

Proefstation voor Bloemisterij en Glasgroente
Vestiging Naaldwijk
Kruisbroekweg 5, Postbus 8, 2670 AA Naaldwijk
Tel. 0174-636700, fax 0174-636835

ISSN 1385 - 3015

ANATOMIE VAN WORTELVERDIKKING BIJ KOMKOMMER

Project 1405

W. Verkerke
M. Kersten

Naaldwijk, oktober 1997

Rapport 110
Prijs f 25,-

Rapport 110 wordt u toegestuurd na storting van f 25,- op gironummer 293110 ten name van Proefstation Naaldwijk onder vermelding van 'Rapport 110, Anatomie van wortelverdikking bij komkommer'.

INHOUD

SAMENVATTING	4
SUMMARY	4
KEYWORDS	4
1. INLEIDING	5
2. MATERIAAL EN METHODEN	5
3. RESULTATEN	5
3.1 NIET-AANGETASTE WORTELS	5
3.2 AANGETASTE WORTELS	7
4. DISCUSSIE	10
4.1 ANATOMIE	10
4.1.1 Niet-aangetaste wortels	10
4.1.2 Aangetaste wortels	10
4.2 CONCLUSIES UIT ANATOMISCH WERK	11
4.3 NADEEL VOOR DE PLANT	12
4.4 FYSIOLOGISCHE ASPECTEN	12
4.4.1 Hormonale beïnvloeding van secundaire diktegroei	12
4.4.2 Mogelijke betrokkenheid van ethyleen en oxidatieve stress	13
4.4.3 Oriënterende experimenten	14
5. CONCLUSIE	14
6. DANKWOORD	14
LITERATUUR	15
FIGUREN	18
BIJLAGEN	22

SAMENVATTING

De ontwikkeling van wortelverdikking bij komkommer is beschreven aan de hand van lichtmicroscopisch werk. Wortelverdikking begint met onregelmatige celvergroting in de cortex en beschadiging van de epidermis. Onmiddellijk daarna treedt er overmatige secundaire diktegroei op. Celvergroting leidt in pootbare planten tot kringelende en glazig opgezwollen wortels. De overmatige secundaire diktegroei van de wortels leidt uiteindelijk bij oudere planten tot pinkdikke wortels. De ontwikkeling van de eerste ontogenetische stadia suggereert dat wortelverdikking veroorzaakt zou kunnen zijn door zuurstofgebrek in het wortelmilieu.

SUMMARY

The ontogeny of the Thick Root Syndrome (TRS) of cucumber is described by means of light microscopical investigations. TRS originates as cell enlargement in the root cortex and a disruption of the root epidermis. This cell enlargement leads to curly and glassy roots. In later ontogenetic stages, a rapid secondary growth occurs, leading to finger-thick roots. These symptoms suggest a possible role of hypoxia in causing TRS.

KEYWORDS

Thickened root syndrome, TRS, epidermis, cortex, secondary growth, development, anatomy, hypoxia, cucumber, eggplant, sweet pepper, tomato.

1. INLEIDING

Voor een goede analyse van het probleem wortelverdikking bij komkommer is het van belang om de ontwikkeling van het proces dat leidt tot verdikte wortels goed te beschrijven. Daarom is aan de hand van een grote hoeveelheid uit de praktijk afkomstige aangetaste en niet-aangetaste wortelpruiken een beschrijving van de morfologie en anatomie van wortelverdikking gemaakt. Tientallen pruiken werden gefixeerd en geconserveerd voor verdere studie bewaard op het PBG. Dit materiaal werd aangevuld met vers materiaal uit de praktijk en van proeven die op het PBG zijn uitgevoerd. Aan de hand hiervan is een beschrijving van de ontogenie van wortelverdikking opgesteld. De gevonden verschijnselen zijn vergeleken met de beschikbare anatomische literatuur over de groei van wortels van Cucurbitaceae. De anatomische data zijn vergeleken met de beschikbare literatuur over verdikking en beschadiging van wortels. Een beperkt aanvullend onderzoek werd verricht aan wortels van andere gewassen (Bijlage, Figuur 4). In dit verslag worden alleen afbeeldingen gegeven van het anatomische werk; voor wat betreft de morfologische verschijnselen wordt verwezen naar het fotoboekje (Verkerke, 1997b).

2. MATERIAAL EN METHODEN

Lichtmicroscopisch onderzoek werd uitgevoerd aan materiaal van verschillende herkomsten en uit eigen proeven (PBGN 9401, 9402, 9514, 9606, 9612, 9615, 9617A, 9617B, 9617C, 9701, 9703, 9705, 9710). De wortels werden gefixeerd in FAA, geconserveerd in ethanol 70%, ingebed in glycolmethacrylaat, op 5 µm gesneden met behulp van glasmessen, gekleurd met de PAS reactie, tegengekleurd met toluidine blauw en ingesloten in Permout (Feder & O'Brien, 1968). Aanvullend werden handcoupes van vers materiaal gemaakt en met specifieke kleurstoffen behandeld. De terminologie van de anatomie is volgens Esau (1977) en Eschrich (1995). Bij de beschrijving van de vertakking is de terminologie gebruikt van Rose (1983).

3. RESULTATEN

3.1 NIET-AANGETASTE WORTELS (Figuur 1a; 2a, b; 3f)

Het wortelstelsel van jonge planten bestaat uit een vrij korte, 4 - 5 mm dikke hoofdas waaruit tientallen laterale wortels ontspringen die bij elkaar de wortelpruik vormen. Na het planten groeien de wortels de steenwolmat in. Meestal ontwikkelt zich dan onder in de mat een dicht netwerk van primaire wortels die dun en wit zijn. Hier vindt waarschijnlijk de meeste opname plaats. Geleidelijk worden ook meer dikkere wortels gevormd. Daarnaast worden ook z.g. runners en adventief wortels onderscheiden.

Laterale wortels - De laterale wortels zijn aanvankelijk aan de basis tot 1.5 mm dik en enkele centimeters lang. Uit deze 1e orde lateralen ontspringen op regelmatige afstanden vele 2e orde laterale wortels (Figuur 1a). De 2e orde lateralen zijn aanvankelijk veel dunner, maar kunnen op den duur net zo dik worden als 1e orde lateralen, zodat een verschil tussen 1e en 2e orde lateralen niet meer zichtbaar is. Alle laterale wortels kunnen bezet zijn met vele wortelharen, maar dit is zeer variabel. Eerste en tweede orde lateralen (Figuur 2a, b) hebben een primaire bouw en bestaan uit een vasculaire cylinder (stele) en een parenchymatische schors (cortex) en een eenlagige opperhuid (epidermis). De stele, die m.b.v. het binoculair zichtbaar is als een witte streep in de wortel, bevat exarch xyleem met een monarche tot diarche rangschikking. De cortex bestaat uit meerlagig parenchym. In afwijking van de normale opbouw van de primaire dicotyle wortel ontbreekt een duidelijke exodermis, terwijl bandjes van Caspari in de endodermis pas in een later ontwikkelingsstadium worden gevormd. Oudere stadia van 1e orde lateralen kunnen in doorsnee een dikte bereiken van 2-3 mm en vertonen in de proximale stukken de eerste stadia van secundaire diktegroei. Deze in de wortels optredende secundaire diktegroei is het normale delingsproces van de dicotyle wortel waarbij de primaire structuur in de wortel geleidelijk overgaat in een secundaire structuur. Hierbij wordt er nieuw vaatweefsel in de stele gevormd door cambiale delingen in radiale richting. De cambiale activiteit begint in de vaatbundels, maar in latere stadia breidt het cambium zich lateraal uit, waarbij naar buiten floëem en naar binnen xyleem wordt gevormd. Er ontstaat geleidelijk een triarche tot tetrache structuur, waarbij tussen de vaatbundels brede mergstralen van parenchymatisch weefsel worden gevormd. In het xyleem treedt verdere differentiatie op in de metaxyleem-elementen. Om de vergroting van de stele bij te benen, treedt er tangentielle celdeling op in het schorsparenchym (dilatatie). Volgende stappen in de ontwikkeling zijn het afschuren van de epidermis en buitenste cortexlagen (abrasie), en de vorming van een kurklaag (periderm) op de overblijvende cortex. Het resultaat van deze ontwikkeling is dat de wortel geleidelijk houtiger (door de secundaire, houtige, celwanden in het xyleem), steviger en dikker wordt. De 2e orde laterale wortels blijven in doorsnee tot 1 mm dik en bestaan slechts uit een stele van een paar xyleem-elementen en een cortex van enkele cellagen dik.

Runners - Naast de normale wortelpruik worden z.g. runners onderscheiden die soms voor het planten al zichtbaar tussen de buitenkant van de steenwolpot en de wikkel. Na het planten worden ze vaak aangetroffen aan de zijkant of aan de bovenkant van de mat tussen de steenwol en het plastic. Runners zijn tot 4 mm dik, enkele tientallen centimeters lang, zijn slechts spaarzaam bezet met zijtakken en hebben altijd een secundaire bouw (Figuur 3f). Ze hebben waarschijnlijk een transportfunctie en spelen waarschijnlijk een rol bij het bereiken van verder van de pot gelegen zones in de steenwolmat.

Adventief wortels - Adventief wortels zijn normale primaire wortels die geleidelijk een secundaire structuur ontwikkelen. Het enige onderscheid met normale wortels is dat ze niet uit de hoofdwortel ontspringen, maar vanuit de stengel (het pootje).

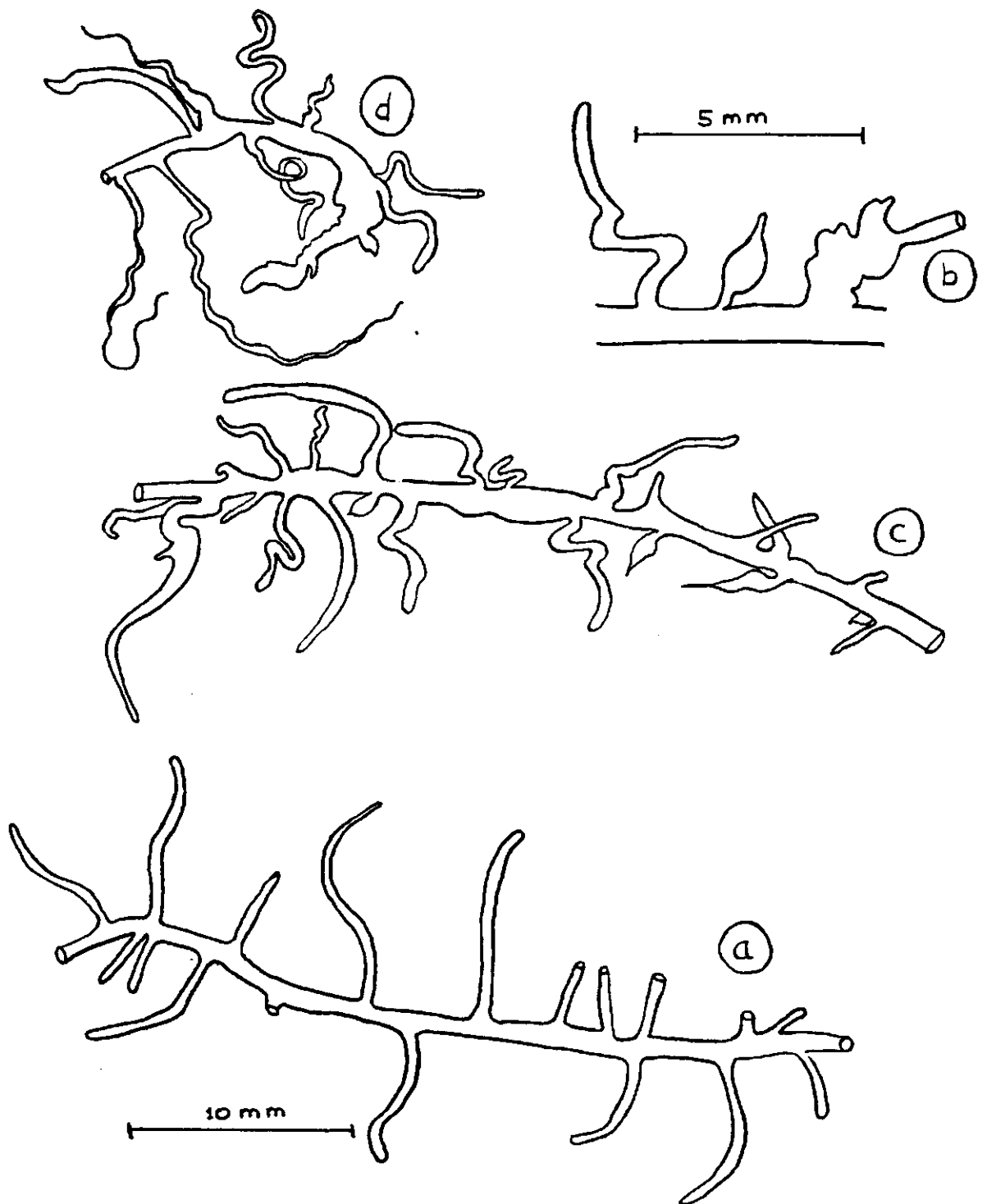
3.2 AANGETASTE WORTELS (Figuur 1b - d; 2c - h; 3a - e)

Voor de overzichtelijkheid is het ontogenetische proces van wortelverdikking betrekkelijk arbitrair verdeeld in 3 opeenvolgende ontwikkelingsstadia. Deze drie stadia (vroeg, verglazend en verdikt) gaan echter alle geleidelijk in elkaar over zonder dat er duidelijk gemarkeerde afgrenzingen zijn te onderscheiden. Bij de beschrijving is een onderscheid gemaakt tussen materiaal dat afkomstig was uit opkweekproeven op het PBG, waarbij elke dag na zaaien een paar potten werden opengebroken (proeven 1995) en materiaal dat afkomstig was van plantenkwekers en tuinders.

Vroeg stadium (materiaal uit proeven, 1995) - Vanaf vier dagen na zaaien zijn er bibberig weggroeiende, licht glazige 1e orde lateralen herkenbaar. De bibberige groei of kringeling gaat samen met onregelmatige en unilaterale celvergroting in de cortex en een beschadigde epidermis. Het verzamelde materiaal doet vermoeden dat de beschadiging van de epidermis en de celvergroting in de cortex vrijwel tegelijk beginnen. Het kapot gaan van de epidermis lijkt een gevolg te zijn van het steeds verder opzwellen van de cortexcellen. Zowel de vergrote als de nog niet vergrote cortexcellen zijn levend en voornamelijk gevuld met water. Zeven dagen na zaaien zijn de 2e orde lateralen gevormd. Deze zijn ook kringelig. In dit stadium zijn de 1e orde lateralen en de hoofdas iets gezwollen. Ze hebben veelal een glazig aspect en zijn plaatselijk bruin verkleurd.

Vroeg stadium (materiaal uit de praktijk, 1995 - 1997) - De jongste stadia van aantasting die uit de praktijk afkomstig zijn (7 dagen na zaaien, een dag na het uitzetten en de eerste gietbeurt) bestaan uit een volledig verglaasde en opengebarsten hoofdas die aanvankelijk nog wit is maar later bruin verkleurt. De eerste en tweede orde lateralen zijn veelal licht tot sterk kringelig (Figuur 1b - d; 2c - f) en hier en daar duidelijk verglaasd. Een enkele tweede orde lateraal vertoont ook kringeligheid, maar de wortels die onder uit de pot komen ogen wel gezond. Deze planten zijn van buitenaf alleen herkenbaar aan de groeiachterstand en de donkere kleur van de cotylen. Als de potten niet worden opengebroken zijn deze eerste stadia van wortelverdikking niet zichtbaar en kan niet worden vastgesteld of er wortelverdikking is opgetreden. Een volgorde in de aantasting van de verschillende wortels, zoals die in het materiaal uit de proeven werd aangetroffen, is hier niet waarneembaar. Waarschijnlijk is de aantasting in dit materiaal zo heftig dat zich op alle wortels gelijktijdig symptomen beginnen te ontwikkelen. Iets oudere stadia (14 dagen na zaaien) hebben dezelfde symptomen als boven, maar vertonen ook onder aan de onderkant van de pot duidelijk verglaasde wortels.

Verglazend stadium (materiaal uit proeven, 1995 en uit de praktijk, 1995-1997) - In een volgend stadium van aantasting zwellen de laterale wortels en de hoofdas en worden glaziger (Figuur 2g, h). Als de celvergroting verder doorzet en er meer cellen opzwellen, worden ook de fijnste wortels dikker. De wortels krijgen dan een glazig aspect en hebben een lokaal een beschadigde epidermis. In aangetaste wortelpruiken zijn regelmatig intermediären aangetroffen tussen wortels die enkel wat kringelig ogen maar die amper verdikt zijn, wortels die duidelijk glazig en iets verdikt zijn, en uiteindelijk volledig verglaasde en sterk verdikte krullen. Enkele voorbeelden hiervan staan afgebeeld



Figuur 1. Verschillende stadia van wortelverdikking. 1a: niet aangetast, laterale wortel 1e orde, met vertakkingen van 2e orde lateralen; 1b: eerste stadia van aantasting op laterale wortels 2e orde; 1c: verder stadium van aantasting, waarin de 1e orde laterale wortel ook is verglaasd; 1d: verdere verglazing van 1e orde laterale wortel.

in het fotoboekje (Verkerke, 1997b). Epidermis en buitenste schorsweefsel zijn door de groei van de onderliggende cellen uit elkaar gescheurd en meestal niet meer herkenbaar als aaneengesloten weefsel (Figuur 2h). In een verglaasde hoofdas is de celdeling en celvergroting zo heftig verlopen dat de structuur van stele en cortex volledig is verdwenen (Figuur 3a, b). Op de buitenkant van de wortel is geen kurkweefsel herkenbaar. Het parenchymatische weefsel van grote cortexcellen wordt dus niet door een afsluitende cellaag beschermd (Figuur 3a - d). Hierdoor kunnen er allerlei afbraakprocessen vrijelijk op het onbeschermd parenchymatische weefsel aangrijpen. Bij de aanhechting van de hoofdas hebben deze opgezwollen wortels soms een poederachtig aspect, waarschijnlijk veroorzaakt door de extreme desintegratie van het weefsel waardoor de afzonderlijke losse cellen van het wondweefsel zichtbaar zijn. Opvallend is dat de verglazing soms een hele wortel heeft aangetast, maar in andere gevallen beperkt blijft tot een lengte van enkele millimeters of een centimeter, waarna de wortel weer normaal door lijkt te groeien. In de verglaasde stukken is de stele vaak met het blote oog al herkenbaar als een centrale witte streep. In dit soort wortels zijn dan wel al de eerste cambiale delingen opgetreden die deel uitmaken van de secundaire diktegroei (Figuur 2g, h). In sterk aangetaste wortelpruiken zijn ook voorbeelden gevonden van verglazing waarbij in de fijnste wortels zowel in de stele als in de cortex celvergroting en celdelingen optreden. Hierdoor is de structuur van de wortel volledig onherkenbaar geworden.

Verdikt stadium (materiaal uit de praktijk 1994 - 1997) - In verder voortgeschreden stadia is veelal het proximale stuk van de 1e orde lateralen of de hoofdas onregelmatig verdikt tot pinkdikte (5 - 7 mm). De verdikking wordt veroorzaakt door een explosief optredende secundaire diktegroei (Figuur 3e). Meestal is er relatief weinig laterale uitbreiding van cambium, waardoor mergstralen relatief groot zijn en de triarche of tetrarche structuur op doorsnede duidelijk zichtbaar is. Er treden hier en daar kleine storingen in de xyleemdifferentiatie op, waardoor er enkele schizogene holtes ontstaan. In de oudere vaten komen veel thyllen voor; soms zijn deze vaten ook gevuld met een massa bacteriën. Op de verdikte stukken zijn veel minder 2e orde lateralen aanwezig, maar de talrijke bruine littekens doen vermoeden dat deze aanvankelijk wel aanwezig waren maar zijn afgebroken. Het terminale deel van de wortels verdikt niet en functioneert kennelijk normaal. Een duidelijke verkurking aan de buitenkant ontbreekt bruine kleur van dode cellen.

4. DISCUSSIE

4.1 ANATOMIE

4.1.1 Niet-aangetaste wortels

De niet-aangetaste laterale wortels hebben aanvankelijk een normale primaire structuur die sterk lijkt op de in de literatuur beschreven voorbeelden bij andere Cucurbitaceae (Harrison-Murray & Clarckson, 1973; Hufford, 1938; Dubrovsky, 1986; Whiting, 1938). Ook de diktegroei van de wortel verloopt in grote lijnen zoals beschreven voor Cucurbitaceae (Harrison-Murray & Clarckson, 1973; Hayward, 1938; Esau, 1977). De aanwezigheid van meer dan de normale hoeveelheid runners wordt soms benoemd als een symptoom van wortelverdikking. Op grond van dit onderzoek lijkt dit niet gerechtvaardigd, omdat hun ontwikkeling volledig normaal verloopt. Voorlopig lijkt het ons daarom dus het beste om bij een beoordeling van wortelkwaliteit deze gespecialiseerde wortels apart te benoemen en niet op een hoop te vegen met wortelverdikking, die hieronder gedefinieerd wordt als een zeer snel verlopende secundaire diktegroei na glazigheid. De aanwezigheid van adventief wortels wordt ook wel tot de symptomen van wortelverdikking gerekend. Hier is waarschijnlijk meer grond voor aanwezig, maar in elk geval moet dit bij een beoordeling apart vermeld worden.

4.1.2 Aangetaste wortels

Bij wortelverdikking treden er twee afzonderlijke processen op die elkaar in de tijd min of meer opvolgen en alle twee tot een zekere verdikking kunnen leiden, namelijk celvergroting (in de cortex) en secundaire diktegroei (in de stele). De secundaire diktegroei verloopt zoals in de handboeken staat beschreven, maar treedt te vroeg in de ontwikkeling van de plant op. De celvergroting in de cortex is een nieuw fenomeen dat ook bij andere planten nog niet eerder beschreven is.

Celvergroting - Kenmerkend voor de eerste verschijnselen van wortelverdikking is het opzwellen van cellen in de wortelcortex. Dit leidt primair tot kringeling (een "bibberige" groei) en bij verdere ontwikkeling tot verglazing van de wortel. Waarschijnlijk geeft dit aanleiding tot het optreden van spanningen in de wortel die leiden tot torsie, met als gevolg de bibberige weggroei van de wortel. Als de celvergroting verder doorzet en er meer cellen gaan vergroten worden de wortels dikker en krijgen uitwendig een glazig aspect. Het opzwellen van de cellen gaat ook gepaard met een beschadiging van de epidermis. Dit suggereert dat de celvergroting de oorzaak is van deze beschadiging. In aangetaste wortelpruiken zijn veelvuldig intermediairen aangetroffen tussen pure kringeling zonder duidelijke verdikking, glazige iets verdikte kringeling en verglaasde en verdikte krullen. Deze glazigheid is dus volstrekt verschillend van de in radijs of meloen soms optredende glazigheid.

Secundaire diktegroei - Al tijdens het opzwellen van de cortexcellen vinden de eerste

cambiale delingen plaats die het begin vormen van een secundaire diktegroei in de wortel die te vroeg in de ontwikkeling plaats vindt en explosief verloopt. Dit leidt uiteindelijk in planten van ongeveer 10 weken tot de pinkdikke wortels die in 1994 als eerste symptoom door tuinders werden ontdekt en de aanzet gaven tot het onderzoek naar wortelverdikking. In pootbare planten worden geen pinkdikke wortels aangetroffen; als dit soort planten zijn aangetast wordt er glazigheid aangetroffen.

Samenhang tussen celvergroting en secundaire diktegroei - Deze twee processen overlappen elkaar grotendeels. Veel glazige wortels vertonen ook de beginstadia van secundaire diktegroei. In oudere stadia (b.v. 10 weken na planten) is de glazigheid soms niet meer te herkennen door de explosieve secundaire diktegroei en de abrasie van de cortex. Een van de gevolgen van de initiële celvergroting in de cortex is het in een vroeg stadium kapotscheuren van de buitenste cortex en epidermis. Hieruit is de conclusie getrokken dat de secundaire diktegroei kan worden opgevat als een beschermingsreactie op de in de cortex optredende verglazing.

Volgorde van de processen in de aantasting - De beschrijving van de ontwikkeling van kringeling en glazigheid zoals hier gegeven berust voor een gedeelte op de resultaten van proeven waarbij tijdens de eerste twee weken vanaf zaaien elke dag potten werden opengebroken. De jongste uit de praktijk verkregen aangetaste planten waren echter al 7 dagen oud en meestal in een verder gevorderd stadium van aantasting. Uiteindelijk bleken er geen grote verschillen tussen deze twee typen herkomsten te zijn; enkel in de planten uit de praktijk was de aantasting over het geheel genomen iets heftiger dan in de planten afkomstig van de proeven. In enkele partijen is waargenomen dat al voor de eerste gietbeurt (dus ongeveer een week na zaaien) de hoofdas van de wortel al volkomen verglaasd was, terwijl ook de eerste stadia van secundaire diktegroei aanwezig waren. Het was opvallend dat de aantasting over het gehele wortelstelsel tegelijk leek te hebben aangegrepen. De aantasting leek daar dus niet te beginnen bij de laterale wortels, maar op het zelfde moment aan te grijpen bij hoofdas en laterale wortels. Waarschijnlijk kan de aantasting bij wortels van verschillend ontwikkelingsstadium tegelijk plaats vinden en bepaalt het ontwikkelingsstadium van de wortel gedeeltelijk de aard van reactie.

Initiatie van de glazigheid - In alle tot nu toe onderzochte gevallen was er in de kringelende wortels ook een beschadiging van de epidermis zichtbaar. Deze twee symptomen lijken min of meer tegelijk op te treden. Dit suggereert dat de epidermis wordt stukgescheurd door een voortschrijdende overmatige celvergroting in de cortex.

4.2 CONCLUSIES UIT ANATOMISCH WERK

Wortelverdikking is op te vatten als een gestoorde ontwikkeling die begint met celvergroting in de cortex die leidt tot kringelige groei en glazigheid. Deze glazigheid, die nog niet eerder in de literatuur is beschreven, bestaat uit een beschadiging van de epidermis en een onregelmatige en acute celvergroting in de cortex. Dit leidt tot volledige desintegratie van de buitenste weefsellagen. De celvergroting leidt in dunne

wortels aanvankelijk tot kringeling en later tot glazigheid; in dikkere wortels leidt dit waarschijnlijk direct tot glazigheid en in de hoofdas leidt dit aanvankelijk tot het openbarsten. Verglazende wortels vertonen al in een heel vroeg stadium secundaire diktegroei. Deze secundaire diktegroei kan worden opgevat als een reactie op de beschadiging die optreedt in de buitenste cortex en epidermis door de glazige reactie. De secundaire diktegroei verloopt volgens de in de literatuur beschreven voorbeelden van Cucurbitaceae, maar is heftiger en treedt veel vroeger op dan normaal is in de ontwikkeling van de plant. Glazigheid van wortels is een nog niet eerder beschreven verschijnsel.

4.3 NADEEL VOOR DE PLANT

Een groot deel van schade door wortelverdikking ontstaat waarschijnlijk doordat de secundaire diktegroei veel te vroeg in de ontwikkeling van de plant optreedt. Deze diktegroei is bij jonge planten volstrekt overbodig. Normaal wordt secundaire diktegroei niet als een reactie op de glazigheid geïnitieerd, maar begint deze geleidelijk. Het optreden van door secundaire diktegroei verdikte wortels is op zich dus geen abnormaal verschijnsel. Het probleem lijkt veeleer te zijn dat een jonge plant in een te vroeg ontwikkelingsstadium te veel in diktegroei van het wortelstelsel heeft geïnvesteerd. Aangetaste planten wijken af omdat de wortels aanvankelijk verglaasd waren, waarna er te vroeg te veel wortels zijn gevormd. Een aangetaste plant investeert dus te vroeg in de transportfunctie, terwijl er hoofdzakelijk wortels voor de opname nodig zijn. De hier mee gemoeide energie gaat waarschijnlijk direct ten koste van de groei van spruit en de aanmaak van wortels voor de opname. Wellicht is ook het hormonale evenwicht tussen spruit en wortelgroei verstoord. Het is al vaak waargenomen dat bij bepaalde teeltomstandigheden een aangetaste plant weer voldoende nieuwe "goede" wortels (d.w.z. dunne, witte, primaire wortels die zorgen voor opname van water en zouten) gaat vormen. Toch lijken verdikte wortels in de praktijk vaak niet meer voldoende transportcapaciteit te hebben om de plant ook bij perioden van zware plantbelasting van water te kunnen voorzien. Of de vaten in verdikte wortels nog functioneel zijn is niet duidelijk, maar er komen wel regelmatig thyllen in voor. Deze thyllen kunnen, maar hoeven niet per se een reactie te zijn op infecties. Thyllen worden bij Cucurbitaceae niet alleen als een reactie op infecties in vaten gevormd (Sleeth, 1933), maar treden algemeen op in verouderende vaten (Küster, 1916).

4.4 FYSIOLOGISCHE ASPECTEN

4.4.1 Hormonale beïnvloeding van secundaire diktegroei

Auxines en ethyleen spelen een rol bij de initiatie van secundaire diktegroei in wortels. Deze hormonen zijn ook betrokken bij de initiatie van zijwortels, al of niet in combinatie met sucrose en/of aminozuren (Street, 1969; Blakely *et al.*, 1982; Woods, 1991). De initiatie van secundaire diktegroei en groei van laterale wortels lijken nauw met elkaar verbonden te zijn (Street & Roberts, 1952). Het afsterven van cellen in de wortel kan leiden tot de aanmaak van auxinen (Sheldrake & Northcote, 1968). Er is dus een

mechanisme aanwezig dat verantwoordelijk zou kunnen zijn voor de initiatie van de secundaire diktegroei als reactie op de beschadiging van de epidermis en cortex door de glazige reactie. Exogene factoren (CO₂ in het voedingsmedium, een lichte dosis straling, korte dag omstandigheden en rood licht) kunnen ook leiden tot initiatie van secundaire diktegroei (Street, 1966).

4.4.2 Mogelijke betrokkenheid van ethyleen en oxidatieve stress

Er zijn verschillende aspecten die wijzen op een betrokkenheid van ethyleen en oxidatieve stress bij de wortelverdikking. Zo lijkt er een autokatalytische reactie in de aantasting met wortelverdikking op te treden, terwijl de secundaire diktegroei kan worden opgevat als een verouderingsproces dat te vroeg in de ontwikkeling en te radicaal wordt ingezet. Op voorhand kan al worden aangenomen dat het verzadigen van potten met water leidt tot zowel een uitputting van zuurstof, waardoor de wortelademhaling zou kunnen worden geremd en ethyleen zich kan ophopen, want de diffusiesnelheid van ethyleen in water is een factor 10⁻⁴ lager dan in lucht (Abeles *et al.*, 1992). Oxidatieve stress kan leiden tot ophoping van ethyleen in de wortels. Dit kan leiden tot verandering in oriëntatie van de microfibrillen, waardoor de groeirichting kan veranderen, maar ook tot lekkage uit cellen en uiteindelijk tot afbraak van celwanden (Drew & Stolzy, 1991). Wortels in volledig met water verzadigde grond produceren meer ethyleen, terwijl ethyleen in compacte of waterverzadigde substraten heel moeilijk kan ontsnappen (Jackson, 1985; Voesenek & Van der Veen, 1994). Ethyleen kan in wortels bijdragen aan de destructie van de epidermis (Zobel, 1995), leidt tot laterale celvergroting (Dawkins *et al.*, 1983) en kan secundaire diktegroei veroorzaken (Sarquis *et al.*, 1991; Crossett & Campbell, 1975). Zowel zuurstofstress als mechanische impedantie kunnen leiden tot ethyleenvorming in de wortels, terwijl deze twee factoren elkaar versterken (He *et al.*, 1996; Zacarias & Reid, 1992). Komkommerwortels produceren de precursor van ethyleen ACC (Abbas, 1986). Toedienen van ethrel leidt bij wortels van komkommerzaailingen in watercultuur tot een sterke remming van de lengtegroei alsmede verdikking en kronkeling (Stenlid, 1982; Varga *et al.*, 1982).

4.4.3 Oriënterende experimenten (Figuur 3g, h)

Op beperkte schaal zijn enkele proefjes uitgevoerd met toedienen van ethyleen waarbij korte, gedrongen planten met een opgezwollen plantvoet ontstonden, terwijl de hoofdwortel verdikt, wit, iets kronkelig en slechts hier en daar iets glazig was (Verkerke *et al.*, 1995). Deze wortels vertoonden dus enkele symptomen van wortelverdikking, maar verschilden van het echte probleem doordat de verdikking volkomen regelmatig verliep en dat de wortels vrijwel niet glazig, maar uniform wit waren. Anatomisch onderzoek van deze wortels toonde aan dat deze verdikking ook werd veroorzaakt door celstrekking, maar dat dit proces veel regelmatigier verliep dan in aangetaste planten en dat de epidermis intact was gebleven. Bovendien was de intercellulaire ruimte sterk vergroot, zodat er een aerenchymatische structuur ontstond (Figuur 3g). Lichtere doseringen van ethrel leverde soms kringeling op, maar hierbij kon de rol van het watergehalte tijdens de opkweek niet worden uitgesloten (Verkerke, 1997a). Proeven met het toedienen van zilvernitraat leverden naast veel dode wortels ook enkele sterk kringelende wortels met duidelijk opgezwollen cortexcellen (Verkerke, 1997a; Van den Bos & Verkerke, in voorbereiding; Figuur 3h). Tot nu toe is er echter nog geen overtuigend bewijs geleverd voor de betrokkenheid van oxidatieve stress en ethyleen bij wortelverdikking.

5. CONCLUSIE

Wortelverdikking begint met het opzwellen van cortexcellen. Dit uit zich uit als kringeling en glazigheid. Vervolgens wordt in een te vroeg stadium een heftige secundaire diktegroei in de wortels geïnitieerd. Deze verschijnselen zijn op grond van literatuur in verband gebracht met ethyleen en zuurstofstress. Een overtuigend bewijs voor deze hypothese met concrete experimentele data is echter nog niet geleverd.

6. DANKWOORD

De auteurs bedanken Jop Kipp (PBG) en Bob Veen (AB-DLO) voor het kritisch doorlezen van het manuscript.

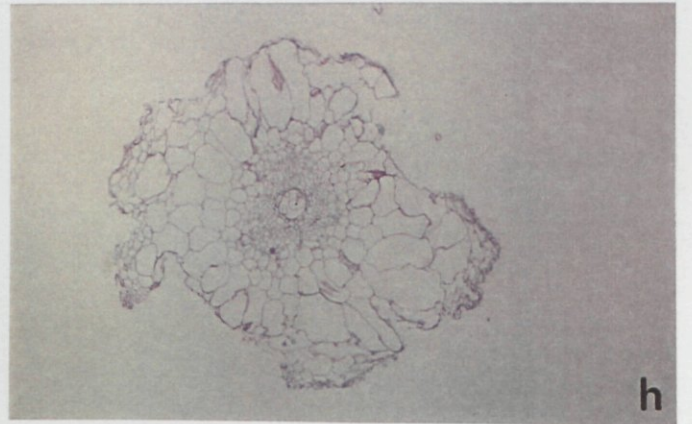
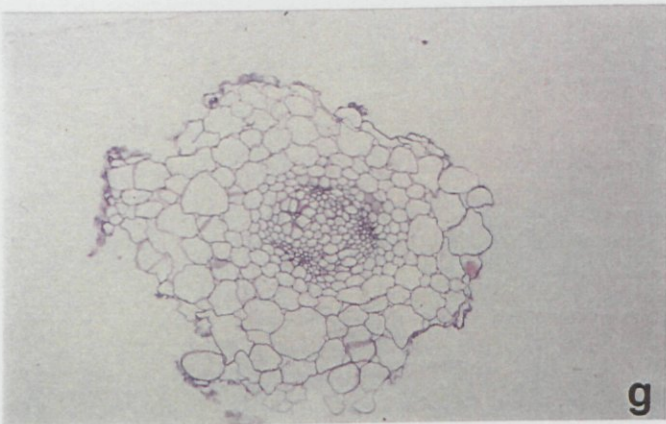
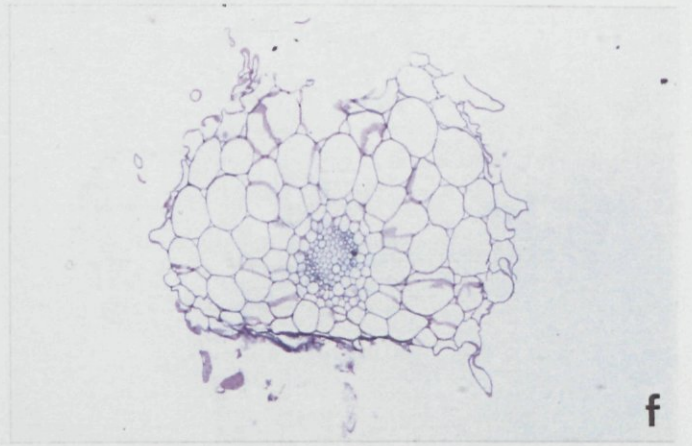
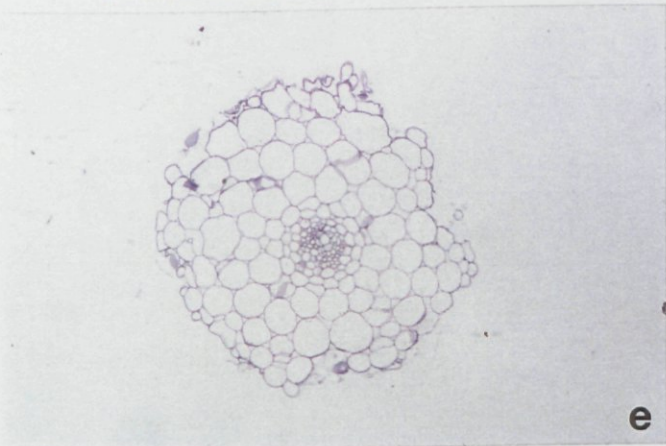
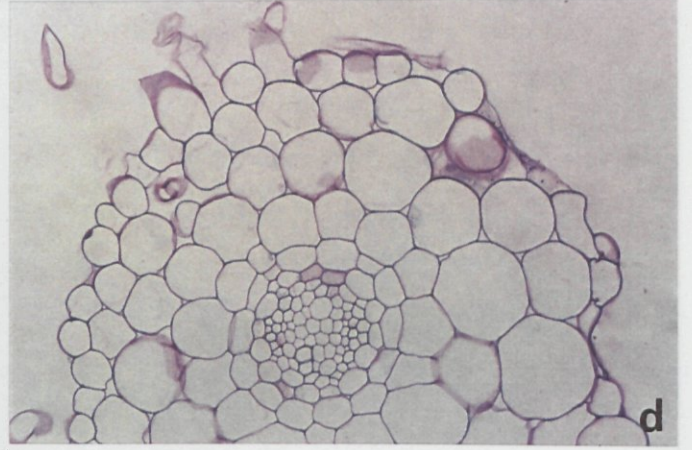
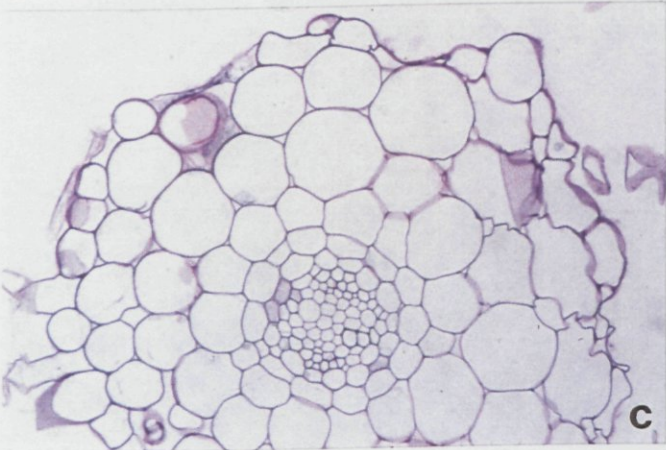
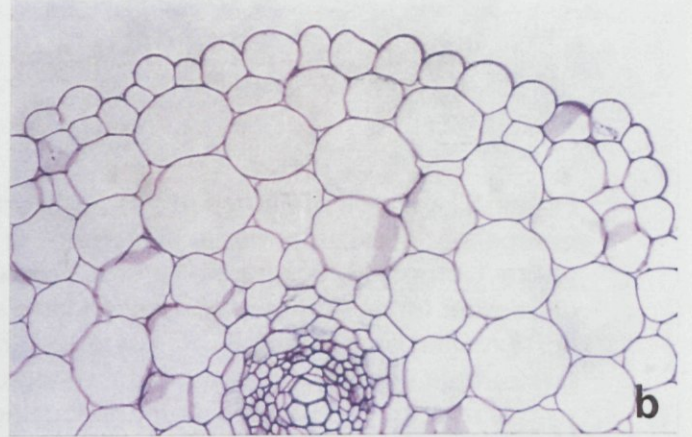
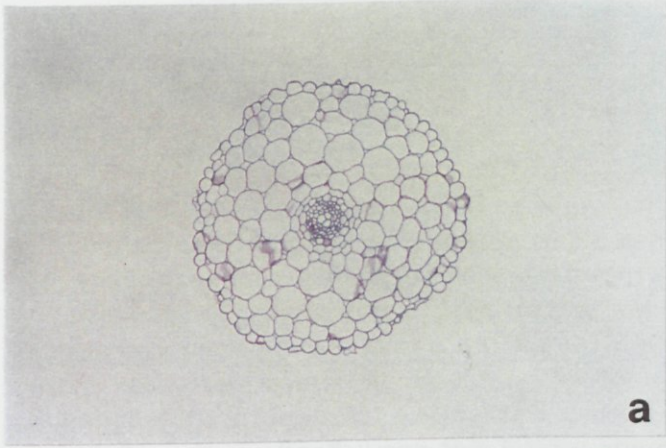
LITERATUUR

- Abbas, S. - Aminocyclopropane carboxylic acid levels in cucumber seedling. *Seed Research* **14**: 212-215 (1986).
- Abeles, F.B., P.W. Morgan & M.E. Saltveit - Ethylene in plant biology. Academic Press (1992).
- Blakely, L.M., M. Durham, T.A. Evans & R.M. Blakely - Experimental studies on lateral root formation in radish seedling roots. 1. General methods, developmental stages, and spontaneous formation of laterals. *Bot. Gaz.* **143**: 341-352 (1982).
- Crossett, R.N. & D.J. Campbell - The effects of ethylene in the root environment upon the development of barley. *Plant and Soil* **42**: 453-464 (1975).
- Esau, K. - Anatomy of seed plants. 2nd Ed. 550 pp. Wiley, New York (1977).
- Eschrich, W. - Funktionelle pflanzenanatomie. 393 pp. Springer, Berlin (1995).
- Feder, N., & T.P. O'Brien - Plant microtechnique: some principles and new methods. *Amer. J. Bot.* **55**: 123-142 (1968).
- Dawkins, T.C.K., J.A. Roberts & J.C. Brereton - Mechanical impedance and root growth - the role of endogenous ethylene. In: M.B. Jackson & A.D. Stead (eds.) *British Plant Growth Regulator Group Monograph* **10**: 55-71 (1983).
- Drew, M.C. & L.H. Stolzy - Growth under oxygen stress In: Y. Waisel, A. Eshel & U. Kafkafi (Eds.) *Plant roots - the hidden half*, pp. 331- 350. Marcel Dekker, New York (1991).
- Dubrovsky, J.G. - [Origin of tissues of embryonic lateral root in the cucumber, Tissue interactions, and positional control in development]. *Ontogenez* **17**: 176-189 (1986).
- Harrison-Murray, R.S. & D.T. Clarckson - Relationship between structural development and the absorption of ions by the root system of *Cucurbita pepo*. *Planta* **114**: 1-16 (1973).
- Hayward, H.E. - The structure of economic plants. 674 pp., MacMillan, New York (1938).
- He C.j., S.A. Finlayson, M.C. Drew, W.R. Jordan & P.W. Morgan - Ethylene biosynthesis during aerenchyma formation in roots of maize subjected to mechanical impedance and hypoxia. *Plant Physiol* **112**: 1679-1685 (1996).
- Hufford, G.N. - Development and structure of the watermelon seedling. *Bot Gaz.* **100**: 100-122 (1938).
- Jackson, M.B. - Ethylene and responses of plants to soil waterlogging and submergence. *Ann Rev. Plant Physiol.* **36**: 145-174 (1985).
- Küster, E. - Pathologische Pflanzenanatomie. 447 pp. Fischer, Jena (1916).
- Rose, D.A. - The description of the growth of root systems. *Plant and Soil* **75**: 405-415 (1983).
- Sarquis, J.I., W.R. Jordan & P.W. Morgan - Ethylene evolution from maize (*Zea mays* L.) seedling roots and shoots in response to mechanical impedance. *Plant Physiol.* **96**: 1171-1177 (1991).
- Sheldrake, A.R. & D.H. Northcote - The production of auxin by autolysing tissues. *Planta* **80**: 227-236 (1968).
- Sleeth, B. - Relationship of *Fusarium nivium* to the formation of tyloses in watermelon plants. *Phytopathology* **23**: 33 (1933).
- Stenlid, G. - Cytokinins as inhibitors of root growth. *Physiol. Plant.* **56**: 500-506 (1982).
- Street, H.E. - The physiology of root growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **17**: 315-344 (1966).
- Street, H.E. - Factors influencing the initiation and activity of meristems in roots. In: W.J. Whittington (Ed.), *Root growth*. pp. 20-41 Butterworth, London (1969).
- Street, H.E. & E.H. Roberts - Factors controlling meristematic activity in excised roots. 1. Experiments showing the operation of internal factors. *Phys. Plant.* **5**: 498-509 (1952).

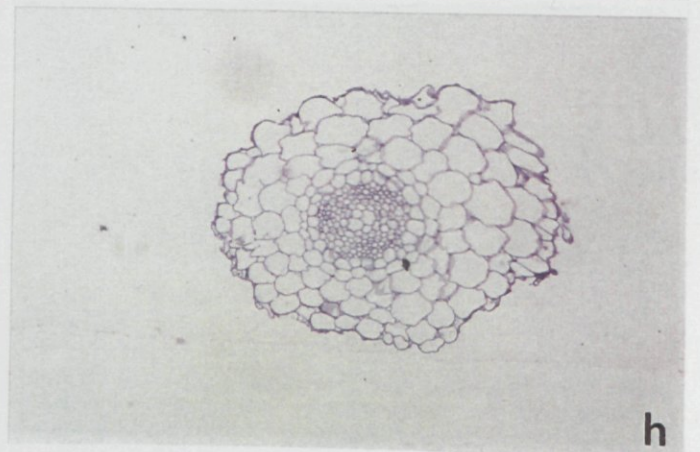
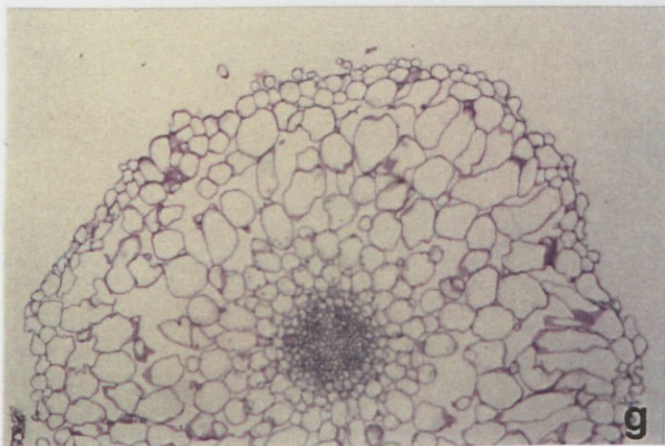
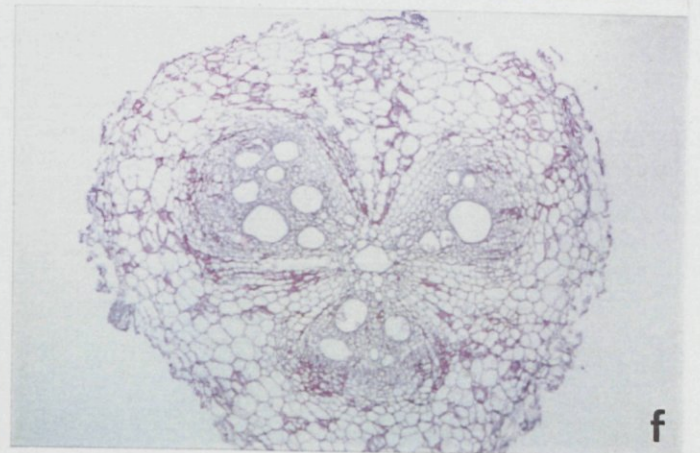
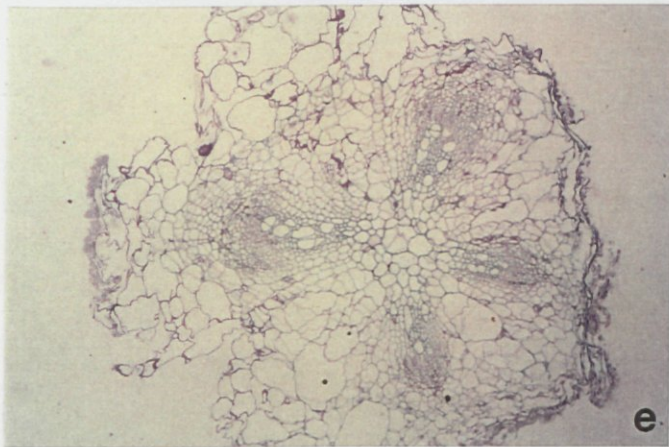
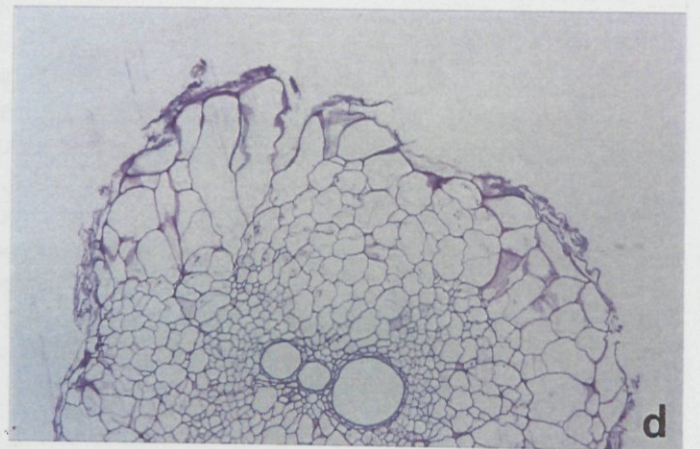
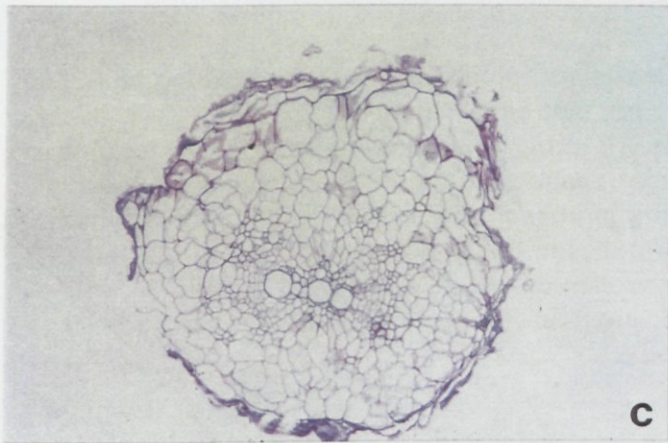
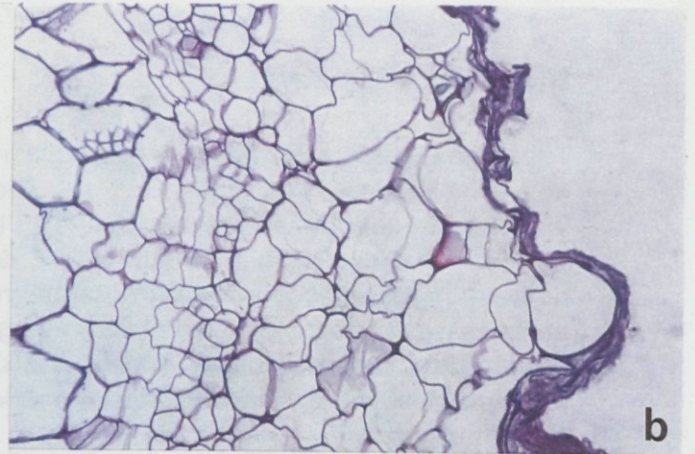
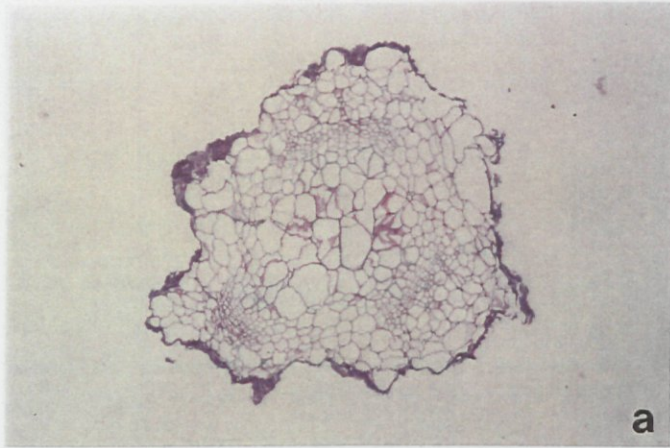
- Varga, M., A. Rusznak & K. Nikl - Effect of ethrel on the IAA content and on its distribution in cucumber seedlings. *Biochem. Physiol. Pfl.* **177**: 659-669 (1982).
- Verkerke, W., X. Berents, P. Paternotte, J. Kipp, H. Van Gurp, S. Hoffland & M. Schols - Wortelverdikking bij komkommer: de proeven van 1995. Intern verslag PBG Naaldwijk (december 1995).
- Verkerke, W. - Natte voeten zijn taboe voor gezonde wortels. *Groenten en Fruit/Vakdeel Glasgroenten* **10**: 8-9 (1997a).
- Verkerke, W. - Symptomen wortelverdikking komkommer. Fotoboekje, uitgave PBG Naaldwijk (1997b).
- Voesenek, L.A.C.J. & R. van der Veen - The role of phytohormones in plant stress: too much or too little water. *Acta Bot. Neerl.* **43**: 91-128 (1994).
- Whiting, A.G. - Development and anatomy of primary structures in the seedling of *Cucurbita maxima*. *Bot. Gaz.* **99**: 497-528 (1938).
- Woods, F.W. - Cambial activity of roots. In: Y. Waisel, A. Eshel & U. Kafkafi (Eds.) *Plant roots - the hidden half*. Marcel Dekker, New York 948 pp. (1991).
- Zacarias, L. & M.S. Reid - Inhibition of ethylene action prevents root penetration through compressed media in tomato (*Lycopersicon esculentum*) seedlings. *Phys. Plant.* **86**: 301-307 (1992).
- Zobel, R.W. - Genetic and environmental aspects of roots and seedling stress. *HortScience* **30**: 1189-1192 (1995).

FIGUREN

Figuur 2. Dwarse doorsneden van komkommerwortels (2e orde lateralen). 2a, b: niet-aangetaste wortel met regelmatige celgrootte in cortex (0.5 mm dik); 2c, d: kringelende wortel met onregelmatige celvergroting en beschadigde epidermis (0.5 mm dik); 2e, f: kringelende wortel met verder stadium van celvergroting (0.5 mm dik); 2g, h: glazige wortels met celvergroting in cortex, eerste stadia van secundaire diktegroei en beschadigde epidermis (resp. 0.7 en 1.5 mm dik).



Figuur 3. Dwarse doorsneden van komkommerwortels. 3a, b: verglazende hoofdas met onregelmatige differentiatie, celvergroting in stele en cortex en beschadigde epidermis (dikte 1 mm); 3c, d: glazige 1e orde lateraal met gezwollen cortexcellen en secundaire diktegroei (dikte 0.6 mm); 3e: verdikkende wortel met tetrarche structuur, gezwollen cortexcellen en dilatatie in mergstralen (dikte 2.5 mm); 3f: runner met triarche structuur en normaal verlopende secundaire diktegroei (dikte 2 mm); 3g: opgezwollen, witte wortel met aerenchymatische ontwikkeling in cortex afkomstig uit proef met toedienen van ethrel (dikte 1.2 mm); 3h: sterk kringelende wortel met opzwellende cortexcellen afkomstig uit proef met toedienen van zilvernitraat (dikte 0.7 mm).



BIJLAGE (Figuur 4a - h)

Tijdens het onderzoek aan wortelverdikking bij komkommer zijn ook af en toe planten met afwijkende wortelpruiken van tomaat, paprika en aubergine op het PBG binnengebracht. Deze verschijnselen zijn beschreven en vergeleken met de symptomen van wortelverdikking bij komkommer. Er kon in veel gevallen worden vastgesteld dat, hoewel de macroscopische symptomen verschilden met die van komkommer, er in aangetaste wortels van deze planten vergelijkbare celvergroting in de wortels was opgetreden. Het verschijnsel wortelverdikking is dus niet beperkt tot alleen komkommer. In Figuur 4 worden enkele aspecten van wortelverdikking bij aubergine, paprika en tomaat afgebeeld.

Figuur 4. Dwarse doorsneden van wortels met symptomen van wortelverdikking bij aubergine, paprika en tomaat. 4a, b: aubergine, niet-aangetaste wortel, met aerenchymatische structuur in cortex (dikte 0.8 mm); 4c: aubergine, bruine wortel met celvergroting (dikte 1.0 mm); 4d: paprika, niet-aangetaste wortel (dikte 0.5 mm); 4e: paprika, iets verdikte wortel met celvergroting en beschadigde epidermis (dikte 0.9 mm); 4f: paprika, dikke wortel met gezwollen cortexcellen (dikte 3.5 mm; cortex is 1.2 mm dik); 4g, h: tomaat, verdikte wortel met gezwollen cortexcellen (dikte 1.1 mm).
Herkomst materiaal: aubergine PBGN 9516; paprika: PBGN 9610, 9605; tomaat PBGN 9612.

