tijdens het verwelken de daling zonder boorzuur iets sneller verloopt.

Deze beide proeven leiden tot de veronderstelling, dat onder invloed van boorzuur suikers worden onttrokken aan de kelk en niet aan de kroon. Enerzijds worden dus geen suikers getransporteerd naar de vrucht, anderzijds worden deze niet onttrokken aan de kroon, maar aan de kelk.

Daarnaast had boorzuur echter ook een gunstige invloed op de houdbaarheid van losse kroonbladen (foto 8) van *Dianthus plumarius*. Dit wijst er op, dat de werking van boorzuur toch niet alleen berust op een verdeling van de suikerreserve binnen de bloem. Bovendien was bij *Dianthus caryophyllus* het wegnemen van het vruchtbeginsel in verschillende ontwikkelingsstadia nooit gunstig en vooral bij jonge bloemen zelfs schadelijk voor de houdbaarheid van de kroon. Mogelijk heeft hierbij echter de verwonding een schadelijke invloed.

Zowel bij gehele bloempjes, maar meer nog bij losse kroonbladen (grafiek 22), werd door boorzuur 0,075 % de O_2-opname vóór het verwelken met ongeveer 10–20 % verminderd. Bovendien trad niet de ademhalingsstijging tijdens het verwelken op.



GRAFIEK 22. Invloed van 0,075 % boorzuur (+ B) op het verloop van de O_2-opname bij losse kroonbladen van *Dianthus plumarius*.

GRAPH 22. *O_2-uptake drift of detached petals of Dianthus plumarius placed in ACAC (see p. 4) (—— – B) or in ACAC + 0.075 % boric acid (----- + B) (in % of original uptake).* Uren = *hours.*

Ook bij gehele bloempjes werd na toevoeging van boorzuur nooit een plotselinge stijging van de O_2-opname waargenomen.

Discussie. Hoewel vooral op grond van de laatst besproken proeven een besparing van ademhalingssubstraat de directe oorzaak van de gunstige werking van boorzuur zou kunnen zijn, lijkt dit niet waarschijnlijk. Het effect op de ademhaling is gering en bovendien werd geen verschil in de osmotische waarde van het celsap van de bloemkroon waargenomen.

Gaat men uit van de veronderstelling, dat de opleving van de ademhaling bij *Dianthus plumarius* veroorzaakt wordt door plasmaverademing, dan bestaat na toevoeging van boorzuur blijkbaar niet de mogelijkheid of de behoefte om het celplasma als ademhalingssubstraat te gebruiken. Beschouwt men echter het verwelken en de daarmee gepaard gaande stijging van de ademhaling uitsluitend als een gevolg van structuurverlies van het plasma, dus niet direct afhankelijk van de ademhaling, dan is het ook mogelijk dat boorzuur evenals of met behulp van suikers structuurveranderingen in het plasma voorkómt. Hierbij kan men denken aan de opvatting van TORRSELL (111), dat „the complexes between boric acid and carbohydrates control the deposition of oriented cellulose micells". In vitro werd het uitvlokken van een amylose-oplossing door boorzuur inderdaad voorkómen (111). BAUMEISTER (7) vond een verband tussen borium enerzijds en eiwitsynthese en colloïdale toestand van het plasma anderzijds.

Denkt men aan een verband tussen de houdbaarheid en winterhardheid (p. 31), dan is ook de door BELTRAM (9) gevonden gunstige invloed van borium op de vorstresistentie van belang.

In verband met de waargenomen afwijkende verdeling van koolhydraten binnen de bloem onder invloed van boorzuur, blijft ook de mogelijkheid, dat bij losse kroonbladeren eveneens door vorming van molecuulcomplexen een vastlegging van koolhydraten wordt voorkómen, of dat zelfs koolhydraten uit de celwanden worden vrijgemaakt. Gezien de vertragende invloed van boorzuur op abscissieverschijnselen (zie 2.3.8.), is echter ook dit niet waarschijnlijk.

De opvatting van GAUCH en DUGGER (24), dat door boorzuur het suikertransport wordt vergemakkelijkt, werd in zekere zin door proeven over de drogestof-verdeling bij anjer bevestigd. Men moet dan echter wel opmerken, dat dit blijkbaar niet voor alle weefsels geldt en dus ook geen verklaring geeft voor het gunstig effect van boorzuur.

4.6. INVLOED VAN VERSCHILLENDE SUIKERS EN ANDERE KOOLSTOFBRONNEN

De meeste handelspreparaten ter bevordering van de houdbaarheid bevatten glucose; dit werd aanleiding om na te gaan, of hiervoor ook andere dan financiële redenen bestaan. Daarnaast werd onderzocht of ook bij afgesneden bloemen, evenals in vele weefselcultures (25), andere suikers, alcoholen en organische zuren als koolstofbron gebruikt konden worden.

Materiaal. Met losse bloempjes uit een bloemhoofd werd gewerkt bij *Chrysanthemum morifolium* en *Dahlia variabilis*. Bij *Dianthus caryophyllus*, *Dianthus plumarius*, *Dahlia variabilis* en *Rosa* 'Kirsten Poulsen' werden gehele bloemen of bloemgestellen gebruikt. Als basismengsel werd steeds ACAC (zie p. 4) toegevoegd.

Resultaten. Reeds in tabel 2 op p. 7 bleek, dat glucose en saccharose in vele gevallen vrijwel gelijke resultaten geven. In lage concentraties was saccharose soms iets gunstiger, maar bij *Rosa* en *Convallaria* was glucose iets beter. Blijkens tabel 16 had fructose bij *Dahlia variabilis* vrijwel hetzelfde effect als glucose; lactose en maltose hadden bij dit gewas alleen in lage concentraties een gunstig effect, maar dit was toch nooit zo goed als van eenzelfde hoeveelheid saccharose of glucose; hogere lactose- en maltose-concentraties verhinderden de ontwikkeling en waren schadelijk voor de houdbaarheid.

TABEL 16. Invloed van diverse suikers op de houdbaarheid (gewicht na 10 dagen in % van aanvangswaarde) van afzonderlijke bloempjes van *Dahlia variabilis*. Basismengsel ACAC.

Effect of different sugars on the keepability (weight after 10 days in % of original weight) of single detached flowers of Dahlia variabilis.

concentratie molair	dextrose = glucose	laevulose = fructose	mannose	concentratie molair	saccharose = sucrose	maltose	lactose
0	96	96	96	0	96	96	96
1/8	257	245	88	1/16	275	164	164
1/4	242	246	107	1/8	259	117	185
1/2	253	170	88	1/4	202	85	128

Ook bij *Rosa* had maltose alleen in lage concentraties een geringe gunstige invloed (tabel 17). Bij *Dianthus plumarius* echter was het effect van maltose vrijwel gelijk aan dat van saccharose, ook in hogere concentraties (tabel 17). Bij *Dianthus caryophyllus* was de invloed van maltose op de ontwikkeling eveneens vergelijkbaar met die van saccharose, maar toch was de houdbaarheid met maltose iets minder (tabel 17). Mannose tenslotte bleek zowel bij *Dahlia* (tabel 16) als bij *Dianthus* (en ook *Antirrhinum*) schadelijk in concentraties hoger dan 1% (0,055 M).

TABEL 17. Invloed van maltose en saccharose in verschillende concentraties op de houdbaarheid en ontwikkeling (gewicht in % van de aanvangswaarde) bij enige gewassen. Basismengsel ACAC.

Influence of maltose and sucrose (= saccharose) in different concentrations on the keepability (weight in % of original weight) of some flower species.

gewas *species*	molair *molar* / suiker *sugar*	0	0,03	0,06	0,12	0,18	0,24	dagen na snijden *days after picking*
Dianthus plumarius	maltose	108	132	153	–	184	–	12
	saccharose	108	–	150	–	185	–	
Dianthus caryophyllus	maltose	66	–	100	109	115	–	10
	saccharose	66	–	104	115	121	116	
Rosa 'Kirsten Poulsen'	maltose	88	119	–	110	–	108	6
	saccharose	88	124	–	127	–	149	

Opmerkelijk was dat met glucose, lactose, mannose, maltose en mannitol een sterke secretie van deze stoffen plaats vond, vooral uit randen en verwonde plekken van het weefsel. Met fructose en saccharose werd daarentegen nooit enige suikerafscheiding waargenomen.

Daar met aethanol, glycol, glycerol, erythritol, mannitol, dextrine, natriumsuccinaat, natriumcitraat en natriumoxalaat bij *Antirrhinum majus*, *Dianthus plumarius*, *Lathyrus odoratus* en *Matthiola incana* in geen enkele concentratie de invloed van suiker kon worden vervangen, worden deze resultaten hier niet in detail weergegeven.

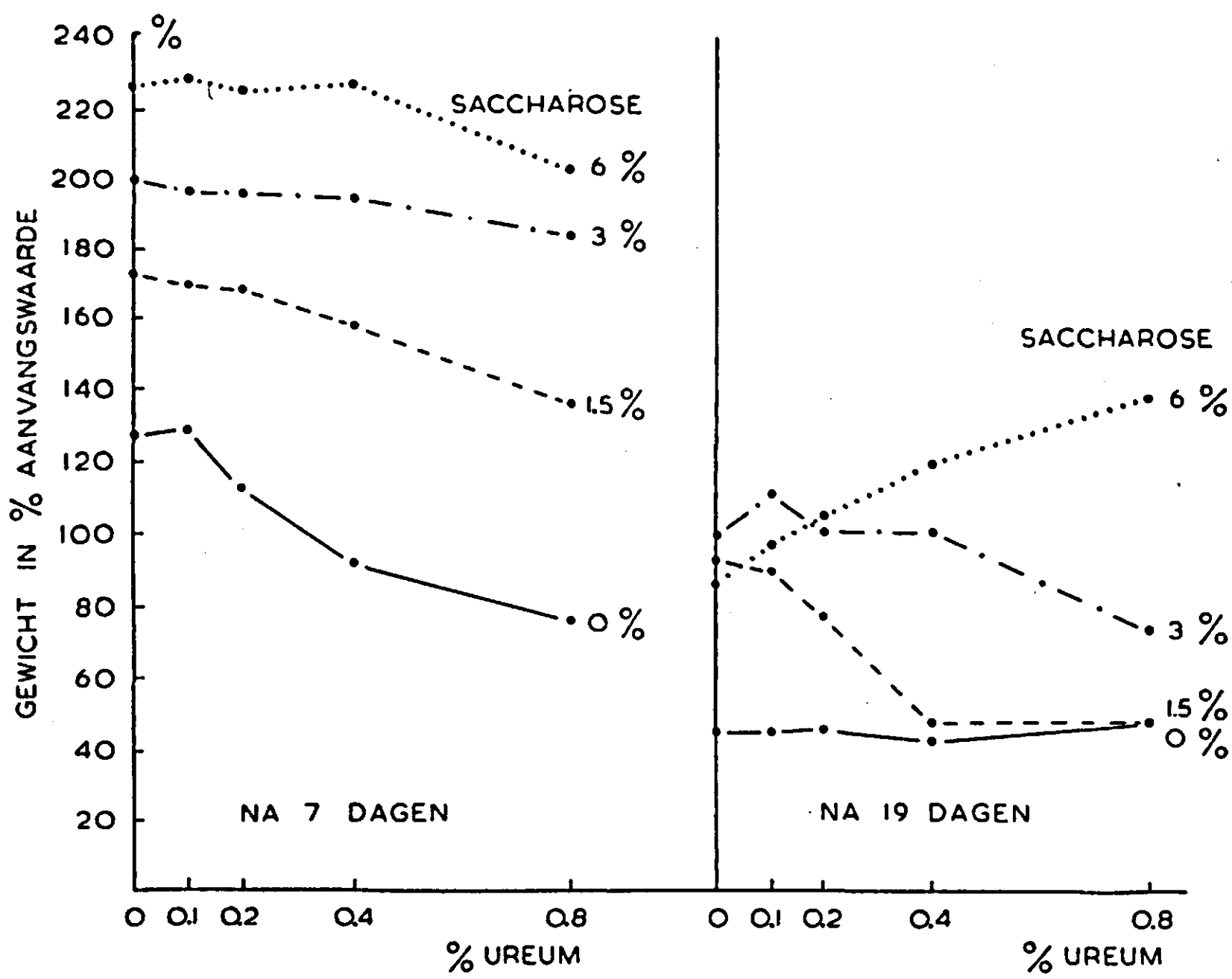
Discussie. Volgens SAID (94) en HARLEY en SMITH (32) werd saccharose bij gerstbladeren respectievelijk *Peltigera* vrijwel uitsluitend na hydrolyse tot reducerende suikers in de cel opgenomen. Een gelijk effect van gelijke hoeveelheden saccharose en glucose of fructose is dan ook te verwachten.

Hoewel maltose en lactose wel in de cel worden opgenomen (zie 4.3. op p. 30),

worden ze blijkbaar slechts zeer langzaam of na een aanlooptijd nodig voor de vorming van adaptieve enzymen, in de stofwisseling opgenomen. Wordt te veel toegediend, dan kan dit blijkbaar niet verwerkt worden en ontstaat een schadelijke ophoping in de cel. Voor mannose is waarschijnlijk geheel geen adaptatie mogelijk. Een verschil in permeatiesnelheid als mogelijke verklaring van het schadelijk effect lijkt niet waarschijnlijk, daar evenveel water en dus suiker door de steel werd opgenomen. Bovendien werd bij *Dianthus* wel een gunstig resultaat met maltose verkregen, ook in hogere concentraties.

4.7. INVLOED VAN SUIKER EN UREUM BIJ DAHLIA

Voor de groei is eiwitsynthese en dus stikstof nodig en volgens sommige auteurs (30, 102) wordt bij groeiende planten stikstof onttrokken aan oudere plantedelen. Daarom werd bij planten met bloempjes in verschillende ontwikkelingsstadia, zoals *Dahlia variabilis* en *Matthiola incana*, nagegaan of door toediening van stikstof de houdbaarheid, speciaal van de oudere bloemen verlengd wordt. Omdat door veranderingen in de hoeveelheid toegediend nitraat tevens de invloed van de kationen op de vatverstopping wordt gewijzigd, en bovendien, afgezien van ammoniumnitraat, slechts weinig stikstof als anorganisch zout kan worden toegediend, werd gebruik gemaakt van ureum.



GRAFIEK 23. Opheffing van de schadelijke werking van hoge ureum-concentraties door toevoeging van saccharose (0, 1½, 3 en 6%). Na 19 dagen (rechts) een gunstige invloed van ureum bij hoge suikerconcentratie.

GRAPH 23. *The harmful effect of high urea concentrations can be removed by addition of sucrose. After 19 days (right) even an increase of keepability has been obtained by high urea concentrations in combination with 6% sucrose.*

Resultaten. Grafiek 23 (p. 51) laat zien, dat bij *Dahlia* ureum in concentraties van 0,2 % en hoger schadelijk is, indien geen of weinig suiker wordt toegevoegd, maar dat 0,8 % ureum na een aanvankelijk groeiremmende werking gunstig wordt, indien veel suiker wordt toegediend.

Zonder ureum verschuift de optimale suikerconcentratie tijdens de ontwikkeling van 6 naar 3 %; wordt echter ureum toegevoegd, dan wordt het suikeroptimum verhoogd.

Discussie. Volgens PAECH (84) wordt het eiwitniveau in de plant bepaald door de verhouding van de hoeveelheid koolhydraten in actieve vorm en de hoeveelheid oplosbare stikstofverbindingen. Worden door verademing koolhydraten verbruikt, dan heeft deze evenwichtsverschuiving een eiwithydrolyse tot gevolg, die men door toediening van suiker kan voorkómen. Bij overmaat aan koolhydraten kan echter pas eiwitsynthese plaats vinden, indien voldoende oplosbare stikstof-verbindingen aanwezig zijn.

Gedurende de eerste fase van de groei van de *Dahlia*-bloem, is er een grote koolhydraatbehoefte en wordt toegediende stikstof zonder gelijktijdige suikertoediening, niet verwerkt, maar waarschijnlijk opgehoopt in de vorm van schadelijk werkende ammonia (74). Worden echter veel koolhydraten toegediend, dan ontstaat er een behoefte aan stikstof, nodig voor eiwitsynthese. Ureum had dan ook een gunstige invloed, indien een overmaat (6 % of meer) aan saccharose werd toegediend.

4.8. CONCLUSIES OVER DE WERKING VAN SUIKER

Indien we de antwoorden op de in de loop van dit hoofdstuk gerezen vragen samenvatten, dan werd vastgesteld:

1. De bloem verbruikt vooral tijdens de ontwikkeling veel suiker en, indien niet vanuit blad of stengel of met het water suiker wordt toegevoegd, kan suikergebrek een oorzaak worden van voortijdig verwelken.
2. Het verlies van osmotisch werkzame bestanddelen in de cel door suikerverademing is niet de oorzaak van het voortijdig verwelken. Immers door mannitol of in sommige gevallen ook door maltose toe te dienen, wordt wel de osmotische waarde van het celsap gehandhaafd, maar niet de houdbaarheid.
3. De ademhaling van de bloemkroon nam bij afgesneden bloemen steeds af, maar door toediening van suiker werd deze afname verminderd en de houdbaarheid vergroot. In sommige gevallen neemt ook bij niet afgesneden bloemen de ademhaling na het opengaan snel af en dan heeft toediening van suiker vrijwel geen invloed meer. Bij *Dianthus plumarius* werd tijdens het begin van de verwelking een plotselinge stijging van de ademhaling waargenomen.
4. Tot nu toe werden slechts twee gevallen gevonden, waarin afgezien van suiker en vatverstopping, de stofwisseling van de bloem duidelijk gunstig beïnvloed werd, nl. door gibberellazuur bij *Matthiola incana* en door boorzuur bij *Dianthus species*. Met diverse enzymgiften was dit niet mogelijk.

De meest waarschijnlijke verklaring voor deze gegevens wordt geacht, dat suiker vooral een indirecte werking heeft op de houdbaarheid, doordat het voorziet in de behoefte aan ademhalingssubstraat. Aldus wordt dan een aantasting van het plasma voorkómen. Daar maltose wel in de cel wordt opgenomen, maar in sommige gevallen geen invloed heeft op de houdbaarheid, lijkt het niet waarschijnlijk, dat suikers een directe beschermende invloed hebben op de structuur

van het plasma. Mogelijk is dit laatste met boorzuur of wellicht met gibberellazuur wel het geval, misschien echter ook remmen zij het vrijkomen of de werking van stoffen, die dergelijke structuurveranderingen induceren.

5. ALGEMENE CONCLUSIES

Het is in vele gevallen mogelijk de houdbaarheid van snijbloemen te verlengen, maar de mate waarin en de middelen waarmee dit kan, zijn niet voor alle gewassen gelijk.

Het is een eerste vereiste, dat de wateropname ongestoord kan plaats vinden. Daarvoor is het nodig, dat de ontwikkeling van bacteriën en soms ook algen en schimmels in het water voorkómen wordt. Dit is echter niet voldoende. De plant zelf is in staat als reactie op de verwonding en de gewijzigde samenstelling van het vaatsap (speciaal het zuurstofgehalte) zijn eigen vaten actief te verstoppen. Chemische of physische middelen, die het binnendringen van zuurstof in de vaten voorkómen of de levensprocessen in de stengel remmen, zonder verder een schadelijke werking uit te oefenen, kunnen dan ook gunstig zijn voor de houdbaarheid van de bloem. Niet altijd is dit het geval, want de mate waarin verstopping van de vaten optreedt, is niet voor elk gewas hetzelfde en soms is door andere oorzaken, reeds vóór de vaten verstopt zijn, de bloem verwelkt.

Daarnaast is het mogelijk de levensprocessen in de bloem zelf te beïnvloeden. Door toediening van suiker wordt waarschijnlijk niet het optreden van veroudering inducerende factoren voorkómen, maar eerder hun schadelijke werking, in de vorm van een tekort aan ademhalingssubstraat, opgevangen. Stoffen, waarvan het meer waarschijnlijk is, dat ze de stofwisseling rechtstreeks vertragen, waren in bepaalde gevallen boorzuur en gibberellazuur. Hoewel voor een goede ontwikkeling van de bloem suiker nodig blijft, is het met deze middelen mogelijk suiker te besparen. Het is ook in deze richting, dat het meeste succes verwacht wordt van verder onderzoek.

Volgens de huidige kennis is het niet mogelijk een mengsel van chemische middelen samen te stellen, dat in alle gevallen een optimale verlenging van de houdbaarheid tot gevolg heeft en het is vooral het verschil in de optimale suikerconcentraties, dat hiervan de oorzaak is. Enerzijds zijn de transpiratie en daarmee de water- en suikeropname niet voor alle gewassen gelijk, anderzijds wisselt ook de behoefte aan suiker, afhankelijk van de soort en het ontwikkelingsstadium. Als practische oplossing van deze moeilijkheid wordt beschouwd de toediening van een bepaald basismengsel en een hoeveelheid suiker, deze laatste dan voor elke plant volgens voorschrift.

De voordelen van het snijden van ongeopende bloemen kunnen in vrijwel alle gevallen gerealiseerd worden door gebruik te maken van chemische middelen. Deze middelen moeten dan zowel de door bacteriën veroorzaakte als de actieve vatverstopping voorkómen (b.v. ACAC, eventueel met een zuur of enzymgift), en bovendien voorzien in de behoefte aan suiker. In bepaalde gevallen kan toevoeging van ureum (b.v. *Dahlia*) of boorzuur (b.v. bij *Syringa* (1)) het resultaat nog gunstig beïnvloeden. Ook is het veelal mogelijk door een korte voorbehandeling met suiker de houdbaarheid in latere stadia te verbeteren. Ook zilvernitraat en boorzuur hadden soms een gunstige nawerking, maar deze mogelijkheden werden nog niet voldoende onderzocht.

SAMENVATTING

1. In oriënterend onderzoek werd vastgesteld, dat de houdbaarheid van snijbloemen gunstig beïnvloed kan worden door sommige bacteriewerende middelen (zilvernitraat het beste) en door suiker. In enkele gevallen werd een gunstig effect verkregen door een verlaging van de zuurgraad tot pH = ± 3,5 of door toediening van enzymgiften. Groeistoffen hadden nergens een gunstige invloed op de houdbaarheid. Wel voorkwamen zij soms de bloemval, maar dan alleen waar bloemen of bloemgestellen in hun geheel en turgescent afvielen. Maleïnehydrazide, 2:3:5-trijoodbenzoëzuur en cumarine hadden vrijwel geen invloed. Ook met de glucosiden strophantine en digoxine werd geen gunstig resultaat verkregen.

2. De schadelijke invloed van bacteriën in het water berust enerzijds op een directe vatverstoppende werking van filtreerbare stoffen, anderzijds worden op den duur ook warmtelabiele, niet-filtreerbare stoffen gevormd met een schadelijke werking. Ook deze laatste groep van stoffen veroorzaakt vatverstopping.

3. Ook indien door toevoeging van een bactericide geen bacteriën in het water of in de vaten kunnen worden aangetoond, treedt vatverstopping op. Deze verstopping kan niet altijd microscopisch worden aangetoond, maar wel gemeten door het specifiek waterdoorlatend vermogen van stengelstukjes onder vacuüm te bepalen.

Wordt door koken een gedeelte van de stengel beschadigd, dan wordt verstopping boven het gedode deel bevorderd. Ook bij aëratie is de verstopping sterker. De verstopping wordt minder of blijft geheel achterwege door de lucht in de vaten te vervangen door water (door een vacuüminjectie), door de stengels diep in het water te zetten, door de pH van het water te brengen op $3\frac{1}{2}$, door calciumnitraat (0,1 % of meer) of één van de enzymgiften natriumazide, 2:4-dinitrofenol en in mindere mate ook malachietgroen toe te voegen. Diethyldithiocarbamaat en fenylurethan hebben geen effect. Hieruit wordt geconcludeerd, dat de verstopping van de eigen vaten optreedt onder invloed van bepaalde door beschadigde cellen afgescheiden stoffen, van oxydatieve aard is en afhankelijk van fosforyleringsprocessen.

Alle behandelingen, die vatverstopping bij *Alnus* en *Amelanchier* voorkómen, hebben ook een gunstige invloed op de houdbaarheid van *Convallaria majalis*.

Aan de hand van deze gegevens werd een verklaring gegeven voor verschillende praktijkmethodes met afgesneden bloemen, zoals plaatsen in diep water, bijsnijden onder water en dompelen van de stelen in kokend water of sterke zuren.

4. Licht heeft bij *Dahlia*, *Pyrethrum*, *Matthiola* en *Chrysanthemum* een gunstige invloed op de houdbaarheid, mits blad aanwezig is en de transpiratie niet geremd wordt. Suiker kan hier het licht + blad vervangen. Door hoge suikerconcentraties worden in het licht de stomataire transpiratie en de wateropname geremd.

5. Door toevoeging van suiker wordt de normale daling van de osmotische waarde van het celsap vertraagd of voorkómen. Zelfs kan een stijging optreden. Toch wordt de houdbaarheid van de bloem niet bepaald door de osmotische waarde van het celsap; ook met maltose en mannitol wordt nl. de osmotische waarde van het celsap beïnvloed, zonder dat de houdbaarheid verlengd wordt. Wel blijkt de osmotische waarde van het celsap goed gecorreleerd te zijn met de invloed van suiker op de ontwikkeling. Daarom geeft een bepaling van de os-

motische waarde van het celsap vaak op eenvoudige wijze een inzicht in de suikerreserve van de bloem.

6. De O_2-opname daalt vrijwel steeds kort na het snijden. Door toevoeging van suiker wordt deze daling vertraagd en kan de O_2-opname zelfs stijgen, indien er groei plaats heeft.

7. Een plotselinge stijging van de O_2-opname kort voor en tijdens het samenvouwen van de kroonbladen heeft plaats bij *Dianthus plumarius*. Door toediening van suiker worden zowel het samenvouwen als de stijging van de O_2-opname uitgesteld en door hoge concentraties zelfs voorkómen.

8. De ademhaling daalt tijdens de knopontwikkeling bij vele gewassen, maar niet bij alle. De suikerbehoefte is echter steeds gecorreleerd met de ademhaling. Op grond hiervan kunnen de snijbloemen worden verdeeld in soorten die steeds, nooit of alleen tijdens de ontwikkeling suiker nodig hebben. In het laatste geval moeten de voor- en nadelen van het snijden in open of gesloten toestand tegen elkaar worden afgewogen.

9. Een vermindering van de ademhaling gepaard met een verlenging van de houdbaarheid werd slechts waargenomen met gibberellazuur bij *Matthiola incana* en met boorzuur bij losse kroonbladen van *Dianthus plumarius*; met andere stoffen, zoals natriumazide, floroglucinol en zuren, en ook bij andere gewassen was dit nooit het geval.

10. Door boorzuur wordt bij *Dianthus sp.* en *Lathyrus odoratus* de suikerbehoefte verminderd en omgekeerd wordt door suiker de optimale boorzuurconcentratie lager.

11. Boorzuur beïnvloedt op gunstige wijze de verdeling van suiker binnen de bloem van *Dianthus sp.*, maar heeft ook op afzonderlijke kroonbladen een gunstige invloed. De gunstige invloeden van suiker en boorzuur op de houdbaarheid worden beide beschouwd als gevolg van een bescherming van de plasmastructuur, doch op verschillende wijzen.

12. De invloed van fructose, glucose en saccharose in gelijke hoeveelheid toegediend, verschilt weinig. Lactose en maltose zijn bij *Dahlia* en *Rosa* alleen bruikbaar in lage concentraties, hogere concentraties zijn schadelijk. *Dianthus sp.* zijn veel beter in staat maltose te verwerken.

13. De schadelijke werking van hoge ureum-concentraties bij *Dahlia* verandert op den duur in een gunstige invloed, mits voldoende saccharose wordt toegevoegd. Dit wordt in verband gebracht met de eiwitsynthese.

14. Voor practische toepassingen is het noodzakelijk steeds een basismengsel toe te dienen, bestaande uit een onschadelijk bactericide (2.3.1.), een fungicide (2.3.4.) en middelen om de actieve vatverstopping te voorkómen (3.2.). Hieraan zou dan een bepaalde hoeveelheid suiker afhankelijk van soort (2.3.2. en lit. [1]) en ontwikkelingsstadium (4.4.5.) moeten worden toegevoegd. Het is zo vrijwel steeds mogelijk om de voordelen van snijden en verhandelen in ongeopende toestand te verwezenlijken. Mogelijkheden om de houdbaarheid van bloemen door voorbehandeling met chemische middelen te verlengen zijn aanwezig, maar werden nog onvoldoende onderzocht (4.4.5.).

SUMMARY

1. In preliminary investigations it was found that the keepability of cut flowers could be improved by adding some bactericides ($AgNO_3$ giving the best results) (table 1 on p. 6) and sugar to the water. The optimal sugar concentration differs for several species (table 2 on p. 7). In some cases also lowering of the pH to $\pm$ 3.5 or addition of enzyme inhibitors increases the life of cut flowers. Growth substances never prevent wilting, but in some cases they delay abscission of whole flowers or inflorescenses. Maleic hydrazide, 2:3:5-triiodobenzoic acid and coumarin have almost no influence. The same is true for the glucosides strophantin and digoxin.

2. The harmful effect of bacteria in the water depends upon a direct plugging action on the vessels (table 3 and 4 on p. 12 and 13) by filterable substances, but on the other hand non-filterable, heat-labile toxic substances are formed after some time (table 5 on p. 14). Also this group of substances induces plugging of the vessels (table 6 on p. 15).

3. If the development of bacteria in the water and in the vessels is suppressed by a bactericide, nevertheless plugging of the vessels can occur. This plugging cannot always be demonstrated by microscope, but it can be done by measuring the specific water-conductivity of the vessels (graph 1 on p. 13 and photo 1). If a part of the stem is damaged by boiling, plug formation in the region just above the killed part is increased. Also aeration of the water increases plugging. Plugging can be restricted by replacing the air in the stem with water by a vacuum treatment, by placing the stems in deep water, by reducing the pH of the water to $\pm$ 3.5, by addition of calcium nitrate (0.1 % and more) or the enzyme inhibitors sodium azide (NaN_3), 2:4-dinitrophenol (DNP) and to some degree malachite green. Sodium diethyldithiocarbamate (dieca) and phenylurethane have no effect (see table 7 on p. 17).

From this the conclusion is reached, that plugging of the vessels a) occurs in consequence of substances secreted by disorganized cells, b) is of oxydative nature and c) probably depends on phosphorylation processes.

All treatments that prevent blockage in the vessels of *Alnus* and *Amelanchier*, also extend the life of *Convallaria majalis* (graph 3 on p. 19).

Many practical methods in the handling of cut flowers can be explained by these data.

4. Light benefits the keepability of *Dahlia*, *Pyrethrum* and *Matthiola* (foto 4) provided that there are leaves and that their transpiration is not inhibited (table 8 on p. 25). Sugar can replace light + leaves (graph 5 on p. 23). By high sugar concentrations the stomatal transpiration (graph 6 on p. 24) and the water uptake are decreased.

5. By addition of sugar the normal decrease of the osmotic pressure of cell sap can be retarded, prevented or even increased (graph 7, 8, 9 on p. 27–29). Nevertheless the keepability of the flowers is not determined by the osmotic pressure of the cell sap, for the osmotic pressure of cell sap can be increased with maltose or mannitol (graph 10 on p. 30) without changing the keepability of the flowers.

6. The O_2-uptake always declines after cutting. By addition of sugar this decline can be retarded and even an increase can occur, provided there is growth (table 9 on p. 32).

7. With *Dianthus* a sudden rise of the O_2-uptake occurs at the time the flowers

start wilting by folding their corollas. By addition of sugar this rise and folding can be delayed and by higher sugar concentrations even prevented (graph 11 on p. 33).

8. In many cases the O_2-uptake decreases during the flower-development (graph 17 and 18 on p. 41 and 44), but not with all species (graph 18C). The need of sugar however is always correlated, with the respiratory rate (table 11, 12 and 13 on p. 42–43). On account of this, cut flowers can be divided into flowers that always, never or only during their development need sugar. In the last case it has to be examined whether it will be more profitable to pick the flowers in an early stage and add sugar or to wait untill the flowers have been completely developed.

9. A decrease of the O_2-uptake matched with a prolongation of flower life, could only be induced by gibberellic acid with *Matthiola incana* (graph 14 en 15 on p. 38) and by boric acid with flowers and detached petals of *Dianthus plumarius* (graph 22 on p. 48). With other substances like sodium azide, phloroglucinol or acids and with other flower species an extension of the useful life always resulted in an increased O_2-uptake (table 10, graph 12 en 13 on p. 35–37).

10. Out of many tested species boric acid only extends the useful life of *Convallaria*, *Dianthus* and *Lathyrus* (table 14 on p. 45). It diminishes the need of sugar and otherwise sugar decreases the optimal concentration of boric acid (graph 19 on p. 46).

11. Boron influences in a favourable way the distribution of dry matter and sugar among the different parts of the flower (graph 20 and 21 on p. 47, photo 7), but also prolongs the life of isolated petals (photo 8).

The beneficial effects, both of sugar and boron, on the keepability are such that the protoplasmic structure is maintained, but in different ways.

12. The influence of equal amounts of fructose, glucose and sucrose does not differ in most cases. Lactose and maltose are useful for *Dahlia* and *Rosa* but only in low concentrations (table 16, 17 on p. 50).

Dianthus species can make better use of maltose (table 17 on p. 50). Mannose is always harmful.

13. The harmful effect of high concentrations of urea upon *Dahlia variabilis* changes to a beneficial one after some time, provided that enough sugar is added (graph 23 on p. 51).

14. For practical applications it is always necessary to add a basic solution with a harmless bactericide (table 1 on p. 6), a fungicide and means to prevent the active plugging of the vessels (table 7 on p. 17). Dependent on species (table 2 on p. 7 and lit. [1]) and stage of development (table 11, 12 and 13 on p. 35–37) a certain amount of sugar has to be added. It is almost always possible to realize the advantages of cutting and handling the flowers younger by adding the proper amounts of chemicals. There are possibilities extending the useful life of cut flowers by giving a pretreatment, but these are not yet fully explored.

Veel dank ben ik verschuldigd aan Prof. Dr. Ir. S. J. Wellensiek voor de keuze van het onderwerp en voor zijn voortdurende steun en critische belangstelling. Het onderzoek werd mogelijk gemaakt door een bijdrage uit het tegenwaardefonds van de Marshall-gelden.

LITERATUUR

1. AARTS, J. F. TH., De ontwikkeling en houdbaarheid van afgesneden bloemen. Meded. Dir. Tuinb. **20**, 1957: 690–701.
2. ANONYMUS, Verhoging van de houdbaarheid bij snijbloemen en snijgroen. De Bloemisterij **25** (41) 1951 en **25** (42) 1951.
3. ANONYMUS, Prolonging the life of cut flowers. Commonwealth Bur. Hort. Plant. Crops, East Malling. Query **2867**, 1955: 6 pp.
4. ARNOLD, Z., Einige orientierende Versuche zur Frage der künstlichen Frischerhaltung der Schnittblumen. Gartenbauwissensch. **3**, 1930: 47–58.
5. ARNOLD, Z., Weitere Versuche zur Frage der künstlichen Frischerhaltung der Schnittblumen. Gartenbauwissensch. **5**, 1931: 255–266.
6. BAKKER, J., Verhoging van de houdbaarheid van snijbloemen. Vakbl. Bloemisterij **4**, 1949: 381.
7. BAUMEISTER, W., Neuere Ergebnisse über die Wirkung des Bors. Ztschr. f. Pflanzenernährung, Düngung und Bodenk. **48**, 1950: 190–203.
8. BECKMAN, C. H., KUNTZ, J. E., RIKER, A. J., BERBEE, J. G., Host response associated with the development of oak wilt. Phytopathology **43**, 1953: 448–453.
9. BELTRAM, V., Das Spurenelement Bor. Allg. Forstz. (München) **11** (25/26) 1956: 323.
10. BENOY, M. P., The respiration factor in the deterioration of fresh vegetables at room temperature. J. Agr. Res. **39**, 1929: 74–80.
11. BEWLEY, W. F., „Sleepy disease" of the tomato. Ann. Applied Biol. **9**, 1922: 116–133.
12. BLACKMAN, F. F. and PARYA, P., Analytic studies in plant respiration. I. The respiration of a population of senescent ripening apples. Proc. Roy. Soc. London. Ser. B **103**, 1928: 412–445.
13. BOSSARD, R. et VERDIER, M., A propos de la conservation des fleurs. Revue Horticole **123**, 1951: 314–315.
14. BÜNEMANN, G. and DEWEY, D. H., Cold storage of cut tulips with and without water. Michigan Agr. Exp. Sta. Quarterly Bull. **38** (4) 1956: 580–587.
15. CHATAWAY, M. M., The development of tyloses and secretion of gum in heartwood formation. Austr. Jour. Sci. Res. Ser. B **2**, 1949: 227–240.
16. DICKEY, R. D., Factors affecting the keeping quality of cut flowers. Proc. Florida Sta. Hort. Soc. 1950: 203–206.
17. DIMOND, A. E., Pathogenesis in the wilt diseases. Ann. Review Plant Physiol. **6**, 1955: 329–350.
18. DOMIEN, M. F., Influence de la déshydratation sur la respiration des feuilles de végétaux aériens. Rev. Gén. Bot. **56**, 1949: 285–317.
19. FAHRENKAMP, K., Vom Aufbau und Abbau des Lebendigen. Hippokrates Verlag, Stuttgart-Leipzig 1937: 57 pp.
20. FAHRENKAMP, K., Vom Aufbau und Abbau des Lebendigen II. Freilandbeobachtungen. Hippokrates Verlag, Stuttgart-Leipzig 1938: 83 pp.
21. FITTING, H., Untersuchungen über die vorzeitige Entblätterung von Blüten. Jahrb. Wissensch. Bot. **49**, 1911: 187–263.
22. FITTING, H., Das Verblühen der Blüten. Naturwissensch. **9** (1) 1921: 1–9.
23. FOURTEN, L. et DUCOMET, V., Sur la conservation des fleurs coupées. Rev. Hortic. **78**, 1906: 260–262.
24. GAUCH, H. G. and DUGGER Jr., W. M., The role of boron in the translocation of sucrose. Plant Physiol. **28**, 1953: 457–466.
25. GAUTHERET, R. J., The nutrition of plant tissue cultures. Ann. Review Plant Physiol. **6**, 1955: 433–484.
26. GESSNER, F., Stoffwanderungen in bestäubten Orchideenblüten. Biol. Zentralblatt **67**, 1948: 457–477.
27. GOODMAN, L. and GILMAN, A., The pharmacological basis of therapeutics. New York, Macmillan Comp., 1943.
28. GOTHOSKAR, S. S., SCHEFFER, R. P., WALKER, J. C. and STAHMANN, M. A., The role of pectic enzymes in fusarium wilt of tomato. Phytopathology **43**, 1953: 535–536.
29. GOTTLIEB, D., The mechanism of wilting caused by Fusarium bulbigenum var. Lycopersici. Phytopathology **34**, 1944: 41–57.
30. GOUWENTAK, C. A., Ueber die herbstliche Aenderung von Stickstoff und Trockengewicht im Laubblatt einer einjährigen Pflanze. Rec. Trav. Bot. Néerl. **28**, 1931: 421–430.
31. GRIESEL, W. O., Retardation of maturation in Magnolia flowers by maleic hydrazide. Science **119**, 1954: 843–845.

32. HARLEY, J. L. and SMITH, D. C., Sugar absorption and surface carbohydrase activity of Peltigera polydactyla (Neck.) Hoffm. Ann. Bot. N.S. **20**, 1956: 513–543.
33. HARMS, G., It really works. Illinois Sta. Florists' Assoc. Bull. **170**, 1956: 8–9.
34. HAWES, J. E. and LINK, C. B., Physiological studies of prepackaged cut flowers. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. **57**, 1951: 423–431.
35. HERINGA, J. N., Chrysal. Rapport I.B.V.T., Wageningen, december 1950.
36. HITCHCOCK, A. E. and ZIMMERMAN, P. W., Effect of chemicals, temperature and humidity on the lasting qualities of cut flowers. Contrib. Boyce Thompson Inst. **2**, 1929–1930: 196–203.
37. HODGSON, R., PETERSON, W. H., RIKER, A. J., The toxicity of polysaccharides and other large molecules to tomato cuttings. Phytopathology **39**, 1949: 47–62.
38. HÖHNEL, F. VON, Ueber das Welken abgeschnittener Sprosze. Mitt. Landwirtsch. Lab. K.K. Hochschule f. Bodencultur, Wien **2**, 1877: 120–129.
39. HOLLEY, W. D., Potassium, sodium and calcium nutrition of carnations. Colorado Flower Growers Bull. **60**, 1954: 1–3.
40. HOWLAND, J. E., A study of the keeping quality of cut roses. Am. Rose Annual **30**, 1945: 51–56.
41. HSIANG, Tsung-Hsun T., Physiological and biochemical changes accompanying pollination in orchid flowers. I. General observations and water relations. Plant Physiol. **26**, 1951: 441–455.
42. HULME, A. C., Changes in the nitrogen metabolism of the apple during the normal and ethylene-induced climacteric rise in rate of respiration. Biochem. Journ. **43**, 1948: 343–349.
43. ILJIN, W. S., Die Einflusz des Welkens auf die Atmung der Pflanzen. Flora N. F. **66**, 1923: 379–403.
44. JAMES, W. O., Plant respiration. Oxford, Clarendon Press, 1953: 282 pp.
45. JAMES, W. O. and BEEVERS, H., The respiration of Arum spadix. A rapid respiration, resistant to cyanide. New Phytologist **49**, 1950: 353–374.
46. JEREMIAS, K., Zur Physiologie der Frosthärtung (Unter besonderer Berücksichtigung von Winterweize). Planta **47**, 1956: 81–104.
47. JORDAN, E. O. and BURROWS, W., Textbook of bacteriology. W.B. Saunders Comp., Philadelphia and London 1946: 709 pp.
48. KALIN, E. W., The influence of external treatments in the keeping qualities of cut daffodil flowers. Proc. Bulb Growers Hort. Course Tacoma Wash. 1955: 19–20. (uit Hort. Abstr. **26** (3985) 1956: 591).
49. KATO, J., Effect of gibberellin on elongation, water uptake, and respiration of pea stem sections. Science **123**, 1956: 1132.
50. KERLING, L. C. P., Reactions of elm wood to attacks of Ophiostoma ulmi (Buism.) Nannf.. Acta Bot. Neerlandica **4**, 1955: 398–403.
51. KIDD, F. and WEST, C., Physiology of fruit. I. Changes in the respiration activity of apples during their senescence at different temperatures. Proc. Royal Soc. London Ser. B **106**, 1930: 93–109.
52. KNAPPENBERGER, R. L., Cut flower keeping studies. Colorado Flower Growers Bull. **62**, 1954: 2–3.
53. KNAPPENBERGER, R. L. and HOLLEY, W. D., Tests with cut flower preservatives. Colorado Flower Growers Bull. **63**, 1955: 3.
54. KNUDSON, L., Preserving cut flowers. Am. Flor. **43**, 1914: 649–650.
55. KRISTOFFERSEN, T.: Forsøk med å farlange holdbarheter av avskårne roser. Gartneryrket **44**, 1954: 407–413, 417.
56. KROTKOV, G., Carbohydrate and respiratory metabolism in the isolated starving leaf of wheat. Plant Physiol. **14**, 1939: 203–226.
57. LACHENMEIER, J., Transpiration und Wasserabsorption intakter Pflanzen nach vorausgegangener Verdunkelung bei Konstanz der Lichtintensität und der übrigen Auszenfaktoren. Jahrbücher f. Wissensch. Bot. **76**, 1932: 765–827.
58. LAURIE, A., Use of cut flowers. Michigan Agr. Exp. Sta. Special Bull. **176**, 1928: 22 pp.
59. LAURIE, A., Studies of the keeping qualities of cut flowers. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. **34**, 1936: 595–597.
60. LAURIE, A., Studies of the keeping qualities of cut flowers. Agr. News Letter (Dupont) **20**, 1952: 85–88. (Reprint from Agricultural News Letter, March-April 1941).
61. LEVITT, J. and SCARTH, J. W., Frost-hardening studies with living cells. I. Osmotic and bound water changes in relation to frost resistance and the seasonal cycle. Can. Journ. Res. Sect. C **14**, 1936: 267–284.

62. LLOYD, F. E., The physiology of stomata. Carnegie Inst. Washington. Public. **82**, 1908: 142 pp.
63. LOOMIS, W. F. and LIPMANN, F., Reversible inhibition of the coupling between phosphorylation and oxydation. Journ. Biol. Chem. **173**, 1948: 807–808.
64. LUDWIG, R. A., Studies on the physiology of hadromycotic wilting in the tomato plant. MacDonald Coll. McGill Univ. Montreal. Technical Bull. **20**, 1952: 38 pp.
65. MANGELSDORF, A. J., Sugar-cane as seen from Hawaii. Economic Bot. **4** (1) 1950: 150–176.
66. MASTALERZ, J. W., Blueing of Better Times roses. New York St. Flower Growers Bull. **87**, 1952: 2–3.
67. MASTALERZ, J. W., Nitrate levels, light intensity, growing temperatures and keeping qualities of flowers held at 31 °F. New York St. Flower Growers Bull. **88**, 1952: 2–3.
68. MASTALERZ, J. W., Packaging flowers for holding at low temperature. New York State Flower Growers Bull. **90**, 1953: 3.
69. MASTALERZ, J. W., Conditioning flowers after holding at 32 °F. New York Sta. Flower Growers Bull. **94**, 1953: 2.
70. MASTALERZ, J. W., The effect of water absorption before low-temperature dry storage on the development of blue color in Better Times roses. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. **61**, 1953: 593–598.
71. MCCOLLOCH, R. J. and KERTESZ, Z. I., Pectic enzymes. VIII. A comparison of fungal pectin-methylesterase with that of higher plants, especially tomatoes. Arch. Biochem. **13**, 1947: 217–229.
72. MEEUS, M., Houdbaarheid van snijbloemen op water. Tuinbouwberichten **21**, 1957: 93.
73. MERTENS, F., Ein Beitrag zur Frage der Verlängerung der Haltbarkeit von Schnittblumen durch Zusätze. Gartenbauwissensch. **18**, 1944: 32–39.
74. MOTHES, K., Ein Beitrag zur Kenntnis des N-Stoffwechsels höherer Pflanzen. Planta **1**, 1926: 472–552.
75. MUDRACK, K.: Experimentelle Untersuchungen an isolierten Chloroplasten. Protoplasma **46**, 1956: 556–578.
76. NEFF, M. S., Problems in the storage of cut carnations. Plant Physiol. **14**, 1939: 271–284.
77. NEFF, M. S., Color and keeping qualities of cut flowers. Bot. Gazette **101**, 1939/40: 501–504.
78. NEFF, M.S. and LOOMIS, W. E., Storage of French marigolds. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. **33**, 1935: 683–685.
79. NITSCH, J. P., The physiology of fruit growing. Ann. Review Plant Physiol. **4**, 1953: 199–236.
80. ODOM, R. E., Onderzoek over de houdbaarheid van snijbloemen. Meded. Dir. Tuinb. **17**, 1954: 830–836.
81. OHLANDER, M. C. and WATSON, D. P., Experimental storage of cut peony flowers. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. **58**, 1951: 371–376.
82. OTTO, A. und KAMMRODT, J., Steigerung der Haltbarkeit bei Schnittblumen. Forschung und Beratung, Heft **2**, 1952: 90–92.
83. OVERTON, J. B., Studies on the relation of the living cells to transpiration and sap flow in Cyperus, I and II. Bot. Gazette **51**, 1911: 28–63, 102–120.
84. PAECH, K., Über die Regulation des Eiweissumsatzes und über den Zustand der proteolytische Fermente in den Pflanzen. Planta **24**, 1935: 78–129.
85. PALLADIUS, De Re rustica. Rutil. Tauri aemiliioni. Curante Jo. Matthia Gesnero, Mannhemii. Cure & Sumptibus Societatis literatae. MDCCLXXXI. (De rosis viridibus servandis, liber 6, tit. 17).
86. PASTAC, I. et DRIGUET, V., Un problème simplifié de macrobiotique: La prolongation de la vie des fleurs coupées. Comptes Rendus Séances Acad. Agric. France **33**, 1947: 625–626.
87. PEIRCE, G. J., Are living cells involved in the ascent of sap? Am. Journ. Bot. **23**, 1936: 159–162.
88. PERRY, F., Hardy flowers for cutting. Journ. Roy. Hort. Soc. **78**, 1953: 373–379.
89. PERRY, F., Keeping mimosa fluffy. Gardeners' Chronicle **141**, 1957: 217.
90. POST, K., Florist crop production and marketing. Orange Judd Publishing Comp., Inc., New York 1950: 891 pp.
91. POST, K. and FISCHER JR, C. W., Commercial storage of cut flowers. Cornell Ext. Bull. **853**, 1952: 14 pp.
92. PRESTON, R. D., Movement of water in higher plants. In: Deformation and flow in biological systems. Editor A. Frey-Wyssling. North-Holland Publ. Co., Amsterdam. Chapter **4**, 1952: 257–321.

93. RATSEK, J. C., Tests metal containers in an attempt to increase life of cut flowers. Florists' Review, May 9, 1935.
94. SAID, H., Effect of phosphorus on the hydrolysis and absorption of sucrose by plant cells. Nature **162** (4117) 1948: 496.
95. SCARTH, G. W., Estimation of protoplasmic permeability from plasmolytic tests. Plant Physiol. **14**, 1939: 129–144.
96. SCHEFFER, R. P. and WALKER, J. C., The physiology of fusarium wilt of tomato. Phytopathology **43**, 1953: 116–125.
97. SCHOLANDER, P. F., LOVE, W. E. and KANWISHER, J. W. The rise of sap in tall grapevines. Plant Physiol. **30**, 1955: 93–104.
98. SCHOLANDER, P. F., RUUD, B. and LEIVESTAD, H., The rise of sap in a tropical liana. Plant Physiol. **32**, 1957: 1–6.
99. SIEGELMAN, H. W., The respiration of rose and gardenia flowers. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. **59**, 1952: 496–500.
100. SHERWOOD, C. H. and HAMNER, C. L., Lengthening the life of cut flowers and floral greens by the use of plastic coatings. Quarterly Bull. Michigan Agr. Exp. Sta. **30**, 1948: 272–276.
101. SISLER, E. C., DUGGER, W. M. and GAUCH, H. G., The role of boron in the translocation of organic compounds in plants. Plant Physiol. **31**, 1956: 11–17.
102. SMIRNOV, A. I., Über die biochemischen Eigentümlichkeiten des Alterns der Laubblätter. Planta **6**, 1928: 687–766.
103. STENLID, G., Some notes on the effect of sodium azide, 2,4-dinitrophenol, and orthophenantroline upon oxygen consumption in green leaves. Physiol. Plantarum **2**, 1949: 61–69.
104. STIRLING, W. F., Boiling water keeps Iceland poppies fresh. Grower **34**, 1950: 1059.
105. STRUCKMEYER, B. E., BECKMAN, C. H., KUNTZ, J. E., RIKER, A. J., Plugging of vessels by tyloses and gums in wilting oaks. Phytopathology **44**, 1954: 148–153.
106. STUIVENBERG, J. H. M. VAN, De mogelijkheid van verlenging van de levensduur van snijbloemen, speciaal met het oog op het vervoer over grote afstand. Meded. Dir. Tuinb. **12**, 1949: 717–743.
107. TEPLY, L. J., Studies on the cyclophorase system. XIV. Mechanism of action of 2,4-dinitrophenol. Arch. Biochem. **24**, 1949: 383–388.
108. THORNTON, N. C., The use of carbon dioxyde for prolonging the life of cut flowers, with special reference to roses. Am. Journ. Bot. **17**, 1930: 614–626.
109. TINCKER, M. A. H., The care of cut flowers. Journ. Royal Hort. Soc. **67** (11, 12) 1942: 373–380, 392–396.
110. TINGA, J. H., The effect of modified atmosphere storage at low temperature and treatments after low temperature storage which affect the keeping quality of cut flowers. Diss. Abstr. **16**, 1956: 623 being Publ. 16264 of 204 pp. (overgenomen uit: Hort. Abstr. **26** (3960) 1956: 588). Bovendien persoonlijke mededeling.
111. TORSSELL, K., Chemistry of arylboric acid. VI. Effects of arylboric acids on wheat roots and the role of boron in plants. Physiologia Plantarum **9**, 1956: 652–664.
112. ULLRICH, H., Über die Schutzwirkung der Zucker bei der Frostresistenz von Winterweizen. Planta **48**, 1957: 724–728.
113. ULLRICH, H. und VEEN, P. VAN, Weitere Untersuchungen über das Ausfrieren von Kolloiden und Kolloid Gemischen im Hinblick auf die plasmatische Frostresistenzforschung an Pflanzen. Kolloid Z. **100**, 1942: 388–400.
114. URSPRUNG, A., Wasserhaushalt der Pflanzen. Handb. Naturwissenschaften, 2e Aufl. 1934.
115. VAN HERK, A. W. H., Die chemischen Vorgänge im Sauromatum-Kolben. Rec. Trav. Bot. Néerl. **14**, 1937: 69–156.
116. VRIES, H. DE: Über das Welken abgeschnittener Sprosse. Arbeiten Bot. Inst. Würzburg **1** (3) 1873: 287–301.
117. WACKER, H., Physiologische und morphologische Untersuchungen über das Verblühen. Jahrb. Wissensch. Bot. **49**, 1911: 522–578.
118. WARNE, L. G. G., Observations on the effect of potash supply on the water relations of apple trees. Journ. Pom. Hort. Sci. **15**, 1937: 49–55.
119. WASSCHER, J., Kunnen we de houdbaarheid van snijbloemen verhogen? Tuinbouw en Plantkunde 30 april, 1954: 203.
120. WESTER, H. V. and MARTH, P. C., Growth regulators prolong the bloom of oriental flowering cherries and dogwood. Science **111**, 1950: 611.
121. WHITEMAN, T. M., Sodium alpha-naphthyl acetate tests on life of cut flowers. Flor. Exchange **112** (18) 1949: 16.

122. WIDMER, R. E., Prolonging the keeping qualities of cut flowers. Minn. Hort. **79**, 1951: 100.
123. WINSTEAD, N. N. and WALKER, J. C., Production of vascular browning by metabolites from several pathogens. Phytopathology **44**, 1954: 153–158.
124. YEMM, E. W., The respiration of barley plants. II-Carbohydrate concentration, and carbon dioxide production in starving leaves. Proc. Royal Soc. London, Series B, **117**, 1935: 504–525.
125. ZÄHNER, H., Über den Einfluss der Ernährung auf die Toxinempfindlichkeit von Tomatenpflanzen. Phytopathol. Ztschr. **23**, 1955: 49–88.

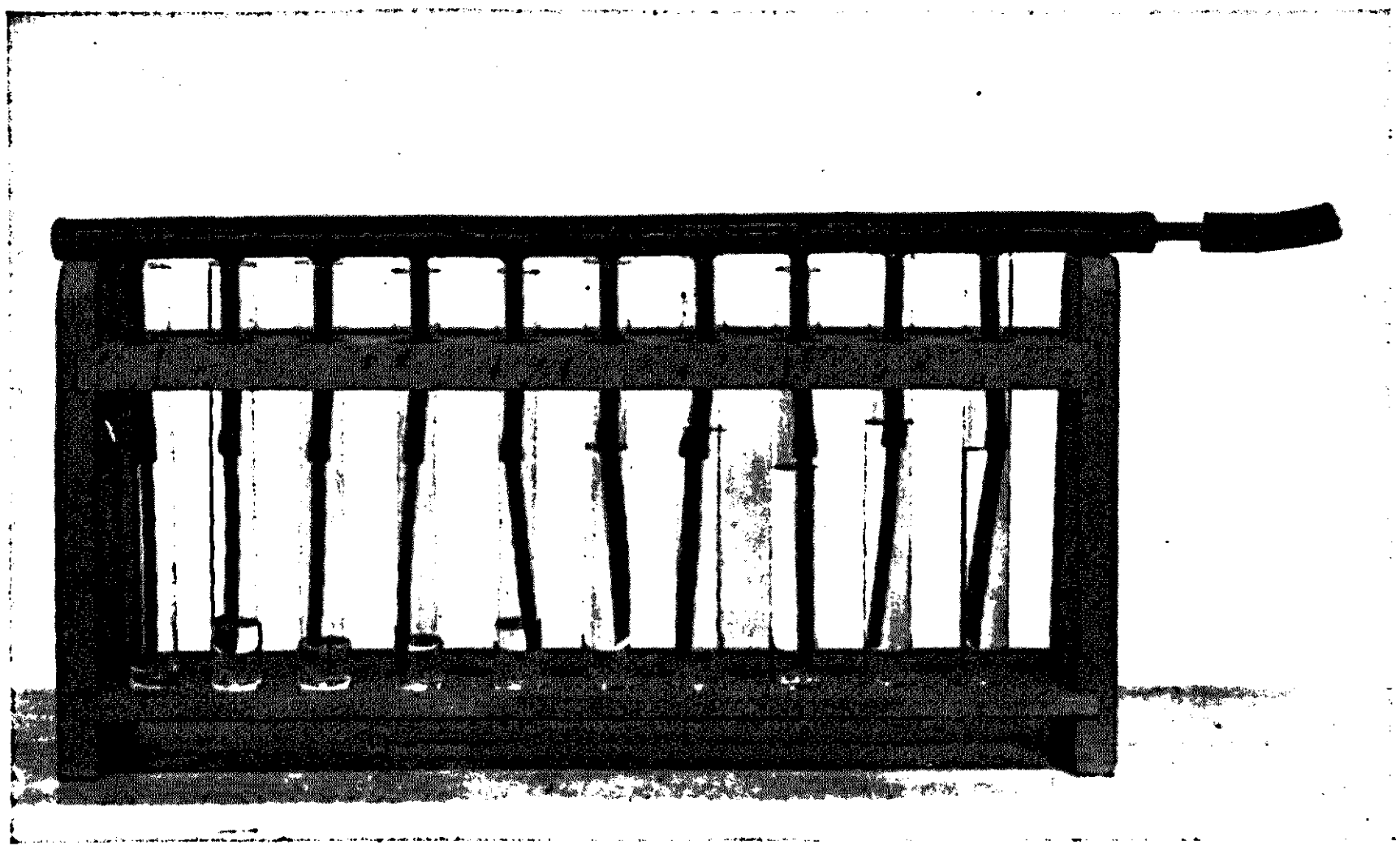


FOTO 1. Opstelling voor het meten van het waterdoorlatend vermogen van stengeldelen onder vacuum-druk. Links verse stengelstukjes; rechts na 6 dagen in water.

PHOTO 1. *Apparatus used for determining water conductivity of stem pieces under vacuum pressure. Left: fresh flower stalks; right: stalks that stood 6 days in water.*

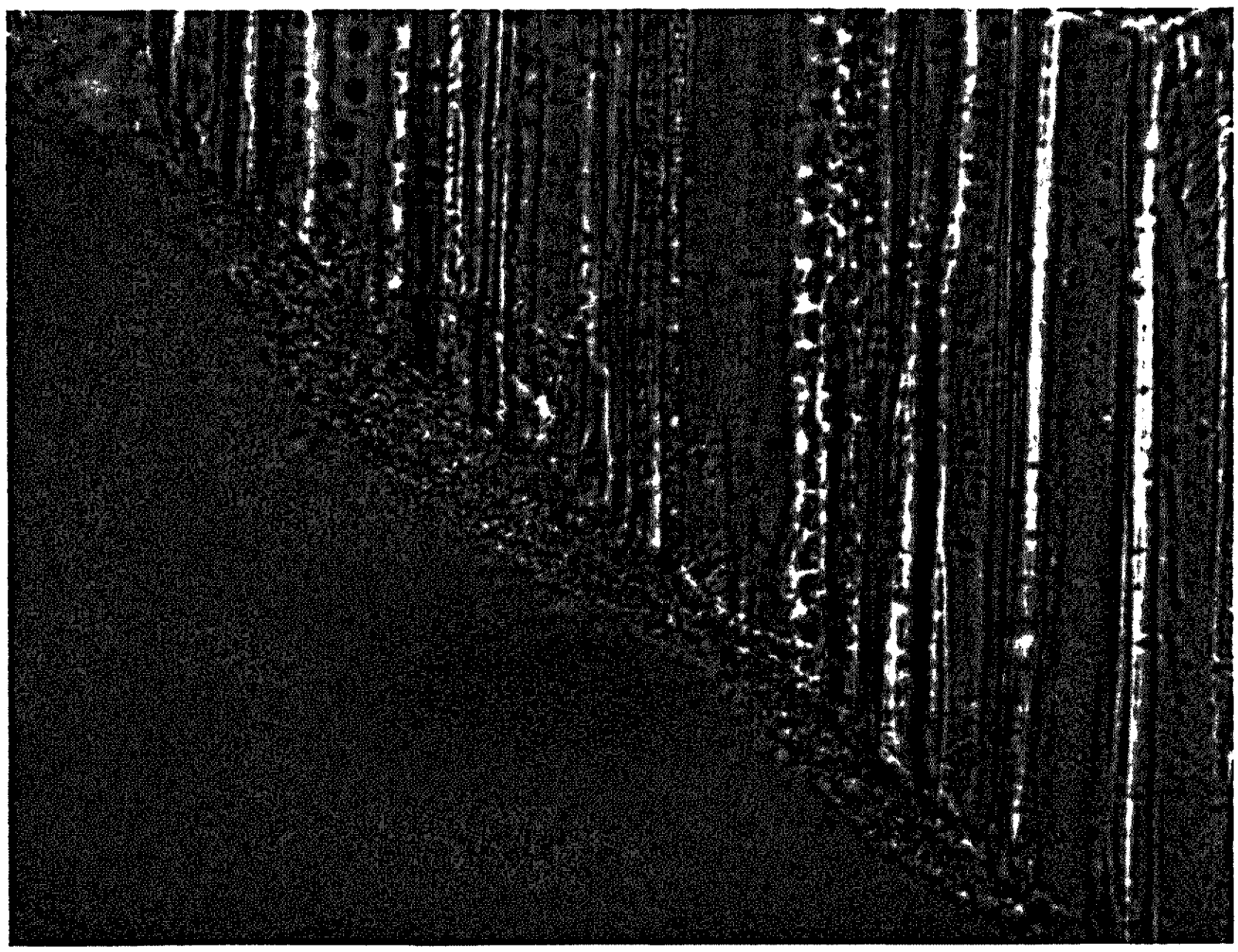


FOTO 2. Verstopping van de stengelbasis bij de snijwonde. Toestand na 8 dagen in water bij *Dahlia variabilis.*

PHOTO 2. *Plugging at the cut surface of Dahlia flower stalk. Condition after 8 days in water.*

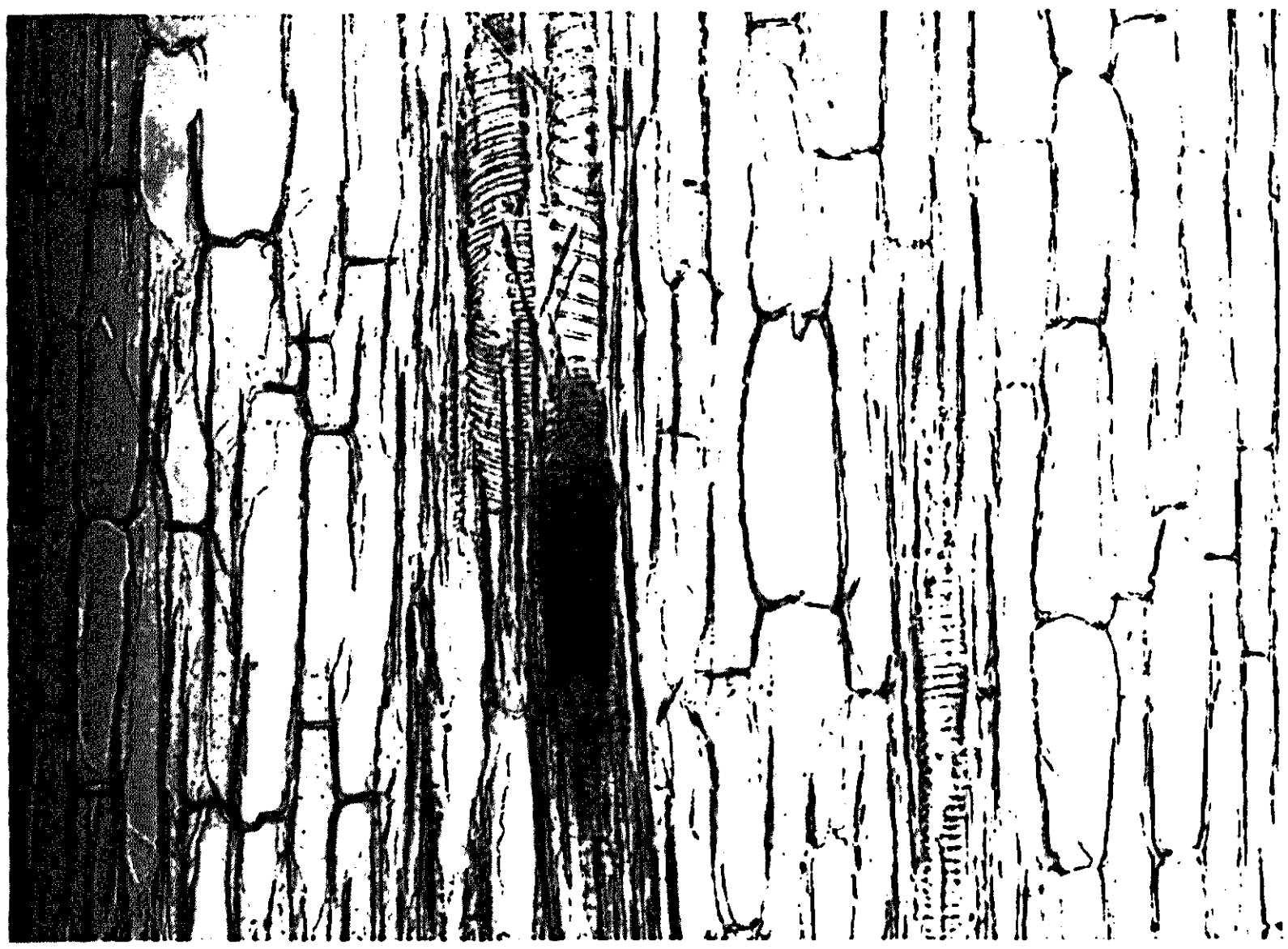


FOTO 3. Vatverstopping bij *Dahlia variabilis* op 4 cm boven het snijvlak. Toestand 8 dagen na snijden.

PHOTO 3. *Plug formation in the vessels of Dahlia stems, 4 cm above the cut surface.*

FOTO 4. In donker (links 1 t/m 3) spoedige verwelking van bloemen van *Matthiola incana* ook met eigen wortel (3), tenzij 4% saccharose wordt toegediend (2). In licht (3000 $\mu W/cm^2 \varnothing$) (rechts 4 t/m 6) is de houdbaarheid van de bloem met saccharose (5) weinig beter dan zonder (4). Het blad wordt met suiker en licht spoedig geel (5). Toestand na 17 dagen.

PHOTO 4. *Rapid wilting of Matthiola flowers in the dark (1, 2 and 3) even on rooted plants (3), unless sucrose 4% had been added (2). In light (3000 $\mu W/cm^2 \varnothing$) (4 5 and 6) the effect of sucrose (5) on the flowers is very small. Condition after 17 days.*

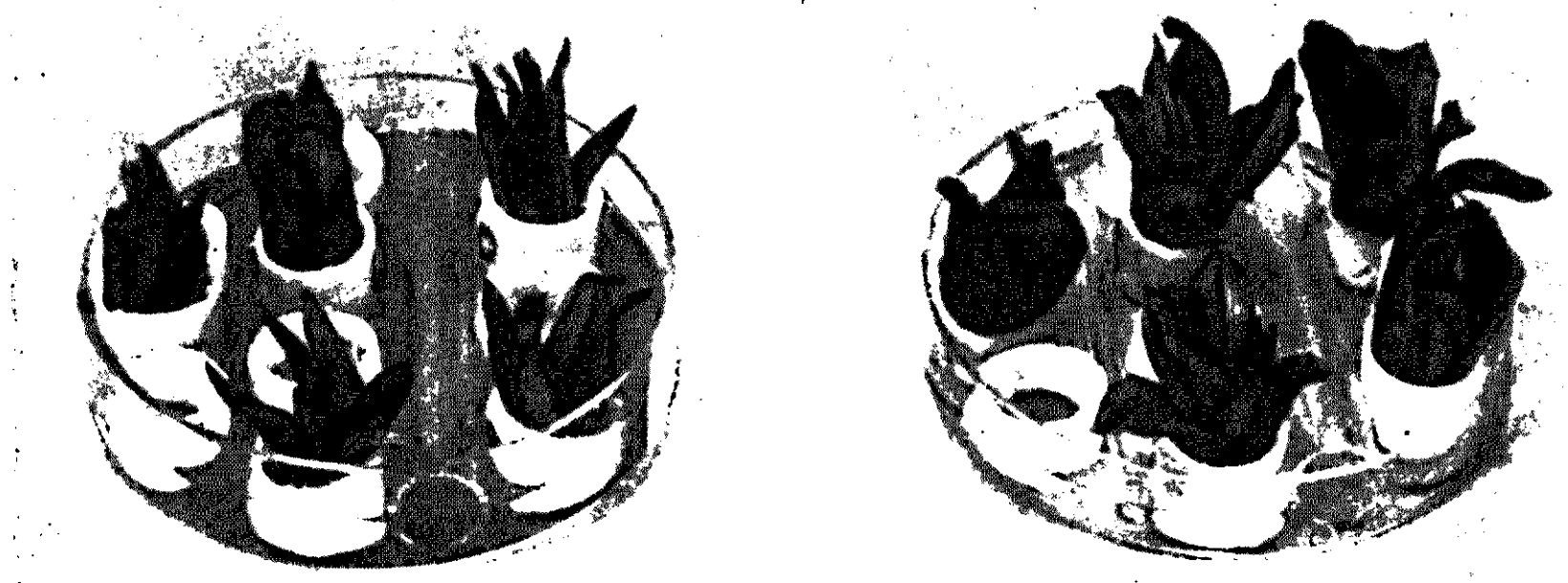


FOTO 5. Methode, toegepast bij proeven met afzonderlijke straalbloempjes van *Dahlia*. Toestand na 4 dagen; links zonder, rechts met 3% saccharose. Basismengsel ACAC.

PHOTO 5. *Cultivation method in experiments with ray florets of Dahlia. Condition after 4 days; left without, right with 3% sucrose. Basal solution ACAC* (*see p. 4*).

FOTO 6. Invloed van 10% saccharose gedurende de eerste 24 uur bij *Lathyrus odoratus* 'Pinkie'. Boven: 0, 1, 8, 24 uur en steeds (∞) in ACAC + saccharose, daarna in ACAC. Onder: de eerste 0, 1, 8, 24 uur en steeds (∞) in ACAC, daarna in ACAC + saccharose. Toestand na 4 dagen.

PHOTO 6. *Influence of 10% sucrose during the first 24 hours after picking on Lathyrus odoratus 'Pinkie'. Above: 0, 1, 8, 24 hours and always (∞) in ACAC + sucrose, afterwards in ACAC. Below: the first 0, 1, 8, 24 hours and always (∞) in ACAC, afterwards in ACAC + sucrose. Condition after 4 days.*

FOTO 7. Boorzuur 0,05% (rechts) verlengt de houdbaarheid van de bloemkroon, maar voorkomt de groei van het vruchtbeginsel bij *Dianthus plumarius*. Basismengsel ACAC. Toestand na 5 dagen.

PHOTO 7. *Boric acid 0.05% (right) prolongs the keepability of the corolla, but prevents the fruit development of Dianthus plumarius. Basal solution ACAC. Condition after 5 days.*

FOTO 8. Boorzuur 0,075% (+) verlengt de levensduur van afzonderlijke kroonbladen van *Dianthus plumarius*. Toestand na 3 dagen. Basismengsel ACAC.

PHOTO 8. *Boric acid 0.075% (+) prolongs the keepability of isolated petals of Dianthus plumarius. Condition after 3 days. Basal solution ACAC.*

STELLINGEN

I

Een verlenging van de levensduur van snijbloemen is in het voordeel van alle direct belanghebbenden.

II

De opvatting van DICKEY, dat snijbloemen in hun stengels meestal voldoende opgeslagen energie bevatten om zich volledig te kunnen ontwikkelen en geen door het blad gevormd voedsel nodig hebben om zich in leven te houden, is onjuist.

R. D. DICKEY, Proc. Florida Sta. Hort. Soc. 1950: 203–206.
Dit proefschrift.

III

Wisselvallige resultaten van groeistofbespuitingen tegen bloem- en vruchtval kunnen het gevolg zijn, zowel van een te hoog als van een te laag koolhydraatniveau in de plant.

D. S. BLAIR and S. H. NELSON. Hort. Div. Centr. Exp. Farm, Ottawa, Progress Report 1949–1953: 44–49.
T. M. WHITEMAN. Florists' Exchange **112** (18) 1949: 16.
Dit proefschrift.

IV

De groepsaanduiding „kininen" voor stoffen als kinetine is verwarrend en overbodig.

C. O. MILLER e.a. J. Amer. Chem. Soc. **78**, 1956: 1375.

V

Vele gevallen van plasmatische erfelijkheid onderscheiden zich slechts van virusverschijnselen, doordat ze op verschillende wijze worden overgedragen.

VI

De mogelijkheden, die het gebruik van ioniserende straling voor de plantenveredeling biedt, worden overschat.

VII

Bij de interpretatie van de verschijnselen, die men waarneemt, indien afgesneden scheuten geplaatst worden in cultuurfiltraten van verwelkingsziekten verwekkende parasieten, wordt het optreden van vatverstopping vaak verwaarloosd.

R. NELSON. Michigan Agr. Exp. Sta., Technical Bull. **221**, 1950: 259 pp.

VIII

De mededeling van FRANSEN, dat het elektrisch laden van stuifmiddelen in ons klimaat geen invloed zou hebben op afzetting en hechting hiervan, is aanvechtbaar.

J. J. FRANSEN. Meded. Dir. Tuinb. **11**, 1948: 400–405.
H. D. BOWEN e.a. Agr. Engineering **33**, 1952: 347–350.

fschrift J. F. Th. Aarts
eningen, 1957