

De fysiologie van bloembollen

Henk Gude en Peter Knippels

Colofon

Auteurs

Henk Gude en Peter Knippels

Redactie

Kristal Tekst- en communicatiebureau, Marga Winnubst

Ontwerp en opmaak

Buro Gom, Jeroen Reith

Foto omslag

R. Faas, Greenity

Copyright

2019. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand of openbaar gemaakt worden in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, mechanisch of door fotokopieën, opname, of op enige andere manier, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Stichting Bollenacademie.

Voorwoord

Op tweede kerstdag in 1891 stond er een file van bollentelers voor een huis in Heemstede. In de vensterbank van de woonkamer stond een pot met bloeiende hyacinten. Verwondering en verbazing alom. Bloei met kerst was de heilige graal. Dat is wat consumenten wilden. Door het uitproberen van verschillende behandelingen kwam men erachter dat je de bollen kunt foppen. Je kunt de winter vervroegen en daarna de bollen laten denken dat het lente is. Garantie op kerstbloei was in de jaren erna het belangrijkste verkoopargument. Tegenwoordig worden bloembollen na de oogst ‘geprogrammeerd’ tot op de exacte dag waarop ze moeten bloeien.

Iedereen weet hoe bloembollen werken. Je stopt ze in de grond en een paar maanden later heb je bloemen. Het lijkt heel eenvoudig. Maar hoe werkt dat nou precies? Hoe weet een tulpenbol dat het lente is? En waarom bloeien ze soms ook niet? Voor veel mensen binnen en buiten de sector is een bloembol nog steeds een mysterieuze plant. Dat houdt het spannend, maar dat is soms ook frustrerend. Met meer kennis over de fysiologie van bloembollen – dus over hoe ze werken – zouden we beter kunnen veredelen, telen, bewaren, verhandelen en exporteren. Het mysterie verdwijnt, de magie blijft.

Stichting Bollenacademie is in 2016 gestart met het project Studiebol met financiering van Colland Arbeidsmarkt. In dit project wordt kennis vastgelegd en verspreid, gericht op zowel werkenden als studenten. Er zijn boeken uitgebracht over het telen van verschillende bolgewassen en over drie sectorbrede thema's: de bloembollenketen, ziekten & plagen en veredeling. *De fysiologie van bloembollen*, het boek dat u nu in handen heeft, is het vierde themaboek en het laatste boek uit de serie. Voor de totstandkoming van dit boek heeft Stichting Bollenacademie nauw samengewerkt met Wageningen University & Research met een financiële bijdrage van het ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit.

Veel mensen uit het vak hebben aan dit boek meegewerkt. Zonder anderen tekort te willen doen, wil ik daarvoor de volgende personen in het bijzonder bedanken: bijzonder hoogleraar Richard Immink voor het aandragen van de meest recente wetenschappelijke inzichten; Barry Looman voor de organisatie vanuit Wageningen University & Research; Dirk Jongkind voor zijn inhoudelijke commentaar; Marga Winnubst voor de redactie; Stan van Oers voor de begeleiding vanuit het project Studiebol; en natuurlijk de auteurs Henk Gude en Peter Knippels die hun fascinatie voor bloembollen op een aanstekelijke wijze hebben verwoord in dit boek.

André Hoogendijk, voorzitter Stichting Bollenacademie
Hillegom, augustus 2019

Stichting Bollenacademie

Stichting Bollenacademie is een samenwerkingsverband van bedrijfsleven, onderwijs, onderzoek en teeltadvies met als doelen een goed scholingsaanbod te realiseren voor studenten en werkenden, het reguliere bloembollenonderwijs verder te ontwikkelen en de instroom in het onderwijs en de deelname aan scholing voor werkenden in de sector te vergroten.

In het bestuur van Stichting Bollenacademie zijn de volgende partijen vertegenwoordigd: Koninklijke Algemeene Vereeniging voor Bloembollencultuur, Anthos, Clusius College, Wellantcollege en Wageningen University & Research. In de adviesraad van Stichting Bollenacademie zijn naast deze vijf partijen ook de volgende organisaties vertegenwoordigd: Aeres, CITAVERDE College, CNV Vakmensen, Delphy, FNV, HAS Hogeschool, Hogeschool Inholland, Hogeschool Van Hall Larenstein, LTO Nederland en Nordwin College.

Stichting Bollenacademie beheert een website met kennis en informatie over de bloembollensector, zie www.bollenacademie.nl. Op de website zijn ook de digitale cursussen en de boeken te vinden die in opdracht van Stichting Bollenacademie zijn ontwikkeld.

Inhoud

Voorwoord	3	4 Toegepaste fysiologie	51
1 Inleiding	5	4.1 Inleiding	51
2 Bolgewassen	9	4.2 Bewaring bloembollen algemeen	51
2.1 Inleiding	9	4.2.1 De invloed van klimaatfactoren op de bewaring	51
2.2 Typen bol-, knol- en wortelgewassen	9	4.2.2 Fysiologische processen tijdens de bewaring	53
2.3 De herkomstgebieden van bloembollen	11	4.2.3 Ethyleen in tulp	57
2.4 De opbouw van een bol	13	4.3 Gezondheid van bolgewassen tijdens de bewaring	66
2.5 De natuurlijke levenscyclus	15	4.4 Bewaring van tulpenbollen	66
2.5.1 Twee fasen	15	4.4.1 Bewaring van plantgoed	66
2.5.2 Tulp	16	4.4.2 Bewaring van leverbaar	69
2.5.3 Lelie	17	4.5 Bewaring van leliebollen	74
2.6 De teeltcyclus	17	4.5.1 Bewaring van plantgoed	74
2.6.1 Tulp	17	4.5.2 Bewaring van leverbaar	75
2.6.2 Lelie	18	4.6 Teeltfase	78
3 Fysiologische processen	19	4.7 Vermeerdering van bolgewassen	81
3.1 Inleiding	19	4.8 Broeien van bloembollen	83
3.2 De cel	19	4.8.1 Broeien van tulpen	83
3.3 Fotosynthese	21	4.8.2 Broeien van lelies	87
3.4 Ademhaling	24	4.8.3 Vaasleven	92
3.4.1 Glycolyse in het cytoplasma	24		
3.4.2 Citroenzuurcyclus in de mitochondriën	25		
3.4.3 Oxidatieve fosforylering in de mitochondriën	26		
3.4.4 Onttrekking van bouwstenen voor groei	27		
3.5 Van bouwstenen naar cel-bestanddelen en weefsels	28		
3.6 Groei en ontwikkeling	29		
3.7 Transport	30		
3.7.1 Korteafstandtransport	31		
3.7.2 Langeafstandtransport	32		
3.7.3 Verdeling van suikers over de onderdelen van de plant	33		
3.8 Geprogrammeerde ontwikkeling	36		
3.9 Plantenhormonen	39		
3.9.1 Werkingsmechanisme, geprogrammeerde ontwikkeling en omgevingsprikkel	39		
3.9.2 De belangrijkste groepen plantenhormonen	41		
3.9.3 Hormooneffecten in bolgewassen	46		
3.10 Groeilicht en stuurlicht	48		
		Verwijzingen naar websites voor meer informatie	94

Inleiding

Wat willen we bereiken met dit boek? We willen in begrijpelijke termen de ingewikkelde levensprocessen in bollen uiteenrafelen en toelichten. Kennis van de processen is immers een voorwaarde om ze te kunnen beïnvloeden.

In dit boek proberen we in de huid van een bolgewas te kruipen. Je moet eigenlijk denken als een bol(bloem): in welke fase van mijn ontwikkeling bevind ik mij? Wat is mijn volgende levensfase? Welke omstandigheden neem ik waar en heb ik de afgelopen tijd waargenomen? Welke invloed hebben die omstandigheden op de overgang naar de volgende fase? Welke processen moet ik aan- en uitzetten voor een soepele overgang naar die fase? Denk bijvoorbeeld aan een tulpenbol in de bewaring of in de kas die 'besluit' om zijn bloem te laten verdrogen. Of aan een leliebol die nog opgewonden is van oogst en verwerking en ingevroren wordt. Die bestraft dat met zwarte spruiten. De processen die daarbij een rol spelen zoals fotosynthese, hormonen en ademhaling worden daarbij uitgelegd.

Fysiologie van bolgewassen is de wetenschap of de kennis van de processen in de bloembol en in de bolbloem. Hoe groeit de plant en hoe verloopt de ontwikkeling van nieuwe bollen en bloemen? Door groei en ontwikkeling te bestuderen en de onderliggende processen te begrijpen, wordt het mogelijk om deze te beïnvloeden en dus de teelt en de broei van bollen te sturen.

De tulp en de lelie zijn gezien het geteeld areaal bollen en het aantal gebroeide stuks bolbloemen de belangrijkste bolgewassen. In dit boek behandelen we daarom de fysiologie van deze twee bolgewassen. De tulp als voorbeeld van een voorjaarsbloeiend bolgewas met een warme bewaarperiode en de lelie als voorbeeld van een zomerbloeiend bolgewas met de oogst en de bewaring bij lage temperaturen.

Bij een aantal onderwerpen staat een icoon: (👉). Dit icoon verwijst naar een internetadres waar meer informatie beschikbaar is. Achterin in het boek staan de details van de verwijzingen.

Bolgewassen

2.1 Inleiding

Bolgewassen kun je indelen in vier typen op basis van hun opslagorganen. In dit hoofdstuk beschrijven we eerst kort de vier typen, om vervolgens in te zoomen op het bolgewas, het onderwerp van dit boek. We beschrijven de herkomstgebieden, de natuurlijke groeicyclus en – in het kort – de teeltcyclus.

2.2 Typen bol-, knol- en wortelgewassen

Bollen

Een bol is een ondergronds opslagorgaan. Hij zit vol met reservestoffen, met name zetmeel. In het midden van de bol zit de centrale spruit, eromheen zitten vlezige bolschubben. Als de schubben aan elkaar zijn gegroeid en een ring rond de spruit vormen, dan noemen we dit rokken. Voorbeelden van bolgewassen met rokken zijn tulpen, narcissen en hyacinten. Als de boldelen niet aan elkaar zijn gegroeid, zoals bij lelies, dan noemen we ze schubben. De schubben of rokken en de spruit staan op een bolbodem. Soms zijn bollen omhuld door een huid, zoals bij tulpen, narcissen en hyacinten. Een leliebol heeft geen huid en wordt daarom wel een kale bol genoemd.



Figuur 2.1 Narcis is een voorbeeld van een bolgewas met rokken. (Foto: iBulb)



Figuur 2.2 Lelie is een voorbeeld van een bolgewas met schubben. (Foto: iBulb)

Je hebt eenjarige, tweejarige en meerjarige bollen:

- eenjarige bollen: deze bollen leven maar één seizoen. Na dit seizoen oogst je de nieuwe bollen. Bekende voorbeelden zijn bolvormende irissen en tulpen. De bol zelf is eenjarig, maar de knoppen (meristemen) ontwikkelen zich al in de moederbol. Aan het eind van het seizoen zijn de knoppen uitgegroeid tot bol, die in het volgende seizoen wordt geplant. De knoppen maken dus twee teeltseizoenen door;
- tweejarige bollen: deze bollen leven twee jaar en vormen in deze periode zijbollen. Een voorbeeld is *Galanthus*;
- meerjarige bollen: bij deze bollen worden vanuit het hart nieuwe schubben of rokken gevormd. In het midden zitten dus de jongste boldelen, aan de buitenkant de oudste. De bollen groeien in de loop van de jaren en worden 'dikker'. Voorbeelden zijn *Hippeastrum*, hyacint, narcis en lelie.

Knollen

Knollen zijn ondergronds groeiende verdikte stengels of wortels. Bij stengelknollen groeien de wortels uit aan de bovenzijde van de knol. Voorbeelden zijn krokus, gladiool en *Zantedeschia*. Bij wortelknollen groeien de wortels aan de onderzijde. Een knol is een massief orgaan met bovenop de knop of het oog. Soms is het er een, soms zijn het er meer. Dit oog loopt uit om een plant te vormen. De knol heeft alleen de functie van opslagorgaan van het reservevoedsel.

Vaak zit er om de knol een huid. Een knol met huid is minder gevoelig voor bewaaromstandigheden en kan goed bewaard worden. Bekende voorbeelden zijn gladiolen en krokussen. *Zantedeschia*-knollen hebben geen huid. Dit soort knollen noemen we ook wel kale knollen.

De meeste knollen zijn eenjarig. De vertegenwoordigers van de irisfamilie, waaronder krokus en gladiool, vormen op de oude knol een nieuwe knol en soms



Figuur 2.3 Gladiolenplanten met kralen. (Foto: iBulb)



Figuur 2.4 Krokus is een voorbeeld van een stengelknol. (Foto: iBulb)



Figuur 2.5 *Zantedeschia* is een knolgewas zonder beschermende huid. (Foto: iBulb)

ook nog een aantal kleine knolletjes: de zogenaamde kralen. Deze kralen kun je weer als uitgangsmateriaal gebruiken.

Verdikte wortels

Het bekendste voorbeeld van een gewas met verdikte wortels als opslagorgaan is de dahlia. Dahlias hebben geen knol, maar verdikte wortels die aan de onderkant van de stengel zitten. Op het stengeldeel boven de wortels zitten de ogen die uitlopen tot de bloeiende planten. In de praktijk worden de dahliawortels meestal knollen genoemd.

Wortelstokken

Een wortelstok of rhizoom is een ondergronds groeiende verdikte stengel met ogen of knoppen. De knoppen lopen uit en vormen zo de bovengrondse plant. Je kunt wortelstokken vermeerderen door ze in stukken te snijden, waarna de ogen op de wortelstok uitlopen en nieuwe planten vormen. Bekende wortelstokvormende planten zijn *Canna* (Indische rietlelie), *Iris germanica* (Germaanse Iris) en *Convallaria* (lelietje van dalen).



Figuur 2.6 *Canna* is een voorbeeld van een wortelstokgewas. (Foto: P. Knippels)

2.3 De herkomstgebieden van bloembollen

Bloembollen groeien in gebieden met een klimaat waarin gunstige en ongunstige perioden voor bovengrondse groei elkaar afwisselen. De ongunstige perioden zijn gekenmerkt door koude, of juist door droogte al dan niet in combinatie met warmte. De gunstige perioden, waarin de bovengrondse groei en bloei plaatsvindt, zijn over het algemeen relatief kort en worden gekenmerkt door mediterraan weer: temperaturen tussen 5 en 25°C met af en toe regenval.

Voorjaarsbloeiende bolgewassen

Verspreid over de hele wereld vind je bollengroei gebieden waarin het groeiseizoen wordt voorafgegaan door een koudeperiode. Zo komen tulpen met name uit landen als Kazachstan, Turkmenistan en China. Narcissen en hyacinten komen oorspronkelijk uit Zuid-Europa, met name uit Noord-Spanje en Zuid-Frankrijk. De meeste andere voorjaarsbloeiërs - dus andere dan tulpen, narcissen en hyacinten - komen uit de Balkanlanden, Turkije, Libanon en het noorden van Irak en Iran. Enkele komen uit de Verenigde Staten.

Koude betekent dat de temperatuur voor een langere periode onder de 5°C ligt. In gebieden met strenge winters, dat wil zeggen een langere periode met temperaturen onder het vriespunt en sneeuw, komen bolgewassen voor die direct na het invallen van de dooi uitgroeien en bloeien. Voorbeelden zijn *Eranthis* en sneeuwklokjes. Andere bolgewassen, zoals narcissen en hyacinten, groeien pas uit als de tempera-

tuur voldoende hoog is. Ze wachten na afloop van de ongunstige, koude periode dus nog even met uitlopen.

In het algemeen wordt de groei- en bloeiperiode van voorjaarsbloeiërs gevolgd door een periode van warmte en droogte.



Figuur 2.7 Sneeuwkllokje (*Galanthus elwesii*) bloeit direct na het invallen van de dooi in het Taurus-gebergte in Turkije. (Foto: P. Knippels)



Figuur 2.8 Narcissus tazetta groeit onder andere op het Griekse eiland Kreta. (Foto: P. Knippels)

Zomerbloeiende bolgewassen

Bolgewassen die in de zomer groeien en bloeien vind je in verschillende klimaat-zones. Het algemene kenmerk voor de groei- en bloeiperiode is een periode met temperaturen van 15 tot 25°C, met regenval. Het weer is mediterraan tot subtropisch. Deze periode kan voorafgegaan worden door een koude periode of juist door een droge periode. Deze droge periode kan koel of warm zijn.

Lelies en dahlia's zijn voorbeelden van zomerbloeiërs. Lelies komen van nature voor in Europa, China en in Noord-Amerika. Dahlia komt uit Mexico. De andere bekende zomerbloeiërs Zantedeschia, Eucomis, gladiool en Freesia komen uit Zuid-Afrika.



Figuur 2.9 Martagonlilie (*Lilium martagon*) in de Oostenrijkse Alpen. (Foto: P. Knippels)



Figuur 2.10 Eucomis comosa in de provincie Oost-Kaap (Zuid-Afrika). (Foto: P. Knippels)

Bij zomergroeiende bolgewassen vindt de aanleg van de bloem meestal plaats na de uitgroei van het gewas, soms tijdens de bewaring. Dit type bolgewassen stelt minder strenge eisen aan de condities tijdens de bewaring dan de voorjaarsbloeiërs. Maar ze stellen meer eisen aan de condities tijdens de bovengrondse groei- en bloeiperiode. Daarnaast duurt deze groei- en bloeiperiode langer dan bij de voorjaarsbloeiende bolgewassen.

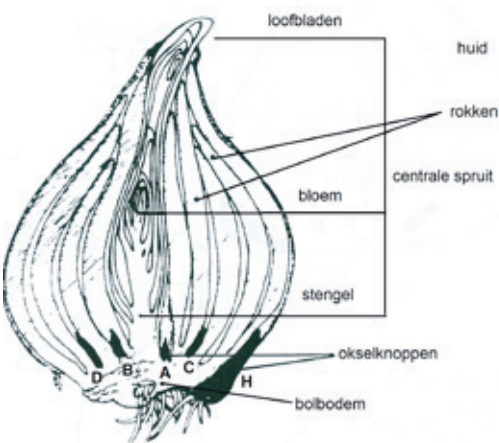
2.4 De opbouw van een bol

We zagen al dat een bol een ondergronds opslagorgaan is, vol met reservestoffen die de plant nodig heeft voor groei en bloei. In het midden zit de centrale spruit, oftewel het centrale groeipunt, eromheen de schubben of rokken. Rondom de centrale groeipunt zitten de bolrokken met daartussen, ingeplant op de bolbodem, de okselknoppen (meristemen). Uit de okselknoppen ontwikkelen zich op het veld dochterbollen en in de kas het bijblad.

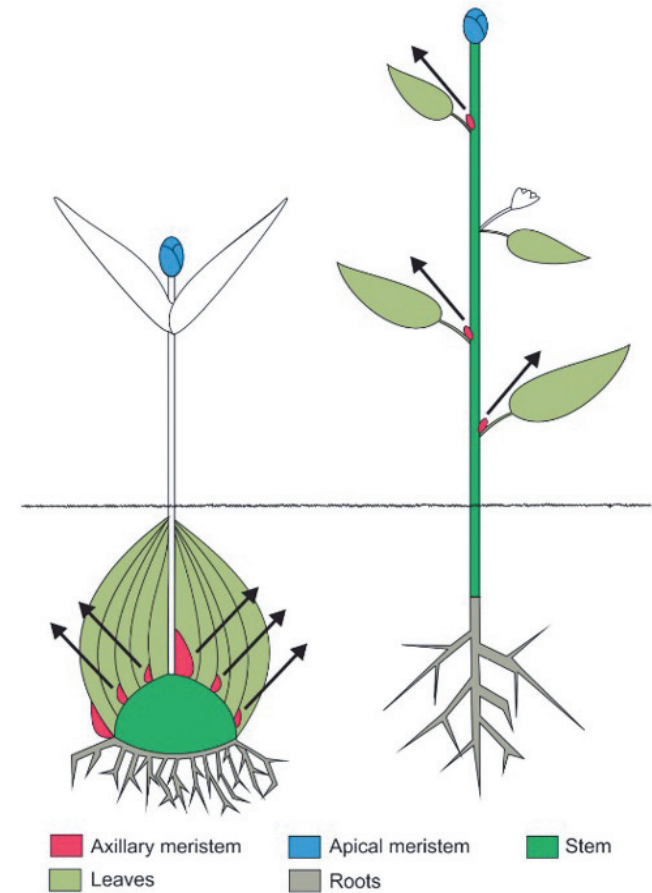
Opbouw van de tulpenbol

In de tulpenbol vind je alle onderdelen (organen) terug die je ook aan een gewone plant kunt vinden. Je kunt de bol zien als een inééngeschoven plant.

In figuur 2.12 is met kleuren aangegeven welk orgaan in de bol overeenkomt met welke organen van de plant met stengel en blad. Je ziet dat de bolrokken overeenkomen met de gewone bladeren van een plant. Vermoedelijk hebben de bolrokken zich in de loop van de evolutie ontwikkeld uit gewone bladeren. Op de buitenste bolrok van een tulpenbol kun je de huidmondjes nog zien zitten. Het centrale groeipunt in de bol komt overeen met de top van een gewone plant.



Figuur 2.11 Schematische doorsnede van een tulpenbol. De okselknoppen groeien uit tot nieuwe bollen.



Figuur 2.12 De tulpenbol heeft dezelfde organen als de plant. Ze zijn anders van vorm en hebben een andere naam.

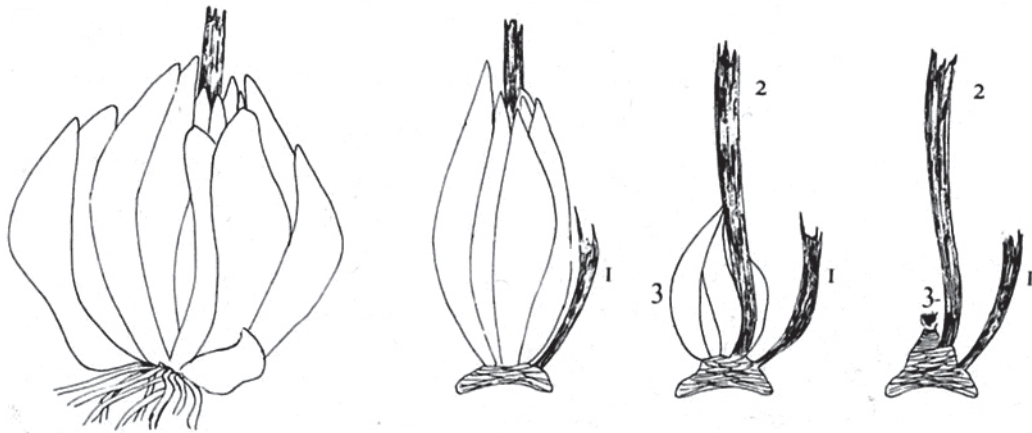
De bolbodem is als het ware de inééngeschoven stengel van de plant.

Een tulpenbol is dus eigenlijk een volledige plant, waarbij alle onderdelen er anders uitzien en anders genoemd worden.

stengel	is vergelijkbaar met	bolbodem
hoofdknop	is vergelijkbaar met	centrale spruit
okselknoppen	zijn vergelijkbaar met	okselknoppen
wortels	zijn vergelijkbaar met	wortelkrans
onderste blad	is vergelijkbaar met	bruine huid
overige bladeren	zijn vergelijkbaar met	rokken

Opbouw van de leliebol

Eerder zagen we al dat bij een leliebol de bolschubben niet aan elkaar zijn gegroeid zoals bij de tulp. De schubben zijn eigenlijk verdikte bladeren waarin reservevoedsel is opgeslagen. Ze liggen dakpansgewijs over elkaar en in het midden bevindt zich het groeipunt. Een leliebol heeft geen huid. In figuur 2.13 zie je de opbouw van de leliebol.



Figuur 2.13 De opbouw van een leliebol. Geheel links: de bol met een stukje van de bloemstengel (2). Van links naar rechts worden schubben verwijderd tot de bloemsteel van het vorige jaar (1) zichtbaar wordt, vervolgens de dochterbol (3), en ten slotte het groeipunt voor de schubben en bloemsteel in de dochterbol.

2.5 De natuurlijke levenscyclus

2.5.1 Twee fasen

De levenscyclus van bloembolgewassen kun je grofweg onderverdelen in een bol-groeifase en een plantontwikkeling- en bloeifase.

In de bolgroeifase transporteert de plant de suikers uit de fotosynthese naar de bol. In de bol worden de suikers omgezet in zetmeel en het zetmeel wordt opgeslagen. Na een periode van rustdoorbreking en bloemaanleg, start de plantontwikkeling en bloeifase. Nu wordt het zetmeel in de bol weer gesplitst in suikers. Deze suikers worden naar de plant getransporteerd en dienen daar als bron van energie en bouwstenen voor de bloembestanddelen. Vervolgens neemt de fotosynthese in het groene blad de rol van suikerleverancier over.

2.5.2 Tulp

De natuurlijke levenscyclus van de tulp begint, net als bij de meeste andere planten, bij een kiemend zaadje. Het kiemplantje vormt een wortel en een blaadje. Dit eerste blaadje noemen we de zaadlob. De meeste bolgewassen horen tot de éénzaadlobbigen. Na het eerste groeiseizoen sterft het blaadje af en is er een bolletje ontstaan op het grensvlak van zaadlob en wortel.

In het volgende voorjaar loopt het bolletje uit met een iets groter blaadje en ontstaat er een groter bolletje. In de volgende twee seizoenen ontstaan uit ieder bolletje meer en grotere bollen. Na drie of vier jaar zijn de bollen groot genoeg om een bloem te produceren. De bollen produceren dan een stengel met daaraan drie of vier bladeren en een bloemknop aan het eind van de stengel.



Figuur 2.14 De ontwikkeling bij tulp van een zaailing tot een bloeiende tulp. Vanaf het tweede jaar heeft de bol een zinker. In het vierde jaar bloeit deze tulp, maar hij heeft nog een zinker. Dat duidt erop dat de bol nog niet helemaal volwassen is. (Foto: Utrecht Universiteit en Wageningen University & Research)

Tulpenbollen die al langere tijd in het wild of in de tuin in de grond overblijven, zitten altijd op een flinke diepte, tot wel 20 tot 30 cm. Als een zaadje aan de oppervlakte kiemt, hoe kan het dan dat een grotere bol zo diep onder de grond zit? De bol maakt gedurende de eerste drie groeiseizoenen zogenaamde zinkers. Dat zijn wortelstok-

achtige uitlopers die verticaal in de richting van de zwaartekracht groeien. Aan het uiteinde van een zinker zit een nieuw bolletje. Het lijkt dus alsof de bol zich de grond intrekt. De zinkers groeien zo'n acht tot tien cm in de richting van de zwaartekracht, dus de grond in. Na drie of vier jaar is de bol dan op 20-30 cm diepte aanbeland.

De tulp komt van nature voor in de bergachtige gebieden van Irak, Iran en de Kaukasus-landen. Dat zijn gebieden met droge en warme zomers en zeer koude winters met sneeuw. Een bol met een bruine huid is een goede overlevingsstructuur voor een gewas dat onder dergelijke extreme weersomstandigheden en jaargetijden groeit.

Het is goed je af en toe te realiseren waar de tulp oorspronkelijk vandaan komt. In de zomer kan de bol, voorzien van de bruine huid tegen een stootje. Figuurlijk dan, want stoten betekent schade. Aan de andere kant is het ook goed om te beseffen dat bloembollen van nature nooit boven de grond komen. Elke bol die niet in de grond zit, is dus gestrest en daarmee gevoeliger voor ziekten en voor kwaliteitsverlies.

2.5.3 Lelie

De natuurlijke levenscyclus van de lelie begint net als bij de tulp bij een kiemend zaadje. Het kiemplantje vormt een wortel en een blaadje: de zaadlob. Na het eerste groeiseizoen sterft het blaadje af en is er een bolletje ontstaan op het grensvlak van zaadlob en wortel.

In de volgende zomer loopt het bolletje uit met een iets groter blaadje en ontstaat er een groter bolletje. In de volgende twee seizoenen ontstaat uit ieder bolletje een grotere bol. In deze jaren maakt de plant ook een steel met bladeren in plaats van slechts één of enkele bladeren. Na drie of vier jaar zijn de bollen groot genoeg om een bloem te produceren aan het eind van de stengel.



Figuur 2.15 Zaaddoos van lelie met zaden. (Foto: iBulb)

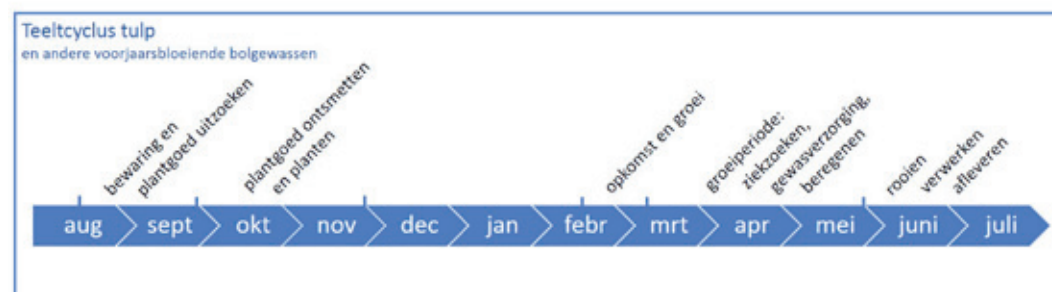
Net als de tulpenbol komt een leliebol van nature nooit boven de grond. Elke bol die niet in de grond zit, ondervindt dus stress en is daarmee gevoeliger voor ziekten en voor kwaliteitsverlies.

2.6 De teeltcyclus

2.6.1 Tulp

De tulpenteler start een teeltcyclus met kleinere bolmaten, het plantgoed. Dat plantgoed teelt hij zelf of koopt hij aan bij een veredelaar of een collega-tulpenteler.

Het plantgoed wordt in oktober-november geplant, waarna de bollen binnen enkele weken bewortelen en de spruit zich langzaam strekt. In het voorjaar komt de spruit boven. Bij kleinere bolmaten produceert de bol één blad. Dat blad komt niet tussen de bolrokken vandaan, maar vormt één geheel met de buitenste bolrok. Dit type bol/plant wordt een éénblader genoemd. Eénbladers vormen geen bloem. De bollen die deze éénbladers voortbrengen noemen we peren. Bloeiende planten worden gekopt voor een betere bolopbrengst. Na de oogst worden de bollen gedroogd, gepeld en gesorteerd. De kleinere bolmaten, het plantgoed, worden bewaard tot het planten, de start van een nieuwe teeltcyclus. Grotere bolmaten, die een bloem produceren (het leverbaar), worden bewaard en ondergaan een temperatuurbehandeling, de zogenaamde preparatie. De temperatuurbehandeling bepaalt het moment van bloei, de plantlengte en de trekduur. Meer hierover in hoofdstuk 4.



Figuur 2.16 De teeltcyclus van tulpen in de tijd.

2.6.2 Lelie

De lelieteler start een teeltcyclus met kleinere bolmaten of weefselkweekbolletjes. Dit uitgangsmateriaal teelt hij zelf of koopt hij aan bij een veredelaar of een collega-teler. Het plantgoed wordt in maart-mei geplant, waarna de bollen binnen enkele weken bewortelen en de spruit zich langzaam strekt. In het late voorjaar komt de spruit boven. Bloeiende planten worden gekopt voor een betere bolopbrengst. De bollen worden in het najaar geoogst, gespoeld, gedroogd en gesorteerd. Het plantgoed wordt bewaard bij temperaturen dicht bij 0°C tot het planten. Leverbaar wordt bewaard bij temperaturen onder 0°C voor jaarrond bloemproductie. Meer hierover in hoofdstuk 4.



Figuur 2.17 De teeltcyclus van lelies in de tijd.

Fysiologische processen

3.1 Inleiding

In de basis is de groei en ontwikkeling voor ieder type plant gelijk. Je start met een zaadje dat kiemt. Het zaadje vormt een kiemplantje dat zich in één of meerdere jaren ontwikkelt tot een bloeiende plant met bladeren, wortels en een stengel. Het doel van de bloei is de vorming van zaden. Hiermee is de cyclus rond en begint het proces opnieuw. Bij bloembollen zie je hetzelfde proces, maar hier hebben we te maken met een extra orgaan dat onderdeel is van groei en ontwikkeling: de bol of knol.

In dit hoofdstuk beschrijven we de voor bloembollen belangrijkste fysiologische processen. Planten hebben de unieke eigenschap dat ze hun eigen voedsel kunnen maken. Uit zonlicht, water en lucht produceren ze zelf energie en bouwstenen om te groeien. Die 'productie' gebeurt in een reeks chemische processen in de cellen. Deze processen beschrijven we in paragraaf 3.2 tot en met 3.5. De plant gebruikt de geproduceerde energie en bouwstenen om te groeien. Die processen worden beschreven in paragraaf 3.6 tot en met 3.10. Je moet de processen begrijpen, voordat je erop kunt ingrijpen en de groei kunt sturen. Het ingrijpen en sturen komt aan de orde in hoofdstuk 4.

3.2 De cel

Planten zijn opgebouwd uit organen: wortels, stengel, bladeren en bloem. Bolgewassen hebben in aanvulling hierop een opslagorgaan: de bol. Al deze organen zijn opgebouwd uit verschillende weefsels, die op hun beurt weer bestaan uit cellen. Deze cellen zijn 0,01 tot 0,1 millimeter groot.

Om elke cel zit een stevig omhulsel: de celwand. Deze celwand bestaat uit cellulosevezels en is volledig doordringbaar voor water en de daarin opgeloste stoffen.

Tussen de celwand en de celinhoud zit de celmembraan. Die kun je het best vergelijken met een dunne jas. De celmembraan is niet zonder meer doordringbaar. Wel voor water: water kan vrijelijk door de membraan heen en weer bewegen. Maar dat geldt niet altijd voor de opgeloste stoffen. Soms gaan stoffen er vanzelf doorheen, maar soms is er sprake van 'actief transport': de cel moet er energie in steken om bepaalde stoffen door de membraan heen te helpen.

De celmembraan is ook belangrijk in de communicatie met de buitenwereld. In de membraan zitten allerlei receptoren (zintuigen). Die registreren omgevingsprikkel, zoals licht, signaalstoffen van allerlei micro-organismen of gasvormige hormonen/groeiregulators. Een voorbeeld van zo'n gasvormig hormoon is ethyleen. Als zo'n prikkel binnenkomt, reageert de cel bijvoorbeeld door een proces in gang te zetten of stop te zetten.

Een celmembraan kan defect raken of gaan lekken, bijvoorbeeld door veroudering of blootstelling aan extreme omstandigheden zoals te hoge of te lage temperaturen. In dat geval raken de celwanden doordrenkt van vocht. Het weefsel gaat er dan glazig uitzien. Je ziet dit bijvoorbeeld bij vorstbeschadiging van bol- of wortelweefsel, of bij blad- of stengelkiep bij tulpen. Een lichte membraanbeschadiging kan de plant zelf herstellen. Een voorbeeld hiervan is de glazigheid in leliestengels die in aanleg veroorzaakt is door waterschade.

De celinhoud (cytoplasma) bestaat uit een vloeistof (cytosol). In die vloeistof zitten alle enzymen die nodig zijn voor alle synthese- en afbraakprocessen. Daarnaast bevat het cytoplasma een hele reeks organellen.

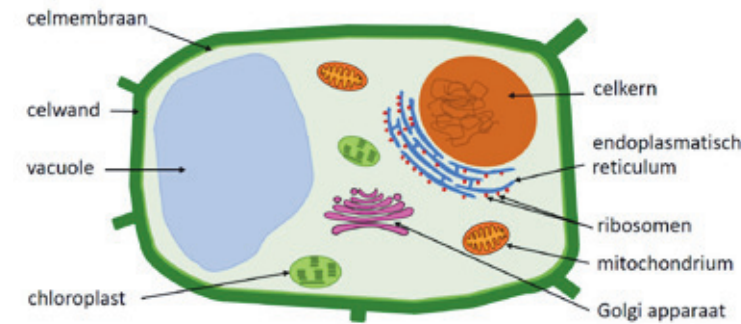
Celorganellen zijn kleine organen, omsloten door een membraan, met allemaal een eigen, speciale functie. Het zijn eigenlijk mini-fabriekjes.

In cellen van groene plantdelen zitten bladgroenkorrels of chloroplasten. Dit zijn de speciale organen of organellen die verantwoordelijk zijn voor die unieke eigenschap van planten: fotosynthese. Fotosynthese is het omzetten van zonne-energie in chemische energie. In paragraaf 3.3 gaan we verder in op dit proces.

In bolgewassen komt een variant van de chloroplast voor: de amyloplast. Dit zijn door een membraan omsloten zetmeelkorrels. Bloembollen bestaan voor het grootste deel uit zetmeelkorrels. Je kunt dit ook zien: het witte poeder dat op een wond van een bol overblijft na het opdrogen van het vocht (celsap) is zetmeel.

De energiehuishouding van de cellen wordt verzorgd door mitochondriën. In de mitochondriën wordt de energie geproduceerd die nodig is voor de aanmaak van stoffen, onderhoud en celdelingen. Die energie is vastgelegd in ATP.

In de celkern ligt de erfelijke informatie van de plant opgeslagen in de vorm van DNA in de chromosomen. Afhankelijk van de ontwikkelingsfase waarin de cel zich bevindt, worden specifieke genen actief. Deze genen worden afgelezen tot RNA en dat RNA wordt op zijn beurt afgelezen door de ribosomen bij de productie van eiwitten. Dit proces lichten we verder toe in paragraaf 3.8.



Figuur 3.1 Schematische weergave plantencel met inhoud. (Afbeelding: S. van Oers)

Het endoplasmatisch reticulum is een buizenstelsel waarin de eiwitten worden opgeslagen en getransporteerd door de cel. Op het oppervlak van het endoplasmatisch reticulum liggen de ribosomen waar de eiwitsynthese plaatsvindt. Net als het endoplasmatisch reticulum is het Golgi apparaat een membraansysteem. Er worden stoffen in blaasjes opgeslagen en getransporteerd naar andere cellen. Op deze manier worden onder andere hormonen getransporteerd. De vacuole is een opslagorgaan. Het geeft stevigheid aan de plantencel door de aanwezigheid van zouten die water aantrekken. De vacuole wordt onder invloed van het water opgeblazen totdat de hele celinhoud klem komt te zitten tegen de stugge celwand. Dit noemen we turgor of celspanning.



3.3 Fotosynthese

Planten hebben de unieke eigenschap dat ze hun eigen voedsel kunnen maken. Behalve algen en sommige bacteriën is er verder geen groep levende organismen die dit kan. Planten vormen daarmee de basis, het begin van alle leven op aarde.

Productie van suikers

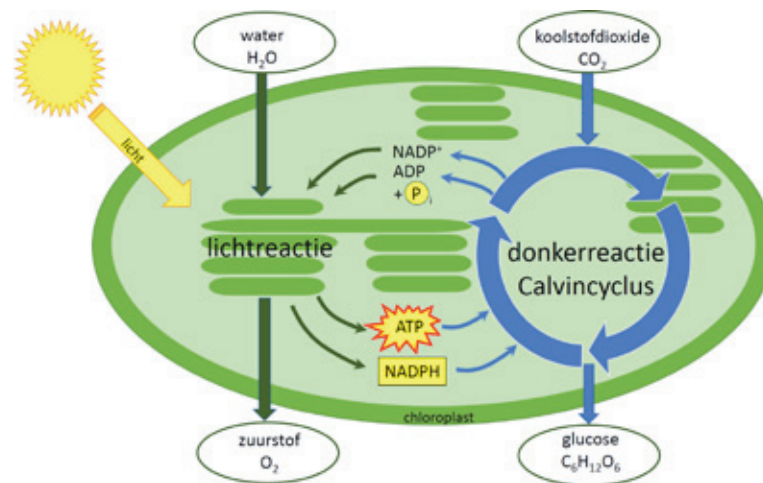
Planten produceren hun voedsel in de vorm van enkelvoudige suikers. Ze doen dit met behulp van energie uit zonlicht, koolzuurgas (CO_2) uit de lucht en water uit de bodem. De kleine, simpele moleculen van water en koolzuurgas worden samengesmolten tot een meer ingewikkeld molecuul: suiker. De energie die nodig is voor dit chemisch proces komt uit het zonlicht. Je kunt dus zeggen dat de plant energie uit de zon vastlegt in suiker.

Je kunt de suiker vergelijken met de benzine die je in de tank van je auto doet. De benzine levert via verbranding in de motor de energie die nodig is om je auto te laten rijden. Deze vergelijking is nog toepasselijker, als je bedenkt dat benzine wordt gewonnen uit aardolie. En die aardolie is op zijn beurt honderden miljoenen jaren geleden gevormd in de fotosynthese van de planten die toen leefden.

De fotosynthese vindt plaats in de chloroplasten oftewel de bladgroenkorrels die in de cellen van de groene delen van de plant zitten. In deze chloroplasten zit een ingewikkeld membraansysteem met in deze membranen het chlorofyl. Dit chlorofyl vangt het zonlicht op en geeft de energie door aan een aantal eiwitten en pigmenten.

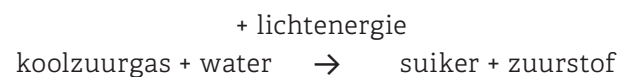
De fotosynthese bestaat uit twee deelprocessen (zie figuur 3.2):

- **lichtreactie**
De lichtreactie is het deelproces waarbij zonlicht wordt opgevangen en wordt omgezet in twee energierijke verbindingen: ATP en NADPH. Bij dit eerste deelproces wordt ook water gesplitst, waarbij zuurstof vrijkomt. De plant kan de energie uit het zonlicht niet rechtstreeks gebruiken. Het gebruik loopt via het ATP en NADPH. Deze twee verbindingen gebruikt de plant voor de productie van suiker;
- **donkerreactie**
Het tweede deelproces is de zogenaamde donkerreactie. In deze stap vindt de daadwerkelijke vorming van suiker plaats. Met behulp van de energie uit ATP en NADPH wordt koolzuurgas vastgelegd en via een aantal tussenstappen omgezet in suiker. De officiële naam van de donkerreactie is Calvin Benson Cyclus.

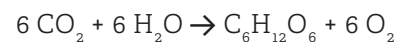


Figuur 3.2 De fotosynthese schematisch uitgelegd, met links de lichtreactie en rechts de donkerreactie. (Afbeelding: S. van Oers)

De netto-reactie van deze twee deelprocessen is:



De chemische formule van deze reactie is:



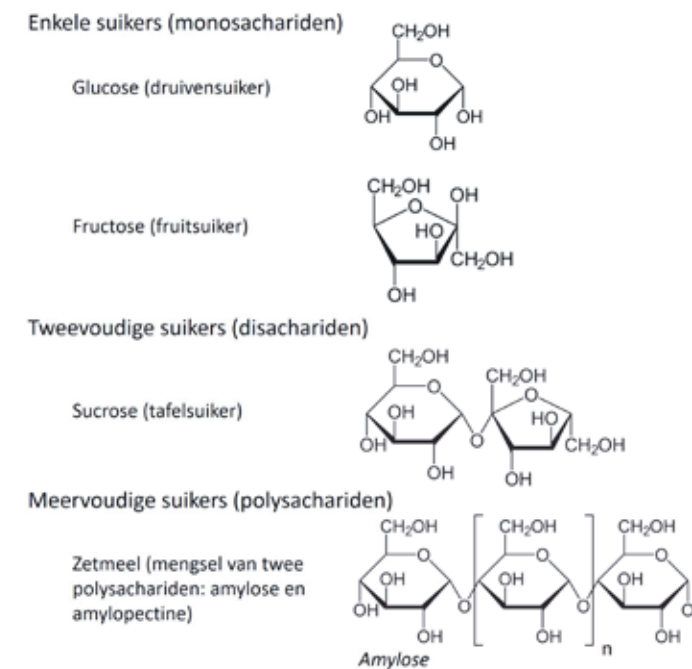
6 moleculen koolzuurgas + 6 moleculen water $\rightarrow$ 1 molecuul suiker en 6 moleculen zuurstof

Transport van suikers

De fotosynthese gaat door zolang er licht is. De plant kan de fotosynthese niet uitzetten en blijft suiker produceren, in de vorm van de enkelvoudige suikers glucose en fructose. Om te voorkomen dat er een ophoping van suiker plaatsvindt, en de plant

zou ontploffen, voert het blad de suiker af. De suiker wordt op andere plaatsen in de plant gebruikt voor groei en onderhoud of tijdelijk opgeslagen.

Voor het transport van suiker naar andere delen van de plant voegt de plant eerst twee enkelvoudige suikers, een molecuul glucose en een molecuul fructose, samen tot sucrose of sacharose. Dit is de suiker die je in de koffie of thee doet. De sucrose wordt getransporteerd naar de diverse plaatsen in de plant, de zogenaamde sinks, waar groei plaatsvindt en onderhoud uitgevoerd wordt. Dat transport verloopt via het floëem. In paragraaf 3.7 gaan we verder in op het floëem en de werking. Daar beschrijven we ook de fysiologische achtergrond van deze sinks.



Figuur 3.3 Enkelvoudige en meervoudige suikers. De hoekpunten van de ringstructuren worden gevormd door C-atomen, O = een zuurstofatoom, H = een waterstofatoom.

Opslag

Als de plant meer suiker maakt dan hij op alle plekken gebruikt, dan slaat de plant de suiker tijdelijk op. Deze tijdelijke opslag gebeurt op de plek waar de suiker gemaakt is: in de chloroplasten. Het alternatief is dat de plant de suiker naar andere delen met opslagcapaciteit vervoert, zoals de stengel. Bij bolgewassen gaat de sucrose, met name na de bloei, naar de dochterbollen.

Dat opslaan gebeurt niet in de vorm van sucrose. Te veel sucrose in het celsap zou namelijk osmotische problemen veroorzaken: het eerder genoemde ontploffingsgevaar. De in het celsap opgeloste stoffen trekken immers water aan, door het membraam heen. Om dit te voorkomen vormt de plant de suiker die hij moet opslaan eerst



om tot langgerekte moleculen: zetmeel. (Zie figuur 3.3.) Een cel die zetmeel bevat, heeft een lagere concentratie opgeloste stoffen dan een cel die een vergelijkbare hoeveelheid enkelvoudige suikers of sucrose zou bevatten.

3.4 Ademhaling

Bij de fotosynthese heeft de plant energie vastgelegd in suikers. Maar een plant groeit ook en pleegt onderhoud en daarvoor is energie nodig. Die energie haalt de plant uit de suikers.

Ademhaling wordt ook wel de aerobe dissimilatie genoemd. Aeroob betekent met zuurstof, dissimilatie betekent uiteenvallen. Bij de ademhaling van mens en dier denken we vooral aan het inademen van lucht (zuurstof) en het uitademen van CO_2 (koolzuurgas, kooldioxide). Planten hebben geen longen. Bij planten wordt met ademhaling meestal celademhaling bedoeld: het complete proces van afbraak ('verbranding') van suikers (tot CO_2) tot en met de zuurstofopname in het proces van oxidatieve fosforylering: energieproductie in de mitochondriën. Hieronder beschrijven we de genoemde processen, eerst kort en daarna uitgebreider.

Planten kunnen de geproduceerde glucose en fructose niet rechtstreeks gebruiken als bouwstenen voor groei. Bovendien hebben ze voor groei energie nodig. Om die energie en bouwstenen te verkrijgen, breekt de plant de suikers weer af. Dat gebeurt in twee processen: de glycolyse (in het cytoplasma) en de Krebs- of citroenzuurcyclus (in de mitochondriën). In paragraaf 3.4.1 en 3.4.2 gaan we meer gedetailleerd in op deze processen.

Tijdens de suikerafbraak worden energie (in de vorm van elektronen) en waterstofionen (H^+) overgedragen op respectievelijk ADP en NAD. Daardoor ontstaan twee nieuwe chemische verbindingen: ATP en NADH. De plant kan de energie in ATP rechtstreeks gebruiken voor energievragende processen.

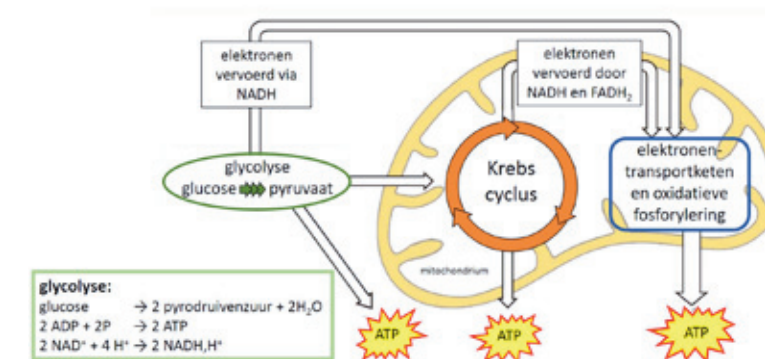
De NADH wordt ook weer verder verwerkt: de waterstofionen (en daarbij behorende elektronen) uit NADH worden in de ademhalingsketen in een reeks stappen overgedragen op zuurstof. Dat proces vindt plaats in de mitochondriën. Bij die overdracht komt nog veel meer energie vrij in de vorm van ATP. Dit proces noemen we oxidatieve fosforylering. In paragraaf 3.4.3 gaan we er dieper op in.

3.4.1 Glycolyse in het cytoplasma

We hebben gezien dat de plant sucrose (de transportsuiker) transporteert vanuit een blad waar fotosynthese plaatsvond of vanuit de bol naar de plek waar groei en/of onderhoud nodig is. Daar aangekomen wordt de sucrose weer opgesplitst in glucose en fructose. Maar glucose en fructose zijn niet direct bruikbaar: de plant moet de suikers eerst afbreken tot bruikbare stoffen en energie. Dat gebeurt in het cytoplasma van de cel in een proces genaamd glycolyse. Tijdens de glycolyse worden deze enkelvoudige suikers met 6 C-atomen in een aantal reacties opgesplitst in 2 kleinere

moleculen met 3 C-atomen. Die kleinere moleculen worden vervolgens omgezet in pyrodruivenzuur, eveneens met 3 C-atomen. Bij dit opsplitsen en omzetten komen energie (elektronen) en waterstofionen vrij. Die worden overgedragen op de chemische verbindingen ADP en NAD. Dat leidt tot de vorming van ATP en NADH. Eerder zagen we al dat ATP een energierijke verbinding is die de plant kan gebruiken voor groei en onderhoud.

Het resultaat van glycolyse is dat er uit één molecuul glucose 2 moleculen pyrodruivenzuur, 2 ATP en 2 NADH ontstaan.



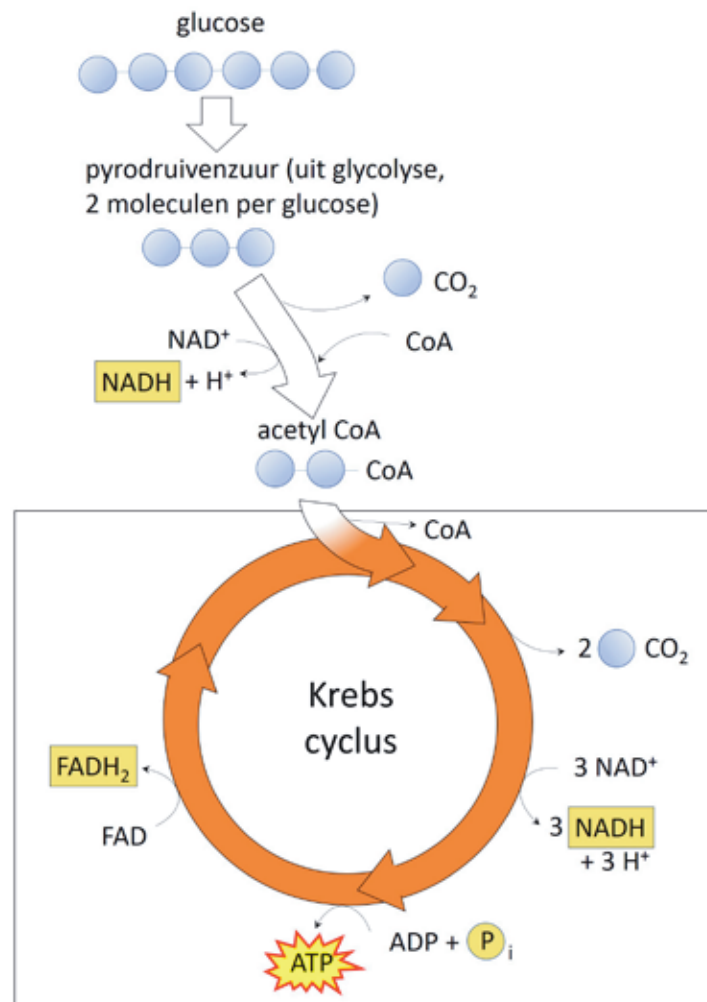
Figuur 3.4 De glycolyse in het cytoplasma, gevolgd door de Krebs-cyclus (= citroenzuurcyclus) en oxidatieve fosforylering in de mitochondriën. (Afbeelding: S. van Oers)

3.4.2 Citroenzuurcyclus in de mitochondriën

Tijdens de glycolyse in het cytoplasma is pyrodruivenzuur (met 3 C-atomen) geproduceerd. De plant transporteert dit pyrodruivenzuur naar de mitochondriën. Daar vindt eerst een afsplitsing plaats van een C-atoom (als CO_2). Wat overblijft is een stof genaamd Acetyl-CoA met 2 C-atomen. Die stof wordt in de citroenzuurcyclus, ook bekend als de Krebs-cyclus, verder afgebroken. Hierbij wordt één molecuul NADH gevormd (2 per afgebroken glucosemodule). Het Acetyl-CoA, met 2 C-atomen, reageert met de stof oxaalazijnzuur met 4 C-atomen tot citroenzuur met 6 C-atomen. De citroenzuurcyclus dankt hier zijn naam aan. Het citroenzuur wordt in een aantal stappen weer afgebroken tot oxaalazijnzuur, dat weer reageert met de volgende Acetyl-CoA. We hebben dus te maken met een afbraakcyclus die steeds opnieuw van voor af aan begint. (Zie figuur 3.5.) Wat levert die cyclus op? Tijdens de afbraak van citroenzuur tot oxaalazijnzuur worden 2 C-atomen afgesplitst, die als CO_2 vrijkomen. En er wordt waterstof met de daarbij behorende elektronen overgedragen op NAD en FAD. Daarbij ontstaan de energierijke verbindingen NADH en FADH₂ (vergelijkbaar met NADH). Ook wordt ATP gevormd. Per cyclus worden uit één molecuul pyrodruivenzuur 3 NADH, 1 FADH₂ en 1 ATP gevormd.

Tussenstand: in de glycolyse en citroenzuurcyclus wordt uit 1 molecuul glucose geproduceerd: 4 ATP, 10 NADH en 2 FADH₂.

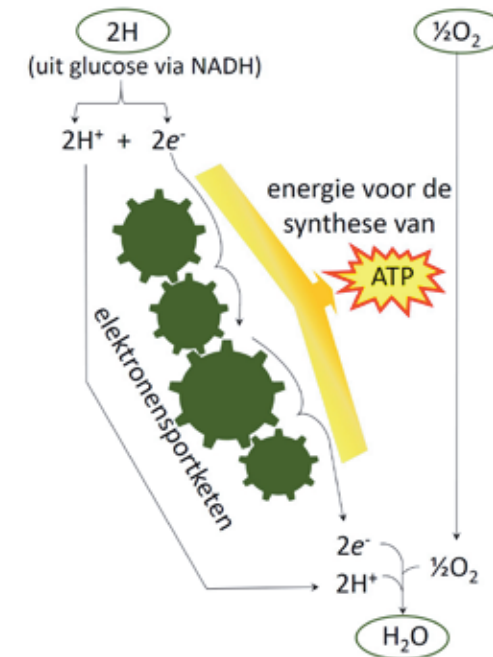
Ondertussen zijn van het glucosemolecuul nog slechts CO_2 en water over. Eén molecuul glucose levert 6 moleculen CO_2 en 6 H_2O .



Figuur 3.5 De citroenzuurcyclus, oftewel de Krebs-cyclus.
(Afbeelding: S. van Oers)

3.4.3 Oxidatieve fosforylering in de mitochondriën

De citroenzuurcyclus heeft NADH en FADH_2 opgeleverd. De elektronen (en H^+ -ionen) in NADH en FADH_2 worden stapsgewijs overgedragen op zuurstof. Hierbij ontstaat water. Dit proces wordt oxidatieve fosforylering genoemd. Tijdens deze geleidelijke elektronenoverdracht komt energie vrij en die wordt vastgelegd in ATP: aan ADP wordt een fosfaatgroep toegevoegd en er ontstaat ATP. Met andere woorden: ADP wordt gefosforyleerd waardoor er ATP ontstaat. Per NADH - en FADH_2 -molecuul wordt zo 3 ATP gevormd.



Figuur 3.6 De oxidatieve fosforylering.
(Afbeelding: S. van Oers)

Eindstand: Per molecuul glucose ontstaan dus dankzij glycolyse, citroenzuurcyclus en oxidatieve fosforylering 38 moleculen ATP. Samengevat:



3.4.4 Onttrekking van bouwstenen voor groei

In de uitleg van de ademhaling in de vorige paragrafen ligt het accent vooral op de energieproductie. Als alle glucose volledig wordt afgebroken, levert dat de plant 38 moleculen ATP op per afgebroken molecuul. Die ATP levert energie die de plant rechtstreeks kan gebruiken voor groei. Maar voor groei heeft de plant ook bouwstenen nodig. Hoe zit het dan met de levering van bouwstenen? Welnu, tijdens de afbraak van de suiker onttrekt de plant allerlei intermediairs ('tussenproducten') aan het proces om als bouwstenen te dienen. De maximale energieproductie van 38 ATP wordt dan ook lang niet altijd gehaald.

De plant gebruikt de volgende tussenproducten uit de glycolyse en citroenzuurcyclus voor de biosynthese (productie) van nieuwe plantbestanddelen.

Uit de glycolyse:

- Eén van de eenvoudige suikers met 6 C-atomen (glucose of fructose) wordt omgezet in ribose (met 5 C-atomen). Ribose is een belangrijke bouwsteen voor nucleïnezuren (DNA en RNA).

- Eén van de afbraakproducten met 3 C-atomen wordt niet omgezet in pyrodruivenzuur, maar wordt gebruikt voor de productie van glycerol. Glycerol is de 'ruggengraat' van veel vetten.
- Pyrodruivenzuur wordt niet alleen verwerkt in de citroenzuurcyclus, maar ook gebruikt voor de productie van aminozuren, de bouwstenen van eiwitten.

Uit de citroenzuurcyclus:

- Acetyl-CoA is de basisbouwsteen voor vetzuren, een belangrijk onderdeel van vetten.
- Oxaalazijnzuur en 3 andere tussenproducten uit de citroenzuurcyclus worden door samenvoegen met een ammonium-ion (NH_4^+) omgezet in verschillende aminozuren: de bouwstenen van eiwitten.

3.5 Van bouwstenen naar celbestanddelen en weefsels

De plant heeft dus nu energie geproduceerd en alle bouwstenen die hij nodig heeft voor zijn groei en ontwikkeling. Alle celbestanddelen en weefsels waaruit hij bestaat kan hij hiermee produceren.

Planten bestaan voornamelijk uit:

- koolhydraten (koolwaterstoffen)
De koolwaterstoffen zijn afkomstig van suikers uit de fotosynthese of uit zetmeel in de bol. Het zetmeel heeft een functie als opslag voor later benodigde energie en bouwstenen. De celwanden bestaan uit cellulose, die voor het grootste deel uit koolwaterstoffen bestaan;
- eiwitten
De belangrijkste eiwitten in de plant zijn de enzymen. Dit zijn stoffen die een specifieke reactie sneller laten verlopen (katalyseren). Daarnaast vormen eiwitten een belangrijk bestanddeel van membranen. Deze membranen zitten om de celinhoud en alle organellen in het cytoplasma heen. Sommige planten, zoals peulvruchten, slaan eiwit op in hun zaden als reservevoedsel;
- vetten
Vetten vormen het belangrijkste bestanddeel van de membranen. Sommige planten slaan vetten op in hun zaden als reservevoedsel;
- nucleïnezuren
DNA en RNA zijn nucleïnezuren, dus erg belangrijk voor de codering van de planteneigenschappen. De ruggengraat van DNA en RNA bestaat uit ringvormige suikers met 5 C-atomen. Die worden in een speciale biosyntheseroute gevormd (de pentosefosfaatroute). Dit wordt niet verder behandeld.

De plant produceert dus eiwitten en vetten uit de tussenproducten van de glycolyse en de citroenzuurcyclus. Omgekeerd kan hij eiwitten en vetten ook weer 'verbranden' voor de productie van energie: daarvoor worden de vetten afgebroken tot vetzuren en glycerol. De vetzuren worden weer afgebroken tot Acetyl-CoA (startpunt citroenzuurcyclus). Eiwitten worden afgebroken tot aminozuren, die eveneens weer

worden afgebroken tot Acetyl-CoA. Het Acetyl-CoA wordt in de citroenzuurcyclus afgebroken, waarbij energie in de vorm van ATP, NADH en FADH_2 vrijkomt.

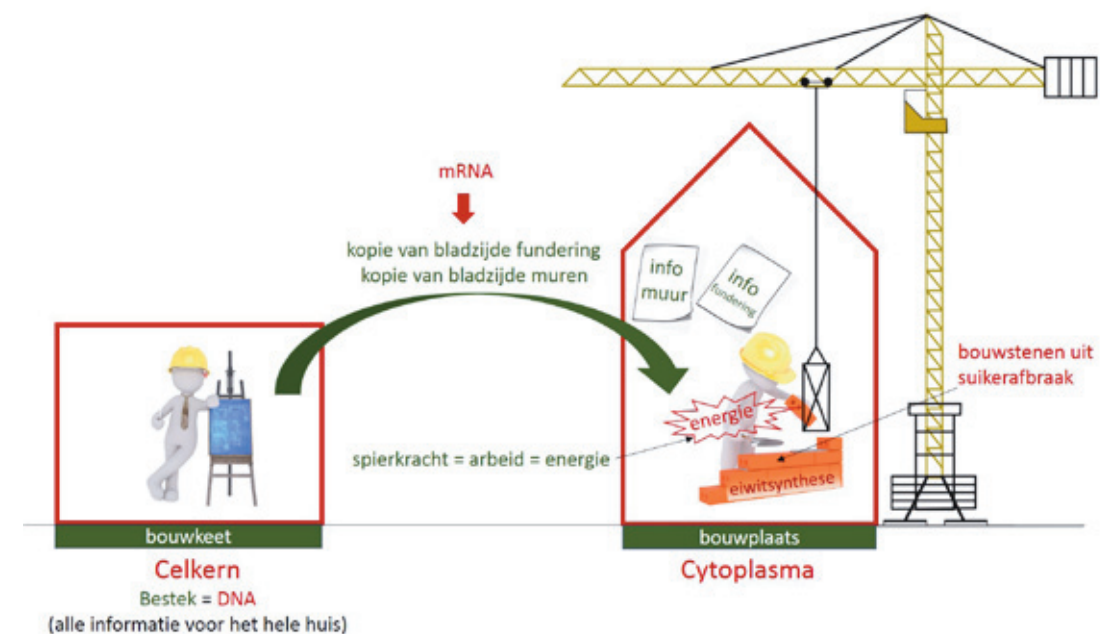
3.6 Groei en ontwikkeling

We hebben in de vorige paragrafen gezien hoe de plant in zijn bladeren het zonlicht gebruikt voor de productie van suikers en vervolgens deze suikers gebruikt voor de levering van energie en bouwstenen ten behoeve van groei en ontwikkeling.

Als we kijken naar de ontwikkeling van een plant zien we eigenlijk twee processen door elkaar heen:

- groei, dat wil zeggen een toename in de hoeveelheid plantmateriaal (biomassa);
- ontwikkeling, waarbij de plant van vorm verandert en meristemen (de groeipunten) uitgroeien tot verschillende celtypen, weefsels of organen (stengel, wortel, blad, bloem). Dit wordt ook wel differentiatie genoemd.

Om te kunnen groeien hebben planten energie en bouwstenen nodig. Vergelijk het maar met het bouwen van een huis: de bouwstenen, in dit geval letterlijk, worden met behulp van energie (arbeid, machines) in elkaar gezet. Hoe dat gebeurt, is als het ware voorgeprogrammeerd, zeg maar vastgelegd als in een bouwtekening. In paragraaf 3.8 gaan we verder in op deze 'geprogrammeerde ontwikkeling'.



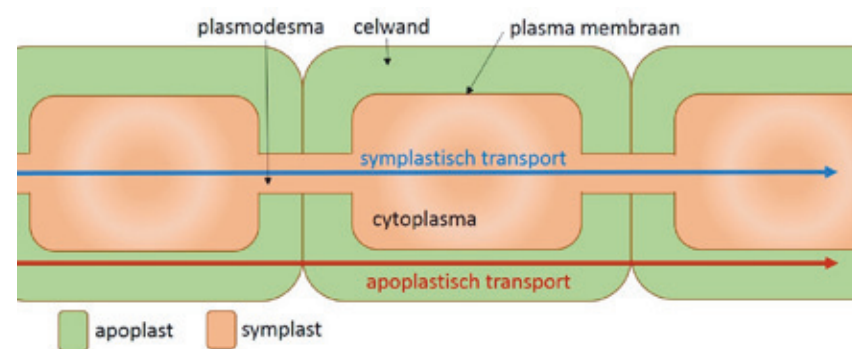
Figuur 3.7 De ontwikkeling van planten is vergelijkbaar met het bouwen van een huis. De ontwikkeling van organen vindt plaats met behulp van bouwstenen en energie aan de hand van een 'bouwtekening'. (Afbeelding: S. van Oers)

Het unieke van bloembolgewassen zoals tulp, narcis en hyacint is dat er in de bloem-productiefase vaak nauwelijks sprake is van een toename in biomassa. We zien een groeiende plant (stengel, blad, bloem), maar als we kijken naar de totale hoeveelheid biomassa, het drooggewicht, van de plant inclusief de bol en de wortels dan blijkt dat die bijna niet toeneemt. De biomassa van de plant neemt evenveel toe als die van de bol afneemt. We hebben hier dus niet te maken met groei, maar met een herverdeling van biomassa. In het licht is er natuurlijk altijd wél sprake van enige netto-productie van biomassa afkomstig uit de fotosynthese. In het donker is de herverdeling van biomassa in genoemde bolgewassen nog duidelijker: er wordt een plant gevormd, weliswaar bleek en slap, maar vrijwel net zo zwaar als een in licht geproduceerde plant. In dat geval komt alle biomassa en energie uit de bol.

3.7 Transport

Voor groei en ontwikkeling moet de plant water, voedingselementen en suiker transporteren van de plek waar ze binnenkomen of geproduceerd worden naar de plekken waar ze nodig zijn. Bij het transport van water en opgeloste stoffen (voedingselementen en suiker) kun je onderscheid maken tussen korteaafstandtransport van cel tot cel en langeafstandtransport door de hele plant heen.

De opbouw van de plant speelt een belangrijke rol in het transport. Het cytoplasma van alle cellen in de plant is met elkaar verbonden door middel van zogenaamde plasmodesmata. Dit zijn kanaaltjes van de ene naar de andere cel door de celwanden heen. Daardoor is het cytoplasma aan weerszijden van de kanaaltjes met elkaar verbonden. Dit geheel van verbonden cytoplasma, het levende deel van de plant, noemen we de symplast.



Figuur 3.8 Schematische voorstelling van de symplast en de apoplast. (Afbeelding: S. van Oers)

Ook de celwanden, een dode, vezelige en sponsachtige structuur die door de levende celinhoud buiten de celmembraan is afgezet, zijn in de hele plant met elkaar verbonden. Het geheel van dode celwanden en (eveneens dode) xyleemvaten noemen we samen de apoplast. Water en opgeloste stoffen kunnen zich vrijelijk bewegen door de apoplast. De plant beslist of stoffen uit de apoplast de symplast in mogen of niet, dus of de membraan de stoffen doorlaat of niet.

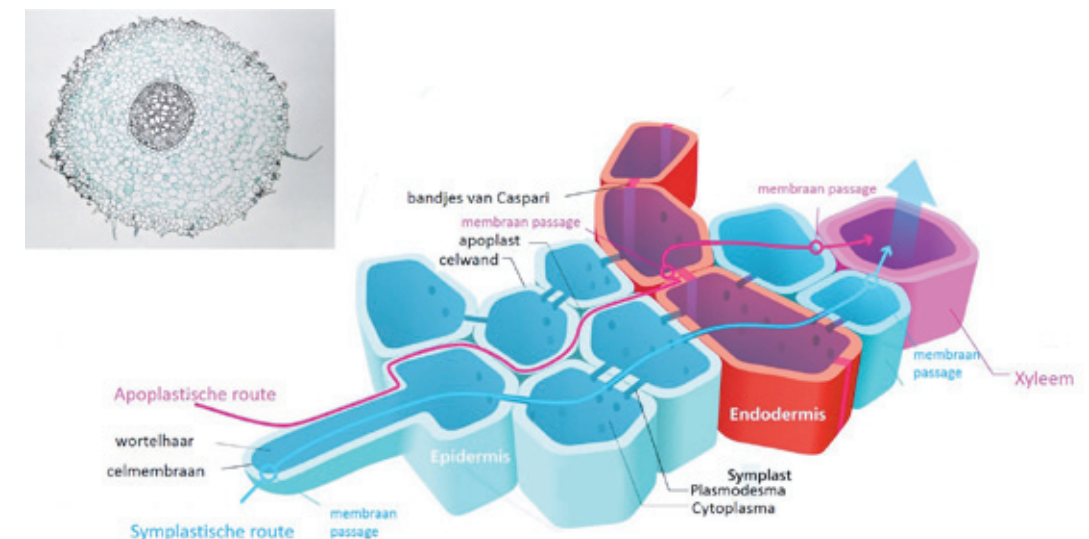
3.7.1 Korteaafstandtransport

Bij het korteaafstandtransport, het transport van cel tot cel, zijn er drie processen actief:

- diffusie;
- 'gefaciliteerde' (vergemakkelijkte) diffusie;
- actief transport.

Diffusie

Alle stoffen in oplossing bewegen zich vanzelf in de richting van een plaats waar de concentratie van die stoffen lager is. Opgeloste stoffen in het wortelmilieu hebben de neiging om zich via het water in de apoplast door de plant te verspreiden (de rode lijn in figuur 3.9). Voordat de opgeloste stoffen de xyleemvaten in het midden van de wortel bereiken, moeten ze echter de centrale cilinder passeren. De celwanden van die centrale cilinder zijn verkurkt (de 'bandjes van Caspari'). De stoffen kunnen daar niet doorheen en worden gedwongen om een celmembraan over te steken en via het cytoplasma en de plasmodesmata (het symplast) verder te 'reizen' naar de centrale cilinder. In de centrale cilinder worden de stoffen weer afgegeven aan de apoplast en de xyleemvaten.



Figuur 3.9 Dwarsdoorsnede van een wortel in 3D. Rode lijn: de apoplastische route van water en opgeloste stoffen door de celwanden en het xyleem. Blauwe lijn: de symplastische route via de plasmodesmata door het cytoplasma. (Bron: Kelvinsong [CC BY-SA 3.0 (<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>)])

Inzet: Dwarsdoorsnede van een leliewortel, met in het midden de centrale cilinder, omgeven door de endodermis. (Bron: A. Fayette en M.S. Reynolds)

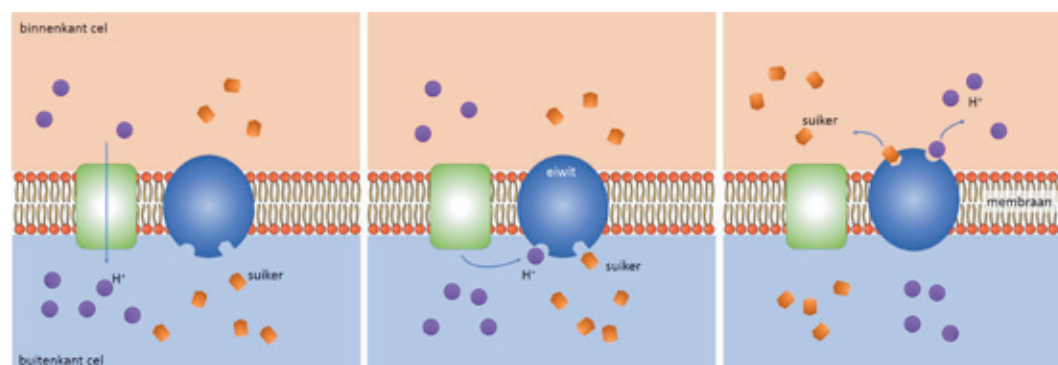
Gefaciliteerde diffusie

In de membraan bevinden zich transport-eiwitten. Dit zijn eiwitten die stoffen letterlijk over de membraan heen helpen. Dat doen ze door kanaaltjes te vormen waar de stoffen zich doorheen kunnen bewegen. Of ze binden stoffen aan zich aan de kant

met de hogere concentratie en geven de stoffen weer af aan de kant met de lagere concentratie. Beide vormen van diffusie kosten geen energie.

Actief transport

Specifieke transport-eiwitten in de membraan zetten één bepaalde stof over de membraan ten koste van energie (ATP). Een enzym zet eerst waterstofionen (H^+) over de membraan, een proces dat ATP kost. Aan de kant met de hogere waterstof-ionenconcentratie bindt het transporteiwit zowel een waterstofion als de stof die over de membraan gezet moet worden. Het eiwit 'klapt om' in de membraan en geeft aan de andere kant het waterstofion en de getransporteerde stof af. (Zie figuur 3.10.) Voorbeelden van stoffen die via actief transport over de membraan gezet worden zijn sucrose en het nitraat-ion (NO_3^-).



Figuur 3.10 Actief suikertransport over de membraan. Met behulp van ATP worden H^+ -ionen tegen de gradiënt in over de membraan gezet. Een H^+ -ion bindt tegelijk met een sucrose molecuul aan het transporteiwit, dat vervolgens omklapt in de membraan en de H^+ en de suiker aan de andere kant van de membraan weer afgeeft. (Afbeelding: S. van Oers)

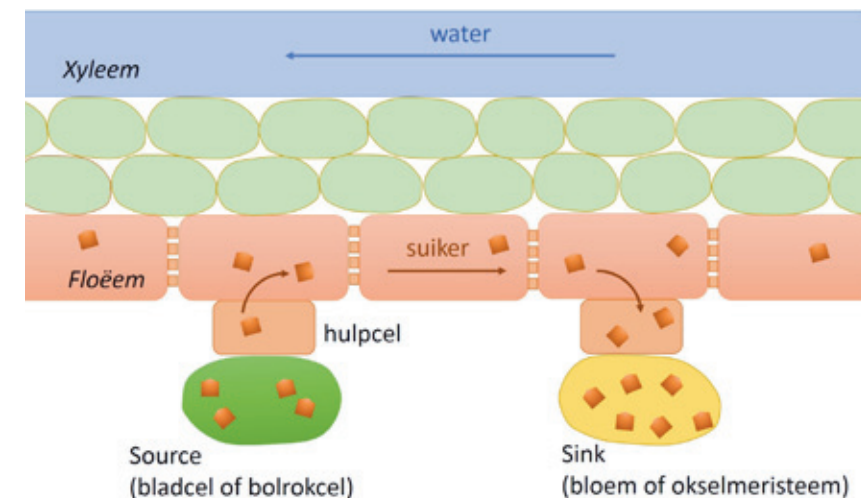
3.7.2 Langeafstandtransport

De plant transporteert water en opgeloste zouten van de wortel naar de bovengrondse delen van de plant, 'de sapstroom'. Daarvoor beschikt hij over holle buizen met dode celwanden eromheen: het xyleem (ook wel houtvaten genoemd; zie figuur 3.9). Die buizen lopen vanuit de wortel door de hele plant heen. Het transport loopt alléén van beneden naar boven.

De intensiteit van de sapstroom wordt bepaald door de transpiratie, de hoeveelheid water die de plant verdampt, en door de beschikbaarheid van water bij de wortels. Hoeveel water er beschikbaar is bij de wortels hangt mede af van de hoeveelheid opgeloste zouten in het wortelmilieu (de EC, elektrische geleidbaarheid, Engels: Electric Conductivity). Hogere zoutconcentraties in het wortelmilieu houden het water vast. Pas als de zoutconcentraties in de wortelcellen hoger zijn dan die in de grond eromheen, zal er netto water de plant in beweging. Het xyleemtransport kost geen energie.

De plant transporteert ook suikers over grote afstanden. Dat gebeurt via aaneengeschaalde, langwerpige, cellen, het floëem (ook wel zeefvaten genoemd). De floëem-

cellen zijn levende cellen, maar ze bevatten geen celkern of organellen. Typerend zijn de verbindingen tussen de cellen waarin zich gaatjes bevinden, vandaar de naam zeefvaten. (Zie figuur 3.11.) Het transport via het floëem kan zowel van boven naar beneden als van beneden naar boven lopen en kost energie.



Figuur 3.11 Schematische voorstelling van lange afstandtransportvaten: xyleem en floëem. Links het laden van het floëem met suikers uit de source via een hulpcel. Rechts het ontladen van het floëem richting de sink. (Afbeelding: S. van Oers)

Suikers die geproduceerd worden in de fotosynthese of vrijkomen bij de splitsing van zetmeel in de bol worden via hulpcellen in het floëem geladen. Dat gebeurt met behulp van het in de vorige paragraaf beschreven actieve transport. Via het floëem worden ze getransporteerd naar hun bestemming (de 'sinks'). Daar worden ze weer via actief transport naar hulpcellen en hun bestemming overgedragen. (Zie figuur 3.11.) Binnen één zeefvat beweegt de suiker via diffusie in de richting van de lagere concentratie. De mate van floëem-ontlading bepaalt hoe hard er aan de suikers getrokken wordt (de sink-sterkte).

3.7.3 Verdeling van suikers over de onderdelen van de plant

De suiker gaat van de plek waar het beschikbaar komt uit fotosynthese in het blad of uit het zetmeel in de bol, naar de plek waar het gebruikt wordt voor groei en ontwikkeling. De plek waar het beschikbaar komt, noemen we de source (de bron). De plek waar het naar toe gaat, noemen we de sink oftewel bestemming. (Sink betekent letterlijk 'afvoerputje'.) Eenzelfde orgaan kan in de ene fase van de ontwikkeling een source zijn en in een andere fase een sink. Een voorbeeld is de bol. Na het planten is de bol de belangrijkste source. Na het koppen op het veld is de bol in ontwikkeling de belangrijkste sink.

Soms gaat de suikerstroom gelijktijdig naar verschillende onderdelen toe en kunnen de sources niet voldoende leveren voor alle onderdelen: de plant moet de suikers dan verdelen. In het Engels noemen we deze verdeling de Carbon Partitioning, letter-

lijk: koolstofverdeling. Een andere Engelse term die hierbij vaak wordt gebruikt is 'source-sink-relationship', letterlijk vertaald de relatie tussen de bron van de suikers, de source, en de bestemming van de suikers, de sink.

Deze suikerverdeling wordt bepaald door de mate waarin de verschillende onderdelen van de plant aan de suikers trekken. In de plantenfysiologie noemen we dit de sink-sterkte, oftewel de kracht van de bestemming; als het ware de zuigkracht. Hoe groter de sink-sterkte, des te groter de portie van de totaal beschikbare hoeveelheid suiker die naar een plantenonderdeel gaat. De sink-sterkte wordt bepaald door de intensiteit waarmee het floëem bij de sink ontladen wordt. Hoe sneller de suiker aan het floëem onttrokken wordt, des te harder wordt er aan getrokken.

De sink-sterkte van organen en het proces van de suikerverdeling is een in het DNA van de plant geprogrammeerde ontwikkeling. Zo hebben wortels die worden aangelegd een bepaalde sink-sterkte, net als bijvoorbeeld de bladeren die na de rustperiode uitgroeien. (We beschrijven deze geprogrammeerde ontwikkeling in meer detail in paragraaf 3.8.) De sink-sterkte van een orgaan of plantenonderdeel hangt echter ook af van de omstandigheden. Zo kunnen we de sink-sterkte van bloemen in ontwikkeling stimuleren met behulp van speciale lichtkleuren of door het toedienen van plantenhormonen of groeiregulatoren.

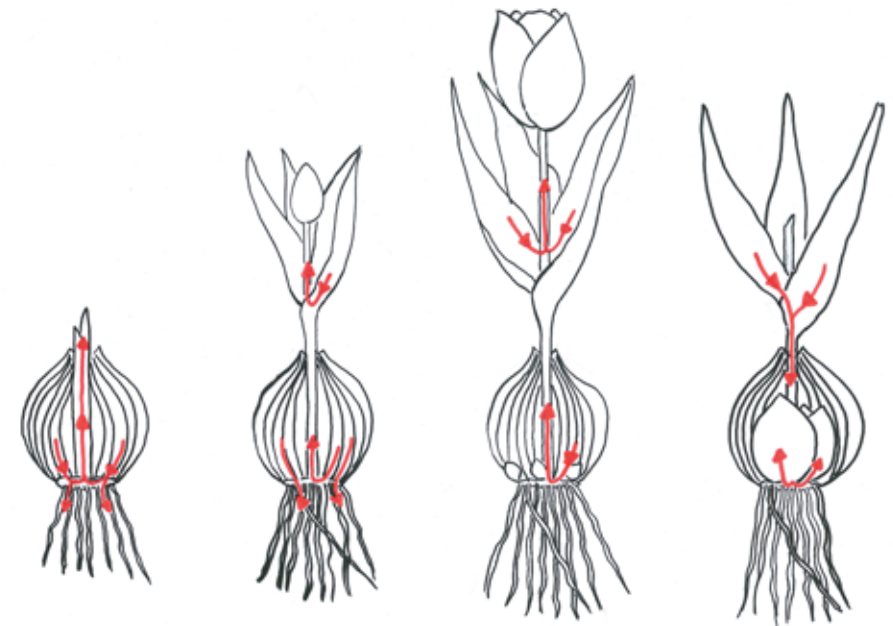
Ook bij mensen en dieren wordt de vraag en aanbod van suikers, bijvoorbeeld uit vetopslag, gereguleerd. Bij zoogdieren is sprake van communicatie tussen de bron en de bestemming via zenuwen. Planten hebben geen zenuwstelsel. Toch vindt er communicatie plaats tussen bron en bestemming. Als de bestemming harder gaat trekken aan de suikers, dan moet de bron meer gaan leveren. Deze communicatie wordt geregeld door hormonen. Het hormoon cytokinine zorgt voor het harder trekken aan suikers bij de bestemming, terwijl het hormoon gibberellinezuur verantwoordelijk is voor de splitsing van zetmeel in de bol, waardoor de suikers bij de source beschikbaar komen.

Suikerverdeling in bloembollen

Bloembollen zijn tijdens de teeltfase gevuld met zetmeel. Na het planten wordt het zetmeel in de bolrokken/schubben weer gesplitst in suikers. Sucrose is de transportsuiker.

In de bol ontwikkelen zich bijna gelijktijdig twee organen: de spruit en de wortels. De sink-sterkte van deze organen zorgt ervoor dat aan de suikers in de bolrokken wordt getrokken. Via de bolbodem worden de suikers getransporteerd van de bolrokken/schubben naar de wortels en de spruit. De bolbodem lijkt dan misschien een onbeduidend, vormloos weefsel, het is in werkelijkheid een belangrijk onderdeel van de plant! Het is een kruispunt van transportprocessen. De bolrokken zijn in deze fase gedurende langere tijd de source, de bron waaruit suikers voortkomen uit zetmeel.

Als de wortels eenmaal volgroeid zijn, wordt de spruit de belangrijkste sink. Als de spruit boven de grond komt, ontvouwt het blad zich en komt de fotosynthese in de spruit op gang. Hiermee wordt de spruit ook een source.



Figuur 3.12 De tulp en de suikerstromen in verschillende stadia. (Afbeelding: A. van Leeuwen)

De stengel, de bladeren en, bij grotere bolmaten, de bloem fungeren als sink. De zich ontwikkelende bladeren kunnen dus gelijktijdig source en sink zijn. In de oksels tussen de bolrokken/schubben komt de ontwikkeling van de okselmestemen, de dochterbollen, op gang.

De bloem is tijdens zijn ontwikkeling de belangrijkste sink. Het bloeiproces kost namelijk erg veel energie en bouwstenen. Als de bloem niet wordt gekopt, dan wordt het proces van zaadvorming doorgezet. Dit vraagt nog meer energie in de vorm van suikers en dat gaat ten koste van de bolvorming. Dit illustreert goed de concurrentie tussen organen. Tijdens de bloei gaat de meeste energie naar de bloem. De stengel en de bladeren zijn volledig ontwikkeld en vragen alleen wat onderhoudsenergie. De dochterbollen trekken wel wat suikers naar zich toe, maar ze ontwikkelen zich heel langzaam.



Figuur 3.13 De tulpenbloemen worden gekopt. De energie (suiker) uit de fotosynthese gaat nu geheel naar de dochterbollen. (Foto: iBulb)

Zodra de plant is gekopt, valt de trekkracht van de bloem weg. Het merendeel van de suikers gaat nu naar de dochterbollen. We zien de bolvorming na het koppen van de bloemen snel toenemen. Dit is niet alleen een kwestie van het wegvallen van een sink. De hormoonhuishouding speelt hierin ook een belangrijke rol. Het hormoon cytokinine vertelt de dochterbollen om harder aan de suiker te gaan trekken door stimulering van de floëemontlading.

3.8 Geprogrammeerde ontwikkeling

In hoofdstuk 2 is beschreven dat bloembollen een ontwikkeling doormaken: van zaad tot afsterven. Planten gaan niet per ongeluk dood. Afsterven is een actief proces dat onderdeel is van de ontwikkeling, het is de laatste ontwikkelingsstap. Het programma van deze ontwikkeling ligt als een bouwtekening vast in het DNA van de planten, inclusief de keuzemomenten van de planten in die ontwikkeling. Zoals de aannemer begint met de pagina's van de fundering, vervolgens die van de muren enzovoorts, zo werkt de plant een geprogrammeerde reeks van ontwikkelingsprocessen af door steeds nieuwe genen af te lezen en de genen die horen bij processen die niet meer nodig zijn 'uit te zetten'. Eenmaal uitgezet, zijn ze niet meer af te lezen.

In de fase van de zaadkieming zijn bijvoorbeeld genen actief die betrokken zijn bij wortelvorming en vorming van de zaadlob, het eerste blad. Als de plant aan het eind van zijn leven is gekomen, meestal na de bloei en de zaadvormingsfase, worden genen actief die de plant laten afsterven. In de zaadkiemingsfase moeten de afstervingsgenen niet actief worden en in de afstervingsfase heeft het geen zin om wortelvormingsgenen actief te laten zijn.

DNA → RNA → eiwitsynthese: de machinerie voor geprogrammeerde ontwikkeling

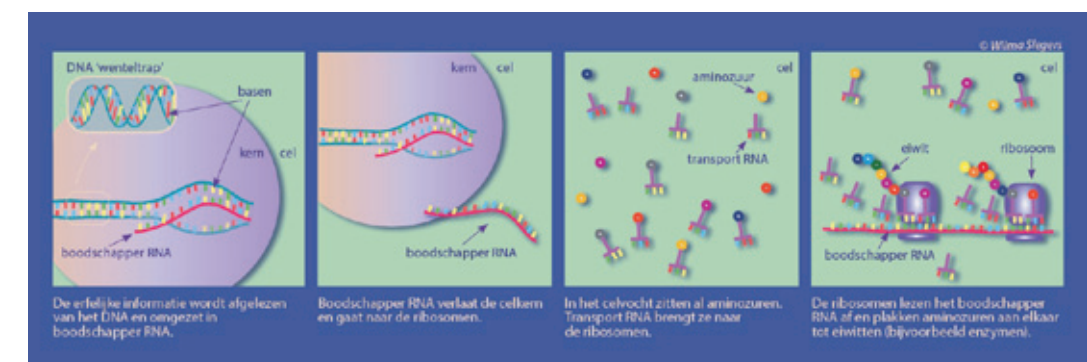
De erfelijke eigenschappen van een plant liggen vast (zijn gecodeerd) in het DNA op chromosomen in de celkern. Om eigenschappen tot uiting te laten komen, voert de plant een groot aantal (bio)chemische reacties uit: er worden allerlei stoffen aangeemaakt en afgebroken. Alle bestanddelen waaruit een plant is opgebouwd (ruwweg koolhydraten, vetten, eiwitten en nucleïnezuuren) worden via een groot aantal tussenstappen gevormd uit suiker. Die suiker is ooit gevormd in de fotosynthese en, bij bolgewassen, opgeslagen in de bol.

Alle biochemische reacties in de plant worden uitgevoerd (gekatalyseerd) door enzymen. Dit zijn specifieke eiwitten die verantwoordelijk zijn voor één type reactie: een specifiek substraat wordt omgezet in een product, of twee stoffen worden samengevoegd tot één nieuwe stof. In elke fase van de ontwikkeling zijn alleen die enzymen actief die verantwoordelijk zijn voor dat ontwikkelingsproces, bijvoorbeeld voor de aanmaak van bestanddelen van de wortel of de bloem.

Het DNA bestaat uit 4 verschillende 'basen': Adenine, Thymine, Guanine en Cytosine, oftewel A, T, C en G (de 4 kleurtjes in het DNA in figuur 3.14). De volgorde van de basen in het DNA-molecuul bepaalt de eigenschappen van de plant. Een eigenschap

wordt tot stand gebracht door de activiteit van een aantal enzymen. Een gen is verantwoordelijk voor de synthese van een enzym. Het aanmaken van de enzymen (eiwit- of eiwitsynthese) gebeurt in het cytoplasma, de celvloeistof.

Hoe wordt de informatie die in het DNA in de celkern zit, vertaald naar het aanmaken van specifieke enzymen in het cytoplasma? Hiertoe worden stukjes van het DNA, de actieve genen, 'afgelezen' in de kern. De afgelezen informatie wordt vastgelegd in zogenaamd boodschapper-RNA, in het Engels messenger-RNA, afgekort mRNA (de twee linkerplaatjes in figuur 3.14). Dat boodschapper-RNA verhuist van de celkern naar de ribosomen in het cytoplasma. Op het ribosoom hechten zich stukjes transport-RNA aan een specifiek klein stukje van dat boodschapper-RNA, ter grootte van 3 basen (de 'harkjes' in het derde plaatje in figuur 3.14). Aan elk transport-RNA zit een specifieke bouwsteen voor eiwit, een aminozuur gekoppeld. Een combinatie van 3 basen codeert voor één specifiek aminozuur. De basevolgorde op het boodschapper-RNA bepaalt in welke volgorde de 20 bestaande aminozuren aan elkaar gekoppeld worden tot specifieke enzymen.



Figuur 3.14 Schematische weergave van de stappen van erfelijke informatie op het DNA tot eiwitsynthese. (Afbeelding: Wilma Slegers)

mRNA als voorspeller van ontwikkelingsprocessen

Die boodschapper-RNA's, of mRNA's, zijn interessant voor de veredelaar en de teler. We kunnen ze gebruiken als indicatoren van eigenschappen of voorspellers voor bepaalde processen in de plant. Het is mogelijk mRNA's te isoleren en te 'sequencen': de basevolgorde bepalen. Deze basevolgorde vertelt ons welke genen op dat moment actief zijn, dus welke enzymen de plant gaat aanmaken. We weten van specifieke RNA's bij welke fysiologische processen ze betrokken zijn. Door de mRNA te bestuderen, zien we dus welk proces aan de gang is, nog vóórdat je het ziet aan de plant zelf. De enzymen die het proces moeten uitvoeren zijn er immers nog niet of nog maar net. Specifieke mRNA's kunnen dus dienen als voorspellers voor kwaliteitsaspecten, zoals houdbaarheid of ziektegevoeligheid, of als merker voor het juiste moment van een faseovergang in de preparatie.

Een voorbeeld is het suikergehalte als maat voor kans op vorstschade in lelie. Onder invloed van kou maakt de lelie grote hoeveelheden suiker (sucrose) aan. Die sucrose

beschermst de bloem tegen bevriezen en vorstschade (antivries). Met mRNA kun je dat proces zichtbaar maken vóórdat het hogere suikergehalte meetbaar is. Je kijkt dan naar de aanmaak van enzymen die verantwoordelijk zijn voor het hogere suikergehalte, enzymen voor zetmeelsplitsing. Aan de hand van de mRNA's kun je zien dat de plant als het ware van plan is om meer suiker te maken als antivries. mRNA is tegenwoordig snel en goedkoop meetbaar.

Genotype en fenotype

Het programma van de ontwikkeling van een plant ligt als een bouwtekening vast in het DNA van de plant. Op de hiervoor beschreven manier werkt de plant het hele ontwikkelingsprogramma af, alsof hij een bouwtekening of een receptenboek volgt. Verloopt dit proces dan altijd op exact dezelfde wijze? Nee, dat niet. Het uiterlijk van de plant, het fenotype, wordt mede bepaald door de omstandigheden. Op het moment dat de plant klaar is voor de volgende stap in zijn ontwikkeling, de zogenaamde faseovergang, kijkt de plant als het ware even om zich heen en beoordeelt de omstandigheden voordat hij de keuze voor de volgende stap definitief maakt.

Het fenotype, het uiterlijk, van de plant wordt dus bepaald door:

- het genotype, de erfelijke eigenschappen op het DNA;
- en door de omgevingsfactoren.

We geven twee voorbeelden:

- Een tulp, lelie, iris of gladiool die de bloem aanlegt onder lichtarme omstandigheden besluit zelf dat proces te beëindigen. Dat leidt tot bloemverdroging of bij lelie tot knopval. De plant schakelt over op vegetatieve vermeerdering. Hij schat in dat de hoeveelheid licht onvoldoende is: hij kan er niet genoeg energie uit halen om succesvol bloem en zaad te vormen. En dus pakt hij het anders aan: om zich te vermeerderen focust hij op vegetatieve vermeerdering (via bolontwikkeling).
- In het najaar merkt een leliebol dat de buitentemperatuur over een periode van enkele weken of maanden laag is. In reactie hierop besluit hij om in rust te gaan en dus niet te spruiten. Na een aantal weken van koude snapt de bol dat de winter voorbij is en dat hij veilig kan uitlopen zonder te bevriezen. Als diezelfde leliebol geen kou ervaart, bijvoorbeeld in een warme kas, gaat hij niet in rust en stelt hij de afsterving van de plant uit.



Figuur 3.15 Bloemaanleg bij lelie onder lichtarme omstandigheden kan leiden tot knopval. (Foto: Wageningen University & Research)

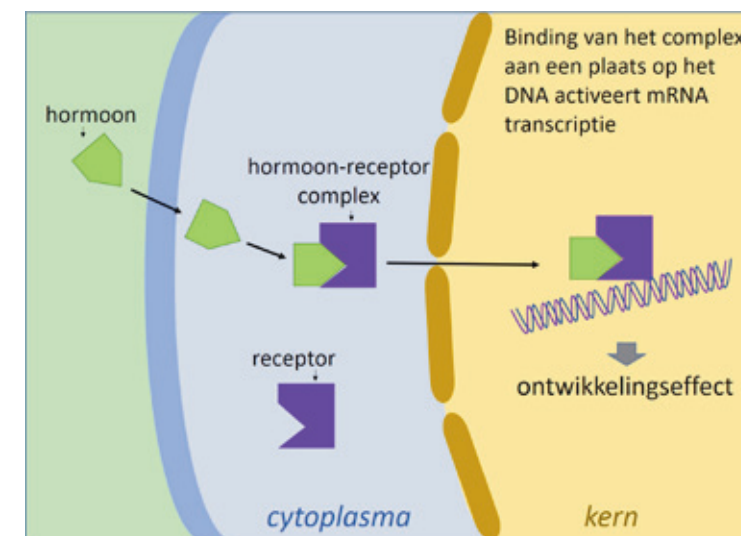
3.9 Plantenhormonen

Hormonen zijn stoffen die in mensen, dieren en planten de ontwikkeling sturen. In mens en dier verstaan we onder een hormoon een stof die in één bepaald orgaan aangemaakt wordt en op een andere plek in het lichaam een specifiek ontwikkelingseffect heeft. Denk bijvoorbeeld aan een geslachtshormoon dat in de hersenen wordt aangemaakt en in de geslachtsorganen tot een specifieke verandering leidt.

Bij plantenhormonen ligt dat anders. De hormonen kunnen in verschillende delen van de plant aangemaakt worden en ze kunnen ook effect hebben in het deel waar ze aangemaakt worden. Wat verder bijzonder is aan plantenhormonen is dat ze in verschillende fasen van de ontwikkeling van de plant verschillende effecten kunnen hebben.

3.9.1 Werkingsmechanisme, geprogrammeerde ontwikkeling en omgevingsprikkels

Hormonen fungeren als boodschappers: eenmaal aangekomen op de plaats van bestemming worden ze herkend door een receptor. Een receptor is een eiwit dat als enige functie heeft om een specifiek hormoon te herkennen, zich eraan te binden en vervolgens een keten van processen in gang te zetten die leiden tot een verandering in ontwikkeling.



Figuur 3.16 Schematische weergave van het werkingmechanisme van hormonen. (Afbeelding: S. van Oers)

Een verandering in de hormoonhuishouding kan simpelweg een onderdeel zijn van het afwerken van het ontwikkelingsprogramma in het DNA (zie paragraaf 3.8), bijvoorbeeld wanneer de spruit in de leliebol zich ontwikkelt en aan zijn bloemaanleg begint. Op dat moment komt het verantwoordelijke hormoon aan bij het groeipunt en 'vertelt' de meristeen cellen om de bloemaanleg te starten.

Een andere mogelijkheid is dat omgevingsprikkels maken dat de plant veranderingen aanbrengt in de aanmaak of afbraak van hormonen. Bloembollen reageren

bijvoorbeeld sterk op temperatuurbehandelingen. Koude leidt tot rustbreking (lelie), stengelstrekking en bloeiversnelling (tulp), te warme omstandigheden tijdens de bewaring van tulpenbollen kunnen leiden tot bloemverdroging, enzovoorts. De bol vertaalt de omgevingsprikkels in hormoonveranderingen, die vervolgens het ontwikkelingseffect aansturen.

Onder stressomstandigheden (te koud, te warm, te donker, enzovoorts) reageren veel planten door het hormoon ethyleen aan te maken. Ethyleen stimuleert de ademhaling. Met behulp van de energie en bouwstenen uit de ademhaling wil de plant eventuele schade door die stress, bijvoorbeeld aan de membranen, repareren. Als er te weinig licht is tijdens de groei van planten dan leidt dat tot een tekort aan suikers. De plant kan daarop reageren door plantenhormonen aan te maken die leiden tot bloemverdroging of knopval (zie paragraaf 4.8.2).

Ondersteunend bewijs voor de werking van een bepaald hormoon en een specifiek ontwikkelingseffect wordt vaak geleverd door proeven. In die proeven worden de ontwikkelingseffecten opgeroepen door het toedienen van het hormoon of een daarop lijkende groeiregulator, of door het toedienen van een remstof voor de productie van dat hormoon. In paragraaf 3.9.2 en 3.9.3 beschrijven we een aantal effecten van plantenhormonen die we kennen dankzij dat soort proeven.

Let op: het is wettelijk niet toegestaan om willekeurige groeiregulatoren in te zetten om gewenste effecten in de teelt van bollen en bolbloemen te bereiken. Raadpleeg de site van het College voor de toelating van gewasbeschermingsmiddelen en biociden (Ctgb) voor toegelaten toepassingen.

Kun je met een hormoon- of temperatuurbehandeling een plantenorgaan of -weefsel op elk gewenst moment aanzetten tot een gewenste ontwikkeling? Nee, dat lukt alleen als de plant daar op dat moment ontvankelijk voor is, oftewel ervoor openstaat. Bij het afwerken van het ontwikkelingsprogramma in het DNA (paragraaf 3.8) wordt de plant kort voordat een hormoon het signaal komt geven voor een bepaalde ontwikkelingsrichting eerst ontvankelijk voor dat hormoon: er is dan een receptor aanwezig die het desbetreffende signaal kan opvangen. Op elk ander moment staat de plant er niet voor open en heeft het geen enkele zin om een groeiregulator toe te dienen of een temperatuur- of lichtbehandeling te geven.

In het onderzoek naar de rol van hormonen in de ontwikkeling van planten worden vaak hormoongehalten gemeten. Hoewel dit een vrij klassieke benadering is, kunnen met de modernste analysetechnieken in korte tijd alle voorkomende hormonen, hun precursors (voorlopers) en hun afbraakproducten gemeten worden. Met dit totale beeld kunnen we gerichtere uitspraken doen over de regulatie door hormonen. Maar soms zegt een verandering in hormoongehalte niet alles: de plant kan bijvoorbeeld ook de aanmaak of afbraak van de hormoonreceptoren reguleren. Met meer receptoren kan bij een gelijkblijvende hormoonconcentratie het effect toenemen.

Hieronder beschrijven we eerst de algemene effecten van de belangrijkste plantenhormonen zoals die in de meeste planten voorkomen (paragraaf 3.9.2). Vervolgens geven we voorbeelden van specifieke effecten van hormonen en (groeiregulatoren) in bolgewassen (paragraaf 3.9.3).

3.9.2 De belangrijkste groepen plantenhormonen

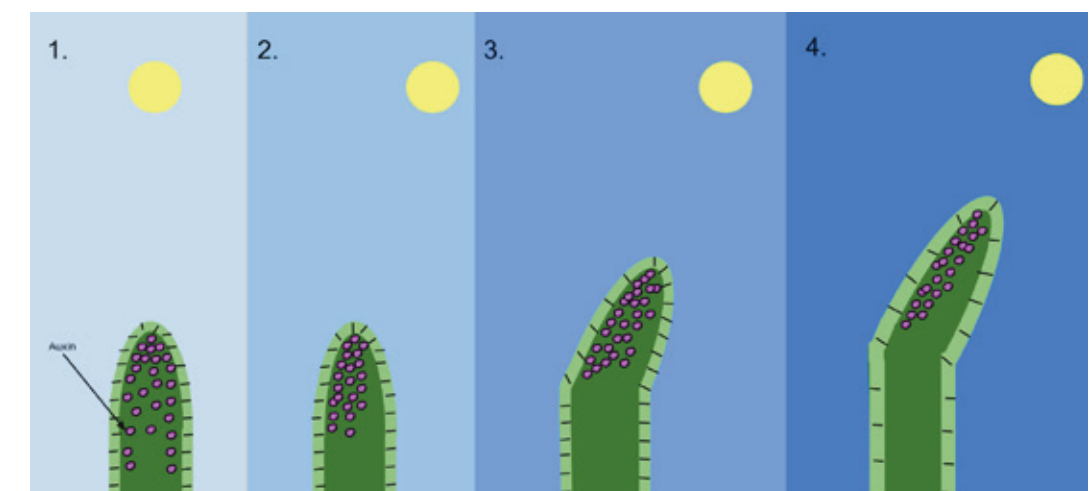
De belangrijkste groepen plantenhormonen zijn:

- auxines;
- cytokinines;
- gibberellinezuren (GA);
- abscisinezuur (ABA);
- ethyleen.

Auxines

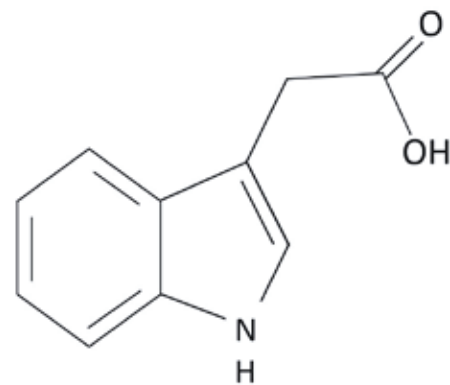
Auxines worden vooral aangemaakt in het hoofdgroei punt en in jonge bladeren. Deze hormonen zijn in planten verantwoordelijk voor:

- celdeling;
- celstrekking: hierbij worden geen nieuwe cellen aangemaakt, maar de celwandstructuur wordt losser. Daardoor wordt de cel na opname van zouten en water verder 'opgepompt';
- de aanleg van nieuwe wortels;
- apicale dominantie: apicale dominantie betekent letterlijk overheersing (van de okselknoppen) door de top (apex, apicaal). Daarmee wordt bedoeld dat auxine uit het topgroei punt van planten naar beneden getransporteerd wordt en daar het uitlopen van de okselknoppen onderdrukt;
- fototropie: het naar het licht toe groeien van planten.



Figuur 3.17 Fototropie is een biologisch verschijnsel, waarbij een plant op de uitwendige lichtprikkel reageert. Onder invloed van de stand van de zon wordt het plantenhormoon auxine geherponeerd. De schaduwzijde krijgt meer auxine dan de belichte zijde. Daardoor vindt er aan de schaduwzijde meer groei en strekking plaats dan aan de belichte zijde en krijgt de plant een kromming. (Afbeelding: MacKhayman [CC BY-SA 3.0 <https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>])

Een belangrijke natuurlijke auxine is IAA (indol-azijnzuur). Voorbeelden van synthetisch geproduceerde auxines zijn NAA (naftyl-azijnzuur) en 2,4-D (2,4 dichloorphenoxy-azijnzuur). De werking van auxines wordt gekenmerkt door een optimumcurve. Dat wil zeggen dat bij toenemende concentratie het effect eerst groter wordt, tot een optimum concentratie bereikt is. Als de concentratie vervolgens verder toeneemt, wordt het effect weer kleiner en bij nog hogere concentraties krijgen de auxines een remmende werking. Hierop berust de werking van synthetische auxines, bijvoorbeeld 2,4-D, als onkruidbestrijders. Tweezaadlobbige onkruiden gaan dood bij concentraties die voor éénzaadlobbige gewassen (veel voedingsgewassen en bolgewassen) nog niet schadelijk zijn.



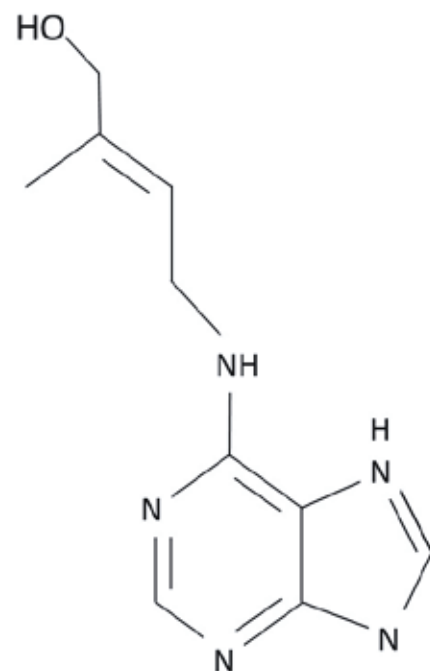
Figuur 3.18 Indol-3-azijnzuur, de belangrijkste auxine.

Cytokinenes

Cytokinenes worden vooral geproduceerd in de wortels en ze worden getransporteerd naar jonge organen die zich moeten ontwikkelen. Cytokinenes zijn verantwoordelijk voor:

- het bevorderen van celdeling, bijvoorbeeld in embryo's in zaden en vruchten;
- stimulering bloemvorming in lelie en andere bloeiende soorten;
- het tegenwerken van de apicale dominantie door auxine;
- rustbreking;
- uitstel van veroudering, onder andere bladvergeling;
- het stimuleren van de sink-activiteit in organen. (Zie paragraaf 3.7.)

Voorbeelden van in planten voorkomende cytokinenes zijn Kinetine en Zeatine. De bekendste synthetische cytokinine is 6-Benzyladenine; 6-BA, ook wel BAP (benzylaminopurine) genoemd.

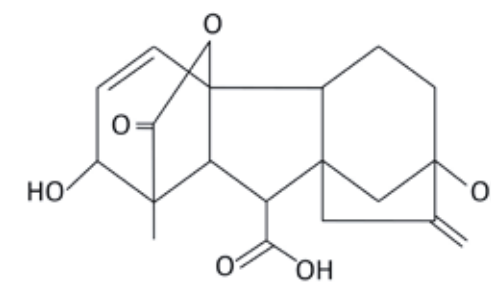


Figuur 3.19 Cytokinine.

Gibberellinezuren (GA, Engelse afkorting voor gibberellic acid)

Er zijn wel 100 verschillende vormen van GA. GA's worden met een nummer aangeduid. In de tuinbouw zijn vooral GA3 en GA4+7 bekend. GA's worden geproduceerd in wortels en jonge bladeren en zijn verantwoordelijk voor:

- strekkingsgroei;
- bloemsteelvorming in tweejarige planten, in combinatie met lage temperatuur;
- rustbreking (zaden, knoppen, bollen/knollen), vaak in combinatie met lage temperatuur;
- uitstel van veroudering, onder andere bladvergeling in lelie;
- stimulering bloemvorming in zantedeschia, door knoldompeling;
- het stimuleren van het zetmeelafbrekend enzym amylase.



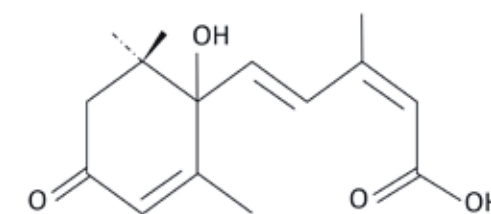
Figuur 3.20 Gibberellinezuur.

Je ziet dat zowel auxine als gibberellinezuur (GA) de lengtegroei stimuleren. Mogelijk doen deze hormonen dat in samenwerking, bijvoorbeeld auxinestimulering door GA.

Abscisinezuur (ABA, Engelse afkorting voor abscisic acid)

De naam abscisinezuur is afgeleid van de term abscissie: knop- of bladval. De drie hierboven genoemde hormonen spelen vooral een stimulerende rol in groei en ontwikkeling (bloei, beworteling, rustbreking). ABA zet juist de rem op ontwikkeling. Het wordt geproduceerd in veel verschillende onderdelen van de plant (blad, stengel, vruchten en zaden), maar vooral in de chloroplasten. ABA is verantwoordelijk voor:

- het remmen van de celdeling;
- het in rust gaan en in rust houden van zaden, boomknoppen en (de groeipunten van) bollen en knollen. Cytokinine, GA en ethyleen daarentegen doorbreken de rust;
- knopval en bladval (abscissie), via het stimuleren van ethyleenvorming;
- het overleven van droogtestress;
- het sluiten van de huidmondjes op bladeren (een zeer kortetermijneffect);
- het stimuleren van wondheling;
- het remmen van het zetmeelafbrekende enzym amylase.



Figuur 3.21 Abscisinezuur.

Ethyleen (officiële chemische naam etheen)

Het gasvormige ethyleen kennen we in de bollen vooral als een heel schadelijk gas in de bewaring en bij het transport van tulpenbollen. Het wordt geproduceerd door zure bollen (bollen aangetast door de schimmel *Fusarium oxysporum*; meer hierover in paragraaf 4.2.3).

Ethyleen is echter ook een belangrijk plantenhormoon dat actief is in veel verschillende ontwikkelingsfasen van planten. Het wordt vaak een verouderingshormoon genoemd, omdat het in veel commerciële gewassen de kwaliteit en de houdbaarheid van snijbloemen en potplanten negatief beïnvloedt. Ook het stimuleren van de rijping van fruit zoals banaan en avocado door ethyleen kun je zien als het stimuleren van de veroudering. In vroegere fasen van de ontwikkeling van de plant heeft ethyleen echter ook ontwikkelingsbevorderende effecten. Zo worden de kiemrust van sommige zaden en de rust van de 'ogen' op de aardappel gebroken door ethyleen. In Bromelia-achtigen en in kleinere bolmaten van iris leidt een ethyleenbehandeling tot bloei.

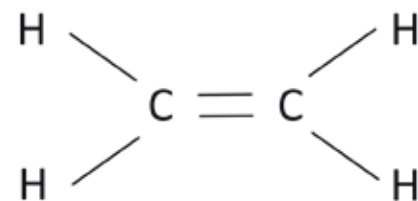
Het lijkt dus gerechtvaardigder om ethyleen een *ontwikkelingsversnellend* hormoon te noemen dan een verouderingshormoon.

De algemeen voorkomende functies van ethyleen in planten zijn:

- rijping van fruit;
- veroudering van bloemen;
- wond-ethyleen: bij verwonding van plantenweefsels komt ethyleen vrij en dat ethyleen heeft een signaalfunctie in de keten van processen die leidt tot wondheling;
- stress-ethyleen: heeft dezelfde rol als wond-ethyleen, maar dan bij stress: hitte, koude, droogte, overstroming enzovoorts;
- stimulering van de ademhaling;
- signaalfunctie in ziekteafweer: wanneer een plant wordt aangevallen door een ziekteverwekker komt vaak ethyleen vrij, of een andere signaalstof, zoals jasmonzuur of stikstofoxide. Deze stoffen schakelen de afweer in;
- remming stengelstrekking: in de VS wordt dit toegepast bij bollen op pot;
- laatste schakel in reeks van hormooneffecten die leiden tot knopval of bladval;
- kiemremming in aardappelen: direct na het breken van de kiemrust, onderdrukt ethyleen het uitlopen.



Figuur 3.23 Bananen produceren ethyleen als onderdeel van het rijpsproces.



Figuur 3.22 Etheen (oude naam: ethyleen).

ethyleen is een gas, maar het is redelijk oplosbaar in water. In de plant werkt het in het celvocht in opgeloste vorm. Soms wil je juist de werking van ethyleen voorkomen. Dat kan in alle gevallen door het gebruik van zilver-verbindingen (verouderde toepassing) of door het veel specifiekere werkende gas 1-MCP (Ethylbloc). 1-MCP blokkeert de receptor voor ethyleen.

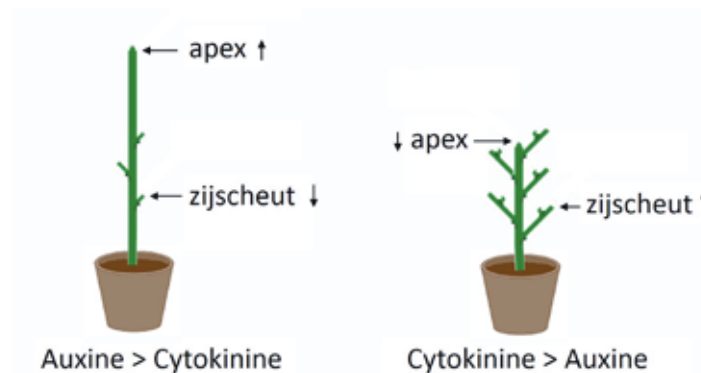
Overige hormonen

Enkele jaren geleden is een nieuw plantenhormoon ontdekt: Strigolacton. Dit hormoon speelt een rol in de vertakking van planten. Er is nog niet genoeg bekend over de rol van dit hormoon in bolgewassen om er hier dieper op in te gaan.

Volgens sommige deskundigen voldoen bepaalde signaalstoffen, zoals jasmonzuur of salicylzuur, of bepaalde suikers ook aan de definitie van een plantenhormoon of groeiregulator. In dit boek laten we het bij de hierboven beschreven bekendste groepen van plantenhormonen.

Onderlinge beïnvloeding van hormonen

Hormonen kunnen elkaars werking beïnvloeden. Hierbij speelt de onderlinge verhouding in concentratie een belangrijke rol. Bij kiemrust van zaden bepaalt bijvoorbeeld de verhouding tussen de gehaltes aan ABA en GA of het zaad kiemt of niet. Bij hoge verhoudingen ABA/GA blijft het zaad in rust. Onder invloed van koude ontstaat er meer GA en minder ABA. De verhouding ABA/GA wordt laag en de kiemrust is gebroken. Auxine die vanuit de top van de plant naar beneden getransporteerd wordt, onderdrukt het uitlopen van okselknoppen van planten (apicale dominantie). Dit wordt tegengewerkt door cytokinine in de knoppen. Het verhogen van het cytokininegehalte in de knoppen, eventueel door uitwendige toediening, doet de knoppen uitlopen. (Zie figuur 3.24.)



Figuur 3.24 De balans tussen auxine en cytokinine beïnvloedt het uitlopen van de okselknoppen. Auxinetransport uit de top onderdrukt het uitlopen van okselknoppen (links). Het afsnijden van de top voorkomt dit, waarna de cytokinine in de okselknoppen 'het wint van' de auxine en de knoppen doet uitlopen.

Om in de tuinbouw de positieve effecten van ethyleen op te wekken kun je planten of bollen in begassingsruimtes blootstellen aan industrieel ethyleengas. Je kunt er ook voor kiezen planten te bespuiten of aan te gieten met een oplossing van Ethephon. Deze stof wordt na opname door de plant omgezet in ethyleengas. Zoals gezegd,

In de snelle vermeerdering van planten in weefselkweek wordt ook gebruik gemaakt van de interactie van hormonen en hun onderlinge verhoudingen. De verhouding tussen auxine en cytokinine wordt hier ook wel de orgaanvormende potentiaal genoemd. Bij een relatief hoge auxineconcentratie in het medium worden op de wondvlakken van stukjes plant wortels gevormd. Bij een relatief hoge cytokinineconcentratie worden blad- of scheutachtige structuren gevormd en de wortels geremd. En bij een intermediaire verhouding worden ongedifferentieerde cellen, zogenaamd callus gevormd. Zo kun je weefselkweek sturen.

In verwond plantenweefsel ontstaan ook spontaan plantenhormonen. Allereerst het reeds genoemde wondethyleen, maar vervolgens ook hormonen als cytokinine en auxine. In afgebroken lelieschubben leiden de ontstane hormoonverhoudingen tot rechtstreekse bolvorming op het wondvlak.



3.9.3 Hormooneffecten in bolgewassen

In de vorige paragraaf beschreven we de algemene effecten van de belangrijkste plantenhormonen zoals die in de meeste planten voorkomen. In deze paragraaf geven we voorbeelden van specifieke effecten van hormonen en (groeiregulators) in bolgewassen.

Lelie

- In leliebollen die in het najaar geleidelijk in rust gaan zien we het rusthormoon ABA sterk toenemen in gehalte. Cultivars die later in rust gaan, 'pieken' ook later in ABA-gehalte dan cultivars die dat vroeger doen. Cultivars die geen rust kennen, vertonen ook geen toename in ABA-gehalte. Dat geldt bijvoorbeeld voor cultivars uit de groep van de Longiflorums. De rust in leliebollen (indien van toepassing) wordt gebroken door een koudebehandeling. Die koudebehandeling gebeurt bij een koel najaar gedeeltelijk in de grond, bij een warm najaar in de koelcel bij de teler. Tijdens de koudebehandeling zakt het ABA-gehalte tot het niveau van voor de stijging. Op dat moment is de rust gebroken.
- In weefselkweekonderzoek is vastgesteld dat toediening van GA aan het voedingsmedium de rust breekt.
- GA leidt bij lelie tot een toename van het zetmeelafbrekend enzym -amylase. Na het breken van de rust is zetmeelsplitsing noodzakelijk om de suikers beschikbaar te krijgen die nodig zijn voor de productie van energie en bouwstenen.
- Cytokinine stimuleert in lelie de bloemaanleg. Als je leliebollen dompelt in een oplossing van 6-BA, stijgt het aantal knoppen van 2 à 3 tot 10 per tak. Na invriezen van de bollen is het effect een stuk kleiner: een toename van 1 à 1½. Dit zijn de resultaten van oud onderzoek met Star Gazer. In dit voorbeeld is het aspect timing erg belangrijk. Bij cultivars waarin de knoppen al aangelegd zijn heeft de behandeling geen effect meer.
- Knopval in lelies door lichtgebrek kun je voorkomen door de knoppen te behandelen met een zilveroplossing, of door de hele plant te behandelen met 1-MCP-gas. Beide stoffen verhinderen de werking van ethyleen. Dit ondersteunt de theorie dat ethyleen betrokken is bij knopval in lelies.

- Een voorbehandeling van geoogste lelietakken met een oplossing van GA vertraagt het proces van bladvergelting in lelie. In andere plantensoorten wordt dit effect bereikt met cytokinine.

Tulp

- Gibberellinezuur (GA) is betrokken bij het registreren van kou door de tulpenbol, in het veld of tijdens de preparatie. In de preparatie van zogenaamde 5°C-tulpen kun je de helft van de koudebehoefte (12 weken) vervangen door de bollen te behandelen met een GA-oplossing. Toediening van GA aan tulpen in de kas leidt tot een snellere strekking. Daardoor lijken de tulpen langer te gaan worden. Maar de bloei komt ook sneller. Op het oogstmoment zijn de stengels door GA juist korter.
- In Japan wordt bij tulpen kort na het inhalen in de kas een hormoonoplossing met onder andere cytokinine in de bladkoker gegoten. Daardoor worden de bloemen zwaarder. We zagen al dat bij lelie door toediening van cytokinine meer knoppen ontstaan. Vermoedelijk wordt door de cytokinine meer 'getrokken' aan de suikerstroom naar de bloem (sink-sterkte, zoals beschreven in paragraaf 3.7.3).
- Blootstelling van tulpenbollen aan ethyleen tijdens de bewaring leidt tot een toename in de ademhaling, gommen (ook wel harsen genoemd), bloemverdroging (leverbaar), toegenomen verklijstering (plantgoed), slechtere beworteling en een toegenomen gevoeligheid voor zuur. Als je cytokinine toedient aan tulpenbollen met een verhoogd percentage bloemverdroging door blootstelling aan ethyleen, kun je de bloemverdroging voor een belangrijk deel voorkomen. In paragraaf 4.2.2 gaan we dieper in op het effect van ethyleen bij tulpen.
- In de kasfase leidt ethyleen tot het stoppen van de stengelstrekking. Op de vaas wordt het doorgroeien van de nek (het bovenste stengelstukje) tegengegaan door een ethyleenproducerende stof in het voorbehandelingsmiddel.

Overige bol- en knolgewassen

- Dahliastekken worden met hun wondvlak gedoopt in stekpoeder dat auxine bevat. Dit stimuleert de beworteling.
- Voor iris is in onderzoek aangetoond dat je bloemverdroging door lichtgebrek kunt voorkomen door cytokinine (6-BA) aan de bloemknop toe te dienen. Hierdoor worden de schaarse beschikbare suikers met voorrang naar de knop gestuurd. Er is dan dus sprake van een toegenomen sinksterkte van de knop.
- In Zantedeschia kun je het aantal bloemen per knol verhogen door de knollen te dompelen in een GA-oplossing.



Figuur 3.25 Gebruik van stekpoeder stimuleert de beworteling bij dahlia. (Foto: iBulb)

- Voor alle bolgewassen op pot geldt dat je ze kort kunt houden door ze te bespuiten met een remstof van de GA-synthese, zoals Bonzi, of met een ethyleenproducerende stof, bijvoorbeeld Ethephon.

3.10 Groeilicht en stuurlicht

In de voorgaande paragraaf hebben we gezien dat planten temperatuur kunnen waarnemen. Ze reageren daarop met veranderingen in de hormoonhuishouding en vervolgens met een bepaalde ontwikkelingsrichting. Ook licht heeft zo'n signaalfunctie.

Licht is een vorm van elektromagnetische straling in het golflengtegebied dat het menselijk oog kan waarnemen (380-740 nm). Daglicht bestaat uit verschillende kleuren (golflengtes):

- blauw (400-460 nm);
- rood (660-740 nm);
- alle andere kleuren van de regenboog met golflengtes daar tussenin (samen het spectrum).

Ook lampen produceren licht met verschillende golflengtes. Als alle lichtkleuren in ongeveer gelijke verhoudingen voorkomen, ervaart het menselijk oog dat als wit licht. Bevat het licht relatief meer blauw dan ervaren we dat als koel wit. Als het meer rood bevat, ervaren we dat als warm wit.

Lichtbronnen kunnen ook golflengtes produceren die het menselijk oog niet kan waarnemen:

- UV (ultraviolet) met golflengtes korter dan 380 nm;
- infrarood (warmtestraling) in het golflengtegebied langer dan 750 nm.

Voor de plant zijn die golflengtes heel belangrijk.

Licht heeft twee functies in groei en ontwikkeling van de plant: als groeilicht en als stuurlicht.

Groeilicht (fotosyntheselicht)

Planten gebruiken licht als energiebron voor de fotosynthese. (Zie paragraaf 3.3.) In de fotosynthese gebruikt de plant de energie uit het zonlicht om suikers te produceren uit koolzuurgas en water. De suikers dienen als leveranciers van bouwstenen en energie voor de groei. Deze functie van licht kunnen we omschrijven als 'groeilicht'. Lelie, iris en gladiol zijn voorbeelden van lichtbehoeftige gewassen. Tijdens de bloeiementeel hebben deze gewassen zo veel licht nodig, dat ze in de donkere maanden van het jaar bijbelicht moeten worden met assimilatiebelichting. (Assimilatie is een oude benaming voor fotosynthese). Dat is nodig om ervoor te zorgen dat het gewas door middel van fotosynthese voldoende plantmateriaal produceert. Als er te weinig licht is, laten deze lichtbehoeftige gewassen hun bloem verdrogen of hun knoppen afvallen. Tulp, narcis en hyacint zijn niet-lichtbehoeftige gewassen. In hun bol zitten

zoveel reservestoffen die als suikers beschikbaar komen tijdens de bloemproductie, dat ze geen fotosynthese nodig hebben voor de productie van de bloem.

Stuurlicht (fotomorfogenese)

Daarnaast heeft licht voor de plant een belangrijke signaalfunctie. Het licht (daglengte en/of de kleursamenstelling van het licht) 'vertelt' de plant bijvoorbeeld waar de zon staat, welk jaargetijde het is en zelfs of er andere planten in de buurt staan zonder dat de schaduw daarvan rechtstreeks over de plant valt. De plant beschikt over speciale lichtabsorberende stoffen: pigmenten. Deze pigmenten kunnen lichtkleuren, daglengte en zelfs de richting van het licht waarnemen. Die signalen vormen de eerste schakel in een reeks processen die tot veranderingen in de hormoonhuishouding leiden. Deze veranderingen geven op hun beurt richting aan de ontwikkeling van de plant: bloei, rust, lengtegroei enzovoorts. We noemen dit proces fotomorfogenese, letterlijk vertaald 'het ontstaan van de vorm (van een plant) door licht'. De vorm van een plant kun je dus beïnvloeden met lichtkleuren en daglengtes. In de tuinbouw noemen we deze toepassing stuurlicht.

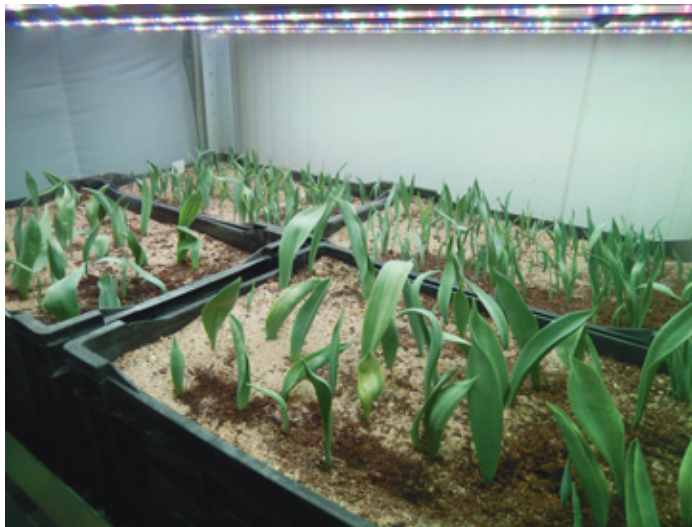
De volgende pigmenten spelen een rol in het waarnemen van de omgevingslichtcondities:

- Het pigment fytochroom registreert rood en verrood (donkerrood) licht en de verhouding tussen die lichtkleuren. De bekendste voorbeelden van processen in de plant die onder invloed staan van fytochroom, en dus van rood/verrood licht, zijn kieming van zaden, bloei van korte-/langedagplanten en lengtegroei/vertakking.
- De pigmenten cryptochroom en fototropine nemen UV-licht en blauw/groen licht waar. Een voorbeeld van een blauwlichteffect dat via cryptochroom aangeschakeld wordt, is het kort blijven van planten: hoe meer blauw licht, des te korter de plant. Een tussenstap in deze keten van processen tussen blauwlichtabsorptie tot kort blijven is het remmen van de GA-synthese. Fototropine is na absorptie van blauw licht verantwoordelijk voor het verschijnsel fototropie (het naar het licht toe groeien van planten; tussenstap is hier een effect op de auxinehuishouding, zie figuur 3.17) en voor opening van de huidmondjes.

Als je planten opkweekt onder bepaalde kleuren kunstlicht, kun je de pigmenten fytochroom, cryptochroom en fototropine kunstmatig in een bepaalde toestand brengen. Zo kun je de ontwikkeling van de plant sturen. Vandaar de term stuurlicht.

Als we de effecten van bepaalde lichtkleuren willen bestuderen, moet de plant die verandering in lichtsamenstelling wél kunnen 'zien'. Als je in de kas met behulp van LED-licht het spectrum boven en tussen de plant wilt beïnvloeden, heb je hoge intensiteiten geïnstalleerd licht nodig. Ook in situaties met traditionele assimilatielampen moet je veel LED-licht toevoegen om het spectrum te veranderen. Met de ontwikkeling van assimilatielampen die uit LEDs bestaan en regelbare spectra hebben, is het mogelijk geworden om gedurende de ontwikkeling van de plant tegelijkertijd voldoende groeilicht te geven én de ontwikkeling te sturen.

In ruimtes waar geen daglicht doordringt, is het wél mogelijk om met lage intensiteiten van een specifieke lichtkleur het lichtregime ingrijpend te veranderen. Dat gebeurt dan ook in de kunstlichtbroei van bolbloemen zoals tulp, narcis en hyacint in cellen of schuurkassen. Hier wordt dankbaar gebruik gemaakt van de mogelijkheden van stuurlicht met behulp van LEDs. Je leest hier meer over in paragraaf 4.8.



Figuur 3.26 Stuurlicht met behulp van LEDs wordt toegepast bij het broeien van tulpen, maar kan bijvoorbeeld ook worden ingezet bij de opkweek van zaailingen. (Foto boven: Delphy, foto onder: S. van Oers)

Toegepaste fysiologie

4.1 Inleiding

In hoofdstuk 3 hebben we de theoretische aspecten van de fysiologie van bloembollen uitbreid behandeld. Kennis van deze aspecten is nodig om de vertaling naar de praktijk te snappen. Dit hoofdstuk beschrijft deze vertaling naar de praktijk.

Net als in de vorige hoofdstukken behandelen we de gewassen tulp en lelie. We staan stil bij de aspecten bewaring van de bollen, zowel plantgoed als leverbaar, de teelt van de bollen en de broeierij. Ingegaan wordt op de invloed van klimaatomstandigheden op de bewaring van tulpen en lelie en hoe je hierin kunt sturen. Wat is het effect van ethyleen en de temperatuur op de kwaliteit van tulpenbollen in de bewaring? Wat is de invloed van plantenhormonen op de groei en ontwikkeling?

4.2 Bewaring bloembollen algemeen

Bollen worden bewaard om de tijd te overbruggen tussen oogsten en planten of verhandelen. Natuurlijk wil je in die bewaarperiode kwaliteitsverlies en uitval door ziekten en plagen zoveel mogelijk voorkomen. Daarvoor is het nodig dat de bol vrij blijft van ziekten, niet te veel uitdroogt en bij de juiste temperaturen wordt bewaard. Tegelijk gebruik je de bewaartemperaturen en andere klimaatfactoren om de ontwikkeling in de gewenste richting te sturen: de preparatie.

4.2.1 De invloed van klimaatfactoren op de bewaring

Bollen worden bewaard in bewaarcellen en zeecontainers. (In het vervolg spreken we over bewaarruimtes.) De klimaatomstandigheden in de bewaarruimte hebben grote invloed op behoud of verlies van kwaliteit. De fysiologie van de bol speelt hierin een belangrijke rol. In deze paragraaf beschrijven we de klimaatfactoren en hun invloed op de kwaliteit en de gezondheid van het bewaarde product.

Temperatuur

De temperatuur is van grote invloed op de stofwisselingsactiviteit en op de ontwikkeling van de bollen: rijping, uitlopen, rust, bloemaanleg enzovoorts. Bij leverbare bollen is temperatuur verreweg de belangrijkste factor in de regulatie van bloemaanleg en bloemuitgroei. Een onjuiste temperatuurbehandeling kan leiden tot bloemverdroging. Bij plantgoed van tulpen bepaalt het temperatuurregime in hoge

mate het aantal dochterbollen dat in het volgende teeltseizoen gevormd wordt. De bewaartemperatuur bepaalt ook de snelheid van opkomst.

Relatieve luchtvochtigheid (RV)

De RV is van grote invloed op de kwaliteit van de bollen. Bij een lage RV drogen de bollen uit. Bij een hoge RV neemt de kans op schimmel-, bacterie- of mijtaantasting toe. Een hoge RV leidt bij bloembollen tot (meestal ongewenste) spruit- en wortelontwikkeling. Een hogere luchtvochtigheid is echter ook onmisbaar voor wondheling. Bij lelies en dahlia's zien we bij te droge lucht juist meer schimmelaantasting doordat de wonden niet goed geheeld zijn.

Zuurstof- en koolzuurgasconcentratie (O_2/CO_2 concentratie)

De O_2 - en CO_2 -concentraties in bewaarruimtes zonder O_2 - en/of CO_2 -regeling zijn doorgaans één op één aan elkaar gekoppeld. Ze bedragen samen altijd 20,98%: voor iedere procent zuurstof die verdwijnt, komt er een procent CO_2 bij. Lucht bevat 20,94% zuurstof en 0,04% CO_2 . Als in een slecht geventileerde ruimte het zuurstofniveau zakt tot bijvoorbeeld 18%, dan neemt het CO_2 -gehalte toe tot 2,98%.

In bewaarruimtes is er vaak een O_2 - en/of CO_2 -regeling waarmee je de gassamenstelling in de ruimte kunt regelen. De algemene term voor bewaring bij opzettelijk gewijzigde gassamenstelling is CA-bewaring. CA staat voor Controlled Atmosphere. Als de gassamenstelling verandert ten gevolge van de ademhalingsactiviteit van het bewaarde product spreken we van Modified Atmosphere: MA-bewaring.

Zuurstof- en koolzuurgasconcentraties beïnvloeden de fysiologie en ontwikkeling van het product. Als je leliebollen bewaart onder ULO (Ultra-Low Oxygen, extra lage zuurstofconcentratie), behouden ze meer zetmeel en suikers in de lange bewaring en worden ze geremd in hun ontwikkeling. Niet opgeplante tulpenbollen verliezen juist snel aan kwaliteit bij lage zuurstofconcentraties. Dat komt door het zogenaamde Pasteur-effect: een versnelling van de suikerafbraak, waardoor de bollen heel snel gewicht verliezen. In de volgende paragraaf gaan we verder in op dit Pasteur-effect.

Ethyleen

Ethyleen (etheen) is een gasvormig plantenhormoon dat vrijkomt uit rijpend fruit of uit tulpenbollen die aangetast zijn door de zuurschimmel *Fusarium oxysporum*. Verbrandingsmotoren en open haarden stoten ook ethyleen uit. Ethyleen kan dus in de bewaarruimte zelf ontstaan, maar ook van buitenaf de bewaarruimte in komen. Ethyleen heeft in tulpenbollen desastreuze effecten. In leverbare bollen leidt het tot bloemverdroging en in plantgoed tot overmatige verklijstering (dochterbolvorming). Bij irisbollen verhoogt ethyleen het bloeipercantage in bolmaten die niet voor 100% bloeien. De overige bolgewassen zijn in de bewaarfase ongevoelig voor ethyleen. In paragraaf 4.2.3 gaan we meer in detail in op de effecten van ethyleen in tulp.

Ethanol

Bij te late zuurstofconcentraties kan in bewaarruimtes ethanol (ethylalcohol) vrijkomen uit gistend plantmateriaal.

Verdeling over de cel

Voor alle genoemde factoren speelt ook de verdeling over de cel een rol. De verdeling van bijvoorbeeld temperatuur of O_2/CO_2 -concentraties over de cel, wordt in belangrijke mate bepaald door de luchtcirculatie.

Licht

In bijzondere gevallen speelt de aanwezigheid van licht (lichtniveau, daglengte en lichtkwaliteit) een rol.

4.2.2 Fysiologische processen tijdens de bewaring

Naast de klimaatfactoren zijn er ook fysiologische processen die een rol spelen in het behoud van kwaliteit en het voorkomen van uitval door ziekten.

Rust en rustbreking

We hebben het bij bloembollen vaak over rust en rustbreking. Voor rust wordt ook de Engelse term 'dormancy' veel gebruikt. Veel leliecultivars krijgen na de oogst een aantal koudeweken om 'de rust te breken'. Tulpen worden warm bewaard om ze 'in rust' te houden.

Maar is hier wel echt sprake van rust? Bij knoppen van bomen is er sprake van winterrust. Dat betekent dat de stofwisseling op een laag pitje staat en dat de knop, zelfs bij tijdelijke temperatuurstijgingen, weigert uit te lopen voordat de rust gebroken is. Ook veel zaden weigeren uit te lopen als de rust niet gebroken is. Hoe zit dat bij bolgewassen?

Lelie

Leliebollen die na de oogst geen koudeweken krijgen maar bij 17°C worden bewaard, lopen gewoon uit. Er zijn dus geen koudeweken nodig om de rust te doorbreken. Maar het uitlopen gaat heel langzaam. Bovendien blijven de planten erg kort en produceren ze afwijkende bloemen.

In planten en bloembollen is bij het in rust gaan vaak het hormoon abscisinezuur betrokken. Bij het breken van de rust komen hormonen als gibberellinezuur, cytokinine of ethyleen in het spel. Ook in lelie neemt onder invloed van het kouder worden op het veld het gehalte aan abscisinezuur toe. (Uitzondering zijn *Longiflorums*: die kennen geen rust en lopen vaak zelfs tijdens het groeiseizoen al uit. Dit noemen we doorwas.) Na een aantal weken koude neemt het gehalte abscisinezuur echter weer af.

Er lijkt bij lelies dus wel sprake van een zekere rust, maar die is niet zo absoluut als bij boomknoppen of zaden. Het is dus niet helemaal terecht als we de koudebehandeling van lelies 'rustbreking' noemen. Zonder koudeweken lopen lelies ook gewoon

uit. Maar ze hebben die koude wel hard nodig voor een snelle strekking, voldoende taklengte en goede knoppen in de kasfase. De koudeperiode is ook essentieel om de bollen voor te bereiden op de (natuurlijke) winter: tijdens de koudeperiode slaan ze suiker op in de spruit als antivries waarmee ze beschadiging door vorst voorkomen. (Zie ook paragraaf 4.5.2 over de bewaring van leverbare leliebollen.)

Een veel voorkomend misverstand is dat bollen in rust gaan als je ze bij een lage temperatuur wegzet. Het zakken van de temperatuur is voor lelies wel een prikkel om in rust te gaan, maar het duurt vaak nog weken voordat de stofwisselingsactiviteit, die verhoogd was door oogst en verwerken, voldoende tot bedaren is gekomen om de bollen zonder risico in te vriezen. Het invriezen of in de ULO-bewaring plaatsen van lelies met een te hoge stofwisselingsactiviteit, dus kort na rooien en verwerken, leidt tot kwaliteitsproblemen zoals verstikking en (mogelijk) zwarte spruiten.

Tulp

Ook bij tulpen hebben we het vaak over een rustperiode na de oogst. We zien geen ontwikkeling, maar schijn bedriegt: het groeipunt is op dat moment volop bezig met de bloemaanleg. Warme bewaring is hier goed voor de bloemaanleg en remt de ontwikkeling van de spruit. Na het planten staat de lengtegroei van de bloemknop gedurende enkele weken stil, maar dat geldt niet voor andere ontwikkelingen in de spruit. We kunnen hier wel van bloemknoprust spreken. Net als bij lelie is in tulp een koudeperiode noodzakelijk voor een snelle broei en voor bloemen met voldoende lengte.

Relatieve rust

De conclusie lijkt gerechtvaardigd om te stellen dat bollen een periode van relatieve rust kennen. Dat betekent niet dat in die fase de ontwikkeling van de bol als geheel de hele tijd stilstaat. In de bol gebeurt meer dan de ontwikkeling van de spruit. Je moet ook kijken naar de ontwikkeling van wortelprimordia en naar de dochterbol-meristemen. Veel auteurs definiëren bolrust als de fase waarin bollen niet uitlopen. Dit is onterecht. Als er geen spruit boven de bol uitkomt, wil dat niet zeggen dat er sprake is van rust: de bollen zijn dan soms toch erg druk bezig, bijvoorbeeld met bloemaanleg of met de vorming van dochterbollen.

De periode van relatieve rust is een welkome periode om de bollen te verwerken. Bollen met een lagere fysiologische ontwikkelingsactiviteit kunnen beter tegen een stootje (figuurlijk gesproken) dan bollen die erg actief zijn en al beginnen uit te lopen.

Wondheling

Bollen kunnen verwond raken tijdens oogsten en verwerken of door vraat, bijvoorbeeld door mijten. Na verwonding komen bij planten ethyleen en andere hormoonachtige stoffen vrij. Die stoffen zetten een compleet wondhelingprogramma in werking. Allereerst gaat de ademhaling omhoog (een universeel ethyleeneffect in planten) voor de levering van de benodigde energie en bouwstenen. Vervolgens

maakt de plant speciale typen cellen aan, het zogenaamde periderm. Die speciale cellen produceren naar buiten toe kurkachtige substanties die de wond afdichten.

Dit wondhelingsproces duurt minstens enkele dagen en er is vochtige lucht voor nodig. Onderzoek heeft aangetoond dat bij lelie en bijvoorbeeld dahlia te snelle droging de wondheling vertraagt en tot juist meer *Penicillium*aantasting leidt dan rustige droging waarbij het vocht in de lucht helpt bij de wondheling. In tulpenbollen werkt vochtige lucht waarschijnlijk ook positief op de wondheling, maar helaas kan de teler zich dat niet permitteren vanwege het infectiegevaar door *Fusarium*. Telers denken vaak dat wonden na één dag drogen dicht zijn, omdat er dan een 'korstje' op de wonden zit. Dat korstje is echter geen geheele wond, maar opgedroogd zetmeel. Daaronder zit een open wond, waardoor schimmels als *Penicillium* en *Fusarium* met behulp van een beetje vocht makkelijk binnendringen.

Stress

Net als mensen en dieren kunnen planten en bloembollen stress ondervinden als ze blootgesteld worden aan extreme omstandigheden. Bij extreme omstandigheden moet je denken aan: temperaturen (te hoog, te laag), vochtcondities (te nat, te droog), lichtcondities (te veel of te weinig licht), blootstelling aan UV, ozon, zware metalen, zout enzovoorts. Bij extreme temperaturen is niet alleen de hoogte van de temperatuur van belang, maar ook de snelheid waarmee die bereikt wordt: temperatuurschok. Stress door UV of ozon is een actueel probleem. Tegenwoordig worden UV en ozon gebruikt om ziekten en plagen in bewaarruimtes te bestrijden. Om sporen van ziekteverwekkende bacteriën en schimmels te doden zijn er echter zulke hoge ozonconcentraties en UV-doses nodig, dat de bollen hier stress of zelfs zichtbare schade van ondervinden.

Fysiologisch gezien lijken stress in mens, dier en plant sterk op elkaar. Om dit te kunnen begrijpen moeten we even kijken naar de rol van zuurstof in al die organismen. Zuurstof is noodzakelijk voor de ademhaling en voor enkele belangrijke oxidatieprocessen, maar verder is de stof eigenlijk giftig. Tijdens biochemische processen waarbij elektronen overgedragen worden, de oxidatie-reductieprocessen, ontstaan zogenaamde zuurstofradicalen. Dat zijn zuurstofvormen met een ongepaard elektron. Deze radicalen zijn zo reactief dat ze membraanschade aanrichten en dat is schadelijk voor groei en ontwikkeling van de plant. De plant beschikt over enzymen en stoffen die zuurstofradicalen onschadelijk maken ('scavengers'). Onder normale omstandigheden slagen die erin om de zuurstofradicalen effectief op te ruimen. Maar in stresssituaties lukt dat de plant of bol niet meer met membraanschade tot gevolg. Wanneer de stresssituatie ophoudt, kan de bol opgelopen membraanschade alsnog repareren.

Het is goed om te beseffen dat bloembollen in hun natuurlijke situatie nooit boven de grond komen. Dit betekent dat elke bol die wordt geoogst, verwerkt en bewaard, stress ondervindt. Gestreste bollen hebben hun handen vol aan het repareren van membraanschade en zijn daardoor gevoeliger voor aantasting door ziekten en plagen.

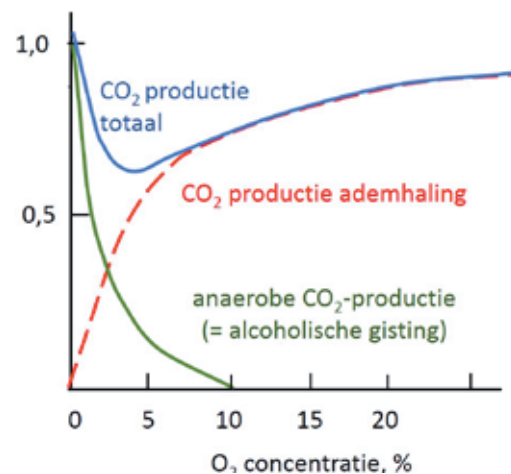
Pasteur-effect

Het bewaren van fruit onder lage zuurstofomstandigheden (Ultra-Low-Oxygen of ULO), vaak gecombineerd met een verhoogd CO_2 -gehalte, leidt tot een drastische verlenging van de bewaarduur en bevordert het kwaliteitsbehoud. In peat-moss verpakte leliebollen behouden onder ULO-omstandigheden meer van hun reservekoolhydraten en produceren zwaardere bloemen dan standaard bewaarde bollen. Bij pogingen om tulpenbollen onder ULO te bewaren liepen de pioniers op dit gebied echter tegen kwaliteitsproblemen aan. Ook pogingen om tulpenbollen te bewaren in consumentenverpakkingen met beperkte doorlaatbaarheid voor zuurstof liepen uit op een mislukking. Oorzaak van deze problemen is het Pasteur-effect.

Het Pasteur-effect houdt in dat de glycolyse geremd wordt door zuurstof. De glycolyse is het eerste deel van de suikerafbraak (zie paragraaf 3.4.1). Als je een plant of een bol onder lage zuurstofomstandigheden brengt, dan valt die rem weg en neemt de glycolyse in activiteit toe. Daarbij komt NADH vrij. Die NADH kan zijn energie (elektronen) echter niet overdragen op zuurstof. De plant bevindt zich immers in lage zuurstofomstandigheden. Er kan dus geen oxidatieve fosforylering plaatsvinden. De plant schakelt daarom over op anaerobe (zuurstofloze) gisting met alcohol als eindproduct. Als bollen in een afgesloten ruimte of in een plastic zak hebben gezeten, kun je de alcoholvlucht soms ruiken.

In figuur 4.1 zie je aan de hand van de CO_2 -productie van tulpenbollen wat er gebeurt als het zuurstofgehalte in de bewaar ruimte of in een gesloten verpakking daalt. Ter herinnering: lucht bevat van nature 20,94% zuurstof. Van rechts naar links neemt op de x-as het zuurstofniveau af. Als gevolg daarvan daalt de ademhalingsactiviteit, dus de CO_2 -productie door O_2 -consumptie. Onder de 10% O_2 en veel sterker onder de 5% zien we dat de CO_2 -productie echter sterk toeneemt. Dit is het gevolg van de versnelde glycolyse en CO_2 -productie door alcoholische gisting. De tulpenbol kan hierdoor onder lage zuurstofomstandigheden in korte tijd een groot deel van zijn zetmeelvoorraad verbruiken.

De zetmeel zet hij om in glucose en fructose die hij verbrandt tot CO_2 en water. Die verbranding levert geen bouwstenen en nauwelijks ATP op. Dit Pasteur-effect is ook een aandachtspunt bij toepassing van coatings voor het aanbrengen van gewasbeschermingsmiddelen, groeiregulators of 'goede' bacteriën of schimmels. De coating mag het binnendringen van zuurstof niet belemmeren. Het is niet duidelijk waarom



Figuur 4.1 Pasteur-effect: het effect van het dalen van het zuurstofgehalte in de bewaar ruimte of in een gesloten verpakking op de CO_2 -productie.

opgeplante tulpen en verpakte lelies wél bestand zijn tegen en zelfs voordeel hebben van lage zuurstofomstandigheden.

4.2.3 Ethyleen in tulp

Voor het ethyleenprobleem in tulp moeten we wat extra ruimte maken. We doen dat om twee redenen: vanwege de ernst en de omvang van het probleem en vanwege de aard van de fysiologische processen die erbij betrokken zijn.

Ethyleen, met als officiële chemische naam etheen, is een simpele gasvormige stof met 2 C- en 4 H-atomen (C_2H_4) die redelijk in water en dus ook in celvocht oplost.

Ethyleen is een plantenhormoon dat in alle planten een rol speelt in de hele ontwikkeling 'van de wieg tot het graf', en dus niet alleen bij veroudering. We kennen ethyleen in tulp vooral als een hinderlijk gas in de bewaring, afkomstig van zure bollen. Maar in de natuur (onder de grond!) speelt ethyleen als endogeen hormoon een belangrijke rol in de reacties op aanvallen door ziekten en plagen, stress, verwondingen enzovoorts. Onder natuurlijke omstandigheden gebruikt de bol zelfgemaakt ethyleen om de bloem te laten verdrogen bij ongunstige bloeiomstandigheden, voor wondheling enzovoorts. We moeten dus onderscheid maken in endogeen (door de bol zelf geproduceerd) en exogeen (van buitenaf komend) ethyleen. Maar wat de bron ook is, de effecten zijn hetzelfde.

Ethyleenproductie

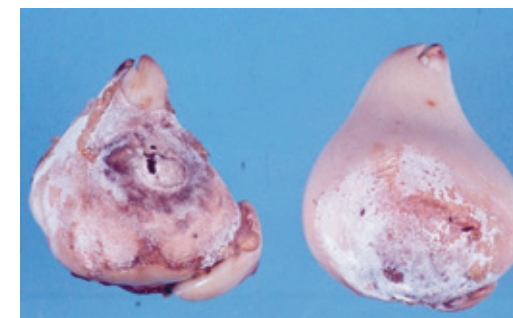
Bronnen van exogeen ethyleen in bewaar ruimtes zijn:

- zure bollen (bollen aangetast door *Fusarium oxysporum*);
- verbrandingsmotoren, dus ook een drukke verkeersweg langs een bollenbedrijf;
- open haarden of houtkachels in de buurt van de luchtinlaat;
- bloemen of fruit in dezelfde bewaar ruimte.

Niet alle zure bollen maken evenveel ethyleen. De hoeveelheid is afhankelijk van:

- de cultivar (de 'gastheer' van de *Fusarium*-schimmel);
- de agressiviteit van het *Fusarium*-isolaat: de schimmel *Fusarium* komt voor in tientallen verschillende isolaten, variërend van zeer mild tot zeer agressief in hun gedrag van aantasting;
- de mate van aantasting van de bol.

De temperatuur is ook van grote invloed op de ethyleenproductie van zure bollen. Bij 20°C is de ethyleenproductie het hoogst, bij 17°C is deze 85 à 90% lager en bij 9°C bijna 99% lager. Als de temperatuur boven de 20°C komt, gaat de ethyleenproductie ook omlaag, maar die daling is veel



Figuur 4.2 Zure, door *Fusarium* aangetaste tulpenbollen. De huid is verwijderd, waardoor de witte, poederachtige sporen zichtbaar worden. (Foto: Wageningen University & Research)

minder spectaculair. Bij 23°C is deze 25% lager dan bij 20°C. Deze temperatuureffecten zijn echter maar in één cultivar bestudeerd.

Ethyleengevoeligheid

De gevoeligheid voor ethyleen varieert per cultivar en is zeer temperatuurafhankelijk. De grootte of de ernst van de ethyleeneffecten hangt af van:

- de concentratie (ppm, parts per million, bijvoorbeeld 1 ml per m³) waaraan de bollen blootgesteld worden;
- de duur van de blootstelling (dosis: concentratie x duur);
- het moment tijdens de bewaring waarop de blootstelling plaatsvindt;
- de temperatuur;
- de cultivar: cultivars verschillen sterk in gevoeligheid. Er is geen verband tussen de ethyleengevoeligheid en de ethyleenproductie.

Verband tussen ethyleenconcentratie en schade

Omdat er zo veel factoren een rol spelen in de gevoeligheid voor ethyleen, kunnen we eigenlijk niet zo maar stellen dat een bepaalde ethyleenconcentratie een bepaalde mate van schade veroorzaakt. Voor het gemak introduceren we hier toch een vuistregel die dat verband weergeeft. Daarbij gaan we uit van een blootstelling van ten minste enkele dagen.

- Schadedrempel: 0,1-0,3 ppm (parts per million)
- 50% schade: 1-3 ppm
- Maximale schade: 10-30 ppm

Maximale schade betekent niet altijd 100% schade. Een bepaalde cultivar kan bij blootstelling van enkele dagen aan 10-30 ppm bijvoorbeeld 50% bloemverdroging vertonen. Bij 1-3 ppm zou de schade dan ongeveer 25% bedragen en bij 0,1-0,3 ppm 1%. Let op: ook hier moeten we rekening houden met de temperatuur.

Tussen ethyleenconcentratie en schade bestaat een logaritmisch verband: voor een verdubbeling van het effect is een 10 maal hogere hormoonconcentratie nodig. Het verband vertoont een zogenaamde verzadigingscurve: bij concentraties hoger dan 10-30 ppm neemt de schade niet verder toe.

Ethyleeneffecten

In tulpenbollen heeft blootstelling aan ethyleen een heel scala van effecten. We hebben de effecten gerangschikt op basis van de tijd die het duurt voordat ze zichtbaar zijn, en we beschrijven ze ook in die volgorde. De effecten zijn:

- stimulering van de ademhaling;
- gommen (harsen);
- verminderde weerstand tegen zuur;
- kernrot;
- bloemverdroging, bijblad, slechte beworteling en glimmend loofblad;
- verklijstering.

Stimulering van de ademhaling

Ethyleen stimuleert de ademhaling. Dat geldt voor vrijwel alle planten. Dit effect is al na enkele uren tot een dag waarneembaar. In tulpenbollen, zowel plantgoed als leverbaar, wordt de ademhaling maximaal 5 tot 10 keer sneller. De toegenomen ademhaling verschaft de plant extra energie en bouwstenen. Die gebruikt hij om wondheling, een stressreactie of een afweer tegen ziekteverwekkers in gang te zetten. Ethyleenvorming is de eerste stap in de signaaloverdrachtketen, die leidt tot het genoemde afweer en herstel. Bij bollen wordt daarvoor zetmeel omgezet in suiker. Als de stimulering van de ademhaling langer dan enkele dagen aanhoudt, kost dit zo veel suiker, dat dit zichtbaar wordt aan de dikte van de bolrokken en de ruimte tussen de bolrokken. (Zie figuur 4.3.)



Figuur 4.3 Doorgesneden tulpenbollen. Ethyleenblootstelling leidt tot dunnere bolrokken en meer ruimte tussen de bolrokken. De onderste twee bollen zijn met ethyleen behandeld. De bovenste twee zijn in schone lucht bewaard. De beige verkleuring is ook een typisch ethyleeneffect. (Foto: Wageningen University & Research)

Gommen (harsen)

In ethyleengevoelige cultivars, en vooral in de grotere bolmaten daarvan, leidt een blootstelling aan ethyleen na één à twee dagen tot het zogenaamde gommen: zetmeel wordt afgebroken tot kleinere suikers die zich in vloeibare vorm net onder de opperhuid van de bolrok ophopen. Daar vormen ze blazen. Als de aanvoer van die vloeibare suikers blijft aanhouden, breken de blazen open. De gom (vloeibare suiker) stroomt er dan langzaam uit, waarna deze opdroogt en hard wordt. Je ziet dit effect vooral kort na de oogst optreden. Later in het seizoen zijn hogere doses van ethyleen nodig om dit effect op te roepen.

Gom bevat hoge concentraties van tuliposide, de precursor van tulipaline. Tulipaline staat bekend als een door de bol zelf gemaakt afweermiddel tegen *Fusarium*, maar tuliposide heeft geen schimmelwerende werking. *Penicillium* groeit bij een hoge RV op de gom en in labproeven op petrischalen kon geen remmende werking van gom op *Fusarium* groei aangetoond worden. Volgens sommige auteurs heeft tuliposide een insectendodende werking.



Figuur 4.4 Gommende tulpenbollen. De bovenste rij is behandeld met ethyleen, de onderste rij is in schone lucht bewaard. (Foto: Wageningen University & Research)

Verminderde weerstand tegen zuur

Als bollen kort na de oogst blootgesteld worden aan ethyleen, dan leidt dat tot een grotere gevoeligheid voor zuuraantasting. Dit effect wordt binnen enkele dagen tot weken zichtbaar. Je kunt het effect voorkomen door de bollen direct na de oogst te behandelen met het anti-ethyleenmiddel 1-MCP. Dit middel is ook bekend als Ethyl-bloc of FreshStart. Let op: 1-MCP voorkomt alleen de extra toename van zuur door ethyleen. Een deel van het zuur kan al ontstaan zijn vóór de 1-MCP-behandeling.

We weten dan wel hoe we die extra zuuraantasting kunnen voorkomen, maar wat het mechanisme achter dit ethyleeneffect is begrijpen we nog niet goed. Het kan zijn dat de zuurschimmel naar binnen groeit door de huidmondjes op de bolrok. Die staan open als gevolg van de ethyleenblootstelling. Huidmondjes hebben geen open- en sluitmechanisme, maar worden afgesloten door een prop die vermoedelijk uit was bestaat. De wasprop verdwijnt door ethyleen en herstelt zich weer in schone lucht. Een andere mogelijkheid is dat die grotere gevoeligheid voor zuuraantasting te maken heeft met het tulipalinegehalte in de buitenste bolrokken. Uit proeven blijkt dat dit gehalte onder invloed van ethyleen sterk verlaagd wordt, door afbraak of door verminderde aanmaak.

Kernrot

Kernrot is het compleet wegvallen van de bloem of zelfs de hele stengel in aanleg (in de bol) door schimmel- of bacterieaantasting. Dit is een rampzalig gevolg van ethyleenblootstelling vlak na de oogst. Kernrot is pas zichtbaar als je de bol doorsnijdt

aan het eind van de bewaring van leverbaar of in de broei. Je ziet dit dus pas na enkele maanden.

In de jaren 70 en 80 van de vorige eeuw overheerste de gedachte dat ethyleen na de oogst verantwoordelijk is voor het veroorzaken van 'open spruiten'. Bij open spruiten komen door remming van de bladontwikkeling de meeldraden boven de spruit uit. (Zie figuur 4.5.) Vervolgens vreten bollen- en stromijten de meeldraden aan, waarna ze wegrotten door schimmels en bacteriën die de mijten met zich meenemen (kernrot). Nu zijn we daar niet meer zo zeker van. Onderzoek in 2012 toonde aan dat open spruiten niet noodzakelijk zijn voor het optreden van kernrot en dat parkiettulpen niet per se gevoeliger zijn dan andere typen tulpen. Wat wel risicoverhogend werkt, is ruimte tussen de bolrokken en de aanwezigheid van stromijten. De ruimte tussen de bolrokken neemt toe onder invloed van ethyleen. Door de bollen direct na de oogst te behandelen met het anti-ethyleenmiddel 1-MCP, en zo ruimte tussen de bolrokken te voorkomen, werd het percentage kernrot in de broeierij drastisch verlaagd. Kernrot was helaas niet volledig te voorkomen. De ontwikkeling van de mijtenpopulatie kan worden geremd door zo snel mogelijk de temperatuur te verlagen.



Figuur 4.5 Tulpenspruiten op de bolbodem na het wegsnijden van de bolrokken. Links: een gesloten spruit; midden: een 'open' spruit; rechts: kernrot, een open spruit met weggerotte meeldraden. (Foto: Wageningen University & Research)

Bloemverdroging, bijblad, slechte beworteling en glimmend loofblad

Als leverbare bollen gedurende langere tijd (enkele dagen tot weken) aan ethyleenconcentraties hoger dan 0,3 ppm (300 ppb) worden blootgesteld, kan dit leiden tot bloemverdroging. Net als kernrot, kun je dit pas vaststellen aan het eind van de bewaring (door de bollen door te snijden) of tijdens de broei. De gevoeligheid voor bloemverdroging varieert sterk van cultivar tot cultivar en is ook afhankelijk van het moment van ethyleenblootstelling tijdens de bewaring en van de temperatuur. Zo kunnen in één cultivar de bloemen voor bijna 100% verdrogen, terwijl in een andere cultivar bij dezelfde ethyleendosis slechts enkele procenten bloemen verdrogen. Ook het temperatuurtraject ná de blootstelling aan ethyleen is belangrijk. Bij een rustige preparatie (niet te abrupte en grote temperatuurovergangen) voor broei in bijvoor-



Figuur 4.6 Door ethyleen veroorzaakte bloemverdroging. De bollen in de linkerbak zijn blootgesteld aan ethyleen, die in de rechterbak zijn bewaard in schone lucht. (Foto: Wageningen University & Research)

beeld maart kunnen de bollen herstellen van een zekere mate van bloemverdroging. Zo kun je bijvoorbeeld het percentage bloemverdroging terugbrengen van 30% naar 5%. Overigens, ook zonder ethyleenprobleem is temperatuur een belangrijke factor in het ontstaan van bloemverdroging. Je leest hier meer over in paragraaf 4.4.2, de bewaring van leverbaar.

Een bol in ongunstige bloeiomstandigheden en in stresssituaties zet processen in gang die leiden tot bloemverdroging. Blootstelling aan exogeen ethyleen beïnvloedt waarschijnlijk dezelfde processen. Zowel exogeen als endogeen ethyleen binden aan de ethyleenreceptor in de cellen. Dat zet een keten van processen in gang met verdroging van de bloem als resultaat. Hier komt ook het proces van apicale dominantie om de hoek kijken. Doordat de hoofdspruit beschadigd wordt, valt de rem op het uitlopen van de okselmeristemen weg. Daardoor gaan de okselmeristemen uitlopen, met als resultaat meer bijblad of bijspruiten in de kas. (Zie figuur 4.7.)

De slechtere (kortere) gewasstand van tulpenbollen die tijdens de bewaring aan ethyleen zijn blootgesteld is mede een gevolg van de slechtere beworteling van die bollen.



Figuur 4.7 Effect van ethyleen tijdens de bewaring op de ontwikkeling van tulpen in de kas. Links op de bak de bollen die aan ethyleen zijn blootgesteld. Rechts de gezonde controlegroep. Duidelijk te zien zijn het kort blijven en de grotere hoeveelheid bijblad bij de met ethyleen behandelde bollen. (Foto: Wageningen University & Research)



Figuur 4.8 Slechtere beworteling door ethyleen. Rechts: met ethyleen behandelde bollen; links: bollen die ongevoelig zijn gemaakt voor ethyleen (gelijk aan de schone lucht-controle).

Tot slot vertonen tulpenplanten uit bollen die aan ethyleen zijn blootgesteld vaak glimmende bladeren. Als gevolg van ethyleen tijdens de bewaring is de vorming van de waslaag op het blad (de normale situatie) geremd.

Verklistering

Ethyleen veroorzaakt in plantgoed van tulp een toename in verklistering. Dat wordt pas zichtbaar bij de volgende oogst, 9 à 10 maanden later. Het fysiologische mechanisme hierachter is het volgende. Ethyleen onderdrukt de ontwikkeling van het hoofdgroei punt, waardoor de rem op het uitlopen van de okselmeristemen (de dochterbollen in aanleg) wegvalt. Dat betekent overigens niet dat je met een simpele ethyleenbehandeling structureel meer plantgoed kunt verkrijgen. (Zie de uitleg in paragraaf 4.4.1.)



Figuur 4.9 Links: sterk verklisterde bol; rechts: normaal verklisterde bol. (Foto: Wageningen University & Research)

Ethyleen in de kas

In zeldzame gevallen komt het voor dat de ethyleenconcentratie in de kas boven de schadedrempel van 0,1 à 0,3 ppm oploopt. Bijvoorbeeld omdat de gasbrander slecht is afgesteld of omdat er via de ramen rook van een stookinstallatie de kas inkomt. Vuistregel: als je iets van een rook-, brand- of schroeilucht ruikt in de kas of op een andere plek waar tulpenbollen of -planten staan, dan is er een risico van hoge ethyleengehaltes in de lucht en dus van schade aan de tulpen. Ethyleen in de kas resulteert in het onmiddellijk stoppen van de stengelstrekking. Als de blootstelling aan ethyleen in de kas langer aanhoudt (enkele dagen) kunnen ook de bloemen verdorven.

Schade door ethyleen voorkomen

Schade door ethyleen tijdens de bewaring kun je voorkomen door:

- ventileren;
- wegvangen van ethyleen;
- het ongevoelig maken van de bollen voor ethyleen.

Ventileren

De meest toegepaste methode om te voorkomen dat het ethyleengehalte in een bewaar ruimte oploopt tot boven de schadedrempel is ventileren. Dat wil zeggen dat je de lucht continu ververst met buitenlucht. De standaardnorm voor ventilatie is 100 m³ lucht per m³ bollen per uur tot enkele weken na het pellen en sorteren, daarna 60

m³ tot planten. Die norm is gebaseerd op een ethyleenproductie van 0,1 ml per bol per etmaal en een maximaal zuurpercentage van 5%. Hoewel deze getallen achterhaald zijn, voldoen ze nog steeds redelijk voor het gemiddelde sortiment.

Een veel nauwkeurigere en betrouwbaardere methode is 'ethyleengestuurde ventilatie'. Een klimaatcomputer meet de ethyleengehaltes in de cel en stuurt de ventilatie aan op basis van de meetgegevens. In situaties zonder ethyleen in de cellucht kun je de ventilatie regelen op basis van de ingestelde RV. Als ook daarvoor de klep niet open hoeft (sterk afhankelijk van de buitentemperatuur), hoef je alleen te ventileren om CO₂ af te voeren en zuurstof aan te voeren ten behoeve van de ademhaling.

Wegvangen van ethyleen

Je kunt de ethyleenconcentratie in een bewaar ruimte verlagen door in de ruimte zakjes of dekens te plaatsen met poreuze materialen gedrenkt in kaliumpermanganaat (KMnO₄). Het KMnO₄ absorbeert en oxideert het ethyleen. Als de materialen verzadigd zijn (en dus geen oxiderende werking meer hebben), moet je ze vervangen. Het is verstandig de ethyleenproductie in een ruimte en de benodigde hoeveelheid ethyleenbindend materiaal goed te berekenen.

Het ongevoelig maken van de bollen voor ethyleen

Je kunt bollen ongevoelig maken voor ethyleen met behulp van 1-MCP (merknamen Ethylbloc, FreshStart). 1-MCP, voluit 1-methylcyclopropeen, is een gasvormige stof die qua molecuulstructuur aan één kant van het molecuul sterk lijkt op ethyleen. Daardoor wordt de stof 'herkend' door de receptor voor ethyleen en eraan gebonden. (Zie ook paragraaf 3.9.2 over hormonen.) Dit 'namaakhormoon-receptorcomplex' heeft echter géén invloed op de ontwikkeling. Je brengt het 1-MCP-gas in de bewaar ruimte en houdt de ruimte minimaal zes tot acht uur hermetisch afgesloten. Het resultaat is dat de ethyleen-receptormoleculen in de bollen bezet zijn door 1-MCP. Ethyleen kan zich niet meer binden aan de bollen en kan dus geen negatieve effecten meer hebben. Door toepassing van 1-MCP kun je dus alle hierboven beschreven negatieve effecten van ethyleen voorkomen.

Hoe lang de bollen beschermd blijven door 1-MCP hangt af van de snelheid waarmee de bollen nieuwe receptormoleculen aanmaken. Voor tulp bedraagt de beschermduur bij 20°C 12-14 dagen. (De snelheid van aanmaak van receptormoleculen is temperatuurafhankelijk.) Na die 12-14 dagen neemt de gevoeligheid voor ethyleen door de aanmaak van nieuwe receptormoleculen langzaam toe. Na drie weken bedraagt de gevoeligheid ongeveer 50%.

Om gedurende de hele bewaarduur beschermd te zijn tegen ethyleen zou je het gas elke twee weken opnieuw moeten toedienen. Om de toegenomen gevoeligheid voor zuur of de kans op kernrot door ethyleen vlak na de oogst te voorkomen, zouden één tot drie behandelingen na de oogst voldoende kunnen zijn. Het behandelen van een zeecontainer met tulpen geeft ook gedurende de eerste twee weken van het transport volledige bescherming. Daarna neemt de gevoeligheid weer langzaam toe.

Tijdens hittegolven in augustus of september hebben bewaarders van tulpenbollen vaak grote problemen met ventilatie. Doordat het in de cel kouder is dan buiten, slaat er vocht neer op de bollen. Daardoor kan nieuw zuur ontstaan. Minder ventileren zou dat probleem verkleinen, maar dan loopt het ethyleengehalte te ver op. Als je vlak voor een hittegolf de bollen behandelt met 1-MCP, kun je de ventilatie beperken zonder ethyleenrisico.

4.3 Gezondheid van bolgewassen tijdens de bewaring

Tijdens de bewaring van bolgewassen kunnen enkele specifieke ziekten en plagen de kwaliteit van de bollen aantasten. Bij tulp, narcis en hyacint mag de RV niet boven de 75 à 80% komen om aantasting door schimmels zoals *Penicillium* en *Fusarium* te voorkomen. Hyacintenbollen kunnen bovendien aangetast worden door de bacteriesoorten *Dickeya* en *Pectobacterium* (oude naam *Erwinia*), vooral als de bollen gestrest of verwond zijn. Je kunt bollen beschermen tegen schimmels met een fungicidenbehandeling door dompelen of schuimen. Tegen bacteriën bestaan geen toegelaten chemische gewasbeschermingsmiddelen. In hyacint kun je geelziekbacteriën bestrijden door middel van hoge temperaturen: de heetstook.

Sinds het verbod op het gebruik van insecten- en mijtendodende middelen in bollenbewaarruimtes is het probleem van aantasting door mijten (tulpengalmijt, bollenmijt en stromijt) toegenomen. In hyacint vormt ook trips een probleem. Deze plaagorganismen kunnen je alleen nog niet-chemisch bestrijden door behandelingen met hete lucht of warm water of door het inzetten van roofmijten.

Meer informatie over ziekten tijdens bewaring vind je in het boek 'de teelt van tulpen'.

4.4 Bewaring van tulpenbollen

4.4.1 Bewaring van plantgoed

Plantgoedmaten van tulp worden na de oogst, het spoelen, drogen en sorteren enkele maanden bewaard. Elke teler weet hoe belangrijk de factor temperatuur tijdens de bewaring is. De temperatuur beïnvloedt de totale opbrengst, het aantal dochterbollen en de verdeling van de bolmaten. Bijzonder is dat de effecten van de bewaaromstandigheden pas bij de volgende oogst, acht à negen maanden na het planten, duidelijk worden. De temperatuur tijdens de bewaring beïnvloedt de aanmaak van hormonen die de ontwikkeling van de al in aanleg aanwezige organen stimuleren of juist remmen. De wortels, de hoofdspruit en de okselknoppen reageren allemaal verschillend op de verschillende temperatuurregimes. Let op: het sortiment reageert ook heel verschillend. Er zijn echter enkele duidelijke trends waarneembaar.



Figuur 4.10 Bewaring van tulpenplantgoed.

20°C essentieel voor plantgoedbewaring

Een periode bij 20°C is essentieel voor een goede opbrengst. Deze bewaartemperatuur zorgt voor de langste groeiperiode op het veld, met het grootste bladoppervlak en met de hoogste opbrengst, zowel in gewicht als in stuks. Bewaring bij lagere temperaturen vervroegt de complete groeiperiode: vroegere opkomst, vroegere bloei en een vroeger rootijdstip. Hogere temperaturen hebben het omgekeerde effect. Een continue bewaarperiode bij 20°C geeft ook de minste verklistering.

Het risico van deze vorm van bewaring is echter dat een tijdelijke verhoging van de bewaartemperatuur met enkele graden, bijvoorbeeld tijdens een hittegolf in september, tot een verhoging van de verklistering leidt. Om die reden bewaren veel telers hun plantgoed de eerste vier tot zes weken bij hogere temperaturen (25-28°C), en zetten ze dan pas weg bij 20°C. Daarmee onderdrukken ze het uitlopen van okselknoppen (de klisters in aanleg) in die eerste weken, wat het risico op uitgroeien van de klisters door warmte in september verkleint. Soms wordt ook een geleidelijk afnemende temperatuur van 30°C na de oogst tot 20°C bij het planten aangehouden. Let op het sortiment: sterk verklisterende cultivars worden koeler bewaard dan slecht verklisterende cultivars.

Effect temperatuur op verklistering

Welk fysiologisch proces zit nu achter dit effect van de temperatuur op verklistering? Om dit te begrijpen moeten we even terugkijken naar de opbouw van een tulpenbol. (Zie paragraaf 2.4.) We zagen dat een tulpenbol eigenlijk al een volledige plant is. De onderdelen zien er alleen nog anders uit. De top van de plant, de hoofdknop, is al in de bol aanwezig als hoofdgroei punt of centrale spruit.

In het hoofdstuk over plantenhormonen (hoofdstuk 3) hebben we gezien hoe de top van een plant het uitlopen van de okselknoppen onderdrukt: in veel planten en struiken gaan de okselknoppen uitlopen als je de top verwijdert. Dit proces noemen we apicale dominantie (letterlijk overheersing door de top, de apex). Het wordt veroorzaakt door het hormoon auxine. Auxine wordt in de top geproduceerd en wordt vervolgens naar beneden getransporteerd waar het het uitlopen de okselknoppen onderdrukt. Het hormoon cytokinine werkt als antagonist ('tegenwerker') van auxine. Toediening van dit hormoon laat de okselknoppen ook uitlopen.

Nu terug naar de tulpenbol en het effect van temperatuur op de verklistering: door warmte tijdens de bewaring vermindert de apicale dominantie. Het hoofdgroei punt wordt geremd door de hogere temperatuur. Daarmee wordt ook de onderdrukking van de okselknoppen geremd. Mogelijk speelt ook hier het hormoon auxine een rol, maar die mogelijkheid is nooit onderzocht. Eerder zagen we al dat de aanwezigheid van ethyleen in de bewaar ruimte hetzelfde effect heeft als hogere temperaturen: rem op het hoofdgroei punt, met een toegenomen verklistering als gevolg. In leverbaar is de remming van de hoofdspruit soms zo sterk dat de bloem verdroogt. Ook na bloemverdroging gaan de okselknoppen sterker uitlopen, tot dochterbollen op het veld en tot bijblad in de broeierij.

Beïnvloeden verklistering kost twee jaar

Sommige cultivars produceren van zichzelf zo weinig plantgoed dat de teler soms genoodzaakt is om grotere plantgoedmaten 'stuk te stoken': hij geeft de grotere plantgoedmaten een extreem hoge temperatuurbehandeling waardoor er meer dochterbollen uitgroeien. Soms wordt zelfs ethyleen toegediend om meer dochterbollen te verkrijgen.

Is het verhogen van de bewaar temperatuur een goede methode om in een breed sortiment meer plantgoed te produceren? Hier is voorzichtigheid geboden. We hebben te maken met een effect dat pas na twee jaar zichtbaar is. Het warm bewaarde plantgoed vormt op het veld een kleiner bladoppervlak en produceert dochterbollen met een rok minder dan de dochterbollen van plantgoed dat bij 20°C is bewaard. Je krijgt dus wel meer bolletjes, maar ze hebben een rok minder en een okselknop minder! Na opplanten produceren die bolletjes minder plantgoed dan bollen met een rok meer. Na twee jaar ben je er dus niets mee opgeschoten. Om meer stuks te verkrijgen met het normale aantal bolrokken moet je gedurende twee seizoenen ingrijpen in de bewaar temperatuur: om meer bollen te verkrijgen moet je het plantgoed (6-8) in het eerste bewaar seizoen zo lang mogelijk bewaren bij 20°C om grof plantgoed met meer rokken te produceren. In het tweede seizoen bewaar je de bollen (8-10) warm, waardoor alle dochterbollen uitgroeien. Om minder verklistering te bewerkstelligen doe je het omgekeerde. Met een groot aantal partijen en een beperkt aantal cellen is dat erg lastig.

CO₂-effect op plantgoed

Een daling van het zuurstofniveau met enkele procenten, bijvoorbeeld van 21% in normale lucht naar 19 à 20% in een slecht geventileerde ruimte, heeft op zich weinig nadelige gevolgen voor het plantgoed en de opbrengst na opplanten. De daarmee gepaard gaande stijging van het CO₂-gehalte (van 0,04% naar 1 à 2%) is wél een punt van zorg. Ophoping van CO₂ leidt tot een forse toename in het gewichtsverlies tijdens de bewaring. Het toegenomen gewichtsverlies door 1% CO₂ heeft nog geen meetbare effecten op de opbrengst. Bij gehalten van 2% CO₂ en meer kan naast het gewichtsverlies tijdens bewaring ook een fors verlies aan bolopbrengst na het volgende teeltseizoen optreden. Dat is gebleken uit een eenmalig experiment. Dat experiment toonde aan dat bij bewaring van het plantgoed met 1% CO₂ er geen significante opbrengstdaling optrad. Maar na bewaring bij 2% CO₂ was de opbrengst 20% lager. Recent onderzoek heeft laten zien dat langdurige bewaring bij 1,5% CO₂ (15.000 ppm) nog geen negatief effect heeft op de opbrengst.

Effect van gascondities op de huidmondjes op de bolrokken

Op de bolrokken van tulp bevinden zich huidmondjes. Als je de huid verwijdert, zie je de huidmondjes bij langsvallend licht als kleine kuiltjes in het oppervlak. We hebben al eerder gezien dat bolrokken gemodificeerde bladeren zijn. De huidmondjes op de bolrok hebben hun vermogen om open en dicht te gaan onder invloed van licht- en vochtcondities verloren. Ze staan altijd in de 'open-stand', maar de 'ademholte' onder het huidmondje wordt afgesloten van de buitenwereld door de aanwezigheid van een prop die vermoedelijk uit was bestaat. Uit onderzoek weten we dat het waspropje wordt afgebroken als de tulpenbollen worden blootgesteld aan verhoogde ethyleenconcentraties, verhoogde CO₂-concentraties en verlaagde zuurstofconcentraties. Dit is vastgesteld met behulp van elektronenmicroscopisch onderzoek en nauwkeurige weging van het vochtverlies van bollen. Na het terugbrengen van de normale luchtcondities herstelt het waspropje zich. Het kortetermijngewichtsverlies bij genoemde gewijzigde gascondities komt waarschijnlijk voor rekening van vochtverlies door de huidmondjes. Het gewichtsverlies op langere termijn wordt mede veroorzaakt door effecten van de gascondities op de afbraak van zetmeel en suikers.

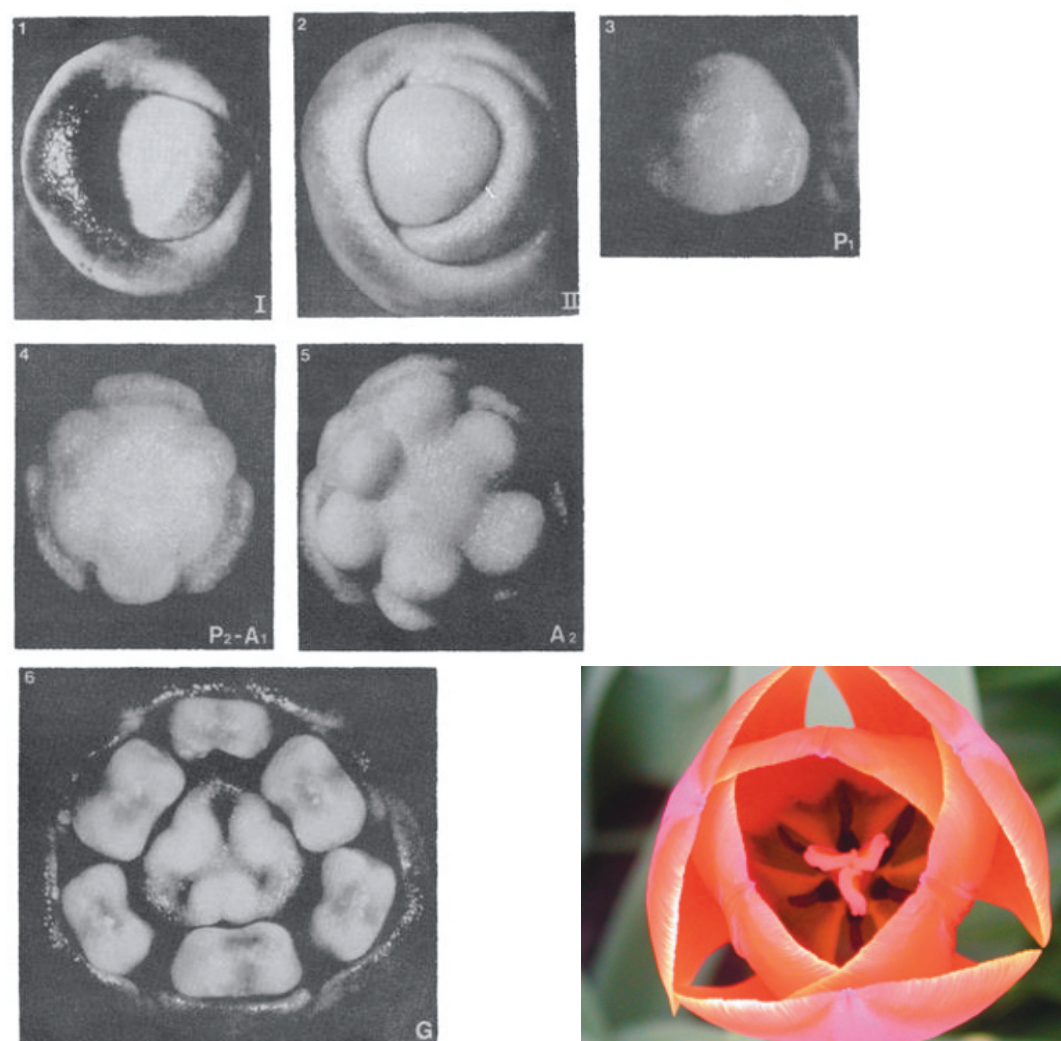
4.4.2 Bewaring van leverbaar

Leverbare tulpenbollen worden niet alleen bewaard om de periode te overbruggen tussen oogst en planten of verhandelen. De bewaarperiode wordt ook gebruikt voor het programmeren van de bloei. Door een vakkundige keuze van temperaturen en overzetmomenten zorg je als teler of broeier voor een optimale bloemaanleg en timing van het bloeimoment, plantlengte en trekduur. We noemen dit de preparatie. Onvakkundige temperatuurbehandelingen worden afgestraft met kwaliteitsverlies of zelfs onverkoopbare bloemen (bloemverdroging). Er is al veel bekend over de fysiologie van bloeiregulatie en faseovergangen in de ontwikkeling. Toch zijn voor de praktijk van het prepareren ervaring en 'trial & error'-kennis belangrijker dan de voorspellende kracht van fysiologische kennis. Een belangrijk ijkpunt in de praktijk is het moment dat de bloemaanleg is voltooid: stadium G. Je kunt namelijk pas begin-

nen met de preparatie als dat stadium is bereikt. Daarom eerst wat uitleg over dit proces dat zich volledig in de bol voltrekt.

Bloemaanleg en stadium G

De aanleg van de bloem in de tulpenbol begint al tijdens de laatste groeifase op het veld. In het hoofdgroei punt van de nieuwe bol ontwikkelen zich vanaf half april de loofbladeren. Na de loofbladvorming start de bloemaanleg: eerst de bloemdekbladeren, daarna de meeldraden en ten slotte de stamper. Als je bij een bol de rokken voorzichtig wegsnijdt om het centrale groei punt heen, dan kun je met een loep (10 tot 12 maal vergroot) de bloemaanleg goed zien. Bij bollen die op een normaal tijdstip worden gerooid, is de loofbladvorming bijna voltooid. De bloemaanleg moet dan nog beginnen. Bij laat rooien is bij sommige cultivars de bloemaanleg al op het veld begonnen.



Figuur 4.11 De opeenvolgende stadia in de ontwikkeling van tulp, eindigend in stadium G.



Figuur 4.12 Cultivar 'Ad Rem'.

In de literatuur en in voorlichtingsartikelen worden de diverse stadia van de bloemaanleg aangegeven met een letter-cijfercombinatie. Deze botanische symbolen berusten op internationale afspraken. De gebruikte letters zijn:

P =	Perianth	bloemblad
A =	Anthere	meeldraad
G =	Gynoecium	stamper

De opeenvolgende stadia in de ontwikkeling worden als volgt getypeerd (zie figuur 4.11):

Bladvorming:	stadium I	groeipunt vlak, loofbladvorming
	stadium II	groeipunt bol, einde loofbladvorming
Bloemvorming:	stadium P1	buitenste 3 bloemdekbladeren aangelegd
	stadium P2	binnenste drie bloemdekbladeren aangelegd
	stadium A1	buitenste 3 meeldraden aangelegd
	stadium A2	binnenste 3 meeldraden aangelegd
	stadium G	driehoekige stamper aangelegd

Zodra stadium G is bereikt, is de bloem geheel aangelegd.

De praktijk

Warmte tot stadium G is bereikt

Op het moment van rooien moet de bloemvorming of bloemaanleg meestal nog beginnen. Na de oogst, het spoelen, drogen en sorteren bewaar je de leverbare tulpenbollen bij 20-23°C tot het moment van bereiken van stadium G. Vanaf dat moment begin je met het verlagen van de temperatuur: de preparatie. Met de preparatie beïnvloed je het moment van in bloei komen, de strekkingssnelheid van de bloemsteel en de uiteindelijke steellengte.

Voor de vroegste broei worden tulpenbollen vaak een week bij 34°C bewaard. De preparatie wordt hiermee versneld, maar de behandeling heeft ook een synchroniserend effect: je krijgt meer bollen in hetzelfde stadium. Waarom die 34°C-behandeling dit gevolg heeft, is nog niet duidelijk. Uit onderzoek weten we dat je hetzelfde effect kunt krijgen met een ethyleenbehandeling, of door bollen te verwonden door overlans inkepingen te maken in de buitenste bolrok, waarbij ethyleen vrijkomt. Het is verleidelijk om te veronderstellen dat de 34°C-behandeling dan ook wel via een ethyleenstap zal werken (temperatuurstress), maar dat kon in onderzoek, met een 1-MCP-behandeling voorafgaand aan de 34°C, niet worden bewezen.

Voor alle versnellende behandelingen is het essentieel dat je deze geeft vóórdat de bol begint met de aanleg van de bloemdelen (uiterlijk in stadium I of II). Als je ze later geeft, dan leiden ze tot bloemverdroging.

Sommige cultivars zijn vroeg in hun bloemaanleg. Ze zijn vaak al bezig met de aanleg van bloemdelen op het moment van oogsten. In extreme gevallen, zoals met hoge temperaturen in maart/april, kan het zelfs voorkomen dat een vroege cultivar zoals

Strong Gold bij het rooien al in stadium G is. Als je dergelijke bollen de gebruikelijke weken 20°C geeft, zullen alle bloemen verdrogen. Daarom is het belangrijk om bij vroege cultivars stadiumonderzoek te doen. Als daaruit blijkt dat de bloemaanleg bij de oogst al afgerond is, is moet je de duur van de 20°C-behandeling drastisch inkorten of zelfs meteen beginnen met koelen.

Tijdens de eerste bewaarperiode bij 20-23°C is de leverbare tulp erg gevoelig voor ethyleeneffecten. (Zie ook paragraaf 4.2.3.) Als de temperatuur gaat zakken, is ethyleen nauwelijks nog een probleem. In hermetisch afgesloten koelcellen kan het ethyleenniveau zo ver oplopen, dat er toch nog wat negatieve effecten in de kasfase zichtbaar worden. Enige voorzichtigheid is dus toch geboden.

Bij het proces van bloemaanleg is waarschijnlijk het hormoon cytokinine betrokken. In deze fase van de ontwikkeling (op microscopische schaal) is het stimuleren van de sink-activiteit nog niet zo belangrijk; later bij de uitgroei van de bloem, na de koudepreparatie wel.

Tussentemperatuur

Sommige cultivars hebben na het bereiken van stadium G tussentemperatuur nodig. Dat wil zeggen dat je ze één tot enkele weken langer moet bewaren bij 20 of 17°C om een goede bloem te ontwikkelen. Krijgen ze deze tussentemperatuur niet, dan ontwikkelen ze een iel gewas of verdroogt zelfs de bloem. Het lijkt er sterk op dat de tussentemperatuur, een subtiele verlenging van de bloemaanlegtemperatuur vroeg in de bewaring, noodzakelijk is voor een goede sink-activiteit van de plant en de bloem in de kas.

Koude om bloeimoment, steellengte en trekduur te beïnvloeden

Na de warme periode van bloemaanleg verlaag je de temperatuur voor snellere bloei, een goede steellengte en een korte trekduur. Met de temperatuurverlaging bereid je de bollen langzaam voor op de bloeifase. In tulp en andere bol- en knolgewassen speelt GA (gibberellinezuur) een rol in het beschikbaar maken van suikers, door de splitsing van zetmeel te stimuleren. Door het verlagen van de temperatuur krijgen de wortels steeds meer de neiging om uit te lopen. Dit effect wordt enorm versterkt door een hoge luchtvochtigheid. Je moet in deze fase te allen tijde zien te voorkomen dat de wortels uitlopen. Een tulpenwortel kan maar één keer uitlopen en een beschadigde wortel is niet in staat om opnieuw uit te groeien. De neiging van de spruiten om uit te lopen wordt juist onderdrukt door de temperatuur te verlagen.

Er zijn ruwweg 2 methodes voor het geven van koeling: de 5°C-behandeling en de 9°C-behandeling. Het aantal benodigde koudeweken en eventuele tussentemperatuurweken wordt voor nieuwe cultivars proefondervindelijk vastgesteld.

Meer praktische informatie over de preparatie van tulpen kun je nalezen in het boek 'De broei van tulpen'.

Prepareren op het scherpst van de snede: fysiologische processen

Er zijn grenzen aan de dwang die je tulpen kunt opleggen. De bol heeft een minimale periode van warmte (met of zonder tussentemperatuur) nodig voor een goede bloemaanleg. Vervolgens heeft hij een minimale koudeperiode nodig voor voldoende lengte en voor een korte trekduur in de kas. Bij elkaar opgeteld is de minimale periode tussen oogst en inhalen voor het gemiddelde sortiment te kort om bloei voor de kerst te realiseren. In Frankrijk geteelde bollen en in mindere mate in Zeeland geteelde bollen zijn iets vroeger in hun ontwikkeling en daardoor meer geschikt voor broei in december. Door iets vroeger te rooien en de bol één week 34°C of een ethyleenbehandeling te geven kun je ook iets in vroegheid winnen.

De bol heeft kennelijk de tijd nodig om zijn hormoonhuishouding zodanig in te regelen dat hij eerst onder invloed van warmte de bloem goed kan aanleggen en vervolgens onder invloed van koude zich voor kan bereiden op stengelstrekking en bloei. In de natuur neemt de bol daar de tijd voor. Stel je het volgende voor: de bol is rustig aan het afrijpen onder de grond, met veel hormoonveranderingen. Normaal gesproken, in de natuur, blijft zo'n bol gewoon onder de grond zitten. Maar dan wordt hij gerooid, wat een hoop stress (ethyleen) geeft. Vervolgens krijgt hij warmte en wordt hij geacht zo snel mogelijk een goede bloem aan te leggen. De bol moet daarvoor eerst in verhoogd tempo de hormonen en hormoonreceptoren die daarvoor nodig zijn, zoals cytokinine, aanmaken en vervolgens weer afbreken. Dan gaat de temperatuur omlaag (veel sneller dan in de natuur) en moet de bol de hele machinerie voor koudewaarneming, zetmeelafbraak (rol gibberellinezuur) en het stimuleren van stengelstrekking (auxine en gibberellinezuur) en bloei (cytokinine) aanmaken. Zijn suikerhuishouding moet ook in de pas lopen met alle opgelegde veranderingen. Je kunt je voorstellen dat de bol dat soms niet kan bijhouden. We zitten bij de preparatie dan ook op het scherpst van de snede. Een korte temperatuurverhoging tijdens de koudepreparatie kan de bol al zodanig in de war brengen dat hij 'besluit' om zijn bloem te laten verdrogen. We weten nu nog onvoldoende over alle genen en hormonen die hierin een rol spelen. In de toekomst zal het mogelijk zijn om met DNA/RNA-onderzoek en hormoonanalyses het hele proces in kaart te brengen. Dan kunnen we (als dat wettelijk toegestaan wordt) ingrijpen in de genexpressie en de plant op commando bepaalde hormonen laten aanmaken of afbreken om zo de preparatie te sturen.

Een aantal van de hierboven veronderstelde hormooneffecten tijdens de preparatie hebben we proefondervindelijk vastgesteld door bollen tijdens hun ontwikkeling te behandelen met plantenhormonen of groeiregulators. Zo is het mogelijk om de koudeperiode voor tulpenbollen voor de helft te vervangen door het injecteren van gibberellinezuur (GA) in de bol. Bijkomend ontwikkelingseffect is echter dat de plant eerder bloeit en daardoor te kort blijft. Andere voorbeelden zijn het bloeiversnellend effect van ethyleen op vroeggerooidde tulpenbollen of het stimuleren van de sink-activiteit van de bloem door cytokinine toe te dienen.

Let wel: om een plant door middel van het toedienen van hormonen een bepaalde richting op te sturen, moet hij wel ontvankelijk zijn voor dat hormoon. Je kunt je

voorstellen dat tijdens het prepareren op het scherpst van de snede dit niet altijd het geval is en dan hebben toegediende hormonen geen enkel effect.

De effecten van CO₂, zuurstof en ethyleen op het gewichtsverlies van tulpenbollen tijdens bewaring hebben we al beschreven in paragraaf 4.4.1 'Bewaring plantgoed'.

In het boek 'De broei van tulpen' lees je meer over de praktische aspecten van preparatie en broeierij van tulpen.

4.5 Bewaring van leliebollen

4.5.1 Bewaring van plantgoed

Lelieplantgoed wordt langdurig bewaard bij temperaturen tussen 0 en -1°C en een hoge RV (90-95%). Voor het invriezen wordt enkele weken een temperatuur van 0-2°C aangehouden. Het doel van de lage bewaartemperatuur is het onderdrukken van de spruitgroei. Spruiten boven het bolletje leiden immers tot schade bij het planten. De hoge RV voorkomt uitdroging en speelt een positieve rol bij het wondhelingsproces, hoewel je je kunt afvragen of er wel echt sprake is van wondheling bij dergelijke lage temperaturen. Na een periode van koude is de (relatieve) rust gebroken en zullen de spruiten bij de geringste temperatuurstijging gaan strekken. In de paragraaf over rust en rustbreking (paragraaf 4.2.2) hebben we gezien hoe dit proces door hormonen gereguleerd wordt.



Figuur 4.13 De aanwezigheid van spruiten op leliebollen kan leiden tot schade bij het planten. (Foto: iBulb)

Bollen die eenmaal de neiging tot spruiten hebben kun je alleen met temperaturen net onder 0°C nog tegenhouden. Tegen de tijd dat je gaat planten is er in sommige gevallen echter geen houden meer aan en gaan de bollen door met hun ontwikkeling. Dat kun je zien aan de stijging in CO₂-gehalte in de cel en aan de hoeveelheid koude die je in de cel moet pompen om de celtemperatuur laag te houden. De CO₂-stijging en temperatuurstijging zijn een gevolg van de toegenomen ademhaling. De ademhaling

is een goede maat voor de activiteit van het metabolisme. Leliebollen hebben vlak na de oogst bij 9°C een ademhaling van ongeveer 10 ml CO₂/kg/uur. Na enkele weken bewaring bij 0,5°C is dat ongeveer 3 ml CO₂/kg/uur en na enkele maanden bij 0,5°C van 1,5 ml CO₂/kg/uur. (In dit experiment werd gekozen voor bewaring bij 0,5°C, in de praktijk wordt iets kouder bewaard).

Bewaarruimtes worden weinig geventileerd. Daarom vragen veel telers zich af of CO₂-ophoping misschien negatieve effecten op de opbrengst heeft. Er zijn proeven gedaan waarin plantgoed van 3 cultivars gedurende de gehele bewaarperiode werd blootgesteld aan CO₂-gehalten van ongeveer 500, 3.000, 6.000 en 15.000 ppm CO₂. Daaruit blijkt dat die concentraties geen enkel negatief effect hebben op de opbrengst en kwaliteit van de bollen. Als er al een schadelijke CO₂-concentratie bestaat voor lelieplantgoed, dan ligt die dus (net als bij tulpen) boven de 15.000 ppm (1,5%).

4.5.2 Bewaring van leverbaar

Leverbare leliebollen worden bij temperaturen onder nul bewaard om jaarrond bloementeel mogelijk te maken. Tot het moment van invriezen bewaar je de bollen bij 2°C. Bij lelietelers groeit het besef dat de koude die de bollen in de grond al hebben ontvangen, meetelt in de totale koudebehoefte. Na een koude oktober- en novembermaand hebben de bollen veel minder kou in de bewaarruimte nodig dan na een relatief warm najaar. Of ze hebben zelfs helemaal geen kou meer nodig. Bij het bepalen van de duur van de koudebehandeling, moet je de koude die de bollen al in de grond hebben ondergaan dus meerekenen. De conclusie kan dan zijn dat de bollen na de oogst nauwelijks of zelfs helemaal geen koudebehandeling meer nodig hebben om te gaan strekken. Als de lelies in de grond al voldoende kou hebben gehad, leidt meer kou zelfs tot een grotere kans op vorstschade. (Verderop beschrijven we de Brix-meting: een manier om te bepalen wat het juiste moment van invriezen is.)

Na de periode bij 2°C worden de bollen gedompeld in fungiciden en ingepakt in plastic zakken met vochtige turf. Oriëntal-lelies vries je in bij -0,5 tot -1,5°C; Longiflorums bij -1°C en Aziaten bij -2°C. Om snel genoeg voldoende kou in de zakken te krijgen, wordt eerst vaak één tot twee weken een invriestemperatuur van -3 tot -4°C aangehouden. Het afkoelen wordt namelijk tegengewerkt door de warmteproductie van de bolademhaling. Die ademhaling kan aanvankelijk door de stress van het verwerken nog behoorlijk hoog zijn. Als je dan niet die extra kou geeft, zouden de lelies zichzelf kunnen opwarmen en dat zou het uitlopen en de bijbehorende stofwisseling nog verder stimuleren.

Vorstschade

Een gevaar van bewaren bij temperaturen onder nul is dat er in de groeipunt ijskristallen kunnen ontstaan die letterlijk de cellen in het meristeem kapot prikken. Soms uit zich dat in de kas als schade aan het blad, maar als het ijskristal een cel doorboort die nog het complete bloemmeristeem moet vormen, kan het zijn dat je in de kas helemaal geen bloem meer krijgt.

Van nature beschikken lelies over een mechanisme dat ze beschermt tegen vorstschade. Als het in de herfst kouder wordt en de dagen korter worden, 'voelt' de bol als het ware dat de winter eraan komt. Dat is het sein voor de bol om te beginnen met het aanmaken van sucrose in het celsap van de spruit in de nieuwe bol. Die sucrose fungeert als antivriesmiddel. De suikergehaltes variëren per hybridegroep en correleren met de kans op vorstschade. De Aziaten kunnen de hoogste suikergehaltes aanmaken (20-30%). Deze kun je dan ook bewaren bij -2°C. De Oriëntals maken minder suikers aan (10-20%) en moet je daarom bij iets hogere temperaturen bewaren.

De stijging van de suikergehaltes begint vaak al in de grond en gaat na de oogst door totdat rond het moment van invriezen het maximum wordt bereikt. We hebben het dan over hoge suiker(sucrose)percentages: 30% betekent 30 gram suiker per 100 ml, 7 à 8 suikerklontjes in een klein glaasje water. Omdat die percentages zo hoog zijn, kunnen we de brekingsindex van het celsap als indicator gebruiken. De brekingsindex, ofwel 'Brix', is de mate waarin opgeloste stoffen het licht door een oplossing doen afbuigen. Deze manier van meten hebben bollenonderzoekers afgekeken van druiventelers en meloentelers: zij meten zo de zoetheid van hun producten. In het lelievak wordt de Brix-meting vaak suikermeting genoemd, maar dat is een beetje kort door de bocht. De brekingsindex wordt bepaald door alle in het celsap opgeloste stoffen. Uit laboratoriumonderzoek is bekend dat bij Brix-waardes van 20 tot 30 inderdaad sucrose de belangrijkste component van de opgeloste stoffen is. Bij lagere waardes, 10 en lager, dragen ook andere opgeloste stoffen bij aan de brekingsindex. We mogen dus niet stellen dat de Brix-waarde gelijk is aan het suikergehalte.

Je wilt de lelies pas invriezen als de hoeveelheid 'antivries' in de spruit maximaal is. Dan is het risico op vorstschade immers het kleinst. Om dat moment te bepalen, meet je op minstens twee momenten tussen oogst en invriezen de Brix van uitgeperst spruitsap. Als je twee keer meet met vijf dagen tot een week ertussen zijn drie situaties mogelijk:

1. De tweede waarde is hoger dan de eerste waarde: in dat geval is het suikergehalte nog aan het toenemen en kun je wachten met invriezen. Je moet dan wel een derde keer meten om het invriesmoment te bepalen.
2. De tweede waarde is ongeveer gelijk aan de eerste waarde: dat betekent dat het suikergehalte op het maximum zit en dat je zo snel mogelijk moet gaan invriezen.
3. De tweede waarde is lager dan de eerste waarde: dan is het suikergehalte over zijn hoogtepunt heen en zal het verder dalen tot onwenselijk lage waardes. Deze lelies mag je niet meer invriezen, want het risico op vorstschade is te groot. Je kunt ze het best als eerste afbroeien. Deze situatie kan zich voordoen in een koud najaar, wanneer de bollen in de grond al zoveel kou hebben gehad dat de rust gebroken is en het suikergehalte al aan het dalen is.

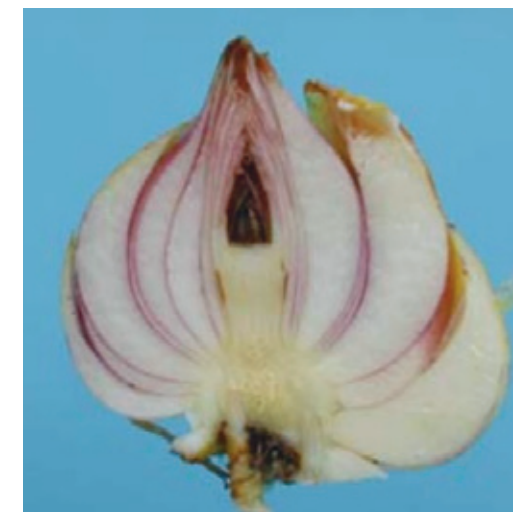


Figuur 4.14 Vorstschade in lelie. IJskristallen hebben cellen in de bladmeristemen lekgepikt, waardoor necrotisch weefsel is ontstaan.

Zwarte spruiten

Een ander kwaliteitsprobleem dat hele partijen leverbare lelies waardeloos kan maken is het fenomeen 'zwarte spruiten', ook wel zwarte 'pitten' genoemd. Het laatste van dit probleem is dat de oorzaak lijkt te liggen in het moment en de manier van inpakken, maar dat het probleem soms pas zichtbaar wordt een half jaar tot driekwart jaar na het invriezen. De bollen worden dan gedeeltelijk of geheel zwart en produceren geen bloem meer.

Het onderzoek naar de oorzaak van het probleem heeft wisselende aanwijzingen opgeleverd. In sommige onderzoeken bleek dat een kunstmatig gegeven vorstperiode van enkele weken in de laatste fase van de teelt, gevolgd door de normale koele buitentemperatuur (tussen 5 en 10°C), een sterk verhoogd percentage zwarte spruiten gaf. In een ander onderzoek bleek vooral een tussentijdse temperatuurverhoging tot 10 à 12°C gedurende de periode tussen rooien en invriezen erg schadelijk. Weer andere onderzoeken duiden op een te geringe gaswisseling tussen bollen en hun omgeving als oorzaak. Als bijvoorbeeld de bollen kort na de oogst werden ingepakt of werden gecoat, of als ze werden ingepakt in kleine zakken van dicht plastic, of bij een combinatie van coating en kleine zakken, dan werden de spruiten binnen enkele weken al zwart. Dit duidt erop dat de ademhaling kort na oogst en verwerken relatief



Figuur 4.15 Zwarte spruiten bij lelie. (Foto: Wageningen University & Research)

hoog is en dat de verpakking niet kan voorzien in de benodigde gaswisseling: aanvoer van zuurstof en afvoer van CO_2 . Het gevolg is zwarte spruiten. In alle onderzoeken waarin bollen werden bewaard in een dergelijke situatie met belemmerde gaswisseling, nam de kans op zwarte spruiten toe.

4.6 Teeltfase

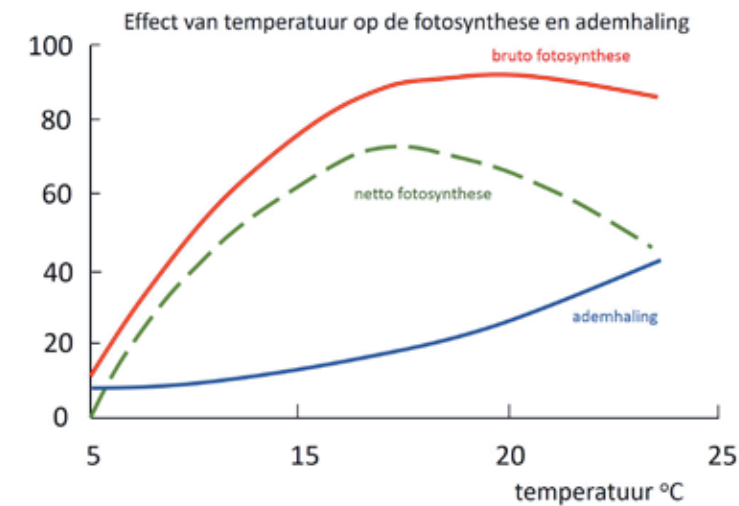
In de teeltfase draait alles om de productie van bollen. De teler zorgt ervoor dat bodemstructuur en bodemleven op orde zijn, en dat het gewas goed verzorgd wordt qua vochtvoorziening, bemesting en ziektepreventie. Een optimale plantdichtheid zorgt ervoor dat het land maximaal benut wordt, maar dat de bladeren van verschillende planten bij volledige gewasontwikkeling elkaar niet overschaduwen. De belangrijkste factoren voor een goede fotosynthese, licht en temperatuur, heeft hij echter niet in de hand. Hoewel... door het kiezen van het planttijdstip (bij lelie) of de bewaartemperatuur van het plantgoed (bij tulp) kun je wel enige invloed uitoefenen op de timing van de gewasontwikkeling in het seizoen en daarmee op de productie. Door vroeger te planten (lelie) of door het plantgoed te koelen (tulp) komt het gewas eerder boven, valt de maximale gewasontwikkeling op een vroeger moment en sterft het gewas eerder af. Bij een dergelijke vervroeging van het gewas valt de periode met maximaal bladoppervlak in een koelere periode van het jaar (uitgaande van het langjarige temperatuurgemiddelde). Om te begrijpen hoe dit tot een hogere productie kan leiden, moeten we meer in detail kijken naar de effecten van de temperatuur op de ademhaling en op de fotosynthese.

De effecten van temperatuur op ademhaling en fotosynthese

Als de temperaturen stijgen, nemen zowel de fotosynthese- als de ademhalingsactiviteit toe. Vanaf een bepaalde temperatuur heeft de fotosynthese-activiteit zijn maximum bereikt. Als de temperatuur nog verder stijgt, neemt de activiteit zelfs weer een beetje af. De rode lijn in figuur 4.16 laat deze ontwikkeling zien. Let op, dit is een voorbeeld. Voor ieder gewas en ieder lichtniveau kan deze temperatuurgevoeligheid anders zijn.

De suikers die in de fotosynthese aangemaakt worden, worden in de ademhaling geheel of gedeeltelijk afgebroken voor de productie van bouwstenen en energie. De bouwstenen en energie worden gebruikt voor de groei, eerst van de plant, later vooral van de bol. Suikers die geheel worden afgebroken tot CO_2 en water dragen niet bij aan de biomassatoename van de plant. In tegenstelling tot de fotosynthese blijft deze vorm van ademhaling wél toenemen bij hogere temperaturen. De blauwe lijn in figuur 4.16 laat de ontwikkeling van de ademhalingsactiviteit zien.

Het netto-effect van de temperatuur op fotosynthese en ademhaling is dat de productie van plantmateriaal boven een bepaalde, gematigde temperatuur afneemt. (Dat is de netto-fotosynthese, de groene onderbroken lijn in figuur 4.16.) Door een gewas te vervroegen zou de maximale bladontwikkeling dus kunnen samenvallen met een



Figuur 4.16 Relatieve activiteit van de fotosynthese (CO_2 -fixatie, suikervorming) en van de ademhaling (CO_2 -productie, suikerafbraak). Relatieve schaal in procenten CO_2 -afname of -toename, waarbij de maximale bruto fotosynthese op 100% is gesteld.

lagere temperatuur. In proeven met plantgoedkoeling van tulp werden in sommige cultivars inderdaad een vervroeging én een hogere opbrengst geconstateerd, maar voor telers blijft de kans op vorst- en hagelschade bij een vroegere gewasopkomst een onaanvaardbaar risico.

Het koppen

Zowel tulp als lelie worden tijdens of voor de bloei gekopt. De bovenste bladeren van planten zijn de meest efficiënte van de hele plant: zij hebben de hoogste netto-fotosynthese. Je moet die bovenste bladeren dus niet meekoppen, want dat kost opbrengst. Op het moment van bloei is de bloem de belangrijkste sink van de plant: de meeste suikers uit de fotosynthese en uit de bol gaan hiernaartoe (paragraaf 3.7). Op de bloei volgt van nature de zaadontwikkeling. Bloei en zaadontwikkeling kosten veel energie en bouwstenen. Als je de bloem verwijdert, wordt de apicale dominantie van de plant doorbroken (paragraaf 3.9). Dat zorgt ervoor dat in het geval van tulp de okselknoppen in de bol gaan uitlopen tot dochterbollen. Bovendien valt de belangrijkste sink weg en komt alle suiker uit de fotosynthese vanaf dat moment ten goede aan de bolontwikkeling. Dit laatste geldt zowel voor tulp als voor lelie.

Afsterving/afrijping

Aan het eind van het leven van een bolgewas op het veld sterft de plant af en vinden er in de bol een reeks fysiologische gebeurtenissen plaats, die we afrijping noemen. Nogmaals, een plant gaat nooit 'per ongeluk' dood: het is het laatste onderdeel van zijn ontwikkelingsprogramma. De tulp sterft in de zomer af en de lelie, afhankelijk van de hybridegroep, tussen september en december. Oriëntals kunnen in een zachte herfst/winter extreem lang groen blijven.

De snelheid van afsterven en het moment waarop dat gebeurt zijn afhankelijk van de omstandigheden. Hierbij gaat het vooral om de temperatuur, bij tulpen ook om vocht. Rustig afsterven is belangrijk: het geeft de plant de gelegenheid om 'kostbare bestanddelen' omlaag te transporteren en in de bol op te slaan. 'Kostbare bestanddelen' zijn de stoffen waar de plant veel energie in heeft gestoken om ze te maken of (voedings)elementen die hij met moeite heeft opgenomen. Deze omlaag getransporteerde stoffen en elementen dragen bij aan de inwendige kwaliteit van de bol. Als je een bolgewas afmaait of klepelt terwijl het nog groen staat, wordt het proces van 'terughalen' van die stoffen geblokkeerd.

Afrijping van bloembollen is een moeilijk begrip, vooral omdat we niet precies weten wat er fysiologisch precies gebeurt in de bol. We noemen een bol 'rijp geoogst' als hij zich laat verwerken zoals de teler dat wil, zonder kwaliteitsverlies en uitval door ziekten, en een goede bloem produceert. De hormoonhuishouding verandert sterk in deze ontwikkelingsfase. Om de bol in de juiste hormoontoestand te rooien, voor de beste bloem in de broeierij, is het zaak om het gewas niet te lang kunstmatig groen te houden met vuurbesproeiingen. De vuurmiddelen kunnen het verloop van de hormoonhuishouding zodanig verstoren dat dit negatieve effecten heeft op de bloemkwaliteit in de kas.

Tulp

Bij tulp wordt vaak het 'bruine wangetje' op de buitenste bolrok (het begin van de bruine huid) gezien als een merker voor rijpheid. Dat is op zich begrijpelijk, omdat wit gerooid tulpen erg gevoelig zijn voor *Penicillium* en te bruin gerooid bollen snel een prooi zijn voor *Fusarium*. Het bruin worden van de buitenste bolrok wordt echter sterk beïnvloed door temperatuur en vocht. Als het vlak voor de oogst warm en vochtig is, worden de bollen snel bruin. Maar als je ze dan meteen rooit, geven ze een lichtere bloem in de broeierij dan bollen die later (en bruiner) gerooid zijn. Over het algemeen geven later geoogste tulpenbollen zwaardere bloemen in de broeierij. In het verleden is onderzoek gedaan naar RNA-merkers (op het moment van rooien) voor de zwaarste bloemen in de kas. Er zijn genen aangetroffen die daar een goede merker voor zijn, maar een praktijktoets is vanwege praktische problemen nooit van de grond gekomen.

In deze laatste fase van de tulpenteelt speelt ethyleen, dat in de bewaring zoveel problemen geeft, ook in de grond al een kwalijke rol. Als plantgoed met (bij uitzoeken gemist of latent) zuur geplant is, leidt dat vooral in zachte winters tot zuuraantasting en -verspreiding onder de grond. Het gevolg is dat planten bij opkomst paars zijn. Tegen de tijd dat je wilt oogsten, zitten er al zure bollen onder de grond die ethyleen verspreiden. Door de ethyleen komen bollen al gommend de grond uit en ook andere negatieve effecten zoals kernrot en het doorbreken van de natuurlijke weerstand tegen zuur zijn al in gang gezet.

Lelie

Bij lelie is het eveneens belangrijk dat het gewas op een natuurlijke manier afsterft, bij voorkeur tot het stadium dat de dorre bloemsteel vanzelf loslaat. Het geforceerd verwijderen van de bloemsteel door klepelen of maaien verstoort het terughalen van stoffen uit de plant naar de bol. Bovendien veroorzaakt het wonden die een invalpoort voor ziekten kunnen vormen. Longiflorum-lelies worden echter vanwege doorwas van de nieuwe spruit groen geoogst en dus eerst gemaaid. Sommige Oriëntal-cultivars blijven zolang groen dat ook zij groen geoogst worden.

Soms voelen vroeggeroide lelies plakkerig aan. Er lekt dan geen zetmeel uit de altijd aanwezige wonden, maar suiker. Dit duidt erop dat nog niet alle suiker in de buitenste schubben in zetmeel is vastgelegd, en dat de bol dus nog niet rijp is.

In het rooiseizoen van lelies valt soms zoveel neerslag dat de bollen enkele dagen onder water staan. Dat leidt tot een nagenoeg zuurstofloze situatie bij de bol. Bollen die kort na zo'n periode gerooid worden, vertonen 'waterschade': de spruit in de nieuwe bol wordt glazig en vertoont een specifieke vorm van verbruining. De bol kan zich herstellen van deze 'waterschade' als je hem na de oogst niet te koud bewaart.

4.7 Vermeerdering van bolgewassen

Bolgewassen kunnen zich zowel generatief als vegetatief vermeerderen. Generatief wil zeggen: geslachtelijke voortplanting via bloei en zaadvorming. Deze vorm van vermeerderen zorgt voor uitwisseling van genen tussen planten. Daardoor kan een soort zich met nieuwe eigenschappen aanpassen aan veranderende omstandigheden. Voor de bollenteeltpraktijk is het produceren van bollen of knollen uit zaad geen optie, want het levert zeer diverse plantvormen en -kleuren op.

Vegetatief vermeerderen betekent dat een plant zelf nieuwe individuen vormt. Die nieuwe individuen hebben hetzelfde erfelijk materiaal als de moederplant. Bol -en knolgewassen doen dat van nature. De tulp vormt per geplante bol 2-5 dochterbollen; de lelie vermeerdert zich via wortelbolletjes; de hyacint doet dat middels enkele kleine bolletjes op de bolbodem; de narcis produceert spanen die van de hoofdbol afgebroken kunnen worden, enzovoorts. Het aantal bollen of knollen dat een moederplant van nature produceert, is voor een teler meestal niet genoeg om elk jaar over voldoende plantgoed te beschikken. Daarom wordt in de praktijk gebruik gemaakt van de eigenschap van planten dat bij verwonding nieuwe bolletjes of plantjes kunnen vormen.

Als een plant verwond raakt, verliezen de cellen rond de wond de eigenschappen en functies die ze in het betreffende weefsel hadden. Van gedifferentieerde cellen (cellen in een specifiek weefsel met specifieke eigenschappen en functies) veranderen ze in cellen die zich in verschillende richtingen kunnen ontwikkelen. Dat proces noemen we *dedifferentiatie*. Onder het wondoppervlak vormt de plant peridermwefsel dat de wond afsluit. Tijdens het wondhelingsproces vinden er allerlei veranderingen in

hormoongehaltenes en -verhoudingen plaats. Onder invloed van die hormonen kunnen de gededifferentieerde cellen aanzet worden tot het produceren van nieuwe organen ('organogenese' van wortels of scheuten) of complete plantjes of bolletjes.

In de bollenteelt wordt deze eigenschap van planten gebruikt om sneller te vermeerderen. Enkele voorbeelden:

- het 'schubben' van lelies;

Afgebroken schubben produceren dicht bij het wondvlak nieuwe bolletjes. Voor een goed resultaat is het belangrijk dat de afgebroken schubben in vochtige omstandigheden verkeren. Van oudsher bewaarden telers de schubben in plastic zakken onder vochtige omstandigheden bij een voorgeschreven temperatuurregime. Tegenwoordig planten ze de schubben vaak rechtstreeks in de grond. Na twee groeiseizoenen kunnen ze oogsten: de nieuwe bollen hebben dan al een behoorlijke maat.



Figuur 4.17 Lelieschubben met adventief bollen
(Foto: C. v.d. Veek)

- het 'parteren' van narcissen;

De narcissenbollen worden overlangs in parten gesneden. Aan de basis van de bolrokket groeien nieuwe bolletjes uit.

- het 'hollen' of 'snijden' van hyacinten

Bij het hollen wordt met een krom mes de bolbodem uit de hyacintebol gesneden. Daarbij wordt zo min mogelijk bolrokweefsel verwijderd. Op het wondvlak aan de basis



Figuur 4.18 Geholde hyacintebol met jonge bolletjes.
(Foto: iBulb)

van de bolrokket ontwikkelen zich, in de 'holkamer', tientallen kleine bolletjes. Bij het snijden wordt de bolbodem kruislings ingesneden tot in de bolrokket. Onder invloed van de verwonding worden de reeds aanwezige meristemen tussen de bolrokket aanzet tot bolvorming. Met 'snijden' krijg je veel minder nieuwe bolletjes dan met 'hollen' (zo'n 4-8 in plaats van tientallen), maar de bolletjes die je krijgt zijn wel veel groter.

De hol- en snijbollen worden in hun geheel, dus met de nieuwe bolletjes erin, geplant waarna de bolletjes op het veld uitgroeien tot plantgoed.

De tulp, die op het veld al een trage vermeerderaar is, laat zich niet door middel van alleen verwonding aanzetten tot de vorming van meer bollen. Voor een snelle vermeerdering van tulp zijn we daarom aangewezen op *in vitro* cultuur oftewel weefselkweek. Vanaf het begin van het weefselkweekonderzoek in de jaren 70 van de vorige eeuw werd gezocht naar manieren om de tulp via die methode snel te vermeerderen. Maar het gewas bleek tientallen jaren lang zeer 'recalcitrant' (weerbarstig). Pas in 2017/2018 is het gelukt een commerciële methode te ontwikkelen voor de vermeerdering van tulp via weefselkweek.

In weefselkweek wordt gewerkt met gesneden stukjes weefsel van planten. Bij bollen zijn dat stukjes schub, bolrok of stengelweefsel. Die stukjes worden uitwendig gedesinfecteerd en vervolgens onder steriele omstandigheden op een steriel voedingsmedium geplaatst. Aan het voedingsmedium zijn voedingszouten, vitamines, suiker (de niet groene stukjes plant hebben geen fotosynthese) en plantenhormonen/groeiregulatoren toegevoegd. Voor het aanmaken van nieuwe ('adventieve') meristemen op de wondvlakken zijn vooral de hormonen cytokinine en auxine belangrijk.

Niet alleen tulp, ook de bolgewassen lelie, narcis, nerine en hyacint kunnen grootschalig in weefselkweek vermeerderd worden. Maar weefselkweek is zeer arbeidsintensief en is daardoor nog steeds een kostbare techniek. Daarom wordt het vooral gebruikt bij de snelle vermeerdering van nieuwe cultivars voor de opbouw van een partij.

4.8 Broeien van bloembollen

4.8.1 Broeien van tulpen

De tulpenbroeier doet er alles aan om tulpenbollen te prepareren die:

- een perfect aangelegde bloem bevatten;
- uiteindelijk de ideale stengellengte hebben;
- het maximale gewicht in de kas geven;
- een zo kort mogelijke trekduur hebben;
- een maximale sink-activiteit in de bloem hebben om de bol zo efficiënt mogelijk leeg te zuigen.

Toch kan er nog veel fout gaan.

Beworteling

Na de preparatie is de eerste kritieke stap in de broei van tulpen de beworteling. Bij tulpenbollen zitten de wortels dicht bij elkaar, in een soort ring, aan de onderzijde van de bol: de wortelkrans. De wortels zijn bijwortels die geen wortelharen bezitten. Bijwortels vertakken niet. Tulpenbollen leggen één krans met wortels aan. Als deze wortels beschadigd zijn, worden er geen nieuwe wortels aangelegd.

Er zijn twee factoren die de beworteling beïnvloeden: temperatuur en relatieve luchtvochtigheid (RV). Voor een goede beworteling moeten de temperaturen tussen 7-15°C liggen. Vocht is ook belangrijk voor een goede beworteling. Zonder vocht groeien de wortels niet uit, ook niet bij een optimale temperatuur.

Bruine wortels

Een fysiologisch probleem dat in waterbroei en in mindere mate ook op potgrond voorkomt, is het probleem van bruine wortels. Tulpen kunnen hun eigen wortels vergiftigen met fenolen uit de huiden. Dit fenomeen komt vooral voor in vroeggeroide bollen van bepaalde cultivars. De huiden van die cultivars bevatten fenolen die oplossen in water. Bij waterbroei en in mindere mate bij potgrondbroei komen die fenolen dus in het water terecht. In de wortels zit een enzym, polyfenoloxidase, dat de fenolen oxideert tot giftige quinonen. De wortels worden bruin, raken beschadigd en stoppen met groeien. De groei van de tulp wordt hierdoor ernstig belemmerd. Bij de chemische reactie is zuurstof nodig en wordt NADH uit de suikerafbraak gebruikt.

Je kunt het probleem van bruine wortels voorkomen door de fenolen te verwijderen. Dat doe je door de bollen grondig te spoelen en (bij waterbroei) het water te vervangen. Of je kunt PVPP, polyvinylpyrrolidone, merknaam Dissapyl, aan het water toevoegen. PVPP bindt de vrijgekomen fenolen waardoor ze niet meer kunnen oxideren.

Zweters

In de bewortelingsruimte heerst een hoge RV. Dat is nodig voor de beworteling, maar het gevolg is wel dat de tulpspruiten nauwelijks water verdampen. Verdamping is het enige mechanisme waarmee calcium naar de plant getransporteerd wordt. Het kan dus gebeuren dat de spruit onvoldoende calcium krijgt. Calciumgebrek leidt tot onvoldoende membraan'integriteit' en daardoor kan het membraan het celvocht niet binnenhouden. De worteldruk perst het water door de poreuze membraan. Het komt in de celwanden terecht die er daardoor donker en vochtig uitzien: we spreken dan van 'glazig' of 'vocht doorschoten'. Uiteindelijk komen er druppels door het blad heen op het oppervlak van de spruit.



Figuur 4.19 Bij zweters worden druppels worden naar buiten geperst uit de spruit. (Foto: Wageningen University and Research)

In de praktijk is proefondervindelijk vastgesteld dat je het probleem kunt oplossen door een tijdelijke verhoging van de EC, met calciumzouten, in het wortelmedium. De wortel neemt daardoor iets meer calcium op en door het strekken van de spruit en

de worteldruk komt er iets meer calcium in de spruit terecht. Als de verdamping in de broeiruimte op gang komt herstellen de membranen zich en houdt het zweten op.

Blad- en stengelkiep

Calciumgebrek in de plant door onvoldoende transpiratie is ook de oorzaak van blad- en stengelkiep. Bij bladkiep worden delen van het blad eerst glazig en vervolgens ontstaan er scheurtjes in de opperhuid (epidermis). De stengel snoert in op het glazige deel en verliest alle stevigheid, waardoor hij omkiept.

Blad- en stengelkiep voorkom je door te zorgen voor goede transpiratie en voldoende calcium in het wortelmedium. Een goede transpiratie bereik je door te zorgen voor een lage RV tussen het gewas, door een verhoogde temperatuur of door mechanische ontvochtiging.

Het optreden van blad- en stengelkiep is afhankelijk van bolmaat (hoe groter de bol des te groter het risico) en van temperatuur. Bij temperatuur gaat het om een indirect effect. De temperatuur beïnvloedt de ontwikkelingssnelheid van de plant. Hoe warmer de kas, des te hoger de strekkingssnelheid en des te moeilijker de calciumvoorziening de ontwikkeling van de spruit kan bijbenen. Bij een RV van 85% treedt bij lagere kastemperatuur (bijvoorbeeld 16°C) nauwelijks bladkiep op, terwijl dat bij 18°C wél het geval is. De kans op bladkiep hangt ook sterk af van de cultivar en zelfs van de partij binnen een cultivar. Hier is geen verklaring voor en er is evenmin een oplossing voor.



Figuur 4.20 Bladkiep bij tulp: er ontstaan in het blad donkergroene, glazige plekken waaruit druppeltjes vocht worden uitgescheiden. In ernstige gevallen ontstaan aan de onderzijde ondiepe scheurtjes, dwars op de lengterichting van het blad. Losliggende delen van de opperhuid krullen om. (Foto's: iBulb)

Te geringe sink-sterkte

We hebben in de eerdere paragrafen gezien hoe belangrijk de preparatiebehandeling is voor een goede kwaliteit bloemen. Een verkeerde preparatie kan het bloemgewicht negatief beïnvloeden. Hierbij is de sink-sterkte van de bloem, dat wil zeggen de kracht waarmee de bloem de suikers uit de bol naar zich toe trekt, van groot belang. De mate waarin de bol wordt leeg getrokken hangt van nature af van de bolmaat. Kleinere bollen gebruiken een relatief groter deel van het drooggewicht (voornamelijk zetmeel) van de bol voor bloemproductie dan grotere bollen. Van een bol met een ziftmaat 8 wordt zo'n 85% van de bol benut voor bloemproductie. Bij een bolmaat 12 wordt slechts 40% daarvoor gebruikt. In sommige jaren produceren zelfs grote bolmaten te lichte bloemen. In dat geval hebben de omstandigheden tijdens de teelt geleid tot een te geringe sink-sterkte.

In de jaren 70 is al aangetoond dat je, als je de plant bij inhalen injecteert met het hormoon cytokinine, zwaardere en langere bloemen kunt oogsten, terwijl er minder bolgewicht overblijft. Er zijn aanwijzingen dat gewasbeschermingsmiddelen die het gewas op het veld langer groen houden een rol spelen. Die middelen zouden de hormoonhuishouding tijdens het afsterven en afrijpen zodanig kunnen beïnvloeden dat de bloemen tijdens de broeifase een te lage sink-activiteit hebben.

Lichtbehoefte: stuurlicht

Tulp heeft, net als narcis en hyacint, tijdens het in bloei trekken nauwelijks licht nodig. Een tulpenbol die in het donker in bloei getrokken wordt, produceert een vrijwel even zware plant als een bol die in een lichte kas gebroeid wordt. Dit toont aan dat de tulp geen fotosyntheselicht nodig heeft voor de productie van een goede bloem: hij haalt vrijwel alle energie en bouwstenen die hij nodig heeft voor de groei uit de bol. De in het donker geproduceerde plant is echter wel te licht van blad-, stengel- en bloemkleur, heeft een iel uiterlijk en een opvallend lange poot en korte nek (onderste resp. bovenste stengeldeel). Dit betekent dat de tulp dus wel licht nodig heeft voor een goede blad- en bloemkleur, voor een goede stevigheid en voor de gewenste plantopbouw. Om dit te bereiken kun je werken met lage intensiteiten van kunstlicht met de specifieke kleursamenstelling (het spectrum) en daglengte: het zogenaamde stuurlicht (zie paragraaf 3.10).

Met LEDs kunnen je tulpen tegenwoordig met elke gewenste lichtkleur belichten. Bovendien kun je LEDs op heel korte afstand boven het gewas hangen, want ze produceren veel minder warmte dan conventionele lichtbronnen. Dit heeft de duurzame meerlagenteelt (broei) in kassen en kunstlichtbroeiruimtes mogelijk gemaakt.

De meest in het oog springende effecten van lichtkleuren zijn:

- bladspreiding door LEDs die ver-rood (donkerrood) licht geven;
- lengtegroei (strekking) en een kokerend gewas door (uitsluitend) blauw licht;
- korthouden en enigszins spreiden van het gewas door uitsluitend rood licht. Onder rood licht komt de bloem ook verder boven het blad uit dan met blauw licht.

Let wel: het gaat hier om de effecten van lichtkleuren zonder bijmenging met andere lichtkleuren, dus in volledig afgeschermd ruimtes. Een kleine toevoeging van rood licht aan belichting met blauw licht, is al genoeg om effecten van blauw licht in grote mate te onderdrukken. In kassen is het door strooilicht vrijwel onmogelijk om met één kleur te belichten. Een goede kwaliteit broeitulp kan worden geproduceerd bij lichtintensiteiten tussen de 30 en 50 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{sec}$ gedurende 24 uur.

We zagen al dat de plantopbouw wordt beïnvloed door licht en donker. In het donker maakt de tulp een langere poot en een kortere nek en in het licht andersom. In cultivars die de neiging hebben om te veel te 'nekken' in de kas, kun je dit enigszins beperken door licht af te schermen.

Je kunt ook de daglengte gebruiken om het uiterlijk van de tulp te sturen. De tulp is daglengtegevoelig. Een langere dag geeft een langere plant (bij gelijke lichtsommen). In de praktijk kun je dit effect makkelijk realiseren bijvoorbeeld door 's nachts de werkverlichting aan te laten. De ontwikkeling van de tulp in de kas wordt ook sterk beïnvloed door de lichtintensiteit. Bij erg hoge instraling worden de planten korter en bloeien ze ook iets eerder. Daardoor krijg je te korte planten. Je kunt gebruikmaken van een combinatie van daglengte en lichtintensiteit om in februari/maart/april, als bepaalde soorten te kort blijven, meer lengte te produceren: overdag schermen en 's nachts met lage lichtniveaus een lange dag creëren. Beide behandelingen leiden tot een langer gewas.

Temperatuur

De temperatuur speelt een sleutelrol in het beïnvloeden van de broeikwaliteit. De temperatuur is als het ware het gas- en rempedaal voor het broeiproces. Het verhogen van de temperatuur versnelt en verlaging van de temperatuur vertraagt. Bij langere trekduren worden doorgaans langere en zwaardere tulpen geproduceerd. Voor een goed bedrijfsrendement is het echter van cruciaal belang om in een seizoen zo veel mogelijk trekken uit te voeren. De broeier zoekt dus naar een balans tussen opbrengst (voornamelijk bepaald door lengte en gewicht) en trekduur.

Ook in fysiologisch opzicht zoekt de broeier met behulp van de temperatuur naar een balans tussen de deelprocessen. Voordat de spruit zich kan gaan ontwikkelen, moet eerst bij lagere temperaturen (7-15°C) een goed wortelgestel worden ontwikkeld. De wortels moeten aan de vraag van de spruit naar water en calcium kunnen voldoen om problemen met zweters en kiepers te voorkomen. Zelfs als de wortels goed ontwikkeld zijn, kan een te snelle ontwikkeling van de spruit leiden tot een te trage inbouw van calcium in de membranen, waardoor kiepers kunnen optreden.

4.8.2 Broeien van lelies

In de broei van lelies springt qua fysiologische processen vooral de lichtbehoefte in het oog. De lelie is in tegenstelling tot de tulp een lichtbehoefte gewas. Andere voorbeelden van lichtbehoefte bolgewassen zijn iris en gladiol.

Lichtbehoefte: groeilicht

In de lichtarme periode van het jaar heeft de lelie bijbelichting met assimilatielampen nodig om een acceptabele kwaliteit te leveren. Assimilatie is een oude benaming voor het fotosyntheseproces. Het gaat dus om lichtintensiteiten die via de fotosynthese bijdragen aan de productie van plantmateriaal. Traditioneel worden hogedruknatriumlampen gebruikt als assimilatielampen, maar er is een ontwikkeling gaande dat ook deze lampen worden samengesteld uit LEDs. Daarmee wordt het ook mogelijk om het ideale fotosynthesespectrum aan te bieden aan de plant. Met de traditionele hogedruknatriumlampen kan dat niet: die produceren voornamelijk oranje licht en een beetje blauw.

Voor bijbelichting geldt: hoe hoger de lichtsom per etmaal (lichtintensiteit x duur) des te zwaarder, steviger en groener de plant. Vanwege de hoge investerings- en elektrakosten, maakt de broeier voortdurend de afweging of de hogere bloemenprijzen wel opwegen tegen de kosten. Veel gebruikte lichtniveaus zijn 6000- 8000 lux ofwel 80-100 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Lux is de eenheid voor lichtintensiteit die vooral geel licht meeweegt, zoals het menselijk oog licht waarneemt. $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ is het aantal licht'deeltjes' dat per seconde op een vierkante meter valt. Deze eenheid voor lichtintensiteit heeft de voorkeur als met verschillende lichtkleuren wordt gewerkt.



Figuur 4.21 In donkere periodes kun je bij het broeien lelies extra belichten met behulp van assimilatiebelichting.
(Foto: R. Faas, Greenity)

Elk type lelie heeft zijn eigen lichtbehoefte. In het verleden is de lichtbehoefte onderzocht voor de belangrijkste hybridegroepen van lelies: de Aziaten, de Oriëntals en de Longiflorums. Het huidige leliesortiment is echter samengesteld uit kruisingen van de hoofdgroepen, zoals LA (Longiflorum x Aziaat) of OT (Oriëntal x Trompet). Daarbij moet proefondervindelijk worden vastgesteld van welke ouder een cultivar de lichtbehoefte heeft geërfd. Bedenk daarbij dat het sortiment snel wisselt en je kunt je voorstellen dat het ondoenlijk is om een lijstje met cultivars en bijbehorende lichtbehoefte te produceren.

Voor de genoemde hoofdgroepen van hybriden geldt dat bijbelichting in de wintermaanden noodzakelijk is voor Longiflorums om ze in bloei te trekken en voor Aziaten om knopval ('abscissie') te voorkomen. Oriëntals zijn het minst lichtbehoefstig. Oriëntals en Longiflorums hebben elke nacht een donkerperiode nodig van minimaal 8 uur om schade aan het blad te voorkomen. Aziaten kunnen je zonder problemen 20-24 uur per etmaal belichten.

Temperatuur

Temperatuur speelt ook een belangrijke rol in de afweging van de broeier om meer of minder te belichten. In bepaalde situaties kan het gunstig zijn om 'het gaspedaal in te drukken'. Als je de kastemperatuur verhoogt (bijvoorbeeld van 16 naar 20°C), wordt de trekduur 2 à 3 weken verkort. Per steel blijft het gasverbruik dan weliswaar gelijk, maar je bespaart flink op het elektraverbruik voor assimilatiebelichting. Per saldo realiseer je een totale energiebesparing van 10-15%.

CO₂-gas

Je kunt de fotosynthese van lelies stimuleren door de kaslucht te 'bemesten' met CO₂-gas. Kennelijk is de CO₂-beschikbaarheid een beperkende factor bij de fotosynthese: als je het CO₂-niveau verhoogt van 400 tot 800 ppm, leidt dat bij vergelijkbare lichtintensiteiten tot een hogere CO₂-fixatie. Zo is in onderzoek vastgesteld dat de fotosynthese-activiteit van lelies bij 90 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ en 400 ppm CO₂ even hoog is als bij 45 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ en 800 ppm CO₂. Door te bemesten met CO₂ kun je dus flink bezuigen op energie.

Stuurlichteffecten (fotomorfogense)

De lelie kun je vanwege zijn hoge lichtbehoefte niet zo makkelijk beïnvloeden met specifieke lichtkleuren en verhoudingen tussen lichtkleuren als de tulp. Toch heeft onderzoek enkele stuurlichteffecten in lelie beschreven die voor de broeier interessant zijn.

Zo is het mogelijk om met behulp van de spectrale samenstelling van assimilatie-lichtbronnen de ontwikkeling van de lelietakken te beïnvloeden. Bijbelichting met hogedrukgasontladingslampen die een substantieel aandeel blauw licht produceren (door toevoeging van kwik), leidde in onderzoek met Oriëntal-lelies tot een beduidend kortere trekduur en een significant lager percentage takken met bladverbranding. Een nadeel was dat de knoppen iets kleiner werden. De daling van het percentage

bladverbranding is vermoedelijk een gevolg van het stimuleren van de transpiratie door het bevorderen van de opening van de huidmondjes door blauw licht. (Verderop in deze paragraaf gaan we verder in op bladverbranding in de leliebroei.)

Bij sommige Oriëntal-lelies kun je in periodes met korte dagen de trekduur met twee tot drie weken bekorten door de dag te verlengen tot 16 uur met lage intensiteiten kunstlicht (circa 1000 lux). Het spectrum van de dagverlengingslichtbron heeft een groot effect. In het onderzoek dat dit resultaat opleverde, had de toen gangbare gloeilamp het grootste effect. Het verkortende effect van rode LED en TL (bestaand uit rood en blauw licht) was beduidend minder. Gloeilampen werden bij dagverlenging (van langedagplanten) gebruikt vanwege de verrode component. Vermoedelijk zijn LEDs die verrood licht produceren in dit opzicht goede vervangers van de gloeilamp.

Lelies uit de groep van de Aziaten zijn ook daglengtegevoelig. Hier bleek de plantlengte positief gecorreleerd met de daglengte (bij gelijke lichtsommen): dus hoe langer de dagen, hoe langer de plant.

LED-belichting in voortrekrumtes in de eerste 6 weken van de lelietrek maakt een interessante vorm van energiebesparing en efficiëntere kasbenutting mogelijk. Door onder LEDs voor te trekken in goed geïsoleerde ruimtes, bespaar je zo veel op de kasperiode dat de besparing op gas die dat oplevert ruimschoots de elektrakosten voor LED-belichting overtreft. In onderzoek met afzonderlijke LED-kleuren bleek dat onder een intensiteit van 50 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ puur rood licht het lelieblad veel langer tegen de stengel aangevouwen blijft zitten dan onder puur blauw licht. Bladspreiding is gunstig voor de verdamping. Onder blauwe LED spreidde het blad beter en werd het bovendien veel groter dan onder rood licht, wat de lelies een goede start gaf in de resterende periode in de kas. Combinaties van rood en blauw gaven vaak een mindere kwaliteit lelies. Bij alleen rood licht produceren lelies duidelijk zichtbare stengelwortels boven de grond. Onder blauw licht waren geen bovengrondse stengelwortels zichtbaar.

Hormooneffecten

In tegenstelling tot bij tulpen is in de meeste leliegroepen en -cultivars nog geen bloemknop in aanleg aanwezig op het moment dat de bollen worden geplant. In de bloemaanleg kunnen we twee fasen onderscheiden: de inductie van de bloei en de vroegste aanleg van bloemdelen.

Bloei-inductie wil zeggen dat cellen in het centrale groeipunt aangezet zijn tot bloei, maar dat daar in stadiumonderzoek onder de microscoop nog niets van te zien is. In dit stadium kun je aantal bloemknoppen sterk verhogen door de bollen te dompelen in een oplossing van het plantenhormoon cytokinine. Onderzoek in de jaren 80 liet zien dat je het knopaantal van de Oriëntal Star Gazer kunt verhogen van drie tot vier naar acht tot negen per bloemstengel door dompeling in het cytokinine 6-BA (Benzyladenine). Een mengsel van 6-BA en Gibberellinezuur 4+7 deed het knopaantal zelfs toenemen tot 11 à 12, maar het gibberellinezuur had ook een stimulerend effect

op de lengte waardoor de takken te slap werden. In 2019 komt een commercieel product op de markt voor het verhogen van het knopaantal met 6-BA als werkzame stof. Als je de bollen dompelt na een invriesperiode van enkele maanden, is het effect op het aantal knoppen een stuk kleiner: een toename van één tot twee knoppen. Het is belangrijk om bij nieuwe leliecultivars te onderzoeken op welk moment de knoppen geïnduceerd en aangelegd worden om te kunnen beoordelen of een dergelijke hormoonbehandeling goed uitpakt.

Een gebrek aan licht veroorzaakt bij lelies knopval. Hormonen spelen daar een belangrijke rol bij. In Aziatische lelies is met name de rol van ethyleen goed onderzocht. Na een periode van lichtgebrek produceren de meeldraden in de knoppen met een lengte van ongeveer een halve centimeter ethyleen. Daardoor vallen de knoppen af. Er wordt een kurklaagje geproduceerd waarop de knop afbreekt. In planten bestaat een universeel mechanisme voor knop- en bladval. In een vroeg stadium worden abscisinezuur (abscissie betekent letterlijk afvallen) en auxine actief, waarna de ethyleenproductie op gang komt. Knopval kun je voorkómen door de knoppen of bladeren te bespuiten of te begassen met stoffen die de werking van ethyleen voorkomen.

De lengtegroei van lelies in de kas kun je beperken door de nachttemperatuur, die normaal lager is dan de dagtemperatuur, hoger en de dagtemperatuur lager in te stellen. Dit fenomeen wordt met de Engelse term 'Negative Dif' (negatief verschil tussen dag- en nachttemperatuur) aangeduid. Deze ingreep kan een uitkomst bieden als de takken te lang dreigen te worden. In andere plantensoorten dan lelies is aangetoond dat de gibberellinezuurhuishouding (zie paragraaf 3.9.2) wordt beïnvloed door het temperatuurverschil en daarmee de directe veroorzaker is van het kort blijven.

In de Verenigde Staten worden potlelies voor aflevering bespoten met een mengsel van Gibberellinezuur 4 + 7 en het cytokinine Benzyladenine. Daardoor gaan de knoppen mooier open en bloeien ze langer (een cytokinine-effect), en bladvergeling wordt erdoor vertraagd (een Gibberelline-effect). In Nederland is dit niet toegelaten.

Bladproblemen

Een probleem dat in het huidige sortiment en met de huidige kennis niet vaak meer voorkomt, is dat van de bladverbranding. Bladverbranding houdt in dat een zone in het blad op ongeveer 1/3 van de top verbleekt en insnoert, waarna het necrotisch wordt (bruin, afgestorven). Net als het kiepprobleem in tulp wordt bladverbranding veroorzaakt door een tekort aan calcium in de bladeren. Oorzaak van dat tekort is te geringe verdamping. Je kunt het voorkomen door de transpiratie te stimuleren. Dat doe je door middel van het verlagen van de RV in de kas. In het voorkomen van bladverbranding speelt ook de temperatuur en rol. Als bij een normale kastemperatuur de plant de calciumopname en -inbouw in het blad niet kan bijbenen, helpt het om de kastemperatuur enkele graden te verlagen.

Een minder gangbare methode om bladverbranding te voorkomen is het 'openblazen' van de kop van de lelie met ventilatoren boven het gewas. Zo ontstaat er ruimte

tussen de jonge bladeren, die lang tegen elkaar aangevouwen kunnen blijven zitten. Dankzij die ruimte komt de verdamping vroeger op gang.

'Papierblad' is een kwaliteitsprobleem dat gekenmerkt wordt door uitgedroogd blad: het blad is nog wel groen, maar voelt aan als papier. Papierblad ontstaat als lelies enkele dagen onder omstandigheden met slechte verdamping (hoge RV) hebben gestaan, en vervolgens worden geoogst of worden blootgesteld aan fel zonlicht. Door de langdurige periode van hoge RV staan de huidmondjes continu open en lijkt het alsof ze 'verleerd zijn' om zich snel te sluiten als dat nodig is. Als de takken worden geoogst, verliest de plant snel veel vocht via de huidmondjes. Tegelijk is er geen aanvoer meer door de stengel. Dit probleem manifesteert zich vaak pas in de afzetketen of op de vaas. Maar het kan ook al in de kas optreden, bij fel zonlicht. De bladeren drogen dan zo snel uit dat de plant het tekort niet op tijd kan aanvullen waardoor de planten in de kas al papierblad vertonen.



Figuur 4.22 'Papierblad' in lelie. (Foto: Delphy)

Papierblad kun je voorkomen door:

- in periodes van donker, vochtig weer toch de verdamping op gang te houden door de RV in de kas te verlagen: een 'actief kasklimaat';
- fel zonlicht in de laatste dagen voor en tijdens de oogst weg te schermen;
- de lelies de laatste week voor de oogst geen water meer te geven, waardoor de huidmondjes gedwongen worden zich te sluiten.

4.8.3 Vaasleven

Snijbloemen van voorjaarsbloeiende bolgewassen als tulp, narcis, hyacint en iris hebben een kort vaasleven. Zelfs als de bloemen uit de beste bollen onder optimale omstandigheden geteeld worden behouden tulpen, narcissen en hyacinten hun sierwaarde op de vaas maximaal een dag of 6 à 7, terwijl Irissen slechts een dag of 5 mooi staan. Leliebloemen, een zomerbloeiend gewas, hebben een vaasleven van maximaal 12 tot 15 dagen.

Het korte vaasleven van voorjaarsbloeiers is een eigenschap die vastligt in het ontwikkelingsprogramma in het DNA. Het is al eerder aangegeven: bloemen gaan niet 'per ongeluk' dood. Afsterven is een actief proces en het vormt de laatste stap in het totale ontwikkelingsprogramma van een plant (als we de zaadvorming die daar van

nature op volgt niet meerekenen). Het proces van actieve afsterving is geïllustreerd in een experiment waarin de eiwitsynthese van irisbloemen werd geblokkeerd. Dat werd gedaan door een (uiterst giftige) remstof van de eiwitsynthese toe te voegen aan het vaaswater van reeds geopende irisbloemen. Door de remstof waren de bloemen niet meer in staat om de enzymen te produceren die betrokken zijn bij het afstervingsproces. Het gevolg was dat de geopende bloemen 3 weken prachtig bleven bloeien, terwijl de onbehandelde controlebloemen de normale 5 dagen bleven staan.

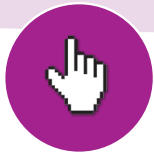
De duur van het vaasleven en de sierwaarde van bolbloemen kunnen negatief worden beïnvloed door ongunstige omstandigheden:

- tijdens de teelt van de bloemen (bijvoorbeeld te weinig licht of te hoge temperatuur, onrijp oogsten);
- tijdens bewaring en transport van de bloemen (te lang droog bewaren, te warm);
- op de vaas bij de consument (te weinig licht, te warm, vuil vaaswater waardoor de xylemvaten verstopt raken met bacteriën).

Door een voorbehandeling met 'houdbaarheidsmiddelen' bij de broeier en door het toevoegen van de zakjes snijbloemenvoedsel bij de consument worden vaasleven en sierwaarde positief beïnvloed. De samenstelling van deze middelen varieert per gewas (en is niet openbaar). In het algemeen kunnen we het volgende stellen over de werking van groeiregulators:

- Cytokinines leiden zowel bij tulp als bij lelie tot een betere bloemopening en een langer vaasleven.
- Gibberellines vertragen het proces van bladvergeling.
- Bij tulp voorkomt Ethephon, een stof die na opname door de plant ethyleen produceert, het 'nekken' (het te lang doorgroeien van de bovenste internodiën, de stukjes stengel direct onder de bloem).

Naast groeiregulators bevatten de zakjes snijbloemenvoedsel ook suiker (als energiebron, nu de fotosynthese niet meer of niet optimaal functioneert) en een bacteriedodend middel om verstopping van de xylemvaten door bacteriën te voorkomen.



Verwijzingen naar websites voor meer informatie

Bij een aantal onderwerpen wordt door middel van een icoon aangegeven dat er meer informatie beschikbaar is. Het icoon verwijst naar een internetadres. Hieronder zijn de details van de verwijzingen vermeld.

3.2 De cel

De cel: de kleinste bouwsteen van de plant

De cel is de kleinste bouwsteen van de plant. Veel teelthandelingen en klimaatregelingen grijpen in op dat niveau. Enige kennis van het functioneren van de cel is nuttig. Veel onderdelen van een cel hebben bijzondere namen. Voor een beter begrip wordt hier de vergelijking met een fabriek gemaakt.

<http://edepot.wur.nl/74786>

Osmose

Osmose houdt cellen op spanning. Het is ook de drijvende kracht achter het openen en sluiten van huidmondjes. Bij de opname van water door de wortels, is osmose juist een tegenwerkende kracht, vooral bij een hogere EC. Aandacht voor watervoorziening, EC kalium- en calciumvoorziening is nodig om de zaken goed te laten verlopen.

<http://digimagazine.onderglas.nl/2009/11/magazine.php?spread=24>

3.3 Fotosynthese

Fotosynthese: de basis van alle productie

De fotosynthese bestaat uit twee processen. Eerst wordt stralingsenergie (van de zon) omgezet in chemische energie. Vervolgens is het tweede - energievragende - proces mogelijk, namelijk de binding van CO₂. Dit gebeurt met een merkwaardig inefficiënt enzym: Rubisco.

<http://edepot.wur.nl/143872>

Ademhaling van plant is nodig voor groei en onderhoud

Kost ademhaling van de plant productie of levert het productie op? Het antwoord is: allebei. Sturen op ademhaling is een ingewikkelde zaak.

<http://edepot.wur.nl/56551>

Bloei is een kwestie van samenspel tussen meerdere stoffen

Over fotosynthese weten we veel meer dan over de bloei van de plant. Dat zorgt soms voor verrassingen, vooral bij nieuwe gewassen. De teler moet bij zijn regelregime

rekening houden met jeugdfase, invloed van temperatuur, licht, grootte van de plant, daglengte, en een samenspel van hormonen, suikers en andere stoffen in de plant.

<http://edepot.wur.nl/57192>

3.7 Transport

Ingenieus transportsysteem brengt suikers van 'source' naar 'sink'

Suikers die in de bladeren worden gevormd, vinden hun weg naar de rest van de plant via het floëem. Er moet steeds een goede balans zijn tussen productie en inbouw van de suikers, anders vinden er ongewenste processen plaats zoals opbouw van dikke stengels bij vruchtgroenten. Belangrijk om in de gaten te houden is dat de productie vooral fluctueert door lichtniveau en CO₂, terwijl de inbouw sterk temperatuurgevoelig is.

<http://edepot.wur.nl/56453>

3.8 Geprogrammeerde ontwikkeling

Biologische klok bepaalt veel processen in de plant

Steeds meer wordt duidelijk dat de biologische klok in de plant een rol speelt bij een enorm groot aantal processen. Voorbeelden zijn zaadkieming, lengtegroei, fotosynthese, productie van plantenhormonen, activiteit van enzymen, opening en sluiting van huidmondjes, en opengaan van bloemen. Dat betekent ook dat planten gedurende de dag verschillend reageren op teeltmaatregelen. Het is een punt om rekening mee te houden bij langdurige belichting, CO₂ doseren en de toepassing van andere lichtkleuren. Op dit punt moet nog veel inzicht verworven worden.

<http://digimagazine.onderglas.nl/2008/12/1024/magazine.php?spread=14>

DNA: het receptenboek van de plant: alle cellen hebben dezelfde erfelijke informatie
DNA is de drager van erfelijke informatie. DNA muteert soms en daaruit kunnen nieuwe eigenschappen ontstaan. Veredelaars maken gebruik van natuurlijke variatie, maar genetische modificatie kan hun werk gemakkelijker maken

<http://edepot.wur.nl/58648>

3.9.1 Werkingsmechanisme, geprogrammeerde ontwikkeling en omgevingsprikkels

Het College voor de toelating van gewasbeschermingsmiddelen en biociden (Ctgb) beoordeelt of gewasbeschermingsmiddelen en biociden veilig zijn voor mens, dier en milieu voordat ze worden verkocht.

www.ctgb.nl/

3.9.2 De belangrijkste groepen plantenhormonen

Plantenhormonen zijn in zeer kleine hoeveelheden in planten aanwezig, maar desondanks spelen ze een hele belangrijke rol. Ze zijn als het ware de postbodes in de plant en zijn bepalend voor tientallen groei- en ontwikkelingsprocessen. Ze hebben invloed op onder andere de celdeling, de celstrekking, de strekkingsgroei, ze zorgen voor de rijping van de vruchten en soms werken ze groeiremmend.

<http://edepot.wur.nl/94582>