

Koploosheid in paprika en tomaat

Een deskstudie in opdracht van het
Productschap Tuinbouw

W.J. van der Burg, S.P.C. Groot en R.J. Bino
Plant Research International

31 augustus 1999

1. Samenvatting

Wat is koploosheid?

Koploosheid bij paprika en tomaat is het fenomeen dat omstreeks het 3- tot 5-bladige stadium van een jonge plant een groeistop optreedt welke resulteert in een kwalitatief minder goede of niet bruikbare plant.

Hoe ziet het eruit?

Koploosheid is een verstoring van de groei van de jonge plant waarbij deze kennelijk moeite heeft nieuw blad te vormen en de tussenliggende internodiën te strekken. De plant blijft duidelijk achter bij de rest. Bijna altijd zijn er misvormde bladeren aanwezig en bij nadere bestudering blijkt dat het topmeristeem van de plant kennelijk niet functioneel of afwezig is omdat lagere zijscheuten na enige tijd de groei van de plant hervatten.

Wanneer komt het voor?

Koploosheid wordt zichtbaar op een moment dat de plant al verspeend is in een steenwolkblok en de planten al op afstand zijn uitgezet. Selectie en uitval in dit stadium betekent een aanzienlijke kostenpost, terwijl het ook voorkomt dat er niet voldoende goede planten afgeleverd kunnen worden.

Het fenomeen komt met name voor in bepaalde rassen en onder bepaalde omstandigheden, maar is moeilijk voorspelbaar. Tot op heden is het door aangepaste teeltomstandigheden nauwelijks of niet te voorkomen.

Waarom deze studie?

Tot op heden is er geen praktijkonderzoek naar het vóórkomen, laat staan het voorkómen, van koploosheid gedaan (Buitelaar, 1995; Verkerke, 1999). De huidige deskstudie is uitgevoerd in opdracht van het Productschap Tuinbouw en heeft als doel om de problematiek te inventariseren en, indien mogelijk, aan te geven welke maatregelen nodig zijn om het fenomeen op korte termijn beheersbaar te maken en welk onderzoek nodig is om het probleem op de langere termijn op te lossen.

Om dat te bereiken moet meer inzicht worden verkregen in de oorzaken van koploosheid om te komen tot:

- (1) inzicht in de condities waaronder koploosheid optreedt;
- (2) opheldering van het mechanisme van de hormonale regulering en de factoren die een ontregeling daarvan veroorzaken;
- (3) ontwikkeling van een snelle screeningstest, waarmee koploosheid in partijen kan worden opgeroepen (bij partijen die de eigenschap in potentie in zich dragen).

Wat is de oorzaak?

De neiging tot koploosheid wordt veroorzaakt door een (aantal) genetische eigenschappen die in meerdere of mindere mate aanwezig kunnen zijn, afhankelijk van het ras. De eigenschap is bij tomaat vermoedelijk afkomstig van zelftoppende (determinate) voorouders. Onder ideale groeiomstandigheden komt deze neiging niet tot expressie, maar in het najaar vermoedelijk door een combinatie van hoge

temperatuur en weinig licht, kan het ineens optreden. Maar er moet meer aan de hand zijn: koploosheid treedt niet op alle bedrijven en in dezelfde mate op. Ook zijn er verschillen per partijnummer.

Door deze studie is duidelijk geworden dat de rol van auxinen nader bestudeerd moet worden. Het vermoeden bestaat dat er bepaalde stoffen in het kasmilieu kunnen voorkomen die koploosheid versterkt kunnen oproepen. Gedacht moet hier worden aan stoffen die de auxinehuishouding kunnen verstoren of zelf hoormoon-achtige eigenschappen hebben. Oriënterende proeven met een auxineremmer ondersteunen de hypothese dat auxineactiviteit een rol speelt.

2. Inleiding

In opdracht van het Productschap Tuinbouw is een deskstudie uitgevoerd naar koploosheid zoals dat kan optreden in de vroege plantfase van paprika en tomaat. De studie bestond uit een inventarisatie van de internationale en nationale literatuur, een aantal bedrijfsbezoeken tijdens de kritieke opkweekfase, consultatie van een aantal deskundigen en een morfologisch onderzoek naar de ontwikkeling van het scheutmeristeem gedurende de opkweekfase.

Koploosheid treedt volgens de bezochte plantenkwekers voornamelijk op bij zaai in het najaar; dezelfde rassen geven in het voorjaar geen problemen. Volgens het zaadbedrijfsleven treden verwante verschijnselen het gehele jaar op.

Koploosheid wordt voor het blote oog pas zichtbaar als het al flink in het gewas zit. De verantwoordelijke bladprimordia zijn minimaal een week voor het optreden van koploosheid al misvormd of gestopt. En dan is het te laat: op dat moment kan alleen nog maar geprobeerd worden om de planten door teeltmaatregelen weer normaal aan de groei te krijgen, de afwijkingen kunnen dan echter niet meer voorkomen worden.

In tegenstelling tot meldingen in de Nederlandse vakliteratuur (Buitelaar, 1995), worden de bladprimordia bij tomaat en paprika pas na de kieming aangelegd. Uit onderzoek op CPRO-DLO (zie paragraaf 5, figuur 2) is gebleken dat de eerste primordia verschijnen op dag 3-4 na uitzaai. Vanaf dag 8 na zaai is het derde blad bij paprika reeds aangelegd, bij tomaat ligt dat ongeveer 2 dagen eerder. Op dat moment zijn de cotylen gespreid en wordt het begin van het eerste blad met het blote oog waarneembaar. Het is dus niet zo dat de zaden al misvormde bladprimordia hebben.

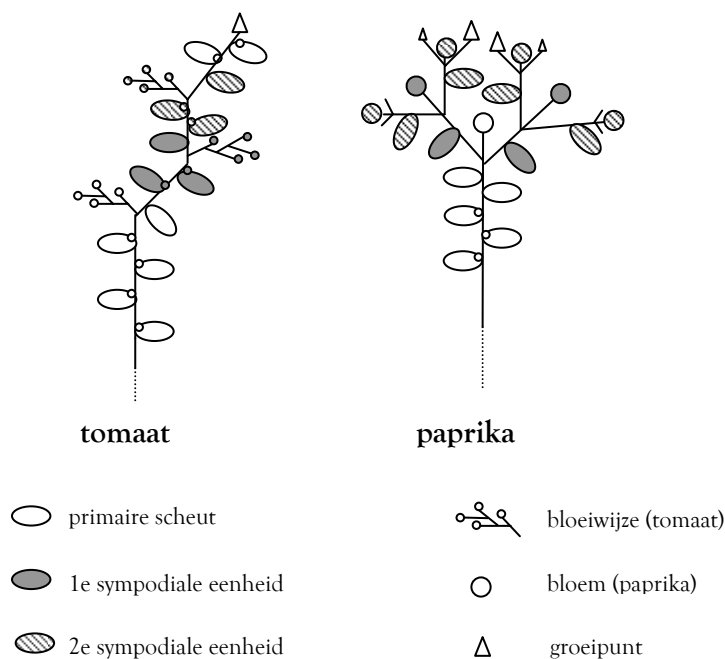
Toch kan (een deel van) de oorzaak in het zaad liggen. De genetische samenstelling van het zaad kan zodanig zijn dat er een neiging tot koploosheid is. Er is onvoldoende bekend over de genen en hormonen die betrokken zijn bij de regulatie van het apicale meristeem van paprika en tomaat, en nog minder van mogelijke oorzaken van de verstoring ervan. Gezien het economische belang is er alle reden om zich meer inzicht te verschaffen in deze facetten. Voorgesteld wordt om een project op te starten waarin alle betrokken partijen - plantenkwekers, zaadbedrijven, proefstation - deelnemen (zie bijlage "pre-voorstel").

3. Normale sympodiale plantontwikkeling

Bij tomatenzaden bevat het embryo twee meristemen, het wortelmeristeem en het scheut-apicale meristeem (sam). Uit het in eerste instantie koepelvormige sam, ontwikkelen zich de stengel, de bladeren en de bloemen. De bladprimordia (een bladprimordium is een groep van snel delende cellen waaruit het blad gevormd wordt) worden zichtbaar als een zwelling op deze koepel. Bij de groei van een bladprimordium, blijft het topgedeelte daarvan meristematisch en splitsen zich in de loop van de ontwikkeling de primordia voor de deelbladeren af. In de oksel van het bladprimordium, tussen het primordium en het sam, splitst zich een afzonderlijk meristeem af, het axillair meristeem oftewel het okselmeristeem. De afsplitsing van de beide meristemen gebeurt door differentiatie en strekking van de tussenliggende cellen (Garrison, 1955; Steeves & Sussex, 1989).

Een totaal nieuwe visie op het ontstaan van okselmeristemen is recent gepostuleerd door McConnell & Barton (1998). Zij stellen dat het okselmeristeem onder invloed van het ontwikkelend bladprimordium/blad op haar eigen bladvoet ontstaat en dus niet als afsplitsing van het sam. Het belang van deze hypothese voor onze problematiek moet nader worden onderzocht.

Uit de okselmeristemen ontwikkelen zich de zijscheuten, bij tomaat ook wel de 'dieven' genoemd. Na afsplitsing van ongeveer zeven bladprimordia, differentieert het vegetatieve sam zich tot het generatieve bloeiwijzemeristeem. Deze vormt het einde van de eerste, de primaire scheut (figuur 1). Het aantal afgesplitste bladprimordia voorafgaand aan deze differentiatie, wordt beïnvloedt door zowel genetische als omgevingsfactoren en kan zelfs verschillen binnen een ogenschijnlijk homogeen opgekweekte partij tomatenplanten. Het bloeiwijze-meristeem differentieert zich verder tot bloemmeristemen.



Figuur 1. Sympodiale vertakkingswijze van tomaat en paprika

Na vorming van het bloeiwijze-meristeem, neemt het okselmeristeem in de laatstgevormde bladoksel (het blad eronder) haar taak als sam over en groeit zo snel dat de positie van de bloeiwijze aan de zijkant van de stengel komt te liggen. Deze groeiwijze wordt sympodiale groei genoemd. Het nieuwe sam scheidt meestal drie bladprimordia af, alvorens zelf ook weer tot bloeiwijze meristeem te differentiëren. Dit is de eerste sympodiale eenheid. Het laatstgevormde okselmeristeem gaat weer als sam door en houdt de cyclus in stand. Deze sympodiale groei is aan volgroeide tomatenplanten zichtbaar aan het meestal ontbreken van 'dieven' in de bladoksel net boven de bloemtros (de hoofdstengel is immers die uitgelopen 'dief').

Ook bij paprika verloopt de plantontwikkeling sympodiaal, maar omdat er geen bloeiwijzen maar enkele bloemen verschijnen, verloopt de vertakking op een andere wijze. De eerste eindknop komt bij paprika na 8-10 bladeren tot ontwikkeling, waarna meestal 2 of 3 zijknoppen de functie van het sam overnemen: er ontstaan 2 of 3 gelijkwaardige hoofdstengels. Iedere hoofdstengel eindigt bij paprika al na de productie van 1 blad in weer een bloemknop. Dit proces van splitsing na 1 blad herhaalt zich in principe ook eindeloos. *Capsicum annuum*, waartoe de paprika's en pepers behoren, vertoont overigens een grote genetische variatie in vertakkingspatroon (Somos, 1984).

Bij de zogenaamde 'determinate' (zelftoppende) genotypen van tomaat wordt de cyclus vrij snel doorbroken en wordt er na een beperkt aantal bloemtrossen geen okselmeristeem meer aangelegd, dat de taak van sam kan overnemen. Het gevolg daarvan is dat de ontwikkeling of groei van de scheut eindigt door voortschrijdende differentiatie. De 'determinate' genotypen verschillen dus van de 'non-determinate' genotypen in een verminderd vermogen tot behoud van een set van ongedifferentieerde meristematische cellen.

4. Fysiologische achtergrond

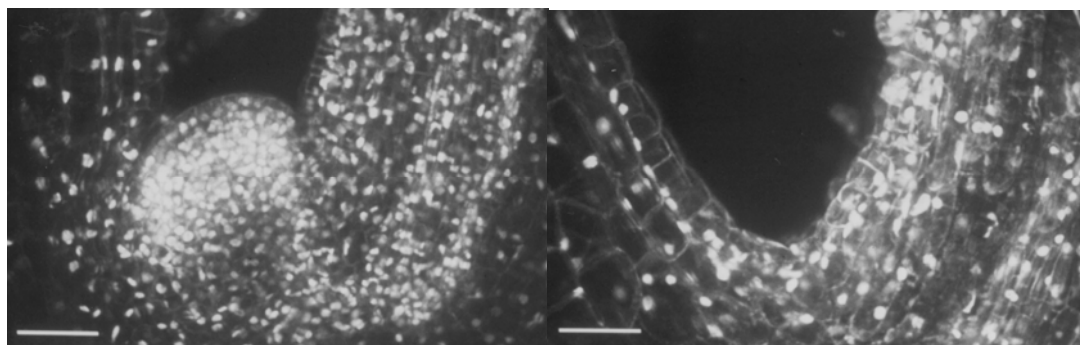
Er is erg veel literatuur over apicale dominantie (literatuurlijst), het fenomeen dat de eindknop de uitloop van lager gelegen knoppen onderdrukt, en de invloed van hormonen hierop. Er is minder bekend over het effect van omgevingsfactoren en er bestaat slechts een enkel relevant artikel over koploosheid. Over paprika is verbazend genoeg nooit een artikel verschenen dat iets met deze materie van doen heeft.

Hieruit kan worden afgeleid dat koploosheid, althans bij paprika, een Nederlands, of misschien hooguit noordwest Europees probleem lijkt. Een probleem dat is geassocieerd met de cultuur onder glas van indeterminate typen, bij hogere geografische breedte en gedurende de winter. Een link met de hoeveelheid beschikbaar licht, of de (afnemende) daglengte, lijkt daarom aannemelijk.

Om genetische eigenschappen van planten te bestuderen wordt in de plantenfysiologie vaak gebruik gemaakt van mutanten. Door hun afwijkende eigenschappen die vaak terug te voeren zijn op 1 gen, kan de functie van dat gen worden herleid. Zo is er bij tomaat een mutant bekend, de lateral suppressor (*ls*) mutant, welke niet of nauwelijks zijscheuten maakt (Brown, 1955; Szymkowiak & Sussex, 1993; Groot *et al.*, 1994). Bij deze mutant worden meestal alleen de okselmeristematen in de oksel van het laatste

bladprimordium voor de bloeiwijze aangelegd. Het gen betrokken bij deze mutatie is anders dan die welke 'determinate' groei bepalen. Daarom wordt deze mutant ook wel 'diefloze' mutant genoemd. Zoals verwacht kan worden heeft de *ls*-mutant ook vaker last van het ontbreken van een scheut na afsplitsing van een aantal bloeiwijzen, waardoor de top stopt met groeien. Behalve een sterke reductie in de afsplitsing van okselmeristemen heeft de mutant nog een aantal andere pleiotrope effecten, zoals het ontbreken van kroonbladeren, verminderde fertiliteit, slechte zaadkwaliteit en een sterkere gevoeligheid voor het optreden van 'neusrot' aan de vruchten (Brown, 1955; Taylor, 1979). De verminderde zaadkwaliteit is geassocieerd met 'zwarte stip', necrotische vlekken in de zaadhuid en het endosperm. Bij zaailingen van de *ls*-mutant worden soms planten gevonden met één of enkele bladeren, zonder groeipunt. In extreme gevallen is tussen de cotylen zelfs alleen een 'stamperachtige' structuur zichtbaar. Dergelijke ontwikkelingsfenomenen worden zelden of niet bij wildtype-planten waargenomen.

De meristemen van de *ls*-mutanten die ontbreken zijn niet afgestorven, niet necrotisch. Ze houden op met meristematisch zijn, wat te zien is door het feit dat de karakteristieke kleine sneldelende cellen van een meristeem afwezig zijn en de cellen tot normale celgrootte zijn gestrekt (figuur 2): het meristeem is uitgedifferentieerd.



Figuur 2. Normaal, actief apicaal meristeem van een tomatenplant (links) en een uitgedifferentieerd meristeem van een *ls*-mutant.

De fysiologische basis van de *ls*-mutatie is niet bekend, maar het kan te maken hebben met fouten in de hormoonbalans. Scheuten van de mutant zouden verlaagde cytokininegehalten bevatten (Tucker, 1976; Maldiney *et al.*, 1986; Groot *et al.*, 1995). Volgens Tucker bevatten de *ls*-mutantscheuten een verhoogd gehalte aan auxine-achtige verbindingen in vergelijking met wildtype-scheuten. Bij analyses van andere onderzoekers, o.a. op het CPRO-DLO, kon geen verhoging van het natuurlijke auxine Indolazijnzuur (IAA) aangetoond worden (Maldiney *et al.*, 1986; Groot *et al.*, ongepubliceerde resultaten). Omdat cytokininen bekend zijn vanwege hun scheutmeristeem-inducerend vermogen bij plantenweefselkweek is door Tucker (1976, 1981) de hypothese geponoerd dat het verlaagde cytokininegehalte verantwoordelijk zou zijn voor het ontbreken van zijscheuten. Om deze hypothese te toetsen zijn op het CPRO-DLO transgene planten gemaakt, voorzien van het cytokinine synthese gen uit *Agrobacterium tumefaciens*. De tengevolge daarvan inwendig verhoogde cytokinineconcentratie induceerde verschillende effecten, waaronder de vorming van adventiefscheuten op de hoofdnerf van de bladeren, maar kon in de mutant

geen verhoging van het aantal okselmeristemen induceren (Groot *et al.*, 1995). Hieruit is geconcludeerd dat de verlaagde cytokinine gehalten in de *ls*-scheuten niet verantwoordelijk zijn voor de verminderde vorming van okselmeristemen.

Sommige van de pleiotrope effecten, waaronder parthenocarpe vruchtzetting en de afwezigheid van een functionele abscissielaag in de vruchtsteel, duiden ook op een mogelijke aanwezigheid van een verhoogde auxine-activiteit. Deze hypothese wordt versterkt door een foto uit een publicatie van Gorter uit 1949. Op deze foto toont zij een tomatenplant, waaraan de sympodiale scheut ontbreekt. Op de foto zijn evenmin zijscheuten zichtbaar in de oksels van de bladeren onder deze alleenstaande bloeiwijze. Zij vermeldde dat de afwijkende plantontwikkeling een gevolg is van behandeling van de cotylen met Triiodobenzoic-acid (TIBA). Op het moment van haar experimenten was nog niet bekend dat TIBA een remmend effect heeft op het transport van auxine. Eerder hadden De Waard en Roodenburg (1948) al beschreven dat TIBA de groei van de vegetatieve (sympodiale) scheut kan onderdrukken, leidend tot de ontwikkeling van een bloeiwijze aan de top van de plant. Naderhand is ook door Niebla Hernández en Driss-École (1989, 1990) onderzoek gedaan naar de effecten van TIBA-toediening op de ontwikkeling van jonge scheuten van tomaat. Zij vonden dat toediening van TIBA op de top (apex) van de plant en op de cotylen, inderdaad een remmende werking gaf op het polaire auxinetransport van de apex richting de wortels (Niebla Hernández & Driss-École, 1989). Ten gevolge van TIBA-toediening ontwikkelde de scheut zich tot 'bladloze' structuur van de stengel, waarop zich na verloop van tijd toch weer bladeren of een bloeiwijze ontwikkelden (École 1970, Niebla Hernández & Driss-École 1990).

5. Cases

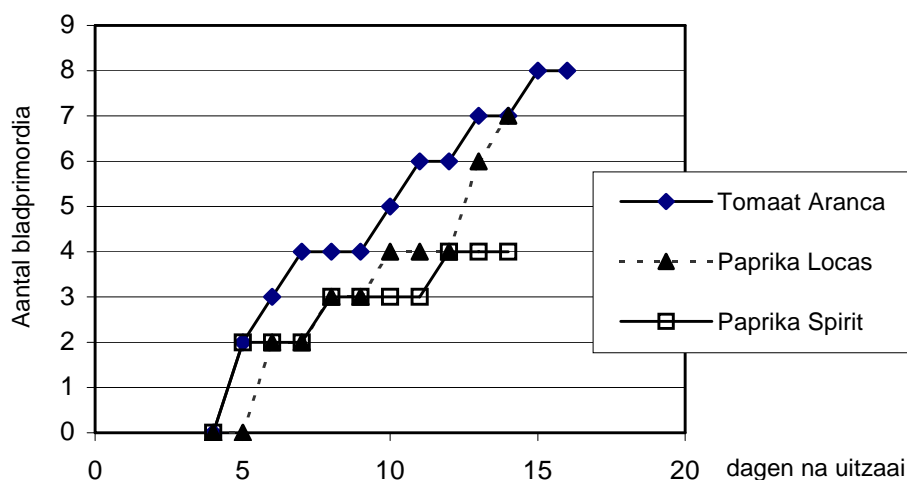
Om wat meer concreets te weten te komen over het optreden van koploosheid is in overleg met enkele NVP-bedrijven oriënterend gekeken naar: 1. het moment van het ontstaan van de bladprimordia; 2. de relatie tussen koploosheid bij paprika en de afwezigheid van okselscheuten; en 3., op basis van zaad verkregen van een zaadbedrijf, is een oriënterende proef uitgevoerd met een auxineremmer. De drie 'cases' worden hieronder toegelicht.

Case 1 : Ontwikkeling van de eerste bladprimordia

Om meer inzicht te krijgen in het moment van aanleg van de relevante bladprimordia, is aan drie plantenkwekers gevraagd om kiemplanten te verzamelen gedurende de vroege ontwikkeling, van dag 1 na uitzaaï tot ongeveer twee weken dagen erna.

De plantjes werden door de kwekers in daarvoor beschikbaar gestelde buizen met alcohol gedaan. Op deze manier werd een verzameling van kiemplanten van paprika en tomaat gekregen in alle stadia van vroege kieming en ontwikkeling.

Deze plantjes zijn vervolgens in het CPRO-DLO laboratorium onderzocht. In figuur 3 is het aantal met de microscoop waar te nemen bladprimordia aangegeven. Dit zijn de allereerste uitstulpingen die op het min of meer bolvormige topmeristeem ontstaan.



De primordia worden bij paprika aangelegd vanaf dag 8 na zaai, bij tomaat ligt dat ongeveer 2 dagen eerder. Op dat moment zijn de cotylen gespreid en wordt het eerste puntje zichtbaar. Hieruit volgt dat de aanleg van de problemen reeds in de eerste week na zaai ontstaan. Teeltmaatregelen na deze fase kunnen dus niet als oorzaak worden aangemerkt. Het is dus van cruciaal belang de planten gedurende de eerste dagen na kieming optimaal te behandelen.

Figuur 3. Aanleg van bladprimordia tijdens kieming van tomaten- en paprikazaad.

Case 2 : Relatie tussen koploosheid bij paprika en de afwezigheid van okselscheuten

Gedurende de maanden november en december van 1998 is een aantal NVP-bedrijven bezocht. Aanvankelijk leek het erop dat koploosheid dit seizoen geen probleem zou vormen, tot er berichten kwamen van plantenkwekers die tot maar liefst 20% koploosheid hadden.

Een 'normaal' percentage koplozen ligt voor sommige rassen rond de 5%, met soms een uitschieter richting 10%. Koploosheid-gevoelige rassen zijn onder andere bij paprika: Blondie, Jive, Locas en Mandy; en bij tomaat: Aranca en Soleiro.

Om inzicht in de frequentie en de aard van koploosheid te krijgen, is bij diverse bedrijven een aantal partijen beoordeeld. Daarbij is ook gekeken naar een kenmerk dat er mogelijk mee geassocieerd is en dat wellicht een merker voor gevoeligheid voor koploosheid zou kunnen opleveren: de afwezigheid van okselknoppen in cotylen en bladeren (diefloosheid). Ook zogenaamde splijtkoppen (figuur 5), dit zijn planten met een (te) vroege maar overigens normale splitsing van de hoofdas in 2 of 3 hoofdscheuten,

werden geregistreerd. In tegenstelling tot koploze planten vertonen splijtkoppen geen geklusterde bladeren, geen fasciatie (bandvormige, afgeplatte en vaak opgezwollen stengels), en niet meer tweetoppige bladeren of andere bladwijkingen dan normale planten.

Het fenomeen van splijtkoppen moet dan ook niet met koploosheid worden verward. Het lijkt slechts een (geringe) variatie op de normale plantontwikkeling te zijn.



Figuur 4. Voorbeeld van een koploze plant, die in dit geval weer wat is doorgegroeid. Let op de klustering van bladeren halverwege de stengel. Fasciatie (bandvorming) van de stengel en afwijkende bladeren zijn kenmerkende begeleidende verschijnselen van koploosheid.



Figuur 5. Voorbeeld van een splijtkop. De plant vertakt in een vroeg stadium, maar er zijn geen tekenen van groeistoornis, noch van fasciatie of bladafwijkingen.

In de navolgende tabel zijn de resultaten van deze oriënterende inventarisatie van de frequentie van deze plantafwijkingen samengevat. Weergegeven is het percentage cotylen resp. bladeren dat diefloos is. Daarbij zijn alle waargenomen bladeren van één categorie bij elkaar opgeteld. Voorbeeld: bij de 3e partij Spirit zijn van alle planten die koploos zijn (16% van de partij is koploos), gemiddeld 31% van de cotyloksels en 24% van de bladoksels diefloos.

Partij	Aantal bestu- deerdepl anten	Koploos			Splijtkop			Normaal		
		percen- tage	diefloze cotyl- oksels	diefloze blad- oksels	percen- tage	diefloze cotyl- oksels	diefloze blad- oksels	percen- tage	diefloze cotyl- oksels	diefloze blad- oksels
Spirit 1	107	3	-	25 ^{ns}	4	-	28 ^{ns}	93	-	3
Spirit 2	105	2	75 ^{ns}	75 ^{ns}	3	83 ^{ns}	26 ^{ns}	95	78	6
Spirit 3	100	16	31	24	9	63	19	75	59	1
Spirit 4	50	0	-	0	12	-	15	88	-	7
Spirit 5	136	21	-	33	35	-	20	44	-	6

Tabel 1. Frequentie van fenotypische plantafwijkingen (koplozen en splijtkoppen) bij paprika en het percentage cotyl- en bladoksels zonder dieven.

(ns = niet significant; te weinig waarnemingen voor een betrouwbare conclusie)

De beoordeelde planten waren alle reeds verspeend en tijdens het verspenen waren de op dat moment zichtbare afwijkers reeds uitgeselecteerd. De planten hadden 7-8 beoordeelbare bladeren en bladoksels. Diefloos betekent in dit overzicht, dat er op het moment van beoordelen geen begin van een okselknopje zichtbaar is. Dit werd zowel bij de cotylen als bij de afzonderlijke bladeren beoordeeld. Bij zowel paprika als tomaat hoort iedere bladoksel in dit stadium een okselknopje te hebben.

Opvallend is dat bij normale planten het percentage diefloosheid van de ware bladeren erg laag is. De blad- en knopontwikkeling verlopen hier volgens het te verwachten patroon. Zelfs splijtkoppen, een minder ernstig fenomeen dan koploosheid, hebben een lager percentage diefloze bladoksels dan koploze planten. Koploze planten vertonen veruit het hoogste aantal diefloze bladoksels. Dit bevestigt dus in sterke mate het vermoeden dat de neiging tot diefloosheid gelijke tred houdt met de neiging tot koploosheid. Vermoedelijk zijn ze de expressie van een en hetzelfde fenomeen.

Voor de conclusie dat de mate van koploosheid af te lezen zou zijn aan het percentage diefloosheid, zijn deze gegevens te beperkt.

Een relatie tussen koploosheid of splijtkoppen met diefloze cotylen blijkt niet uit dit overzicht. Hierbij moet echter worden aangetekend dat dit bij slechts twee partijen is gescoord en dat de getallen voor de cotylen daarom voor een betrouwbare conclusie op te weinig gegevens berusten.

Case 3. Oriënterende proef uitgevoerd met een auxineremmer

De hypothese dat koploosheid bij paprika en tomaat iets te doen heeft met auxinegevoeligheid of -transport, is in een kasproef verder onderzocht.

Paprikazaden van het ras Spirit zijn gezaaid in de kas op steenwolpluggen, met toediening van TIBA, een auxinetransport-remmer. De proef werd in het voorjaar van 1999 uitgevoerd.

Herhaling	Met TIBA behandelde planten				Onbehandelde planten			
	aantal lege bladok-sels	aantal bladok-sels	aantal lege cotylen	aantal planten	aantal lege bladok-sels	aantal oksels	aantal lege cotylen	aantal planten
1	12	76	35	19	10	109	43	28
2	11	85	42	21	6	110	38	28
3	11	96	44	24	5	100	32	25
4	18	93	45	24	3	88	33	22
totaal	42	350	166	88	24	407	146	103
	(12%)		(94%)		(6%)		(71%)	

Tabel 2. Frequentie van lege (diefloze) blad- en cotyloksels bij planten behandeld met TIBA.

Zowel in de controlegroep als in de TIBA-behandelde zaailingen werden geen koploze planten waargenomen. Dit heeft mogelijk te maken met de tijd van het jaar. In de praktijk blijkt bijna uitsluitend zaaien in oktober en november problemen met koploosheid op te leveren. Toediening van TIBA leidde wel tot een significante verhoging van het aantal bladoksels zonder okselknop en groeifwijkingen aan de bladeren, zoals in de praktijk ook waargenomen wordt bij rassen die een verhoogde gevoeligheid hebben voor het optreden van koploosheid (figuur 6).



Figuur 6. Normale paprikaplant (links) en een met TIBA behandelde plant.

6. Discussie en conclusie

Oorzaak versus aanleiding

De 3 bovengenoemde cases en de literatuurstudie ondersteunen de theorie dat het auxinettransport, reeds kort na de kieming, een rol speelt bij koploosheid. Het vermoeden dat stoffen die een verstoring van dit transport kunnen veroorzaken een rol kunnen spelen, is verder toegenomen. Onderzocht moet worden welke rol omgevingsfactoren spelen en hoe belangrijk fytoxische stoffen zijn.

Hoewel het nuttig zou zijn om alle omgevingsfactoren (het zijn er gauw een twintigtal¹) uitvoerig te onderzoeken, bestaat toch de indruk dat het belangrijkste effect daar niet van afkomstig is. Het zijn condities die ertoe bijdragen, maar de werkelijke oorzaak is het niet. Die moet ons inziens gezocht worden in een verstoring van de hormoonbalans, al in een zeer vroeg stadium, mogelijk veroorzaakt door een extern agens.

Het is bekend dat bepaalde chemische verbindingen, gasvormig of opgelost in het water, aanleiding kunnen geven tot plantafwijkingen (Inden & Tachibana, 1975; Cole *et al.*, 1984; Fyfield *et al.*, 1984; Hardwick *et al.*, 1987, 1989;). Deze zogenaamde fytoxische verschijnselen geven een vorm van koploosheid en verdwijnen doorgaans op het moment dat de bron van de vergiftiging wordt weggehaald. Het is evenwel soms zeer lastig om deze bron op te sporen, zeker als men geen indicatie heeft naar welk soort verbinding men zoeken moet. De stoffen kunnen puur giftig zijn (bijvoorbeeld formaline), maar de geconstateerde overeenkomst met verschijnselen die optreden met auxineremmers, doet vermoeden dat er stoffen aanwezig zijn die het auxinettransport op de een of andere wijze kunnen blokkeren. Zo is van bepaalde plastics bekend dat ze in het verleden fytoxische verschijnselen gaven die hormonale trekken vertoonden.

Voorgesteld wordt daarom om hieraan in het onderzoek prioriteit te geven. Het kan tevens verklaren waarom koploosheid niet altijd en overal optreedt. Prioriteit is des te meer gewenst omdat dit 1. de problemen in de praktijk op korte termijn kan helpen oplossen en het onvoorspelbare karakter ervan kan weghalen en 2. kan leiden tot een toets waarin die stof juist gebruikt wordt om koploosheid op te roepen in rassen die het in potentie in zich dragen.

Invloed zaadbehandelingen

Er wordt wel gezegd dat bepaalde zaadbehandelingen zoals priming, de neiging tot koploosheid kunnen vergroten. De gegevens voor een onderbouwing van deze stelling zouden door de zaadbedrijven geleverd kunnen worden. De relatie met de voorgestelde theorie is niet direct duidelijk, omdat tijdens de

¹ De volgende omgevingsfactoren zijn in de literatuur genoemd of moeten er volledigheidshalve bij: Steenwol, wikkel, afdekfolie, betonvloer, voorkiemruimte, CH/N ratio, N, P, B, Mn, Mg, sproei- en vernevelingswater, fertigatie, eb-en vloed, lichtintensiteit en -samenstelling, daglengte, maximumtemperatuur, combinatie weinig licht/hoge temperatuur en veel licht bij lage temperatuur, CO₂, NO_x, overige vormen van vervuiling, etc.

primingsbehandeling nog geen primordia ontstaan. Wel worden in het zaad allerlei processen opgestart, die mogelijk een intrinsieke gevoeligheid nog verder kunnen vergroten.

Het is een aspect dat eventueel in de toekomstige experimenten meegenomen kan worden.

7. Literatuurlijst

- Brown, A.G. (1955). A mutant with suppressed lateral shoots. *Rep. Tomato Genet. Coop.* 5: 6-7.
- Buitelaar, K. (1995). Weinig te doen aan groeistagnatie in kop. *Groenten + Fruit / Glasgroenten*, week 2 - 13 januari 1995: 6-7.
- Cole, R.A., R.C. Hardwick & T.P. Fyfield (1984). Plastics as a cause of plant damage and death: a review of the role of di butyl phtalate. *Scientific Horticulture* 35: 1-10.
- École, D. (1989). Fasciation circulaire provoquée par l'acide triiodo-benzoïque chez deux Solanacées: *Lycopersicon esculentum* Mill. et *Lycopersicon pimpinellifolium* Dun. *C. R. Acad. Sci. Paris.* 271: 576-579.
- Fyfield, T.P., R.C. Hardwick & R.A. Cole (1984). Plant damage and death caused by plastics containing the plasticiser di butyl phtalate. *Biotronics* 13: 39-41.
- Garrison, R. (1955). Studies in the development of axillary buds. *Am. J. Bot.* 42 : 257-266.
- Gorter, C.J. (1949). The influence of 2,3,5 triiodobenzoic acid on the growing points of tomatoes. *Proc. Acad. Sc. Amsterdam* 52: 1185-1193.
- Groot S.P.C., L.P.C. Keizer, W. de Ruiter & J.J.M. Dons (1994). Seed and fruit set of the lateral suppressor mutant of tomato. *Scientia Horticulturae* 59: 157-162.
- Groot, S.P.C., R. Brouwer, M. Busscher, P. Lindhout & J.J.M. Dons (1995). Increase of endogenous zeatin riboside by introduction of the ipt gene in wild type and the lateral suppressor mutant of tomato. *Plant Growth Regulation* 16: 27-36.
- Groot, S.P.C., R. Brouwer, M. Busscher, P. Lindhout & J.J.M. Dons (1995). Increase of endogenous zeatin riboside by introduction of the ipt gene in wild type and the lateral suppressor mutant of tomato.
- Hardwick, R.C. & R.A. Cole (1987). Plastics that kill plants. *Outlook on Agriculture* 16: 100-104.
- Hardwick, R.C. & R.A. Cole (1989). The risks to horticulture from novel chemicals in horticultural plastics: a case study. *Professional Agriculture* 3: 24-30.
- Inden, T. & S. Tachibana (1975). Damage to crops by gases from plastic materials under covering conditions. *Mie Daigaku Gakujutsu Hokoku* 50: 1-10.
- Liu Ke-Bin & Li Shu-Xuan (1989). In vitro flower formation in leaf explants of tomato: effect of NaCl. *Planta* 180: 131-133.
- Lyndon, R.F. (1998). The shoot apical meristem. Its growth and development. Cambridge University Press.
- Malayer, J.C. & A.T. Guard (1964). A comparative developmental study of the mutant side shootless and normal tomato plants. *Am. J. Bot.* 51: 140-143.
- Maldiney, R., F. Pelese, G. Pilate, L. Sossountzov & E. Maginiac (1986). Endogenous levels of abscisic acid, indole-3-acetic acid, zeatin and zeatin-riboside during the course of adventitious root formation in cuttings of *Craigella* and *Craigella* lateral suppressor tomatoes. *Physiol. Plantarum* 68: 426-430.
- Mapelli, S. & J.M. Kinet (1992). Plant growth regulator and graft control of axillary bud formation and development in the TO-2 mutant tomato. *Plant Growth Regulation* 11(4): 385-390.

- Murashige, T. & F. Skoog (1962). A revised medium for rapid growth and bioassay with tobacco tissue cultures. *Physiol. Plantarum* 15: 473-497.
- Niebla Hernández, M. & D. Driss-École (1989). Interaction of Auxin-TIBA in *Lycopersicon esculentum*. *J. Exp. Bot.* 40: 1279-1284.
- Niebla Hernández, M. & D. Driss-École (1990). Acide, 2,3,5-triidobenzoïque (TIBA) et initiation foliare chez *Lycopersicon esculentum*. *Can. J. Bot.* 68: 167-173.
- Somos, A. (1984). The paprika. Akademiai Kiado, Budapest.
- Steeves, T.A. & I.M. Sussex (1989). *Patterns in Plant Development*. 2nd Edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Taylor, I.B. (1979). The effect of the lateral suppressor gene on seed germination in the tomato. *Euphytica* 28: 93-97.
- Tucker D.J. (1976). Endogenous growth regulators in relation to side shoot development in tomato. *New Phytologist* 76: 561-568.
- Tucker D.J. (1981). Axillary bud formation in two isogenic lines of tomato showing different degrees of apical dominance. *Ann. Bot.* 48: 837-843.
- Vavrina, C.S. (1997). Budless tomato transplants. SWFREC Station Report - VEG 97.8.
- Verkerke, W. (1999). Literatuurstudie uniformiteit plantmateriaal tomaat. Concept PBG Rapport, juni 1999.
- Waard, J. de & J.W.M. Roodenburg (1948). Premature flower-bud initiation in tomato-seedlings caused by 2,3,5-triidobenzoic acid. *Proc. Koninklijke Nederlandse Academie van Wetenschappen, Amsterdam* 60: 248-251.

Recente literatuur op het gebied van plantontwikkeling bij paprika en tomaat

- Allen, K.D. & I.M. Sussex (1996). *Falsiflora* and *anantha* control early stages of floral meristem development in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Planta* 200: 254-264.
- Cline, M. (1997). Concepts and terminology of apical dominance. *American Journal of Botany* 84: 1064-1069.
- Hareven, D., T. Gutfinger, L. Pnueli, L. Bauch, O. Cohen & E. Lifschitz (1994). The floral system of tomato. *Euphytica* 79: 235-243.
- Hooker, T.S. & T.A. Thorpe (1998). Effects of fluridone and abscisic acid on lateral root initiation and root elongation of excised tomato root cultured *in vitro*. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 52: 199-203.
- Janssen, B.J., A. Williams, J.J. Chen, J. Mathern, S. Hake & N. Sinha (1998). Isolation and characterization of two knotted-like homeobox genes from tomato. *Plant Molecular Biology* 36: 417-425.
- Keddie, J.S., B.J. Carroll, C.M. Thomas, M.E.C. Reyes, V. Klimyuk, H. Holtan, W. Gruissem & J.D.G. Jones (1998). Transposon tagging of the *Defective embryo and meristems* gene of tomato. *The Plant Cell* 10: 877-887.
- Lozano, R., T. Angosto, P. Gómez, C. Payán, J. Capel, P. Huijser, J. Salinas & J.M. Martínez-Zapater (1998). Tomato flower abnormalities induced by low temperatures are associated with changes of expression of MADS-box genes. *Plant Physiology* 177: 91-100.

- McConnell, J.R. & M.K. Barton (1998). Leaf polarity and meristem formation in *Arabidopsis*. *Development* 125: 2935-2942.
- Pnuell, L., L. Carmel-Goren, D. Hareven, T. Gutfinger, J. Alvarez, M. Ganal, D. Zamir & E. Lifschitz (1998). The *SELF-PRUNING* gene of tomato regulates vegetative to reproductive switching of sympodial meristems and is the ortholog of *CEN* and *TFL1*. *Development* 125: 1979-1989.
- Ratcliffe, O.J., I. Amaya, C.A. Vincent, S. Rothstein, R. Carpenter, E. Coen & D.J. Bradley (1998). A common mechanism controls the life cycle and architecture of plants. *Development* 125: 1609-1615.
- Reinhardt, D., F. Wittwer, T. Mandel & Cris Kuhlemeier (1998). Localized upregulation of a new expansin gene predicts the site of leaf formation in the tomato meristem. *The Plant Cell* 10: 1427-1437.
- Schmitz, G. & K. Theres (1999). Genetic control of branching in *Arabidopsis* and tomato. *Current Opinion in Plant Biology* 1999, 2: 51-55.
- Schumacher, K., T. Schmitt, M. Rossberg, G. Schmitz & K. Theres (1999). The *Lateral suppressor (Ls)* gene of tomato encodes a new member of the VHIID protein family. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 96: 290-295.