



Bloei-inductie bij Bromeliaceae

Literatuurstudie naar effectiviteit van bloei-inductie en bloeiresultaat in relatie tot inductierijpheid

H.J. van Telgen



Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.
Sector Glastuinbouw
November 2003

PPO 41616022

© 2003 Wageningen, Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.

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

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

Dit literatuuronderzoek werd gefinancierd door het Productschap Tuinbouw

Projectnummer: PPO 41616022

Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.

Sector Glastuinbouw

Adres : Linnaeuslaan 2A
: 1431 JV Aalsmeer
Tel. : 0297 – 352525
Fax : 0297 – 352270
E-mail : info.ppo@wur.nl
Internet : www.ppo.dlo.nl

Inhoudsopgave

	pagina
1 CLASSIFICATIE	5
2 BLOEIINDUCTIE BIJ BROMELIA'S.	7
2.1 Historische ontwikkeling	7
2.2 Ethyleenproductie bij vegetatieve bromeliaplanten.	7
2.3 Effecten van licht en temperatuur	8
2.3.1 Effecten op de eigen ethyleenproductie van de plant	8
2.3.2 Effect van licht bij geïnduceerde bloemvorming	10
2.3.3 Effect van bemestingstoestand op het inductieproces	10
3 BLOEIRIJPHEID	11
3.1 Natuurlijke bloei	11
3.2 Bloeirijpheid en ethyleenproductie	12
3.3 Vergelijking van bloei-inducerende behandelingen	13
3.4 Voor- en nadelen van geforceerde bloei-inductie	13
3.4.1 Voordelen.....	13
3.4.2 Nadelen	13
3.4.3 Schade door te sterke inductie	14
3.5 Betrokkenheid auxine	15
4 DISCUSSIE EN CONCLUSIES	16
4.1 Wat bepaalt de induceerbaarheid?	16
4.2 Mogelijkheden	18
GERAADPLEEGDE BRONNEN.....	19

1 Classificatie

De bromelia familie bestaat uit 51 geslachten en ongeveer 1500 soorten die van oorsprong alleen op het Amerikaanse continent voorkomen, vanaf de droge woestijnen in de zuidwestelijke VS tot en met de tropische regenwouden rond de evenaar. Op basis van groeigedrag en andere kenmerken is de bromelia familie weer verdeeld in drie subfamilies: de *Pitcairnioideae*, *Tillandsioideae* en *Bromelioideae*. Iedere subfamilie is weer onderverdeeld in een aantal geslachten (zie tabel 1).

Familie	Subfamilie	Geslachten o.a.*	Soorten o.a.*	
<i>Bromeliaceae</i>	<i>Pitcairnioideae</i>	<i>Dyckia</i> , <i>Hechtia</i> , <i>Pitcairnia</i> , <i>Puya</i>	<i>Dyckia altissima</i>	
			<i>D. remotiflora</i>	
			<i>Hechtia argentea</i>	
				<i>Pitcairnia bromeliifolia</i>
	<i>Bromelioideae</i>	<i>Aechmea</i> , <i>Ananas</i> , <i>Billbergia</i> , <i>Cryptanthus</i> , <i>Neoregelia</i> , <i>Nidularium</i>	<i>Aechmea fasciata</i>	
			<i>A. fosteriana</i>	
			<i>Ananas comosus</i>	
			<i>Billbergia nutans</i>	
			<i>C. beuckerii</i>	
			<i>Neoregelia carolinae</i>	
			<i>Nidularium innocentii</i>	
<i>Tillandsioideae</i>	<i>Guzmania</i> , <i>Tillandsia</i> , <i>Vriesea</i>	<i>G. minor</i>		
		<i>G. monostachia</i>		
		<i>T. cyanea</i>		
		<i>V. splendens</i>		

* Namen dienen ter illustratie; opsomming niet uitputtend.

De voor de sierteelt belangrijke soorten bevinden zich vooral in de subfamilies van *Bromelioideae* en *Tillandsioideae*. Daarvan is vooral de laatste familie zeer soortenrijk. Door veredeling zijn verder een groot aantal soorthybriden ontstaan en binnen de soorten zijn weer verschillende rassen beschikbaar gekomen. Hoewel de variatie in vorm en uiterlijk tussen de soorten groot is, kan bij vrijwel alle geteelde soorten met behulp van ethyleen de bloei geïnduceerd worden. Echter, de planten reageren niet altijd voor 100% op een bloei-inducerende behandeling. De reden hiervoor is niet bekend, hoewel er wel vermoedens bestaan.



Links: *Aechmea fasciata* 'Morgana'; boven: *Guzmania minor* 'Eloy'.
Bron: www.bromelia.nl, de site van de landelijke bromelia commissie.

In dit rapport wordt verslag gedaan van een screening van de literatuur die de afgelopen 50 jaar is verschenen rond het thema bloeminductie bij bromelia's. Door het bij elkaar brengen van al deze verspreide gegevens, wordt het wellicht mogelijk om de relatie te leggen tussen bloei-inductie en bloeiresultaat en de inductierijpheid van de plant in relatie tot plantleeftijd of ontwikkelingsstadium.

2 Bloei-inductie bij bromelia's.

2.1 Historische ontwikkeling

(Bronnen: Zimmer (1986), Van Dijck e.a. (1987) en referenties daarin)

Rond 1890 werd door een ananasboer op de Azoren bij toeval ontdekt dat de rookgassen die hij toepaste om insecten te bestrijden ook bloei bleken te induceren. In 1932 werd aangetoond dat de werkzame stoffen in de rookgassen onverzadigde koolwaterstoffen als ethyleen, acetyleen en propyleen waren. Hieruit kwam een gepatenteerde methode voort, waarbij bloei werd geïnduceerd met vast calciumcarbide (CaC_2) opgelost in water. Hierbij komt acetyleen vrij.

Dit leidde tot de toepassing van acetyleen, zowel direct als gas in de kelk gespoten als in de vorm van een verzadigde oplossing in water om bloei te induceren. In onderzoek van Foster uit 1943 naar de werking van calciumcarbide, ethyleen en acetyleen opgelost in water, werd vastgesteld dat bij *Aechmea*, *Billbergia* en *Vriesea* ethyleen veel werkzamer was dan acetyleen.

Dit werd nog eens bevestigd in de jaren vijftig en zestig, toen door verschillende onderzoekers de biologische activiteit van dit soort koolwaterstofverbindingen werd bestudeerd. Daaruit kwam een lijst voort van meer dan 100 verbindingen die bij *Ananas* bloei konden induceren. In biochemisch onderzoek werd voor een aantal verbindingen de zgn. Michaelis-Menten constante (K_m) bepaald. Deze K_m -waarde geeft aan bij welke concentratie ten opzichte van ethyleen dezelfde biologische activiteit wordt bereikt.

Tabel 1: K_m -waarden van onverzadigde koolwaterstoffen t.o.v. ethyleen (ontleend aan Van Dijck e.a., 1987)

Component	Bruto chemische formule	Structuur	K_m
Ethyleen	C_2H_4	$\text{CH}_2=\text{CH}_2$	1
Propyleen	C_3H_6	$\text{CH}_3-\text{CH}=\text{CH}_2$	130
Koolmonoxide	CO	C=O	2900
Acetyleen	C_2H_2	$\text{CH}\equiv\text{CH}$	12500

De biologische activiteit van het molecuul berust op de aanwezigheid van een onverzadigde binding aan het einde van het molecuul. Uit Tabel 1 blijkt dat het veel toegepaste acetyleen een 12500x lagere biologische activiteit heeft dan ethyleen zelf. Dit betekent dat voor dezelfde plantreactie een 12500x hogere concentratie aan acetyleen dan ethyleen nodig is. Daarom wordt ook wel gebruik gemaakt van een verbinding als ethefon (=ethrel), dat bij een pH-verschuiving van 1 naar 4-5 uiteenvalt in ethyleen, of een verbinding die door de plant zelf direct omgezet kan worden in ethyleen, zoals het van nature in de plant voorkomende ACC (zie het kader op pagina 8).

Ethyleen is echter een verbinding die de plant van nature produceert, maar niet altijd ook bloei tot gevolg heeft. In de volgende paragraaf wordt daarom ingegaan op wat bekend is over de ethyleen productie bij bromelia's waarbij nog geen bloei geïnduceerd is.

2.2 Ethyleenproductie bij vegetatieve bromeliaplanten.

De meeste planten vertonen altijd een laag niveau aan ethyleenproductie (basale productie). Bromelia's zijn daarop geen uitzondering. Als alle delen van de vegetatieve bromeliaplant gelijk bijdragen aan de ethyleenproductie, mag verwacht worden dat de ethyleen productie toeneemt met toenemend versgewicht. Dit is onder andere onderzocht bij *Guzmania lingulata* en *Aechmea victoriana* (Van Dijck e.a., 1987). Daarbij bleek geen enkel rechtstreeks verband tussen de toename in het versgewicht en de ethyleenproductie. Dit betekent dat er zeer waarschijnlijk één bepaalde productieplaats voor ethyleen is.

Om deze productieplaats te lokaliseren werden door Van Dijck e.a. vegetatieve bloeirijpe *Guzmania* planten opgesneden en van de aparte delen de ethyleen productie gedurende 24 uur zowel in wit licht als in donker gemeten (Tabel 2).

Tabel 2: Ethyleenproductie van geïsoleerde plantendelen en intacte planten in licht en in donker (bron: Van Dijck e.a., 1987)

Materiaal	Ethyleenproductie (nanoliter/uur/gram)	
	Licht	Donker
Groei punt (apex)	29.3 ± 0.10	21.0 ± 0.10
Blad	0.33 ± 0.05	0.21 ± 0.05
Hele plant	0.32 ± 0.05	0.16 ± 0.05

Uit de tabel blijkt dat de bladeren gemiddeld 100x minder ethyleen produceren dan het geïsoleerde apex weefsel. Bovendien bleek dat de apex uitwendig toegediend ACC zeer goed kan omzetten naar ethyleen, terwijl de bladeren dat niet kunnen. Dit is de verklaring voor het ontbreken van een verband tussen de basis ethyleenproductie en het versgewicht van de totale plant en betekent dat het ethyleenvormende enzymstelsel zich vooral in de apex moet bevinden.

Ethyleen in de plantenfysiologie

In het begin van de 20^e eeuw werd vastgesteld dat ethyleen de groei van planten kon beïnvloeden. Later bleek dat ethyleen betrokken is bij heel veel groei- én ontwikkelingsprocessen in de plant en zowel een stimulerende als remmende werking kan hebben, soms op hetzelfde proces. Zo werkt ethyleen gewoonlijk remmend op de strekking van de stengel; bij planten die regelmatig onder water komen te staan (rijst, planten in uiterwaarden), kan het echter juist de strekking van de stengel stimuleren. Processen waarbij ethyleen betrokken is:

- Bloei: zowel stimulerend (bromelia, iris) als remmend.
- Bloem, blad: stimulerend op verwelking, veroudering en abscissie.
- Stengel(lengte)groei: zowel stimulerend als remmend.
- Diktegroei: stimulerend.
- Wortelinductie: stimulerend.
- Vruchten, zaden: stimulerend op rijping en veroudering.
- Zaden: breking kiemrust: stimulerend.

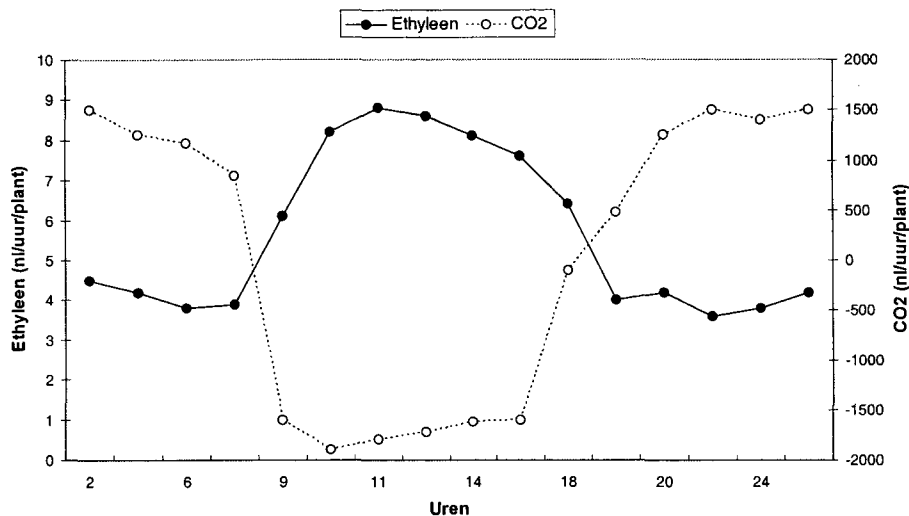
Uit deze opsomming blijkt wel dat ethyleen bij heel veel processen betrokken is; een kenmerk van ethyleen is dat het vaak in zeer lage concentraties werkt. Zo is bekend dat niveaus van slechts 0.1 ppm bij sommige gewassen (anjer, *Streptocarpus*) al bloemverwelking of -val kunnen veroorzaken. In de plant wordt ethyleen in een aantal stappen gesynthetiseerd uit het aminozuur methionine. Belangrijk tussenproduct is het 1-aminocyclopropan-1-carbonzuur (ACC). Dit is de verbinding die uiteindelijk in één stap door het Ethylene-Forming-Enzyme (**EFE of ACC-oxidase**) omgezet wordt naar ethyleen.

2.3 Effecten van licht en temperatuur

2.3.1 Effecten op de eigen ethyleenproductie van de plant

In het in de vorige paragraaf beschreven onderzoek bij *Guzmania lingulata* werd ook gevonden dat de basis ethyleenproductie een duidelijk dag-en-nacht ritme vertoonde. In de donkerperiode werd de laagste ethyleenproductie gevonden, in de lichtperiode de hoogste. Ook geïsoleerd apex weefsel vertoonde zowel uit zichzelf als na toediening van ACC in licht de hoogste ethyleenproductie (maximaal ruim 300 nanoliter per uur per gram). Voor bladweefsel werd in donker een maximale ACC-omzetting van 12 nanoliter per uur per gram gemeten; in licht lag deze productie gemiddeld 50% lager. Dit is een verdere ondersteuning voor de hypothese dat de apex het centrum van ethyleenproductie is.

In de plantenfysiologie wordt op basis van de CO₂ uitwisseling onderscheid gemaakt tussen zogenaamde C3-planten, die tijdens de lichtperiode CO₂ opnemen en verwerken en CAM-planten die juist CO₂ in de donkerperiode opnemen.. In de bromelia-familie komen diverse CAM-soorten voor; *Tillandsia usneoides* is daarvan een voorbeeld.



Figuur 1: Dag-nacht ritme voor ethyleen en CO₂ bij *G. lingulata*. (Van Dijck e.a., 1987).

Ondanks het CAM-mechanisme vertoonde ook deze soort hetzelfde dag-nacht ritme als *G. lingulata*: een hoge ethyleenproductie in het licht, een lage productie in donker (Bessler e.a., 1998). Dit en andere experimenten toonden aan dat er geen afhankelijkheid van de ethyleenproductie met het mechanisme van de CO₂-opname was en de conclusie hieruit moest wel zijn dat bij *Tillandsia* licht de enige inducerende factor is voor de basale ethyleenproductie.

Tijdens voorjaar en zomer kan bij bloeirijpe planten vaak al spontane bloei optreden. Aangezien deze perioden gekenmerkt worden door een toename van lichtintensiteit, temperatuur en fotoperiode, is dit nader onderzocht bij bloeirijpe planten van *Guzmania*. Daarbij bleek dat de ethyleenproductie rechtlijnig toenam, wanneer de lichtintensiteit van 0 en 100 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ (ongeveer 5000 Lux daglicht) steeg (Figuur 2:

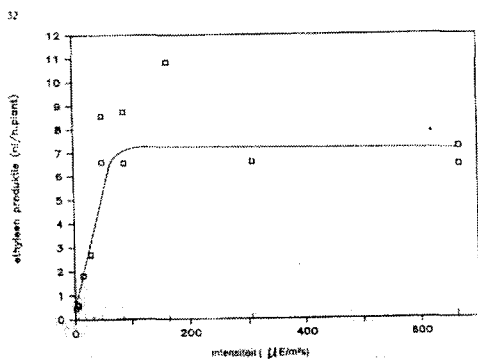


Fig. IV.1 Evolutie van de ethyleenproductie van *Guzmania* planten in functie van de lichtintensiteit.

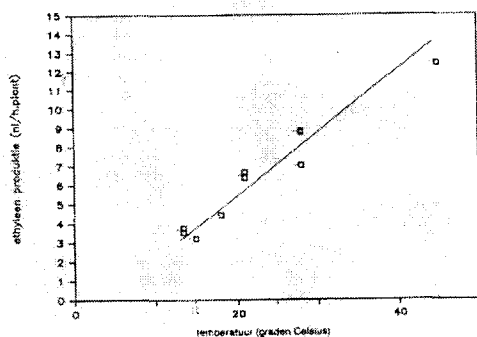


Fig. IV.2 Evolutie van de ethyleenproductie bij *Guzmania* planten in functie van de temperatuur.

IV.1). Daarna bleef de waarde op een niveau van circa 7 nanoliter/uur/plant. Ook de temperatuur bleek een stimulerende invloed te hebben. Bij stijging van de temperatuur bleek de productie aan ethyleen toe te nemen van ca. 3 tot 13 nanoliter/uur/plant in het onderzochte temperatuurgebied van 10-45°C (Figuur 2: IV.2). Dit geeft dus aan dat vegetatieve, bloeirijpe planten zelf heel goed in staat zijn om ethyleen te produceren.

Stijging van licht en temperatuur kunnen dus aanleiding geven tot een stijging van de ethyleenproductie. Uit de praktijk zijn ook inderdaad waarnemingen gemeld van spontane bloei die optrad na een periode van lage lichtintensiteit gevolgd door één van hoge lichtintensiteit, na een koudestress of na verpotten (door het schudden ontstond ethyleen). Dit duidt op een rol van stress ethyleen en hoewel stress ethyleen vaak binnen enkele uren weer is verdwenen, is gebleken dat zelfs zo'n korte blootstelling aan ethyleen voldoende kan zijn om spontane bloei te veroorzaken, mits de planten bloeirijp zijn.

Figuur 2: Eigen ethyleenproductie *Guzmania*-planten onder invloed van licht en temperatuur.

Bron: Van Dijck e.a., 1987.

2.3.2 Effect van licht bij geïnduceerde bloemvorming

2.3.2.1 Effect tijdens het inductieproces

Bloei-inductie met acetyleen of ethefon (=ethrel) is vaak veel effectiever in voorjaar en zomer dan in herfst of winter. Ook binnen een seizoen is het in de praktijk gebruikelijk dat een begassing bij voorkeur wordt uitgevoerd op een heldere dag of wanneer een aantal heldere dagen worden verwacht. Dit is puur gebaseerd op praktijkervaring en in de literatuur zoekt men tevergeefs naar een verklaring.

Mogelijke verklaringen kunnen zijn:

- voor de fase-overgang zijn op korte termijn veel assimilaten nodig en bij te weinig licht worden die niet gevormd,
- de behandelingen met acetyleen of ethrel werken niet rechtstreeks op het groeipunt (apex) maar schakelen het eigen ethyleenmechanisme van de plant aan en aangezien licht de eigen ethyleenproductie stimuleert (zie 2.2.2) wordt de inductie hierdoor beter,
- door licht wordt de receptor voor het ethyleen gevoeliger,
- door licht wordt een factor die de faseovergang remt, onwerkzaam gemaakt. Is er te weinig licht dan gebeurt dit te langzaam en is het benodigde ethyleen alweer verdwenen voordat het zijn werking heeft kunnen doen.

2.3.2.2 Effect na het inductieproces

Wanneer de bloei eenmaal geïnduceerd is, blijkt licht in de generatieve fase een aanzienlijke invloed op de kwaliteit van de zich ontwikkelende bloeiwijze te hebben (Zimmer, 1986). Onder lichtarme omstandigheden zijn de kleuren van de bladeren (zowel van plant als bloeiwijze) vaak minder intens. Bij *V. splendens* is ook waargenomen dat de lengte van de bloemsteel vaak korter is doordat minder afzonderlijke bloemen worden aangelegd: in de zomer rond de 20, onder laag licht 10-12. Dit kan echter ook puur het gevolg zijn van een tekort aan assimilaten. Wel lijkt er een interactie te zijn met de soort bloei-inductor die gebruikt wordt (zie 3.4.3). Bij *Vriesea* wordt door belichting in de winter de vertakking van de bloem verbeterd.

2.3.3 Effect van bemestingstoestand op het inductieproces

In de praktijk wordt wel aangeraden 2 - 4 weken voor de beoogde bloeibehandelingen te stoppen met bemesten, daar dit het slagingspercentage positief zou beïnvloeden. In de gescreende literatuur konden hiervoor geen aanwijzingen worden gevonden, wat echter niet betekent dat deze praktijkervaring niet waar zou zijn. Blijkbaar is er nooit gericht onderzoek naar gedaan of over gepubliceerd.

Wellicht berust het positieve effect van stoppen met bemesting op een indirecte reactie van de plant. Door limitering van de nutriënten is het voor te stellen dat een groeivertraging optreedt. Als dit gepaard gaat met een lichte stresstoestand waarbij stressethyleen (zie § 2.3.1.) wordt gevormd, zou dan samen met de toegediende bloei-induceerders de drempelwaarde makkelijker overschreden kunnen worden. Een andere mogelijkheid is dat door de lichte stress de plant gevoeliger wordt voor ethyleen, waardoor een lagere dosis effectiever is. Dit is een algemeen verschijnsel in fysiologische processen die door hormonen gereguleerd worden, zowel bij planten als dieren.

3 Bloeirijpheid

3.1 Natuurlijke bloei

Het kunnen optreden van natuurlijke bloei is bij bromelia's verbonden met het bereiken van een zogenaamd bloeirijp stadium. Voordat de bloeiforcering met ethyleen bekend was, is lang gedacht dat dit stadium samenhang met het bereiken van een bepaalde grootte of ouderdom van de plant, omdat sommige soorten pas na jaren bloeiden.

Inmiddels is komen vast te staan dat deze toestand afhankelijk is van meerdere, soortspecifieke, factoren. Behalve grootte en leeftijd bleken ook bladaantal, versgewicht en omgevingsomstandigheden als licht en temperatuur het bereiken van deze toestand te beïnvloeden. Zo werd door Zimmer waargenomen dat bij *Vriesea splendens*, onafhankelijk van de plantgrootte of -leeftijd, spontane én acetyleen-geïnduceerde bloemvorming pas optrad nadat een zeker aantal bladeren in spruit en kelk gevormd was (Tabel 3).

**Tabel 3: Aantal bladeren tot bloeiwijze bij bloeiende en niet-bloeiende *V.splendens*.
Ontleend aan: Zimmer (1964) en Zimmer (1986).**

Aantal planten	C ₂ H ₂ - geïnduceerd?	Gem. aantal bladeren	Bloeiend?
122	Ja	35.9	Ja
55	Nee	36.5	Ja
45	Ja	30.0	Nee
71	Nee	29.0	Nee

Het belang van blad en mogelijke bloeifactoren daarin, bleek ook bij ananas. Voor bloei-inductie bleek minstens één blad noodzakelijk (Cooper & Reece (1942) in Zimmer, 1986 en Van Dijck, 1987). Bij bloeirijpe ananasplanten waarvan direct voor of na de ethyleenbehandeling het blad was verwijderd, bleek bloei-inductie niet meer mogelijk. Echter, wanneer het blad pas enkele (3-4) dagen na de inductiebehandeling werd verwijderd, trad wel bloemaanleg op. Dit suggereert dat het bloeisignaal vrij snel (binnen de eerste 24 uur) na de inductiebehandeling wordt getransporteerd.

Zowel bij spontaan bloeiende *Aechmea fasciata* (Arnold Bik, 1976) als ethyleen-geïnduceerde *A. victoriana* (Van Dijck, 1987) werd een verband tussen een bepaald vegetatief ontwikkelingsstadiumstadium en bloei waargenomen. Daarbij bleek vooral het versgewicht van belang (Tabel 4).

Tabel 4: Bloei-inductie van *A. victoriana* na begassen met 100 ppm ethyleen gedurende 24 uur. g.b. = geen bloei. Ontleend aan Van Dijck e.a. (1987).

Versgewicht plant (gram)	Aantal dagen tot bloei	Aantal bloemen in bloeiwijze
13.8	g.b.	0
14.6	g.b.	0
15.1	g.b.	0
16.4	g.b.	0
19.7	g.b.	0
23.0	75	11
23.8	75	6
34.1	73	13
46.5	70	21
49.3	75	17
51.0	73	22
76.4	74	9
91.0	63	25

Bij *A. fasciata* werd een sterke correlatie gevonden tussen het percentage spontaan bloeiende planten en het versgewicht (Arnold Bik, 1976). Planten lichter dan 250 gram vertoonden geen bloei, terwijl planten

rond de 650 g voor 100% bloeien. Voor *A. victoriana* lag de versgewicht drempel voor induceerbaarheid rond 23 g/plant. Niet bekend is of externe klimaatsfactoren invloed hebben op de hoogte van deze drempel.

Hieruit blijkt dat, zowel voor spontane als voor geïnduceerde bloei, bromelia planten een bepaald vegetatief ontwikkelingsstadium bereikt moeten hebben, hetzij door een bepaald aantal bladeren, hetzij door het bereiken van een bepaald versgewicht. Zolang zij dit stadium niet bereikt hebben is het geven van een bloei-inducerende behandeling nutteloos.

Het probleem is echter dat in de praktijk niet alle planten gelijktijdig dit stadium zullen hebben bereikt. Dit betekent dat voor een zo efficiënt mogelijke inductiebehandeling

- óf gewacht moet worden tot alle planten wel in dit stadium zijn
- óf tussentijds gesorteerd moet worden op bloeirijpheid.

Om dit laatste mogelijk te maken, moet echter wel 100% zeker bekend zijn wat de parameter is waarop gesorteerd kan worden: voor de ene soort zal dit het aantal bladeren zijn, voor een andere weer een minimaal versgewicht. Het zou voor de praktijk prettiger zijn als er een universele parameter zou zijn.

3.2 Bloeirijpheid en ethyleenproductie

Uit het voorgaande is wel duidelijk geworden dat ethyleen bij de bloei-inductie van bromelia's een sleutelpositie vervult. In alle gevallen is een gestimuleerde ethyleenproductie nodig, hetzij door de plant zelf bij spontane bloei, hetzij door uitwendige toediening van ethyleenachtige verbindingen voor geforceerde inductie. Dit geeft aan dat de hoeveelheid ethyleen boven een bepaalde drempelwaarde moet komen om bloei te kunnen induceren. Daarnaast is het bij Bromeliaceae noodzakelijk dat de plant bloeirijp is, dat wil zeggen in staat is het ethyleensignaal te ontvangen en te vertalen in een nieuw ontwikkelingsprogramma, namelijk van vegetatieve naar generatieve groei (bloemvorming).

Tabel 5: Gemiddeld plantgewicht, ethyleenproductie en bloeiparameters (\pm sdev) van bloeirijpe en niet-bloeirijpe planten van *A. victoriana* na behandeling met 100 ppm ACC. g.b. = geen bloei, n.d. = niet bepaald. Ontleend en bewerkt naar Van Dijck e.a., 1987.

Stadium	Gem. versgewicht (gram)	Gem C ₂ H ₄ (nanoliter/uur/plant)	Gem. bloeitijd (dagen)	Gem. aantal bloemen
Bloeirijp	39.3 \pm 14.3	44.0 \pm 21.0	66.2 \pm 3.9	17.2 \pm 9.3
Niet-bloeirijp	12.8 \pm 6.4	11.3 \pm 6.6	g.b.	g.b.
Spontaan bloeiend	45.5 \pm 0.1	n.d.	n.d.	21.5 \pm 0.7

Andersom kan men zich afvragen of het bereiken van het bloeirijpe stadium ook weerspiegeld wordt in het vermogen van de plant zelf om ethyleen te produceren. Dit blijkt inderdaad zo te zijn (Van Dijck e.a., 1987). Bij *A. victoriana* planten die op gewicht waren gesorteerd in bloeirijp en niet-bloeirijp (zie Tabel 4), werden na inductie met 100 ppm ACC in de kelk, zowel de maximale ethyleenproductie als een aantal bloeiparameters gemeten (Tabel 5).

Planten van *A. victoriana* die bloeirijp waren (versgewicht > 23 gram, zie tabel 4) gaven na de ACC-behandeling een veel hogere ethyleenproductie dan planten die niet bloeirijp waren. Bovendien bleek dat bloeirijpe planten niet tot bloei kwamen als de maximale ethyleenproductie na de ACC-behandeling niet boven een zekere drempelwaarde uitkwam. De auteurs noemen voor *A. victoriana* een drempelwaarde van 20-23 nanoliter/uur/plant en soortgelijke waarden voor *Guzmania* en *Vriesea*.

In experimenten met *Guzmania*, bleken bloeirijpe planten gemiddeld een 6x hogere productie te bereiken in vergelijking met niet-bloeirijpe planten. Dit geeft aan dat het bereiken van het stadium van bloeirijpheid dus gepaard gaat met een verhoogde ethyleenbiosynthese van de plant zelf.

In onderzoek aan *T. usneoides* bleek echter dat ook een ander mechanisme voorkomt (Bessler e.a., 1998). In deze soort bleek het enzym dat ACC omzet in ethyleen altijd in voldoende mate beschikbaar, ook in juveniele planten die op dezelfde manier reageerden als oudere. Bij deze soort wordt daarom gedacht aan een verandering van de gevoeligheid van de receptor voor ethyleen in de plant.

3.3 Vergelijking van bloei-inducerende behandelingen

Als planten bloeirijp zijn kan de bloemvorming geïnduceerd worden. Belangrijk daarbij is de vraag welke behandelingen er beschikbaar zijn en welke het effectiefst is. Voor de inductiebehandeling staan de praktijk verschillende producten ter beschikking: ethyleen, ethefon (=ethrel), ACC en acetyleen (zowel in gasvorm als verzadigde vloeistof). Elk product heeft daarbij zijn eigen kenmerken, zowel wat betreft de methode van toedienen als de werking en mogelijke bijeffecten.

Over het algemeen is de plant het gevoeligst voor de natuurlijke inductor ethyleen (zie tabel 1) en behandeling met ethyleen is meestal ook het effectiefst. Daar ethyleen echter ook nog andere effecten kan hebben (zie kader) kan een overdosering gemakkelijk leiden tot schade. Er is daarom gezocht naar alternatieven.

Door Van Dijck e.a. (1987) is een vergelijking gemaakt tussen ethefon (=ethrel), ACC en acetyleenbehandelingen bij enkele commercieel interessante soorten. ACC en ethrel werden eenmalig toegediend door de planten te besproeien (1 liter/4 m²); bij ACC kwam dit overeen met een dosis van 100 ppm, voor ethrel met doses van 100 of 500 ppm. Voor de acetyleenbehandelingen werden de planten met tussenpozen van 3-4 dagen in totaal 3x besproeid met een verzadigde oplossing. Met 500 ppm ethrel of 100 ppm ACC werd bij alle behandelde soorten (*Vriesea splendens* en *V. carinata*, *Tillandsia cyanea* en *Guzmania minor*) een goede tot zeer goede bloei-inductie bereikt. De behandeling met 100 ppm ethefon gaf echter alleen bij *Vriesea carinata* een aanvaardbaar bloeipercentage; bij de andere soorten was het percentage bloei te laag. Daarentegen waren de acetyleen behandelingen over de hele linie minder effectief en bij *T. cyanea* en *V. splendens* 'Fire' zelfs onvoldoende.

De auteurs spreken dan ook een duidelijke voorkeur voor het gebruik van ACC uit, omdat dit product in veel lagere doses kan worden gebruikt dan de andere verbindingen en hierdoor de kans op het optreden van schade door te veel ethyleenvorming sterk gereduceerd wordt. Bovendien wordt ACC door enzymen van de plant zelf omgezet in ethyleen en zodoende is er dan een mechanisme aanwezig waarmee de productie enigszins gereguleerd kan worden. Zij gaan echter voorbij aan de mogelijkheid dat schade ontstaat.

3.4 Voor- en nadelen van geforceerde bloei-inductie

3.4.1 Voordelen

De voordelen liggen voor de hand. Door de mogelijkheid voor bloei-inductie is het mogelijk geworden om de productietijd aanzienlijk te verkorten en jaarrond de markt van bromelia's te voorzien. Wel moet daarbij gelet worden dat, afhankelijk van het seizoen, het aantal dagen tot het bereiken van het veil stadium kan verschillen in de verschillende seizoenen. Zimmer (1986) geeft daarvan voor verschillende soorten een overzicht (Tabel 6).

<i>Aechmea fasciata</i>	60 – 105*
<i>Ananas comosus</i>	168 – 196
<i>Guzmania minor</i>	35 – 82
<i>G. monostachia</i>	30 – 45
<i>Tillandsia sp</i>	130 – 140
<i>Vriesea splendens</i>	75 – 145

* Hoogste waarden gelden voor laag licht omstandigheden.

3.4.2 Nadelen

Aan het gebruik van bloei-inducerende stoffen kunnen echter ook nadelen kleven. Aangezien niet alle planten in een partij gelijk ontwikkelen, bereiken ze ook niet allemaal tegelijk het bloeirijpe stadium, waardoor een deel van de planten niet in bloei zal komen en de behandeling herhaald zal moeten worden. Het is de vraag

of zo'n herhaling schade kan veroorzaken. Bij behandelingsmethoden met acetyleen lijkt dit gevaar niet zo groot, omdat de biologische activiteit van acetyleen vrij laag is en in de praktijk is het ook vrij gebruikelijk om meerdere malen met acetyleenwater te behandelen met tussenpozen van enkele dagen tot weken. Bij sterker inducerende verbindingen kunnen echter wel problemen optreden, zeker als te hoge doses worden gebruikt. Gerangschikt naar effectiviteit is de volgorde van sterk naar zwak:

Ethyleen > ACC > ethefon > acetyleen.

In principe kan zuivere ethyleen direct uit gasflessen worden toegediend, maar daarbij wordt snel te veel gegeven en kan schade optreden als het ethyleen te lang in de kas aanwezig blijft. Ethe fon (=ethrel) kan zowel als oplossing in de kelk gegoten worden of als oplossing over de planten gespoten worden. Voor *Guzmania* is vastgesteld dat bij toediening van een oplossing in de kelk voor bloeinductie minimaal 500 ppm ethefon nodig is (Van Dijck, 1987); bij spuitoplossingen moet vaak een hogere dosis gebruikt worden om een reactie te krijgen.

3.4.3 Schade door te sterke inductie

Voor de vorming ethyleen uit ethefon is een pH-verschuiving van zuur naar neutraal-basisch nodig, die optreedt wanneer ethefon de plantencellen binnenkomt. De effectiviteit hangt dus heel sterk af in welke mate ethefon succesvol wordt opgenomen (Turnbull e.a., 1999). Aangezien bij deze omzetting kleine hoeveelheden zoutzuur en fosforzuur vrijkomen, bestaat er bij overdosering of te hoge opname het gevaar van zuurschade.

Bij de omzetting van ACC naar ethyleen komt behalve CO₂ weliswaar ook blauwzuur vrij, maar de hoeveelheid hiervan is veel beperkter, omdat de hoeveelheid geproduceerd ethyleen alleen afhangt van de activiteit van het EFE en dus veel gecontroleerder verloopt dan de omzetting van ethefon.

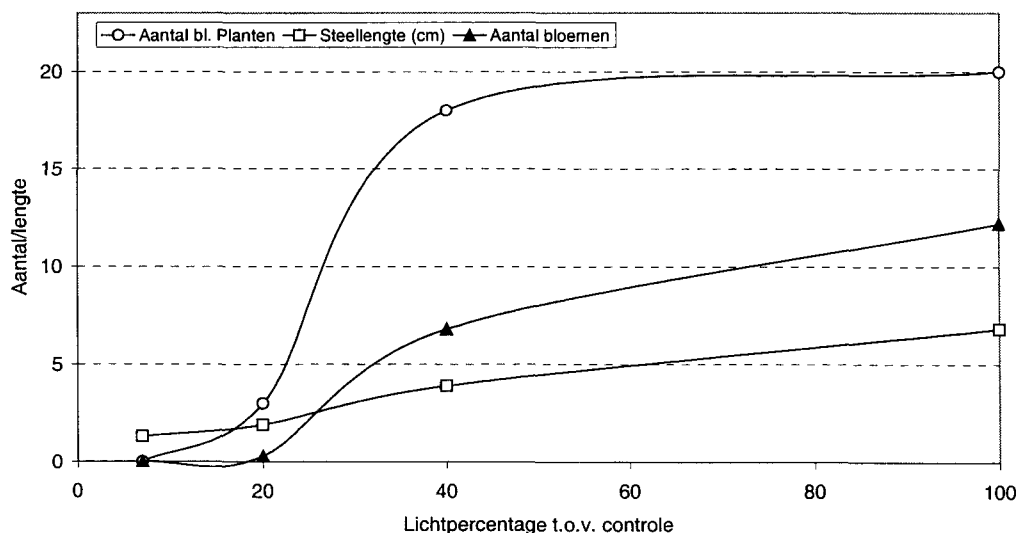
Daarnaast kan, zowel bij ACC als ethefon, fysiologische schade optreden. Bij *G.monostachia* is wel waargenomen dat hoge doseringen ethephon verkorting van de bloemsteel gaven (Van Dijck, 1987); in lichtarme perioden trad dit nog sterker naar voren.

Een nadeel van geforceerde bloeinductie is dat de effectiviteit van de behandeling sterk varieert in de verschillende seizoenen. In herfst en winter zijn de behandelingen vaak niet of veel minder effectief.

Waarschijnlijk heeft dit te maken met de lichtafhankelijkheid van óf de processen die betrokken zijn bij de ethyleenvorming zelf óf dat ethyleen zelf lichtafhankelijke processen beïnvloedt. Door Zimmer (1986) werden twee mogelijkheden geopperd:

1. Door de chemische bloei-inductie vindt wel de overgang van vegetatief naar generatief groeipunt plaats, maar staat daarna de verdere ontwikkeling stil. Dit lijkt vooral zijn oorzaak te vinden in lichtgebrek. Bij beschaduwden van geïnduceerde Vriesea in de zomer, waren 56 dagen na inductie in de sterkst beschaduwde behandeling nog geen planten in bloei, terwijl in de onbeschaduwde controle alles bloeide (zie Figuur 3). Soortgelijke effecten van lichtgebrek werden gevonden voor steellengte en aantal

Figuur 3: Bloei en groei van beschaduwde *V. splendens* planten t.o.v. onbeschaduwde controle (100%), 56 dagen na inductie. Naar: Zimmer, 1974.



bloemen. Dit was blijkbaar het gevolg van gebrek aan assimilaten, want na terugzetten van beschaduwde partijen naar normale lichtomstandigheden begonnen de groei- en ontwikkeling van de bloemen alsnog. Dit verschijnsel is dus nog omkeerbaar.

2. De chemische inductoren werken anders en de overgang van vegetatief naar generatief groeipunt (apex) vindt niet op de normale manier plaats, maar de apex verandert zodanig dat deze niet meer in staat is om een bloem te vormen. Ook dit is waargenomen (Zimmer, 1986). Dit is een onomkeerbaar proces; hernieuwde inductie heeft dan geen nut meer en de planten kunnen worden afgeschreven. Vaak trad er dan nog wel bladvorming en een geringe strekking op. Daarmee lijken ze in reactie op jonge planten die geïnduceerd worden terwijl ze nog niet bloei-rijp zijn. Daarbij worden soms ook misvormde, op bloeiwijze lijkende structuren gevormd (Zimmer, 1986).

3.5 Betrokkenheid auxine

Behalve ethyleen of ethyleenachtige verbindingen blijken ook verbindingen uit de groep van auxinen bloei te kunnen induceren. De gedachte dat auxine bij bloei betrokken zou zijn is niet helemaal onlogisch; auxine wordt door de plant voor een (zeer) groot deel in het actief groeiende vegetatieve groeipunt (apex) aangemaakt.

De eerste publicatie over de werking van auxine stamt uit 1942 toen Clark en Kerns rapporteerden dat bij *Ananas* lage concentraties 1-NAA bloemvorming induceerden, later gevolgd door publicaties over 2,4-D en 2-NAA. Ook Zimmer (1968) en Van Dijck e.a. (1987) hebben onderzoek naar de werking van auxine gedaan. Daaruit komt het beeld naar voren dat auxine op zichzelf niet werkt, maar dat de werking waarschijnlijk berust op stimulering van de ethyleensynthese via EFE. Zo kon bij *G. lingulata* geen bloeivroeging met alleen een auxine worden geïnduceerd, maar wel wanneer enige dagen na auxine toediening ACC werd toegevoegd. Daarbij bleek dat niet alle auxines even sterk werkten (Van Dijck, 1987).

Behalve van het type auxine (1-NAA > 2-NAA > IAA > IBA) bleek de werking ook per bromelia subfamilie te verschillen. Onder bepaalde omstandigheden induceerde NAA bij *Bromelioideae* wel bloei, maar gaf bij *Tillandsioideae* juist schade te zien (Zimmer, 1968). De meeste soorten in cultuur stammen juist uit deze laatste subfamilie. Op basis van de metingen door Van Dijck e.a. (1987), lijkt het dat bij de laatste subfamilie na auxine behandeling geen vorming van ethyleen optreedt.

Hoe werkt het auxine dan wel? Aanvankelijk werd aangenomen dat door uitwendige toediening van auxine aan de plant, het inwendige auxineniveau wordt verhoogd, waardoor de overgang van vegetatief naar generatief zou plaatsvinden. Deze verhoging heeft men echter nooit kunnen aantonen, zodat deze hypothese verworpen moest worden. De huidige hypothese is die van Gowing en Leeper (beschreven in Zimmer, 1986), die uitgaat van het tegenovergestelde, namelijk dat juist een verlaging van het auxinegehalte in de apex de overgang van vegetatief naar generatief veroorzaakt. Andere aanwijzingen voor deze hypothese zijn:

- 2-NAA (een auxine dat in *Ananas* van nature voorkomt) kan de werking van bloei-inducerende verbindingen afzwakken mits het voor de behandeling gegeven wordt.
- De afbraak van auxine door IAA-oxidase wordt gereguleerd door een remstof van laatstgenoemd enzym; het vroeger wel voor bloei-inductie gebruikte β -hydroxyethylhydrazine (BOH) blijkt de aanmaak van deze remstof te blokkeren, waardoor het enzym actiever blijft en meer auxineafbraak optreedt.
- Ethyleen blijkt de activiteit van het IAA-oxidase te verhogen, maar bij temperaturen onder 15-16°C doet ethyleen dit niet. Inderdaad is waargenomen dat na acetyleenbehandeling bij deze lage temperatuur geen bloemvorming optrad (Zimmer, 1965a,b).
- Auxine (met name het natuurlijke IAA) wordt door licht afgebroken. De lagere effectiviteit van bloei-inducerende behandelingen met acetyleen en ethrel onder lichtarme omstandigheden kan mede verklaard worden uit een langzamere afbraak van het in de plant aanwezige auxine.

Het positieve effect van stopzetten van de bemesting kan ook via auxine verklaard worden. Door een laag aanbod van nutriënten wordt de groei vertraagd, wat gepaard gaat met een lagere auxineproductie in het groeipunt. Mogelijk dat dit daardoor ontvankelijker wordt voor ethyleeninductie.

4 Discussie en conclusies

Bromelia's kunnen door toediening van ethyleen of ethyleenachtige verbindingen tot bloei gebracht worden. Dit gebeurt waarschijnlijk volgens hetzelfde mechanisme waarmee bromelia's in de natuur spontaan tot bloei komen. Toch bloeien niet alle bromelia's na een ethyleenbehandeling; pas als de plant echt bloeirijp is heeft het zin een behandeling te geven omdat daarvoor geen inductie mogelijk is.

Het niet-induceerbaar zijn, hangt niet af van het vermogen van bromelia's om zelf ethyleen te produceren. Uit onderzoek is gebleken dat bromelia planten altijd een laag niveau aan ethyleen produceren, ook als zij nog in een vegetatief stadium zijn en dat het productiecentrum voor ethyleen het vegetatieve groeipunt of apex van de plant is. De productie vindt alleen in het licht plaats, zowel bij C3-soorten als CAM-soorten, zodat geconcludeerd mag worden dat ethyleenproductie niet afhankelijk is van de CO₂ opname. Verder is waargenomen dat, tot een bepaald maximum, de ethyleenproductie toeneemt naarmate de hoeveelheid licht toeneemt; een soortgelijk verband is er met de temperatuur.

4.1 Wat bepaalt de induceerbaarheid?

Uit onderzoek is inmiddels wel duidelijk geworden dat de plant een bepaald ontwikkelingsstadium moet hebben bereikt, maar het is niet zo dat dit stadium eenduidig en simpel bepaald kan worden op basis van uiterlijke kenmerken of plantleeftijd.

In diverse onderzoeken zijn wel verbanden gevonden tussen een minimaal ontwikkelingsstadium en induceerbaarheid, maar per soort zijn deze verbanden verschillend:

- bij *Vriesea splendens* moest het aantal bladeren meer dan 30 zijn voordat de planten succesvol geïnduceerd konden worden,
- bij *Aechmea* bleek juist het versgewicht van de plant een sterke correlatie te hebben met induceerbaarheid.

Hoewel het prettiger zou zijn als er éénzelfde parameter voor alle soorten zou zijn, biedt dit niettemin kansen om per soort sorteerprogramma's op bloeibaarheid te ontwikkelen.

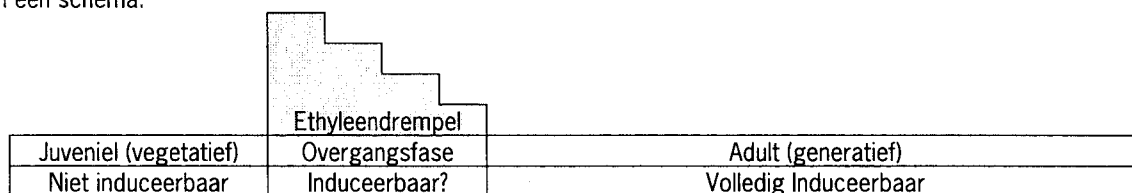
Terwijl de uiterlijke kenmerken van bloeibare planten weinig verschillen van die van niet-bloeibare planten, zijn er wel aanzienlijk biochemische verschillen gevonden tussen deze beide stadia. Bij *Aechmea*, *Guzmania* en *Vriesea*. Produceerden bloeirijpe planten die ACC kregen toegediend, meer ethyleen dan niet-bloeirijpe planten die dezelfde hoeveelheid ACC toegediend hadden kregen.

Bij *Tillandsia usneoides* werd echter gevonden dat het niveau van de ethyleensynthese tussen juveniele en bloeirijpe planten niet verschilde; daar wordt meer gedacht aan een verandering van de gevoeligheid van de receptor voor ethyleen in de plant

Dit suggereert dat er in de bromeliafamilie, mogelijk soortafhankelijk, verschillende mechanismen voor bloeminductie aanwezig zijn:

- Volledig afhankelijk van de hoeveelheid geproduceerd ethyleen waarbij een bepaalde drempelwaarde moet worden overschreden.
- Volledig afhankelijk is van een verandering in de gevoeligheid van de receptor voor het ethyleensignaal, waarbij mogelijk nog een andere factor betrokken is.
- Wellicht mengvormen van deze twee mechanismen.

In een schema:



In principe is dit schema op alle mechanismen toepasbaar. Cruciaal voor alle mechanismen is de overgangsfase. In deze fase vinden er belangrijke fysiologische en morfologische veranderingen in het groeipunt plaats: de cellen in het groeipunt worden in deze fase als het ware voorbereid op een nieuw

ontwikkelingsprogramma. Vóór deze fase is de apex ongevoelig voor ethyleen, tijdens de fase wordt de apex steeds gevoeliger en ontwikkelen de cellen in het groeipunt de capaciteit om een bloem te vormen (wellicht door een daling van het auxinegehalte?).

Bij het ontvangen van een hormoonsignaal moet men het beeld van een sleutel in een slot voor ogen houden. Of ook werkelijk een bloem gevormd gaat worden is afhankelijk of het ethyleensignaal hoog genoeg is om de drempelwaarde te overschrijden. Naarmate de plant zich later in de overgangsfase bevindt wordt de induceerbaarheid makkelijker, hetzij door verlaging van de drempel, hetzij door een hogere gevoeligheid. Het resultaat is uiteindelijk hetzelfde: er treedt een sterkere reactie (respons) op bij een lagere concentratie hormoon (dosis).

Uit de hormoonfysiologie is bekend dat een toename in gevoeligheid voor een hormoon op verschillende manieren kan optreden: door een stijging van het aantal bindingsplaatsen voor het hormoon, maar ook door een vormverandering in de receptor waardoor het hormoon de bindingsplaats makkelijker bereikt. Een toename van de gevoeligheid kan ook optreden bij stress. Hieruit kan wellicht de praktijkwaarneming verklaard worden dat stopzetten van de bemesting enkele weken voor bloei-inductie vaak betere resultaten geeft: door nutriëntengebrek ontstaat een lichte stress waardoor de plant gevoeliger wordt voor de bloei-behandeling.

Welk regelmechanisme precies bij bromelia's voorkomt is niet bekend (mogelijk is dit ook per soort verschillend) en ook niet zo belangrijk. Op basis van de literatuurgegevens lijken de problemen niet zozeer aan de ethyleenproductiekant te liggen (Bessler e.a., 1998: ACC-oxidase is niet limiterend) maar eerder aan de receptor kant (drempelwaarde, gevoeligheid).

Hoewel de mechanismen bij verschillende soorten dus mogelijk verschillen, zijn er tussen de soorten ook wel overeenkomsten in het bloei-inductie proces te vinden:

1. Als de plant bloeirijp is en de ethyleendrempel wordt overschreden, zal het bloemontwikkelingsprogramma van de plant in gang gezet worden en zal de plant een bloem gaan vormen. Dit is een alles-of-niets reactie: als de plant eenmaal dit proces in gang heeft gezet kan hij niet meer terug. De eindkwaliteit van de gevormde bloem hangt wel af van externe factoren (o.a. licht).
2. De inductiereactie zelf is een relatief snel proces. Stressethyleen, dat meestal binnen 2 uur weer is verdwenen, bleek in staat bloei te veroorzaken. Het lijkt er dus op dat het ethyleenniveau bij de apex slechts gedurende een kort aantal uren boven de drempelwaarde hoeft te stijgen om bloei te induceren. Een andere mogelijkheid bij een zo snel proces is dat een conformatie verandering van de receptor of verwijdering van remmers optreedt, waarbij mogelijk ook bladfactoren betrokken zijn. Eén van deze remmers zou bijvoorbeeld het auxineniveau in de apex kunnen zijn (zie § 3.5).
3. Lichte stress (bijv. van nutriënten) blijkt bevorderlijk voor het succes van de inductiebehandeling. Stress gaat vaak ook gepaard met een vertraging van de (vegetatieve) groei. Mogelijk dat juist de vertraging van de groei een verlaging van het auxinegehalte in het groeipunt veroorzaakt waardoor de faseovergang makkelijker plaatsvindt.

Toch is het bij bloeirijpe planten soms noodzakelijk om de inducerende behandeling te herhalen, omdat een eerste behandeling geen effect heeft gehad. Op grond van het voorafgaande zijn hiervoor verschillende redenen te bedenken.

- De drempelwaarde wordt niet overschreden. Acetyleen is bijv. 12500x minder effectief dan ethyleen. Als voor bloei-inductie een eigen ethyleenproductie van 25 nanoliter/uur/plant gedurende 4 uur nodig is, betekent dit dat er bij gebruik van acetyleen minstens 12500x zoveel nodig is. Wanneer de oplossingen niet zorgvuldig bereid zijn of toegediend worden, kunnen planten te weinig krijgen.
- Acetyleen of ethrel werken niet rechtstreeks, maar werken doordat ze de eigen ethyleenproductie van de plant stimuleren. Bij te lage stimulering of onvoldoende ethyleenproductie zal de drempelwaarde niet gehaald worden. Een aanwijzing voor deze theorie is de waarneming dat wanneer ACC (het substraat voor het EFE) wordt toegediend, vaak wel en bij lagere concentraties inductie optreedt. Een andere aanwijzing komt uit de praktijkervaring dat inductie met acetyleen of ethrel bij hoge lichtsommen vaak beter verloopt. Aangezien de eigen ethyleenproductie van de plant alleen in het licht plaatsvindt (zie 2.2.2), zou de werking van acetyleen best eens via de eigen ethyleensynthese weg

van de plant kunnen verlopen. Als er te weinig licht is, dan gebeurt dit te langzaam en is de benodigde ethyleen alweer verdwenen voordat het zijn werking heeft kunnen doen

- De apex is nog te sterk geremd, bijvoorbeeld doordat deze zich nog vroeg in de overgangsfase bevindt of de cellen nog niet competent zijn om generatieve celdelingen te ondergaan. Als dan toch al de ethyleenstimulus wordt gegeven zijn de apex-cellen nog niet gereed om het programma voor bloemontwikkeling te starten. Pas na verwijdering van de remmer kunnen de celdelingen optreden.

4.2 Mogelijkheden

Op basis van het voorafgaande mag duidelijk zijn dat er nog wel een aantal vragen zijn met betrekking tot induceerbaarheid van bloei en bloemontwikkeling bij bromelia's. Deze zijn zowel van praktische als wetenschappelijke aard.

Toch lijken er wel mogelijkheden te zijn voor een verbetering van de efficiëntie van de bloei-inductie behandelingen. Een optimale efficiëntie, zodat volstaan kan worden met een eenmalige behandeling, kan voor de teler diverse voordelen hebben. Allereerst minder arbeid doordat minder vaak begast moet worden. Doordat er in het geïnduceerde gewas geen zittenblijvers zijn, is er een betere ruimte benutting en hoeft tijdens de teelt niet gesorteerd te worden. Daarbij staan de teler op dit moment al een aantal instrumenten ter beschikking:

- Gezien het positieve effect van licht op de eigen ethyleenproductie van de plant zou het toepassen van assimilatiebelichting tijdens en direct na de bloeibehandelingen al verbetering kunnen geven, waarbij dan nog wel de minimaal benodigde intensiteit en duur bepaald zou moeten worden.
- Hetzelfde geldt voor de temperatuur. Er zijn voldoende aanwijzingen dat de temperatuur van het groeipunt tijdens de inductie niet lager mag worden dan 15-16°C.
- Wanneer de ethyleendrempel erg hoog blijkt te zijn, kan men overwegen om in plaats van acetyleen of ethrel, het effectievere ACC te gebruiken. ACC is weliswaar duurder, maar werkt in een ca. 5x lagere doses dan ethrel. Wel zal men dan voor het huidige sortiment eerst de optimale concentraties dienen vast te stellen.

Een andere manier om de bloei-inductie te verhogen is om alleen die planten te behandelen die ook werkelijk bloeirijp zijn. Dit kan door:

- de ongelijkheid in ontwikkelingsstadium tussen planten te verkleinen door (zo vroeg mogelijk) te sorteren,
- door meetparameters voor bloeibaarheid vast te stellen waarop gesorteerd kan worden. Voor sommige soorten lijken die er al te zijn (*Vriesea* – bladaantal >30, *Aechmea* - gewicht) maar dienen ze nog wel verder uitgewerkt te worden. Voor andere soorten zijn deze sorteercriteria er nog niet en zullen ze nog vastgesteld en ontwikkeld moeten worden.

Om een definitieve keuze te maken zal wel eerst een inventarisatie gemaakt moeten worden van de grootte van het probleem en de verwachte baten van een oplossing om de opbrengst voor de gewasgroep als geheel in te kunnen schatten.

Daarnaast is het wetenschappelijk zeer interessant om uit te zoeken welke regelmechanismen precies bij bromelia's voorkomen en hoe deze precies beïnvloed kunnen worden. Dit zou de praktijk aanvullende mogelijkheden geven, zowel om bloei te versnellen, maar ook om bloei te vertragen, waarmee het percentage voorbloei zou kunnen worden teruggedrongen. Echter, dit soort (middel)lange termijn onderzoek dat aan een universiteit moet plaatsvinden, vergt aanzienlijke investeringen bij een relatief onzekere uitkomst.

Geraadpleegde Bronnen

- Arnold Bik R (1976) – Quality in *Anthurium andreanum* and *Aechmea fasciata* grown in peat substrates as affected by nitrogen and potassium nutrition. *Acta Horticulturae* 64, 83-91.
- Bessler B, S Schmitgen, F Kühnemann, R Gäbler & W Urban (1998). Light-dependent production of ethylene in *Tillandsia usneoides* L. *Planta*, 205, 140 – 144.
- Black RJ & B Dehgan (1993) – Bromeliads. Circular 1090, Cooperative Extension Service University of Florida.
- Clark HE & KR Kerns (1942) – Control of flowering with phytohormones. *Science* 95, 536-537.
- Van Dijck R, MP de Proft, O Mekers & JA de Greef (1987) – Bloei regulatie bij *Bromeliaceae*. Mededeling van het Centrum voor de studie van de hormonale groeiregulatie bij planten.
- Maxwell K, JL Marrison, RM Leech, H, Griffiths & P Horton (1999) – Chloroplast acclimation in leaves of *Guzmania monostachia* in response to high light. *Plant Physiology* 121, 89-95.
- Mercier H & L Endres (1999) – Alteration of hormonal levels in a rootless epiphytic bromeliad in different phenological phases. *J. Plant Growth Regul* 18, 121 – 125.
- Min XJ & Bartholomew (1996) – Effect of plant growth regulators on ethylene production, 1-ACC oxidase activity and initiation of inflorescence development of pineapple. *J. Plant Growth Regul* 15, 121-128.
- Sloopweg C (2001) – Temperatuur en bloei bij bromelia. Literatuurstudie PPO Glas.
- Turnbull CGN, ER Sinclair, KL Anderson, RJ Nissen, AJ Shorter & TE Lanham (1999) – Routes of ethephon uptake in pineapple (*Ananas comosus*) and reasons for failure of flower induction. *J. Plant Growth Regul* 18, 145 - 152.
- Zimmer K (1964) – Untersuchungen über die “Blühreife” bei *Vriesea splendens* (Brongn) Lem ‘Major’ und die Entwicklung des Blütenstandes nach einer Azetylenbehandlung. *Gartenbauwissenschaft* 29, 447-456.
- Zimmer K (1965a) - Beeinflussung der Blüte bei Bromelien. *Gartenwelt* 65, 35-37.
- Zimmer K (1965b) - Beeinflussung der Blüte bei Bromelien. *Gartenwelt* 65, 56-58.
- Zimmer K (1968) – Über die Beeinflussung der Blütenbildung bei Bromeliaceae und ihre praktische Anwendung. *Gartenbauwissenschaft* 34, 87-93.
- Zimmer K (1974) – Zur Ethrel-Behandlung bei Bromelien. *Gartenwelt* 74, 201-202.
- Zimmer K. (1985) - Bromeliaceae. In: Handbook of flowering, Vol II, 78-81. Edited by A.H. Halevy, CRC Press.
- Zimmer K. (1986) – Bromelien: Botanik und Anzucht ausgewählter Arten. Verlag Paul Parey. ISBN 3-489-62024-0.