IAN: 351221 H1

CENTRALE LANDBOUWCATALOGUS
0000 0961 1290

BLOEI EN ZETTING BIJ PAPRIKA

literatuuronderzoek

door

Ing. J. Baër en G. Pet

INSTITUUT VOOR DE VEREDELING VAN TUINBOUWGEWASSEN - WAGENINGEN

rapport nr. 106 november 1973

BLOEI EN ZETTING BIJ PAPRIKA

Inhoud

	pag.:
1. Inleiding en probleemstelling	2
2. De plant	3
3. De bloem	3
4. Aanleg en ontwikkeling van de bloem	5
5. Bestuiving	6
5.1. Natuurlijke bestuiving	6
5.2. Kunstmatige bestuiving	7
5.3. Kieming van pollen en groei van pollenbuizen	9
5.4. Bewaring van pollen	9
5.5. Mannelijke steriliteit	10
5.6. Isolatie	10
5.7. Pollenkieming in vitro	11
6. Bevruchting	11
7. Factoren van invloed op bloei en zetting	13
7.1. Cyclus van bloemaanleg en vruchtzetting	13
7.2. Temperatuur	14
7.3. Daglengte	21
7.4. Lichtintensiteit	22
7.5. Vochtigheid	23
7.5.1. Bodemvochtigheid	23
7.5.2. Luchtvochtigheid	25
7.6. Stikstof	26
7.7. Groeistofbespuitingen	28
8. Samenvatting en conclusies	29
9. Aanbevelingen voor onderzoek	31
10. Literatuur	33

1. Inleiding en probleemstelling

De teelt van paprika is in Nederland vooral de laatste jaren sterk in omvang toegenomen en zal volgens de prognoses van het Centraal Bureau van Tuinbouwveilingen in de komende 5 jaren nog verder toenemen. De veilingomzet van paprika was in 1968 2,6 miljoen gulden en in 1972 al ongeveer 18 miljoen gulden. Over 5 à 6 jaar verwacht men een omzet van 60 miljoen gulden. Naast de drie grote glastuinbouwgewassen (tomaat, komkommer en sla) spreekt men al enige jaren ook van de kleine drie. Dit zijn augurk, glasaardbei en paprika. Hiervan was paprika de kleinste, maar dit zal na dit jaar waarschijnlijk niet meer het geval zijn omdat de omzet aan glasaardbeien ingehaald wordt.
De forse stijging van de belangrijkheid van het gewas brengt met zich mee dat de veredelaars meer aandacht aan het gewas gaan besteden. Het IVT heeft de noodzaak van **veredeling in de paprika** onderkend en is sinds 1972 met twee veredelingsprojecten gestart, namelijk veredeling op vroegheid en veredeling op geschiktheid voor mechanisatie. Voor de Nederlandse paprika is een goede afzet voornamelijk te vinden in het voorjaar en waarschijnlijk in het najaar. Daarom is vroegheid een belangrijke factor voor de Nederlandse telers. Uit overwegingen van arbeidsbesparing wordt gezocht naar een snelgroeiende, zelfdragende zelftopper met één produktieniveau, éénmalig (eventueel machinaal) te oogsten. Voor een succesvolle teelt met dit planttype is een goede bloei en een volledige zetting bepalend.
Het is te verwachten dat in de paprikateelt het produceren en het telen van hybriden net als bij veel andere gewassen grote voordelen zal hebben. Om met hybridezaden in de handel te kunnen komen zal het echter nodig zijn dat ze goedkoop kunnen worden geproduceerd. Dit kan alleen bij een hoog slagingspercentage van de bestuivingen en door veel zaden per vrucht, zoals dat bijvoorbeeld bij tomaat en komkommer het geval is.
Gebleken is, dat het succes van kunstmatige bestuiving wisselvallig en gemiddeld gering is en het aantal zaden per vrucht tamelijk laag. Bij het zelftoppende planttype bleek in sommige teeltperiodes een lage vruchtzetting en bijgevolg een lage produktie op te treden. Op het IVT wordt getracht door bloembiologisch onderzoek verbetering te brengen in deze ongunstige zettingssituatie. In de eerste plaats door deze literatuurstudie, waarin wordt nagegaan wat er bekend is van, en welk onderzoek al gedaan is aan de

factoren die bloei en vruchtzetting kunnen beïnvloeden. Aan de hand van deze studie en van oriënterende proeven zal een onderzoek worden opgezet om elders gevonden resultaten onder onze omstandigheden te toetsen en zal nieuw onderzoek naar factoren die van invloed zijn op bloei en vruchtzetting worden uitgevoerd. We hopen daardoor naast het mogelijk maken van hybridezaadproduktie ook aanwijzigingen te vinden voor een betere en beter te regelen vruchtzetting in de vroege stookteelt.

2. De plant

De groeiwijze van de paprikaplant wordt gekenmerkt door een herhaalde dichotome vertakking. Na een aantal bladeren afgesplitst te hebben eindigt de hoofdstengel in een eindbloem. Onder deze bloem gaat de plant zich vertakken met twee, soms drie zijtakken die na enige bladeren weer een eindknop (= bloem) geven en 2 zijtakken (Erwin 1932., Rylski en Halevy 1972). Dit kan vele malen zo doorgaan al zien we vaak spoedig door dominantie van een der beide takken het beeld zich wijzigen en ontstaat er ogenschijnlijk een andere opbouw.
Behalve door de vertakking en door de grootte en de kleur van het blad kan de habitus van de paprikaplant bepaald worden door de lengte van de internodien. Deze kunnen betrekkelijk groot zijn met als resultaat een nogal hoog opgaand gewas. Soms is de lengte van de internodien minimaal en zien we een zeer gedrongen plant ontstaan, waarbij de bloemen en dus ook de vruchten dicht opeen zitten.
Door deze grote variatie van groeivorm in het geslacht Capsicum is het wellicht mogelijk door veredeling de vorm van de plant bij de gewenste teeltmethode aan te passen.

3. De bloem

Al zijn de bloemen van sommige Capsicumsoorten groenig, paars of gevlekt, de bloemkroon van C.annuum is doorgaans wit.
De kroon is gedeeltelijk vergroeidbladig en bezit een stervormige zoom met volgens Small (1913) 5 lobben. Quagliotti (1970) heeft een aantal rassen op bloemkenmerken onderzocht en een variatie in het grondtal gevonden. Eigen waarnemingen bij in ons land geteelde

rassen geven als grondtallen 5, 6 en 7 met 6 als het meest voorkomend. Deze getallen gelden voor kelk, kroon en meeldraden.
De kelk is grotendeels vergroeidbladig, aanliggend en blijft na de bloei aanwezig.
Er zijn evenveel meeldraden als kroonbladen, de helmdraden zijn gedeeltelijk met de kroonbuis vergroeid. Martin, Erwin en Lounsberry (1932) hebben ontdekt dat door deze vergroeiïng een buisje wordt gevormd, waaruit nectar wordt afgescheiden.
De helmknoppen zijn blauw van kleur en openen met een overlangse spleet. Cochran (1934) vermeldt afwijkingen bij kelk en meeldraden (petalodie).
Volgens Quagliotti (1970) varieert het aantal vruchtbladen van 2 tot 4 en is doorgaans 3. Ze zijn vergroeid tot een meerhokkig vruchtbeginsel met één stijl.
De stempel is bolvormig, gelobd en voorzien van papillen en is in rijpe toestand bedekt met een kleverige vloeistof, afgescheiden door klierharen op het stigmatisch oppervlak Cochran en Dempsey (1966).
Erwin (1931) meldt dat bij langvruchtige types paprika de stijl langer is dan de meeldraden. Bij de hoekige, grote types is de stijl stevig en kort, ongeveer even lang als de meeldraden.
Van Ravestijn (1973) vermeldt heterostylie. Cochran (1934) beschrijft een afwijking van de stijl. Deze is groen, valt niet af en krijgt later de kleur van de rijpe vrucht.
In het vruchtbeginsel bevinden zich de zaadknoppen. Over het aantal hiervan lopen de meningen uiteen. Molhova (1963) telde bij C.annuum 900-1100 zaadknoppen, terwijl Van Ravestijn (1973) een aantal noemt van 500 stuks per vruchtbeginsel. Hierbij zullen rasverschillen zeker een rol spelen. Afwijkingen aan zaadknoppen worden gemeld door Cochran (1936), Hamadeh (1967) en Van Ravestijn (1973).
Wat betreft de ploidie geeft Darlington (1955) als chromosoom getallen voor

Capsicum	annuum	2n = 24 (36, 48)
"	baccatum	2n = 24 (12)
"	frutescens	2n = 24 (48)
"	microcarpum	2n = 24

Morgan en Rappleye (1950) vermelden het voorkomen van haploide planten, afkomstig uit 2- en 3-ling zaden. Deze haploiden zouden hun

oorsprong hebben in gereduceerde cellen van de gameet b.v. de synergiden. Dorsman et al. (1972) beschrijven de frequentie van dit phenomeen en de wijze waarop een colchicinebehandeling wordt uitgevoerd. Op deze manier is het mogelijk betrekkelijk snel homozygote lijnen te verkrijgen. Morgan en Rappleye (1950) zagen dat na een chromosoomverdubbeling van deze haploiden met behulp van colchicine de planten, binnen zekere grenzen, redelijk uniform zijn.

4. Aanleg en ontwikkeling van de bloem

Deli en Tiessen (1969) toonden aan dat de bloemaanleg reeds begint in een betrekkelijk vroeg ontwikkelingsstadium van de plant. Zij zagen bij het ras California Wonder, geteeld bij een nachttemperatuur van 18°C, de dagtemperatuur was door de verlichting enkele graden hoger, en 16000 lux dat reeds 16-20 dagen na het spreiden van de lobben het vegetatiepunt afgeplat en dus de bloemaanleg reeds begonnen was. Aangenomen wordt dat de start ervan 4 dagen eerder was, dus 12-16 dagen na de spreiding.
Cochran (1938) heeft de aanleg en ontwikkeling van de bloem uitvoerig beschreven, met veel illustraties. De bloem ontwikkelt zich uit het eindvegetatiepunt. Dit gaat zich afplatten en er verschijnen uitwassen op die successievelijk de kelk, kroon, meeldraden en het vruchtbeginsel vormen. In het vruchtbeginsel bevindt zich een placenta met een groot aantal anatrope zaadknoppen. Deze ontstaan op dezelfde wijze als bij de andere Solanaceae. Bij rijpheid bevat de zaadknop een embryozak met 8 kernen, t.w. een eiapparaat (= eicel en 2 synergiden), 3 antipoden, welke laatste op dit moment reeds beginnen af te breken en 2 poolkernen die juist vóór of tijdens de bevruchting fuseren.
Molhova (1963) heeft eveneens de ontwikkeling van de zaadknop en embryozak bestudeerd. Zij constateerde dat alle zaadknoppen synchroon tot rijpheid kwamen bij het begin van de bloei.
Ook de ontwikkeling van archespore tot pollenkorrel is door Cochran (1938) beschreven. De pollenkorrel is bij het vrijkomen 2-kernig. Het pollen is rijp net vóór het opengaan van de bloem of gelijktijdig ermee (Erwin 1931 , Deshpande 1933 en Cochran 1938). Volgens Erdei en Obermayer (1963) is het pollen rijp na

het opengaan van de bloemblaadjes.
Het proces van het openen van de bloem en meeldraden vraagt afhankelijk van de weersomstandigheden 2-5 uren bij gunstig weer en 5-8 uren onder ongunstige omstandigheden. Bij het merendeel der bloemen komt het pollen vrij binnen enkele uren na het opkomen van de zon (Erwin 1931).
Kiss (1971) heeft pollen verzameld in diverse phasen van ontwikkeling van de bloem om na te gaan op welk tijdstip de kwaliteit ervan het hoogst is. Hij kwam tot de conclusie dat pollen verzameld om 9 uur s'morgens van pas opengesprongen helmhokken het best is en dat reeds gedurende de dag van anthese de kiemkracht afneemt. Ook Novak en Betlach (1971) maken melding van het feit dat het hoogste percentage goed pollen komt van pas geopende bloemen.
Bij een vergelijking van pollen van diploide en tetraploide planten was diploid favoriet, zowel wat betreft het kiempercentage als de geschiktheid voor bewaring (Iizuka 1955).

5. Bestuiving

5.1. Natuurlijke bestuiving

De aanwezigheid van nectarien wijst er op dat de bloem is ingericht op insectenbezoek (Martin, Erwin en Lounsberry 1932). De nectar bevat echter capsaicine, wat mogelijk de oorzaak is van de onverschilligheid van bijen voor deze bloemen. Verder bestaan er rasverschillen wat betreft de hoeveelheid afgescheiden nectar en melden bovengenoemde auteurs dat de meeste nectar wordt gevonden in de Tabasco en Cayenne pepers.
Italiaanse auteurs die vele soorten insecten op paprika aantroffen zoals: honingbij, hommel, cicade, motjes, lievenheerbeestje, aardvlo, mier, wants, pijlstaartvlinder, bladluis etc. zijn het niet met elkaar eens over de rol die de insecten spelen bij de bestuiving (Ghisleni 1962). Odland en Porter (1941) vermelden dat natuurlijke kruisbestuiving wordt veroorzaakt door de honingbij, thrips en zelfs door de wind, een en ander is afhankelijk van het ras, het klimaat en de afstand tussen de planten.

In India hebben Murthey et al. (1962) waarnemingen gedaan over de natuurlijke kruisbestuiving. Onder optimale omstandigheden kon deze zelfs 68 % bedragen. Franceschatti (1972)heeft proeven genomen in Noord Italië en meldt een kruisbestuivingspercentage van 9-13, varierend naar het ras.
In Nederland is er slechts een zeer geringe kruisbestuiving, van Ravestijn (1973) vermeldt 2 % als maximum. Voor de bestuiving van de paprikabloemen in de kassen in Nederland worden geen extra maatregelen genomen. De meeldraden, waarvan de helmhokken bij het openen van de bloem vrij dicht bij de stempel staan, laten heel licht hun pollen los, dat door de stand van de bloem meestal vrij gemakkelijk op de stempel komt.

5.2. Kunstmatige bestuiving

Zoals reeds is meegedeeld is Capsicum in hoofdzaak een zelfbestuiver, al komt, afhankelijk van ras, klimaat en insectenbezoek steeds enige kruisbestuiving voor. Omgekeerd kunnen zelfs wanneer de bloembouw ongunstig is voor zelfbestuiving, niet geëmasculeerde bloemen waarop kruisbestuiving is toegepast nog een aantal (2-24 %) zaden door zelfbevruchting geven. Hristor en Genčev, (1965). Wil men kruisingen maken dat is het dus noodzakelijk, tenzij men over m.s. materiaal beschikt, eerst de bloemen te emasculeren. Men verwijdert hiertoe met een pincet, een potlood of iets dergelijks de nog ongeopende helmhokken uit de bloemknop, veelal met één blaadje van de bloemkroon.
Het stadium van bloemontwikkeling waarin de emasculatie geschiedt is ook belangrijk; gebeurt het namelijk in een betrekkelijk onrijpe knopstadium van de bloem dan is de aangebrachte beschadiging ingrijpender Hirose (1959) meldt dat de zaadoogst beduidend geringer is bij emasculatie en bestuiving in een onrijpe knopstadium. En al speelt hier ook de ontvankelijkheid van de stempel een rol, ook op het juiste tijdstip uitgevoerd vermindert de emasculatie de zaadopbrengst (Markus, 1969).

Betlach (1966) meldt dat er rasverschillen zijn wat betreft de invloed die de castratie heeft op de zaadzetting. Hristov en Genčev (1965) geven 34.1 % als maximale zaadzetting na emasculatie gevolgd door kunstmatige bestuiving.
Over het juiste moment van emasculatie bestaat weinig verschil van mening. Het best kan geëmasculeerd worden juist vóór het opengaan van de helmhokken en dus ook van de bloem (Daskalov en Popova 1962 ; Il Enko 1969), tussen 6.30 en 9.00 uur 's-morgens,(Cochran en Dempsey 1966), tussen 8 en 10 uur 's-morgens of aan het eind van de dag vóór het opengaan van de bloem (Betlach en Novak 1971) afhankelijk van klimaat en ras, in de avonduren aan grote knoppen, zie Dorsman et al. (1972).
In het algemeen kan worden gezegd dat de zaadzetting na emasculatie, behalve van de milieufactoren en combinatiegeschiktheid van de planten, in hoge mate afhankelijk is van de vaardigheid waarmee de emasculatie wordt uitgevoerd.(Betlach en Novak 1971).
Het pollen waarmee bestoven moet worden kan goed op een spateltje, of het hier gebruikelijke theelepeltje (bij tomaat) worden opgevangen, waarna het op de stempel wordt gebracht door deze er in te dopen. Men gebruikt ook wel een penseel om het pollen op de stempel te brengen of doet dit met de afgeplukte bloem van het vaderras.
De stempel moet rijp zijn wil de bestuiving goed effect hebben. De stempel is goed ontvankelijk vanaf het moment van het openen van de bloem. Op een betrekkelijk onontwikkelde stempel kiemen ook wel pollenkorrels doch de zaadopbrengst is gering, Hirose (1959), Markus (1969). Volgens Popova (1959) is de stigma 5-7 dagen na emasculatie nog ontvankelijk; Markus (1969) geeft 4-5 dagen als maximum, afhankelijk van ras en weersomstandigheden. Men verkrijgt echter de beste resultaten als de bestuiving onmiddellijk op de emasculatie volgt (Gikalo en Studencova 1969).
Een extra bestuiving doet niet het aantal vruchten, doch wel het aantal zaden per vrucht en het gemiddeld vruchtgewicht toenemen (van Ravestijn 1973), Popova en Mikailov (1972) zagen dat door herhaalde bestuiving met veel pollen en pollen gemengd van meerdere planten niet alleen het aantal zaden per

vrucht doch ook het aantal vruchten toenam.

5.3. Kieming van pollen en groei van pollenbuizen.

Wat betreft de optimale kiemtemperatuur noemt Cochran (1936) een reeks van 21-27°C. Hirose (1957) noemt 25-30°C. optimaal en vermeldt tevens dat er rasverschillen bestaan. Het ras Tabasco kiemt goed bij 35°C en nog redelijk bij 40°C. Kiss (1970) geeft aan dat er rasverschillen zijn en dat de scherpe paprika beter kiemt dan de zoete.

Van Ravestijn (1973) heeft d.m.v. preparaten onder de U.V. microscoop kiem- en groeisnelheid van pollen in vivo van het ras Verbeterde Glas onderzocht. Het pollen was opgebracht bij 20°C en een R.V. van 70 %. Zij vond dat bij deze omstandigheden na 5 uur reeds 97 % was gekiemd en 35 % in de stijl was gedrongen. Na 24 uur had 90 % van de pollenbuizen de stijl doorgroeid en was reeds enige bevruchting te zien (onder U.V. is alleen het binnendringen te zien in de zaadknoppen en dit zal zij bedoeld hebben in plaats van de bevruchting zelf). Na 2 dagen was $\frac{1}{4}$ van de zaadknoppen bezet, het maximum dat zij kon constateren. Ze vermoedt dat kiemsnelheid en hechting op de stempel optimaal zijn bij 21-28°C.

Cochran (1942) vond bij Truhart Perfection dat het minimaal 42 uren duurde voordat praktisch alle pollenbuizen de stijl doorgroeid hadden.

5.4. Bewaring van pollen

Vele malen heeft men getracht, met minder of meer succes pollen van paprika te bewaren. Zo gaf 24 uren bewaren van gedroogd pollen bij 30-35°C geen verlies in levensvatbaarheid, (Gikalo en Studencova 1967). Popova (1959) bewaarde pollen bij een R.V. van 50-55 % gedurende 8 dagen bij een temperatuur van 20-22°C. De levenskracht van dit pollen liep na 5 dagen reeds sterk terug.

Dempsey (1969) verzamelde in augustus in Georgia pollen van het ras Truhart Perfection. Onder kameromstandigheden bewaard, bij een temperatuur van 22-26°C en een R.V. van 50-70% bleef het pollen slechts 2 dagen kiemkrachtig, in de koelkast bij 2-6°C en een R.V. van 40-50% 10 dagen, en in dezelfde koelkast boven $CaCl_2$ tot 50 dagen.

Il'Enko (1969) bewaarde pollen van de rassen Belaya Kapuja, Moldavskii belyi en Gogosar bij 2-5°C 10 dagen met goed gevolg.

5.5. Mannelijke steriliteit

Evenals bij vele andere gewassen komt ook bij de paprika mannelijke steriliteit voor. Het kan een waardevolle eigenschap zijn ter vereenvoudiging van de produktie van hybridezaad. Mostovoy (1942) beschrijft de m.s. ongeveer gelijkluidend als Martin en Crawford (1951). Ze vonden enkele vormen van steriliteit waaronder twee mannelijke steriele in Cayennepaprika. Een van de beide vormen was bijzonder onstabiel.

Peterson (1958) beschrijft een vorm van m.s. welke het gevolg is van de interactie van een bepaald cytoplasma en een m.s. gen. Nadelen zijn een gereduceerde zaadopbrengst en een sterke milieugevoeligheid.

Ongeveer gelijke ervaring heeft Daskalov (1971). Hij heeft twee mutanten gevonden. De eerste vormt in 't vrijeveld geen pollen, in de kas steriel pollen. De tweede mutant geeft buiten eveneens geen pollen doch in de kas steriel plus ook wat fertiel pollen. De steriliteit wordt in de eerste mutant veroorzaakt door een recessief gen, in de tweede mutant in combinatie met een cytoplasmatische factor.

Andere auteurs op het gebied van mannelijke steriliteit zijn Ohta (1968), Novak (1971), Novak, Betlach en Dubrovsky (1971).

In een verslag van een studiereis naar Montfavet in 1972 noemen Dorsman et al. het werk aldaar met een genetisch mannelijke steriliteit op basis van een gemuteerd gen, verkregen door bestraling en EMS behandeling. Het voordeel van dit gen is dat de vrouwelijke fertiliteit niet wordt verminderd en de steriliteit niet door milieufactoren gewijzigd wordt.

5.6. Isolatie

Er zijn diverse manieren om de bloem te isoleren teneinde ongewilde bestuiving te voorkomen. Het meest ideaal is de insectenvrije isolatieafdeling van een kas, doch men kan ook gebruik maken van een kaasdoek kooi, met als nadeel een(tijdelijke) reductie van de lichtintensiteit voor de gehele plant met ± 50 %. Men kan de

bloem zelf isoleren door deze b.v. af te plakken met cellotape of door een propje watten dicht te draaien om de stijl, (Andrasfalvy, 1972). Dempsey (1961) maakt gebruik van papieren kapjes welke over de bloem geplaatst worden. "Tissue-paper" zakjes werden met goed gevolg gebruikt door Sriramachandra Murthy et al (1969). Daskalov (1972) gebruikt plastic hoedjes in combinatie met tape.
Daskalov zegt tevens dat in Bulgarije voor ruimtelijke isolatie de afstand tussen de planten 500 meter moet bedragen en Ohta (1972) vond dat in Zuid Vietnam deze afstand minstens 2 km moet zijn in verband met de grote aantallen insecten.

5.7. Pollenkieming in vitro

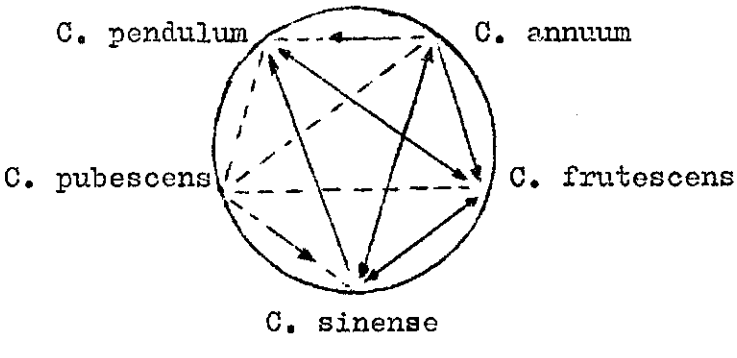
Voor pollenkieming in vitro wordt door Hristov en Genčev (1964) een medium gebruikt met 10 % saccharose en 1 % agar waaraan eventueel nog een bloemextract kan worden toegevoegd. Hetzelfde medium wordt ook genoemd door Kiss (1970). Vasil (1964) voegt sucrose toe en boorzuur of borax, dit laatste in concentratie van 0.015-0.02 %. Kiss vermeldt nog dat de "spice" paprika wat betreft kieming en lengte van de pollenbuizen steeds een voorsprong heeft op de "vegetable" paprika.

6. Bevruchting

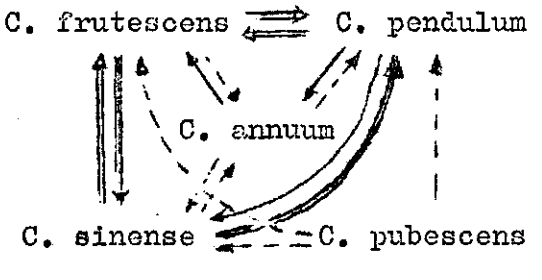
Bij een normale ontwikkeling groeien de pollenbuizen door de stijl en dringen het ovarium en de zaadknoppen binnen. De pollenbuis dringt door de micropyle in de embryozak, passeert de beide synergiden, waarna één kern versmelt met de eicel zodat een embryo kan ontstaan, de andere met de secundaire embryozakkern opdat er endosperm gevormd kan worden, (Cochran, 1938).
De endosperm ontwikkeling begint het eerst; de kern wordt wandstandig en begint zeer snel te delen zodat de embryozak er mee gevuld raakt.
De bevruchte eicel ondergaat eerst een rustperiode van 24 tot 36 uur voordat de eerste deling begint. Cochran (1938) geeft een uitvoerige beschrijving met illustraties van het gehele proces.
Molhova en Fileva (1969) schrijven dat de ontwikkeling van embryo en endosperm identiek verloopt met het solanum type. Het endosperm

wordt cellulair na het 10-14-kernig stadium.
Of het proces van bestuiving en bevruchting uiteindelijk leidt tot vruchtzetting moet worden afgewacht. Er kunnen zich namelijk condities voordoen die het bedoelde proces ongunstig beïnvloeden. Naast factoren van physiologische aard, waarover in de volgende hoofdstukken melding zal worden gedaan, is er de incompatibiliteit, een verschijnsel dat een genetische achtergrond heeft.
In hoeverre de incompatibiliteit invloed heeft is nog niet overduidelijk. Bij veel rassen geeft het weinig problemen, ze zijn volkomen zelfcompatibel.
Bij een proef van Markus (1969) waarbij hij 500 kruisingscombinaties maakte van paprikarassen was de gemiddelde vruchtzetting 35,4 %; de zetting liep uiteen van 2.2 tot 92 %. Er zouden dus rassen zijn die slechts in geringe mate compatibel zijn. Het is echter ook mogelijk dat de kwaliteit van de gameten deze slechte vruchtzetting veroorzaakt of dat deze rassen afkomstig zijn van soortbastaarden.
Tussen de verschillende capsicum soorten laat de compatibiliteit in vele gevallen te wensen over (zie bijgaande figuur). Er zijn compatibele en incompatibele combinaties, soms éénzijdig. In bepaalde gevallen zijn hybriden alleen met behulp van embryocultuur te verkrijgen (Smith en Heiser 1957 , Hirose, Nishi en Takasimas 1960, 1961 , Hirose 1965 , Molhove en Fileva 1969 , Chawdry 1971 , Novak en Betlach 1971).

---------- niet kruisbaar
- ——→ -- met embryocultuur
_____ wel kruisbaar



_____ kruisbaar
_____ zelden kruisbaar
---------- niet kruisbaar



Kruisbaarheid van 5 soorten volgens
Smith en Heiser (1957) en Hirose (1965)

7. Factoren van invloed op bloei en zetting

Bij de cultuur van paprika is de vruchtzetting het grootste probleem. Daarover is reeds veel literatuur verschenen. In de voorgaande hoofdstukken zijn de verschillende facetten van groei, bloei en zetting besproken. Vervolgens zal een aantal factoren worden behandeld die invloed hebben op bloei en zetting en die oorzaak kunnen zijn van b.v. een slechte bestuiving, het optreden van onvolwaardige gameten of een onbalans in de plant of tussen plant en milieu.

7.1. Cyclus van bloemaanleg en vruchtzetting

Kato en Tanaka (1971) melden dat bloemaanleg en vruchtzetting een cyclus vormen. Wanneer het aantal bloemen toeneemt komt er een snelle toename van het aantal gezette vruchten. Één maand na het begin van de vruchtzetting geeft deze een piek te zien. De bloemaanleg wordt dan afgeremd; een maand na deze piek volgt een dieptepunt waarna de cyclus opnieuw aanvangt. De waarnemingen zijn gedaan aan de rassen Miekairyo en Sikigake midoro (sweet peppers) onder kascondities.
Het verschijnsel wijst in de richting van een concurrentie tussen gezette vruchten en de nieuwe bloemaanleg doch het zou ook door groeistoffen veroorzaakt kunnen zijn.
Hamadeh (1967) heeft in zijn proefschrift getracht de veelheid van gegevens te rubriceren:

a. voedingsopvatting

Hierbij is de voeding, met inbegrip van de waterbeweging naar de vrucht, de stikstof- en koolhydraatrelatie, de relatie van stikatof en koolhydraten tot de gametenvorming en de invloed van het heersende weertype, de doorslaggevende factor voor het welslagen van de vruchtzetting.
De relatie tussen CHO en N wordt uiteengezet in het werk van Kraus en Kraybill (1918) terwijl de invloed van CHO en N op de gametenvorming door Howlett (1936) en Hoffman (1952) wordt beschreven. Andere door Hamadeh in verband met de voedingsopvatting genoemde auteurs zijn Drinkard (1915), Gourley (1915), Heinicke (1917), Gurjar (1920), Murneek (1921), Cochran (1932 en 1935) en Nightingale (1937).

b. groeistoffentheorie

Dit is de hypothese dat het de groeistoffen zijn die de knopval

controleren en de groei van de bloemknop regelen (Boys-Jensen 1936 , Went en Thimman 1937, van Overbeek et al. 1941, Hemphill 1949 en Gustafson 1950).
Luckwill (1959) zegt dat groeistoffen in het algemeen niet de beperkende factoren zijn bij de groei van de vrucht, doch ongetwijfeld werkzaam zijn bij de vruchtrui.

c. de concurrentie theorie
Loomis (1962) ziet de ontwikkeling van de bloem, inclusief de gameten vorming als een vegetatief gebeuren. Vandaar zijn veronderstelling dat de zich ontwikkelende vrucht in een directe concurrentie staat met de vegetatieve groei wat betreft voedingsstoffen en groeistoffen. Aangezien bloemen zelf dit materiaal niet kunnen produceren zijn ze in het nadeel en kunnen afvallen.
Murneek (1926) beschrijft bij tomaat de concurrentie tussen vrucht en bloem welke tot abscissie kan leiden. Nitsch (1953, 1954) kwam tot de conclusie dat de physiologische grondslag van de concurrentie tot nu toe niet duidelijk is.
Engelbrecht en Mothes (1961) bespoten plantendelen met kinines en toonden aan dat deze een krachtige aantrekkingskracht uitoefenen op diverse stoffen. In dit opzicht kunnen dus de groeistoffen het concurrenticeffect beïnvloeden.

d. "multipele factoren" theorie
Leopold (1962) wil door deze theorie weerleggen dat de vruchtzetting een proces is dat alleen door groeistoffen wordt geregeld. De processen van pollen-en ovaria-ontwikkeling schijnen plaats te vinden door de wisselwerking van een aantal chemische factoren.

7.2. Temperatuur

Cochran (1932 ,1936) heeft gedurende drie jaren temperatuurproeven genomen met het grootvruchtige amerikaanse ras World Beater tijdens de winter- en voorjaarsmaanden in Ithaca (N.Y.). De planten werden geteeld bij drie temperatuurregiems, te weten bij 21-27°C, 15,5-21°C en 10-15,5°C. Bij het laagste temperatuurtraject werd gedurende de hele proefduur (± 5 maanden) slechts één bloem gevonden, die bovendien niet zette. Deze behandeling werd vervangen door een object met 32-38°C.
De meeste bloemen werden gevormd bij 21-27°C; bij deze temperatuur was de tijd tot bloemaanleg, tot bloei en tot rijping het kortst.

Bij 10-15,5°C kon de eerste bloemknop pas na 103 dagen worden ontdekt, terwijl dit bij 15,5-21°C en 21-27°C na ongeveer 60 dagen het geval is. Bij 15,5-21°C werden bloemen gevormd met grotere bloemstelen dan bij hogere temperaturen. Dit werd in verband gebracht met het hogere vruchtzettingspercentage; dat was bij die temperatuur duidelijk het hoogst. Wij hebben de indruk dat de dikte van de bloemsteel een betere maatstaf is dan de lengte. De temperatuur had van alle onderzochte factoren (vochtvoorziening, stikstofbemesting, luchtvochtigheid, daglengte, ontbladering)de grootste invloed op de bloemaanleg.
Cochran vond ook een zeer uitgesproken effect van de temperatuur op de vruchtzetting. Bij 32-38°C trad geen vruchtzetting op, vermoedelijk vanwege vochttekort volgens Cochran; naarmate het temperatuurregiem lager was (tot een bepaald minimum) nam het percentage vruchtzetting toe. Dit wordt gedemonstreerd in tabel 1, waarin vermeld zijn de gemiddelden van 3 proeven (naar gegevens van Cochran).

Tabel 1 - Effect van temperatuur op bloei en vruchtzetting

Temperatuur(°C)	Aantal bloemen	Aantal vruchten	% vruchtzetting
10-15,5	1	0	0
15,5-21	2.103	1.546	73,5
21-27	3.234	1.431	44,3
32-38	142	0	0

Cochran verkreeg een sterk verbeterde vruchtzetting wanneer hij de planten bij het begin van de bloei van hoge naar lagere temperatuur overbracht. In tabel 2 zijn de resultaten van zijn proeven op dit gebied weergegeven. Deze resultaten zijn zeer extreem, maar dat zijn de behandelingen ook.

Tabel 2 - Effect van temperatuurverlaging op de vruchtzetting

Behandeling	Aantal bloemen	Aantal vruchten	% zetting
Van 32-38°C naar 10-15,5°C	143	142	99,3
Constant 32-38°C	95	0	0
Van 21-27°C naar 10-15,5°C	385	380	98,7
Constant 21-27°C	524	227	43,3

In de praktijk zullen dergelijke maatregelen niet zo extreem worden toegepast. Uit deze proeven blijkt zeer duidelijk dat de temperatuur een zeer grote invloed heeft op de vruchtzetting. Door alleen de nachttemperatuur te verlagen wordt een compromis gesloten tussen het bevorderen van de zetting en een optimale ontwikkeling van de plant.

Dorland en Went (1947) deden temperatuurproeven met drie paprika-rassen. Jonge planten gaven bij een nachttemperatuur van 15,5-20,5°C gecombineerd met een dagtemperatuur van 27°C de rijkste bloei. Bij oudere planten was de optimumnachttemperatuur voor veel bloemen 8,5°C. Het relatief grootste aantal bloemen werd het snelst bereikt bij een nachttemperatuur van 16°C, ook weer gecombineerd met een dagtemperatuur van 27°C.

Dezelfde conclusies werden gevonden voor de vruchtzetting: de beste zetting trad op bij nachttemperaturen van 15,5-20,5°C.

Deli en Tiessen (1966) vonden ook een effect van de hoogte van de nacht-temperatuur op de hoeveelheid gevormde bloemen. De behandelingen werden gestart wanneer het 3e, 4e of 5e blad 1 cm groot was en gedurende 25 dagen volgehouden. Bij 12°C nachttemperatuur werden meer bloemen gevormd dan bij 18°C. Het effect was het grootst als de behandeling bij het 3e blad werd gestart. Een dergelijk effect treedt ook op bij tomaten; door lage-temperatuurbehandeling tijdens de opkweek vindt er trosvergroting plaats.

Wells (1967) onderzocht in proeven onder glas de invloed van de nachttemperatuur op de vruchtzetting bij gelijke dagtemperatuur van 24°C. Hij vond het grootste aantal bloemen bij 16 en 21°C nacht-temperatuur; het grootste aantal vruchten en het hoogste percentage vruchtzetting bij 10 en 16°C.

Hamadeh (1967) deed temperatuurproeven met drie amerikaanse rassen, die nauw verwant zijn aan de in Nederland geteelde rassen. Hoge temperaturen gedurende de zomermaanden in de Verenigde Staten (Cornell Univ.) en bewolkt weer in het laatst van augustus en in september hadden een ongunstige invloed op de vruchtzetting. De temperatuurbehoefte voor een optimale zetting is volgens Hamadeh een hoge temperatuur vóór de bloei (21-27°C) en een matige (15,5 - 21°C) temperatuur na het begin van de bloei. Lage temperatuur heeft weinig bloemen tot gevolg en daarom was een matige temperatuur beter. Dit stemt overeen met de ervaringen van Cochran, zie tabel 1 en 2.

Hamadeh bestrijdt in zijn proefschrift de opvattingen van Cochran als zou de hoge temperatuur (32-38°C) een vochttekort in de plant veroorzaken, welke de toevoer van water naar de vrucht benadeelt en daardoor abscissie veroorzaakt.
De nieuwste opvattingen duiden er op dat het mankeren van de vruchtzetting veroorzaakt door de hoge temperatuur op 2 manieren wordt geïnduceerd: 1e door de invloed van de temperatuur op de organen van de bloem, 2e door verstoring van de CHO balans en transport op het kritieke moment.
Hoge temperatuur benadeelt het voortplantingsproces, de bevruchting faalt en er wordt geen zaad gevormd. Bij hoge temperaturen treden n.l. afwijkingen op in de geslachtelijke ontwikkeling door:

a. stijlverlenging voor de anthese, samengaande met een ontwikkeling van de embryozakmoedercel die niet verder komt dan het éénkernige stadium, met diverse pseudo-zaadknopontwikkelingen.
b. pollen met weinig kiemkracht, en indien ze al kiemen met een langzame pollenbuisgroei.
c. de gametenfusie faalt. Samengaand met deze gebreken vormt zich een abscissielaag in de bloemsteel.

Er werd een hoger zetmeelgehalte en percentage oplosbare stoffen gevonden in de bloemstelen van planten die bij matige temperatuur waren gegroeid dan in bloemstelen afkomstig van een hoog temperatuurregiem.
Bashir (1952) noemt ervaringen met "chillies" in Pakistan, waarbij de tijd van het jaar een grote rol speelt. In de maand juni was de zetting 6 % en in oktober-november tot 85 %. Hierbij zullen de verschillen in klimaatsfactoren (temperatuur, regenval) een rol gespeeld hebben. In juni was de dagtemperatuur ± 40°C en de nachttemperatuur 25°C, terwijl de luchtvochtigheid varieerde van 30 tot 71 %. In oktober en november was de dagtemperatuur 22°C, de nachttemperatuur 7°C en de luchtvochtigheid gemiddeld 83 %. Bashir noemt als voornaamste oorzaak voor bloemrui een hoge temperatuur gecombineerd met een lage relatieve luchtvochtigheid.
Mostovoj (1941) vermeldt ervaringen met bloem- en vruchtabortie door koude en natte weersomstandigheden in Tsjecho-Slowakije.
Quagliotti (1969) noemt ook temperatuurinvloeden op de vruchtzetting. Haar gegevens zijn echter afkomstig van het onderzoek van Cochran. Genoemde publikatie geeft geen nieuwe gezichtspunten wat

betreft temperatuurinvloeden. Quagliotti noemt nog als belangrijke factor voor bloei en vruchtzetting: rasverschillen.
De waarnemingen van Hamadeh aangaande aantal bloemen en vruchtzetting tonen ook aan dat de drie door hem gebruikte rassen verschillend reageren op temperatuur.
Rylski (1972a) ging met zaailingen van paprika de invloed van de lucht- en de grondtemperatuur op de bloemaanleg na. Zij werkte met het ras California Wonder in plastic kassen. De behandelingen met luchttemperaturen werden gestart als de zaadlobben waren gespreid. Het aantal bladeren onder de eerste bloem nam toe met het dalen van de nachttemperatuur. De tijdsduur tot het opengaan van de eerste bloem was ook sterk afhankelijk van de nachttemperatuur. Het grootste effect trad op bij verlaging van de temperatuur van 25°C naar 20°C. Als de temperatuur dag en nacht op 25°C werd gehouden waren de bloemen en vruchtbeginsels het kleinst; deze waren het grootst bij een temperatuurregiem van 17-25°C overdag en 9-11°C 's nachts.
Deze waarneming kan overeenstemmen met de waarneming van Cochran dat bij lage tot matige temperatuur de bloemstelen het grootst waren en dat dit gegeven in verband gebracht kan worden met een betere zetting.
Rylski nam ook proeven met verschillende grondtemperaturen, namelijk 10, 17, 24 en 30°C. Naarmate de grondtemperatuur hoger was werden bloemaanleg en bloei versneld. De meeste bloemen werden gevonden bij 17 en 24°C grondtemperatuur. Er was eveneens een gering effect van de grondtemperatuur op het aantal bladeren onder de eerste bloem.
Rylski vond de beste wortelontwikkeling bij 17 en 24°C grondtemperatuur. Cochran (1936) constateerde een veel slechtere wortelontwikkeling bij 32-38°C luchttemperatuur dan bij 15,5-21°C. Een eigen proefje vertoonde een slechte wortelgroei bij een constante temperatuur van 14°C en een goede groei bij 20 en 26°C.
Ugărčinski (1964) constateerde in veldproeven te Bulgarije dat bloemabortie werd bevorderd door irrigatie met water van 10 à 12°C. Warm water (20-25°C) daarentegen gaf ten opzichte van "damwater" een opbrengstvermeerdering van 10 tot 20 %.
Men vindt bij paprika bloemen met korte of lange stijlen. Dit kan een rasgebonden eigenschap zijn maar ook binnen rassen kunnen ver-

schillen in stijllengte optreden ten gevolge van milieuomstandigheden. Binnen de gangbare handelsrassen komt kortstijligheid het meeste voor, hierdoor wordt zelfbestuiving bevorderd.
Bij de moeilijkheden welke men ondervindt bij de vrucht- en zaadzetting speelt de kwaliteit van de stamper een belangrijke rol. In de praktijk wordt, heel doelmatig, een hoge temperatuur als teeltmaatregel gebruikt om de vegetatieve groei van de plant te stimuleren. De aangelegdebloemen gaan dan aborteren en vallen af. Hamadeh heeft macro- en microscopisch nagegaan hoe de ontwikkeling van dergelijke bloemen is. Het bleek dat veel bloemen abnormaal verlengde stijlen bezaten, dun, spichtig en bleek witachtig van kleur, ver uitstekend buiten de helmhokken. Op enkele van deze stijlen bevonden zich enige pollenkorrels doch van kieming was geen sprake.
In een temperatuurproef met het ras Pennwonder vond Hamadeh bij 16-21°C: 3,7 % lange stijlen en 44,4 % vruchtzetting en bij 21-27°C: 93 % lange stijlen en 6,6 % vruchtzetting. Een hoog percentage lange stijlen ging gepaard met een laag zetmeelgehalte in de bloemsteel en een lager percentage oplosbare stoffen.
Hamadeh heeft ook de ovaria onderzocht en gezien dat de ontwikkeling van de zaadknoppen ver achter bleef bij de normale. De achterstand ging tot het stadium waarin ze juist te onderscheiden waren als uitwasjes op de placenta tot aan zaadknop in het éénkernige embryozakstadium en hier stopt de ontwikkeling. De leeftijd van de ovaria was 48 uur (na het opengaan van de bloem).
Ook Cochran (1932, 1934 en 1936) had dergelijke bloemafwijkingen bij hogere temperaturen geconstateerd; hij had ze ook wel gevonden bij meer gematigde temperaturen, doch veel minder frequent. Hij constateerde een degeneratie van de embryozakken bij 32-38°C, wat volgens hem waarschijnlijk veroorzaakt werd door gebrek aan voeding.
Cochran en Dempsey (1966) vonden in proeven met het ras Truhart Perfection in de open grond verschillen in ontvankelijkheid van de stempel. De periode van ontvankelijkheid van de stempels was bij een gemiddelde luchttemperatuur van 16,5°C groter dan bij 22°C. Dit komt overeen met de vruchtzettingswaarnemingen bij verschillende temperaturen.
De kwaliteit van het pollen wordt behalve genetisch ook in hoge mate bepaald door de uitwendige omstandigheden en de invloed daarvan op het groeiproces.

Hirose (1962) geeft als oorzaak voor de vermindering van de kiemkracht de heet weer omstandigheden tijdens de proef. Ook Hamadeh meldt dat hoge temperatuur tijdens de ontwikkeling, schade toebracht aan het pollen en een geringe kiemkracht tot gevolg had. Zo er kieming plaats vond was er een langzame pollenbuisgroei met korte dikke buizen.

Eigen ervaringen bevestigen bovenstaande gegevens al zijn er zeker rasverschillen wat betreft de tolerantie voor extreme temperaturen. Hamadeh noemt in dit verband het ras Vinedale als meer tolerant. Het ras Tabasco zou nog een goede pollenkieming hebben bij 35°C. (Hirose, 1957).

De optimale temperatuur voor pollenkieming is volgens Cochran (1936) 21-27°C, volgens Hirose (1957) 25-30°C. Van Ravestijn (1973) had een goed resultaat bij 20°C en 70 % R.V. en een optimale kiemsnelheid en hechting op de stempel tussen 21 en 28°C. De beste vruchtzetting treedt echter op bij lagere temperaturen. Dit zou er op kunnen wijzen dat niet de pollenkieming, maar de toevoer van assimilaten het kritieke punt voor abortie is. Kiss (1970) noemt ervaringen met verschil in snelheid van kiembuisgroei tussen rassen.

In aansluiting op het voorafgaande is het advies voor temperaturen in de stookteelt van paprika, dat in een bulletin van de voorlichtingsdienst van het Proefstation te Naaldwijk (1971) wordt gegeven: een dagtemperatuur van 23-24°C en een nachttemperatuur van 20-21°C. Deze hoge temperaturen worden vanaf het uitplanten gedurende 4-6 weken aangehouden. Men bereikt hiermee een snelle groei en tevens dat er bloemrui optreedt. Aan de jonge planten ontstaan daardoor geen vruchten, zodat de groei van de planten niet wordt belemmerd. Hebben de planten 4-6 weken na uitplanten voldoende omvang, dan gaat men de vruchtzetting bevorderen. Dit zou het beste kunnen gebeuren door alleen de nachttemperatuur te verlagen en wel tot 16 à 17°C. In een artikel van Van Uffelen (1973) wordt zelfs gesproken van een verlaging van de nachttemperatuur tot 10°C gedurende één week. De dagtemperatuur kan zonder bezwaar bij zonnig weer tot ruim 30°C oplopen. De verklaring die Proefstation Naaldwijk (1971) geeft voor het goed of slecht zetten van de vruchten is als volgt: "Ieder groeipunt zuigt een zekere hoeveelheid assimilaten aan. Door hoge nachttemperaturen kunnen de assimilaten over een grotere afstand worden verplaatst en deze gaan dan goeddeels naar de groeipunten. Door bij planten met veel groeipunten de nachttemperatuur lager te

houden worden de assimilaten minder ver vervoerd en komen daardoor gemakkelijker ter beschikking van de uitgroeiende vruchten". Deze redenering vervolgende kan men ook andere factoren bedenken die de afvoer van assimilaten belemmeren of de toevoer vergroten, bijvoorbeeld droogte en CO_2.
Van Uffelen (1973) stelt dat het niet gunstig is de dagtemperatuur gelijktijdig met de nachttemperatuur te verlagen omdat dan de aktiviteit van de plant te gering zou worden. Verder zou een geleidelijke verlaging van de nachttemperatuur gunstiger zijn dan een plotselinge forse verlaging, opdat de vruchtzetting minder schoksgewijs zal verlopen. De mate van verlaging van de nachttemperatuur moet volgens Van Uffelen afhankelijk worden gesteld van de groeikracht van het gewas; bij een sterk groeiend gewas is een grotere en snellere daling van de temperatuur gewenst dan bij een zwak gewas.
Met het nemen van bovengenoemde maatregelen kan men de vruchtzetting bevorderen, maar niet volledig beheersen. Van Uffelen (1973) schrijft: "De natuur speelt ook een grote rol. In het voorjaar ziet men vaak dat op een bepaald tijdstip de zetting op veel bedrijven vlot gaat verlopen. Een slechte periode van vruchtzetting bij paprika loopt soms parallel met een slechte doorgroei van komkommervruchten en een slechte zetting bij tomaat". Ons inziens speelt de ouderdom van de plant hierbij ook een grote rol.

7.3. Daglengte

Uitgezonderd bij een zeer korte dag (< 6 uur) worden steeds bij elke daglengte bloemen aangelegd. Men kan paprika dus dagneutraal noemen. Toch heeft de lengte van de dag invloed op de ontwikkeling van plant en bloem. Zo zegt Cochran (1932, 1936), naar aanleiding van een winterproef, dat een lange dag (> 12 uur) de vegetatieve groei begunstigt, doch een vertragende werking heeft op bloemaanleg en vruchtrijping. Bij een daglengte van 12 uur was het aantal bloemen een weinig groter, de bloemsteel forser en de vruchtzetting beter. Auchter en Harley (1924) verklaren naar aanleiding van de uitkomsten bij een zomerteelt, dat een daglengte van 12 uur de paprika het snelst het bloeistadium doet bereiken. Zowel een kortere als langere dag geven vertraging. Cochran (1942) komt tot dezelfde conclusie bij een herfstteelt in Georgia.

Artyugina (1958) zag dat de daglengte van 12 uur de paprika 8-12 dagen eerder deed bloeien en rijpen dan bij de normale daglengte van 14 uur. Studencova (1964) bevestigt dit en vermeldt tevens dat bij deze photoperiode de planten krachtiger groeidonen hogere opbrengsten gaven vergeleken met die van 18 en 24 uur. (Het jaargetijde van deze proeven staat niet vermeld).
Volgens Rusenova Kondareva (1963) zijn er wat betreft de respons op de daglengte duidelijke rasverschillen en lopen de optima uiteen van 10-15 uur en zelfs zou een winterteelt met een daglengte van 24 uur goede resultaten geven.
Hamadeh (1967) toonde aan dat bij de 3 rassen welke hij gebruikte een daglengte van 12 uur optimaal was, d.w.z. de bloei werd het snelst bereikt. Hoewel de periode van zaai tot bloei dus bekort werd, werd de periode van bloemdifferentiatie tot opengaan van de bloem niet beïnvloed. Hij zag dat de langste dag de hoogste plant gaf en dat de daglengte geen invloed heeft op het aantal bladeren onder de eerste bloem. Burk (1930) vond dat bloemen onder langedag gevormd een langere stijl hebben.

7.4. Lichtintensiteit

Over de lichtbehoefte van de paprikaplant is niet veel gepubliceerd. Werd de paprika vroeger eigenlijk uitsluitend in gebieden geteeld waar de klimatologische omstandigheden voldoende zonuren garanderen thans wordt ze meer en meer ook op een hogere breedtegraad verbouwd en is wellicht een onderzoek naar de lichtbehoefte op zijn plaats. Van Ravestijn (1973) meldt dat er reeds bloei plaatsvindt bij een intensiteit van 3000-5000 lux. In een proef van Deli en Tiessen (1969) bleek dat het weinig verschil maakte of men 8000 of 16000 lux gebruikte. Men handhaafde echter een daglengte van 17 uren en mogelijk als gevolg van deze langedag was er geen invloed van de lichtintensiteit te bespeuren, noch op de bloeitijd, noch op het aantal internodiën onder de eerste bloem. Wel kreeg men vervroeging van bloei als de hoge lichtintensiteit gecombineerd werd met een hoge nachttemperatuur.
Bij een proef van Auchter en Harley (1924) genomen in de zomermaanden in Maryland (39°N.B. en 9-10 uren zon per dag) gaf een beschaduwing met kaasdoek, dat 43 % van het licht doorlaat, in combinatie met een korte dag een bloeivertraging. Bij een daglengte van 15 uur

was er geen invloed van de beschaduwing op de snelheid van het tot bloei komen.
Niet onwaarschijnlijk is de fotosynthese de sleutel voor de verklaring in veel van de genomen proeven. Zo meldt Hoffman (1952) een tekort aan assimilaten met als gevolg verschijnselen als abortie en minder goed kiemend pollen.
Een verlaging van de lichtintensiteit resulteerde in een geringer pollenkieming, een lager hoeveelheid oplosbare voedingsstoffen en minder vruchtzetting bij 3 rassen (Hamadeh 1967).
De plaats van de bloem aan de plant is van belang in verband met de hoeveelheid licht die ze ontvangt. Hamadeh vond dat het kiempercentage aanmerkelijk afnam naarmate de bloem meer verscholen zit. Aangezien de groeiwijze een raseigenschap is, is het wellicht belangrijk bij de veredeling op dit kenmerk te letten.
Mattei (1971) meldt dat 21000 lux = 0.3 cal/m^2 voldoende is voor de fotosynthese. In Rome is de intensiteit 0.8-1.4 cal/m^2 en proeven in deze plaats en in Turijn genomen met een 50 % beschaduwing lieten zien dat de beschaduwde planten grotere bladeren hadden en meer en grotere vruchten droegen, de zaadopbrengst was echter geringer.

7.5. Vochtigheid

7.5.1. Bodemvochtigheid

Bashir (1952) vond in proeven met "chillies" in Pakistan, waarbij de bloemen gecastreerd en kunstmatig bestoven werden, een toename van 10 % naar 25 % vruchtzetting na water geven.
In Hongarije nam Berényi (1970) bij irrigatieproeven een duidelijke invloed van de vochtigheid van de grond waar. Als de vochtigheid van de grond daalde tot 70 % van de veldcapaciteit werd er geïrrigeerd. Na irrigatie steeg het aantal bloemen per plant met 5-10 en het aantal vruchten gemiddeld met 3. Bij een goede vochtigheid van de grond nam de produktie toe met 45-100 % en het vruchtgewicht was gemiddeld 27 % hoger. In andere proeven constateerde Berényi een stijging van het vruchtzettingspercentage met 19 % als gevolg van irrigatie.
Cochran (1936) vergeleek al eerder het effect van verschillende watergiften. Hij onderscheidde 3 niveau's van bodemvochtigheid:

hoog, matig en laag (respectievelijk 55 %, 35 % en 15 % van het waterhoudend vermogen van de grond), Naarmate de grond vochtiger was, was er een geringe toename te zien van het aantal dagen tussen zaaien en bloemknopvorming, tussen zaaien en bloei en tot rijping. De bodemvochtigheid had een zeer duidelijk effect op het aantal bloemen en de vruchtzetting. Dit effect trad het duidelijkst op bij een temperatuur van 16-21°C, maar eveneens bij een temperatuur van 21-27°C. In tabel 3 worden de resultaten van Cochran bij 15,5-21°C weergegeven in 3 opeenvolgende teelten. Een goede vochtvoorziening van de grond bleek in Cochran's proeven een belangrijke factor voor een goede vruchtzetting te zijn.

Tabel 3 - Effect van de vochtinhoud van de grond op de vruchtzetting

Vochtigheid	1931 - 32			1932 - 33			1933 - 34		
	Aantal bloemen	Gezette vruchten	% vruchtzetting	Aantal bloemen	Gezette vruchten	% vruchtzetting	Aantal bloemen	Gezette vruchten	% vruchtzetting
Hoog	300	137	45,7	617	570	92,4	1.465	1.390	94,9
Matig	205	73	35,6	495	399	80,6	683	515	75,4
Laag	126	33	26,2	370	199	53,8	481	280	58,2

Het effect van de vochtigheid is volgens Cochran minder sterk dan van de temperatuur. Bij temperaturen boven 27°C hebben verschillen in vochthoeveelheden geen invloed meer.
Verder concludeerde hij dat als de vruchtjes eenmaal zijn gezet een tijdelijke verlaging van het vochtgehalte van de grond maar weinig abortie van jonge vruchten tot gevolg heeft. Ook in veldproeven bleek dat een goede vochtvoorziening alléén geen gunstige invloed op de zetting heeft; de andere omstandigheden moeten ook gunstig zijn. De combinatie van veel stikstof met veel vocht gaf in een proef de meeste bloemen en het hoogste aantal gezette vruchten.
Door Nagarathnam (1963) wordt melding gemaakt van een ongunstige invloed van veel regen op "chillies" in Madras (India). Hier zal waarschijnlijk sprake zijn van een directe invloed op de bloem in plaats van een indirecte invloed via een goede vochtopname door de plant.

7.5.2. Luchtvochtigheid

Bashir (1952) vond in Pakistan als voornaamste oorzaak voor bloemrui: hoge temperatuur gecombineerd met lage luchtvochtigheid. In de maand juni was er 6 % vruchtzetting en in de maanden oktober en november vond hij tot 85 % vruchtzetting. De relatieve luchtvochtigheid was in juni 30-71 % en in oktober-november gemiddeld 83 %.

Cochran (1936) deed op dit terrein proeven in klimaatkamers. Hij vergeleek een hoge luchtvochtigheid (80 %) met een zeer lage luchtvochtigheid (22 %) bij gelijke temperatuur (27-32°C). De resultaten van dit onderzoek zijn samengevat in tabel 4.

Tabel 4 - Relatie tussen luchtvochtigheid en vruchtzetting

	1932 - 33			1933 - 34		
	Aantal bloemen	Gezette vruchten	% vrucht-zetting	Aantal bloemen	Gezette vruchten	% vrucht-zetting
Hoge R.V.	165	92	55,7	124	63	50,8
Lage R.V.	167	2	1,2	84	0	0

Het afvallen van de bloemen bij lage luchtvochtigheid werd waarschijnlijk veroorzaakt door watergebrek in de jonge vruchtbeginsels, ze schrompelden in. Hogere osmotische waarden van de bladeren zouden water onttrekken aan de bloemknoppen. De jongste knoppen vielen het eerst af.

Pochard (1972) heeft bij aubergine vastgesteld, dat er een correlatie optreedt tussen transpiratie en zetting. Uitwisseling van water tussen plant en milieu bepaalt voor een deel de fotosynthese. Bij een bepaalde R.V. sluiten sommige auberginerassen de stomata, andere rassen niet. Deze laatsten gaan door met de assimilatie en de zetting. Dit onderzoek vond plaats in klimaatkamers waar de transpiratie werd gemeten. Bij paprika zou hetzelfde mechanisme van belang kunnen zijn.

Bij andere gewassen (tarwe en rijst) werd door D'Souza (1972) vastgesteld dat de ontvankelijkheid van de stempel korter duurt naarmate de temperatuur hoger en de luchtvochtigheid lager is. Hierbij scheen de invloed van de temperatuur het grootst te zijn. In de publikatie van Proefstation Naaldwijk (1971) wordt een hoge luchtvochtigheid gecombineerd met een hoge temperatuur geadviseerd om een sterke groei en daardoor bloemrui te verkrijgen. Dit lijkt in tegenspraak met de ervaringen van Cochran. De bloemrui wordt echter niet direct door de hoge luchtvochtigheid veroorzaakt maar door de sterke groei. Om de zetting in een later ontwikkelingsstadium te bevorderen, wordt dan ook geadviseerd om alleen de nachttemperatuur te verlagen en niet de luchtvochtigheid.
Van Ravestijn (1973) vond weinig effect van verschillen in relatieve luchtvochtigheid op de stuifmeelkieming. Een hoge R.V. zou een betere kiemsnelheid en hechting van de stuifmeelkorrels op de stempel geven. Onderzoek naar stuifmeelkieming wordt door haar als regel gedaan bij een R.V. van 70 %.

7.6. Stikstof

Enkele onderzoekers kennen een invloed op bloei en zetting toe aan de stikstofbemesting. Auchter en Harley (1924) constateerden een uitstel van de bloei tengevolge van stikstofgebrek, ongeacht de daglengte waaraan de planten werden blootgesteld.
Kraybill (1926) en Ozaki en Hamilton (1958) constateerden een effect van stikstofbemesting op bloemknopval, op het aantal bloemen en op bloem- en vruchtrui.
Cochran (1936) deed onderzoek over het effect van stikstof in een pottenproef waarbij de planten - in rivierzand geteeld - regelmatig voedingsoplossingen kregen toegediend. Veel stikstof gaf in de eerste plaats een donkerder bladkleur, verder een iets hogere plant en een zwaarder plantgewicht. Cochran vond slechts kleine verschillen in aantallen dagen tot knopvorming, tot bloei en tot rijpheid tengevolge van veel of weinig stikstof. Daarentegen was er een duidelijk effect van veel stikstof op het aantal gevormde bloemen en op de vruchtzetting. Zowel bij matige als hoge temperatuur werkte een ruime stikstofvoorziening gunstig.

In een pottenproef met voedingsoplossingen vonden Maynard e.a. (1962, bij 3 stikstofniveau's (100, 200 en 400 ppm N) een invloed op het aantal gevormde bloemen en op de vruchtzetting. Gedurende de eerste groeiperiode had een toename in stikstofniveau een groter aantal bloemen tot gevolg, maar het had geen invloed op het percentage vruchtzetting. In een latere groeiperiode gaf een hoog stikstofniveau niet meer bloemen, maar wel een betere vruchtzetting. Over de gehele periode bezien kwamen Maynard e.a. tot de conclusie dat een hoge stikstofgift geen duidelijk gunstige invloed had op de bloemvorming, wat in tegenspraak is met de ervaringen van Cochran. Wel werd een betrouwbaar verschil in vruchtzetting gevonden: meer vruchten bij meer stikstof. Dit in overeenstemming met de resultaten van Cochran.
Volgens Maynard e.a. is het effect van de stikstoftrappen gerelateerd aan de fysiologische ouderdom van de plant. Ons inziens kan het ook zo zijn dat de fysiologische toestand van de plant meer invloed heeft dan de stikstofgift. Een tamelijk oude, vruchtdragende plant zal makkelijker vrucht zetten dan een jonge, groeikrachtige plant. Een jonge plant neigt meer naar het vegetatieve, een oude plant meer naar het generatieve.
Hamadeh (1967) vergeleek de produktie van paprika's bij 2 stikstoftrappen in proeven in de vollegrond en de invloed van stikstof op de bloemvorming in potproeven onder glas. Een hogere stikstofgift had een positieve invloed op het percentage vruchtzetting en het aantal geoogste vruchten in de veldproeven. In de potproeven had stikstofgebrek geen invloed op de bloemaanleg, maar wel op de snelheid van de bloemontwikkeling. De invloed van stikstofbemesting was afhankelijk van het ontwikkelingsstadium van de plant, zoals ook door anderen reeds werd gevonden.
Stikstofbemesting heeft eveneens effect op de kwaliteit van de gameten, zowel van de vrouwelijke als van de mannelijke. Een gebrek aan stikstof kan, naast gebreken in de koolhydraathuishouding, de oorzaak zijn dat de vrouwelijke gameten aborteren (Howlett, 1936 en Hoffman, 1952); terwijl het aantal zichtbare geaborteerde pollenkorrels vaak hoog is (Hoffman, 1952). Stikstofgebrek heeft echter geen invloed op de pollenkieming, hetgeen is aangetoond door Howlett (1936) en Hamadeh (1967); wel is er een effect van gebrek in de koolhydraathuishouding (Hoffman, 1952).

7.7. Groeistoffen

Wittwer (1954) schrijft: "De embryonale vrucht wordt een centrum voor de synthese en ophoping van "natuurlijke" groeistoffen of hormonen, die voorkomen dat de vrucht vroegtijdig afvalt. Die stoffen mobiliseren de voedselreserves en stellen de vrucht in staat prioriteit te krijgen boven de andere plantdelen. Koolhydraten zijn vaak van kritiek belang bij abscissie. Problemen van bloemrui zijn in andere gewassen vaak met succes verminderd door toediening van groeiregulatoren (o.a. bij tomaat, boon en komkommer)".

Luckwill (1959) en Van Overbeek (1962) kwamen tot de conclusie, dat abscissie mede door de invloed van groeistoffen wordt bepaald.

Hamadeh (1967) nam proeven met gibberellazuur (GA_3), parachloorphenoxyazijnzuur (PCA) en boorzuur. GA_3 werd toegediend in hoeveelheden van 0, 25, 50 en 100 ppm. Het percentage vruchtzetting werd door 50 ppm vervierVoudigd, maar 50 % van de vruchten was misvormd, de planten werden erg hoog, en het vruchtgewicht werd sterk verlaagd. Dit was het geval bij een temperatuur van 21-27°C, bij een temperatuur van 16-21°C was het effect veel minder sterk. Een dergelijk resultaat werd geboekt met PCA. Boorzuur werd op de bloemen gespoten in concentraties van 0, 25, 50 en 100 ppm. Bij een kastemperatuur van 21-27°C gaf 100 ppm ruim een verdubbeling van de vruchtzetting. Boorzuur veroorzaakte geen plantverlenging, geen misvorming en geen kleinere vruchten. Bij een kastemperatuur van 16-21°C was er geen duidelijk resultaat van de bespuiting met boorzuur. Sproeien met de drie chemicaliën verminderde de vorming van een abscissielaag. Na bespuiting met GA_3 en boorzuur bleek bij nader onderzoek dat in de abscissiezone grotere parenchymcellen en een groter percentage oplosbare stoffen te vinden waren. PCA gaf kleinere cellen met een tendens naar verhoging van het ligninegehalte.

Verondersteld wordt dat GA_3 en boorzuur niet direct het voorkomen van de abscissielaag beïnvloeden doch dit indirect doen door een vergroting van de osmotische waarde te bewerkstelligen, wat een toevoer van oplosbare stoffen tot gevolg heeft die opgeslagen worden in grote parenchymcellen. Boorzuur doet dit direct toenemen door verplaatsing van sucrose, terwijl GA_3 door zetmeelhydrolyse aan de verhoging van het totaal aan oplosbare voedingsstoffen werkt.

Rylski (1972b) deed proeven met de groeistoffen Alar, CCC, Ethepton, NAA en GA_3. Behalve CCC gaven genoemde stoffen een vertraging

van de bloei, allen echter op verschillende manieren.

8. Samenvatting en conclusies

Uit de literatuur blijkt dat al sinds lange tijd het probleem van de slechte vruchtzetting bij paprika onderwerp van onderzoek is geweest. Gezien de verscheidenheid van rassen, misschien wel van soorten, die plaatselijk in verschillende klimaten geteeld worden is het soms moeilijk de verkregen gegevens te vergelijken.
Besproken is de morphologie van de plant, en zijn gegevens verzameld over de bouw van de bloem, emasculatie, bestuiving, pollenkieming en bevruchting.
Het is gebleken dat diverse milieufactoren een grote invloed hebben op het welslagen van de teelt en als belangrijkste factor geldt wel de temperatuur, zowel de bodemtemperatuur als de temperatuur van de lucht. De gunstige bodemtemperatuur voor paprika blijkt bij 17-24°C te liggen. In dit geval krijgt men in goede combinatie met de temperatuur van de lucht de meest gunstige verhouding top: wortel. Lage ($<$ 10°C) zowel als hoge ($>$ 30°C) bodemtemperatuur veroorzaken stagnatie in de groei.
De luchttemperatuur wordt gehanteerd om de groei of de bloei te laten prevaleren. Een hoge temperatuur (tot een zekere grens) is bevordelijk voor de vegetatieve groei vooral in het jonge plant stadium. Ook de aanleg van een groot aantal bloemen wordt begunstigd door een hoge temperatuur (21-27°C). Het blijkt echter dat deze bloemen grotendeels afvallen aangezien ze vaak onvolwaardige gameten bezitten en een bevruchting mislukt. Over de processen die hiermee samengaan bestaan enkele opvattingen, waarvan de meest recente zegt dat er een koolhydraten deficientie optreedt en een gebrek aan oplosbare voedingsstoffen in de bloem met als gevolg de vorming van een abscissielaag in de bloemsteel.
Om een goede bloemvorming te stimuleren wordt de nachttemperatuur omlaag gebracht tot ± 16°C. De resultaten van deze verlaging zijn frappant aangezien de vruchtzetting meestal snel verbetert.
De bloei en vruchtzetting verlopen cyclisch.
Hoewel de paprika daglengte neutraal is heeft een dag van 12 uren of iets korter, een gunstige invloed op het in bloei komen van de plant. Dit in sterke samenhang met de lichtintensiteit i.v.m. de fotosynthese.

Te lage luchtvochtigheid wordt ook genoemd als een der oorzaken van bloem en vruchtabortie.
Een goede vochtigheidstoestand van de bodem is een vereiste voor optimale bloei en zetting.
Enkele auteurs hebben een gunstige invloed geconstateerd van een ruime stikstofbemesting op bloei en vruchtzetting.
Vruchtzetting kan door bepaalde groeistofbespuitingen gunstig beïnvloed worden. Boorzuur werkt positief, andere gebruikte stoffen veroorzaakt misvormingen.
Afwijkingen in de bloem zoals variatie in de stijllengte kan veroorzaakt worden door hoge temperatuur en luchtvochtigheid. Dit verschijnsel lijkt ongunstig voor de zelfbestuiving.
Het slagingspercentage van kruisingen is betrekkelijk laag. De combinatiegeschiktheid van de kruisingsouders speelt een rol; de invloed van een incompatibiliteit is nog niet duidelijk. De huidige rassen zijn zelfcompatibel, meerdere malen bestuiven met gemengd pollen geeft wel vaak betere zaadzetting.

9. Aanbevelingen voor onderzoek

Hoewel elders reeds veel onderzoek is verricht, is het effect van een aantal factoren op bloei en zetting bepaald nog niet duidelijk. De nog betrekkelijk jonge teelt hier te lande behoeft verbeteringen. Aan verbetering van de teeltmethoden wordt gewerkt in Naaldwijk, de aanpassing van de te gebruiken rassen aan de in ons land geldende milieuomstandigheden is een taak voor IVT en de veredelingsbedrijven.

Deze beide gebieden van onderzoek zijn niet als geheel apart te beschouwen en samenwerking is dan ook gewenst.

De temperatuur heeft blijkbaar een grote invloed op de bloei en de vruchtzetting. In grote lijnen wordt er in de praktijk echter al toegepast wat uit dit onderzoek dienaangaande naar voren komt. Dat neemt niet weg dat een verder onderzoek naar het juiste tijdstip van de verlaging van de nachttemperatuur, de grootte van deze verlaging en de duur daarvan van belang kan zijn.

Een juiste vochtvoorziening is gebleken van belang te zijn. Er zijn echter geen aanwijzingen voor dat daaraan iets ontbreekt.

Een juiste stikstofvoorziening zal als regel bij de teelten onder glas wel aanwezig zijn. Hierover wordt trouwens onderzoek verricht op het Proefstation te Naaldwijk.

De invloed van de luchtvochtigheid dient een punt van nader onderzoek te zijn. Er zijn enkele waarnemingen bekend, maar uitgebreide proeven op dit terrein zijn voor zover ons bekend niet gepubliceerd.

Ook de relatie tussen R.V.en fotosynthese-activiteit dient nader onderzocht.

Daar beinvloeding van de daglengte en de lichtintensiteit in de praktijk erg bezwaarlijk is, zal het nuttig zijn om te onderzoeken of er rasverschillen dienaangaande aanwezig zijn, en zo ja, hoe die via veredeling zijn te benutten. Een eerste stap in die richting is trouwens al gezet door het IVT.

Het toepassen van groeistoffen kan voor een goede zetting bij de produktieteelt gunstige perspektieven openen mits het middel op eenvoudige en snelle manier is toe te dienen. Uit de literatuur blijkt dat boorzuur het gunstigst werkt. Er zou kunnen worden nagegaan of nog niet in dit verslag genoemde groeistoffen een goed resultaat geven wat de vruchtzetting en de vruchtkwaliteit betreft.

Een ander punt van groot belang is de kwaliteit van de bloem. De lengte of dikte van de bloemsteel wordt daarbij als criterium genomen. Nader onderzoek naar de verschillen hierin lijkt gewenst en ook naar het ontstaan van de verschillen. Als de hoedanigheid van de bloemsteel inderdaad

afhankelijk is van het meer of minder aanwezig zijn van assimilaten, zou de toediening van extra CO_2 een gunstig effekt moeten hebben. Van Uffelen zegt te kunnen voorspellen welke bloemknoppen een grote kans van zetting hebben. Onze eigen ervaringen wijzen in dezelfde richting.
De oorzaken die Van Ravestijn en Hamadeh noemen voor bloem- en vruchtabortie zouden nader kunnen worden onderzocht. Als het inderdaad bepaald wordt door de toevoer van koolhydraten naar de bloemsteel, zou er misschien - naast verlaging van de nachttemparatuur - een andere oplossing voor kunnen worden gevonden.
Het lijkt van belang ook het bloembiologisch-onderzoek in te schakelen om de invloed van een aantal milieufactoren op de uitwendige bloemkenmerken en de kwaliteit van de bloem na te gaan.
Onderzoek is gewenst naar de oorzaken en gevolgen van de verschillen in stijllengte van de bloem. De oorzaken kunnen volgens Cochran en Hamadeh gezocht worden in temperatuur en luchtvochtigheid. Daarnaast zal moeten worden vastgesteld of langstijlige bloemen inderdaad zo ongunstig zijn voor een goede vruchtzetting. Het binnen- en buitenlandse rassensortiment zou getoetst moeten worden op gevoeligheid voor langstijligheid.
Hierbij aansluitend lijkt het raadzaam onderzoek te doen naar de pollen voorziening en pollenkwaliteit, zomede als naar de kwaliteit van de eicellen.

Literatuur

ARTUYGINA, Z.D., 1958. The effect of daylength on the growth and yieldcapacity of sweet pepper. Rep. Agric. Sci. 8: 130-40 (russisch).

AUCHTER, E.C. en C.P. HARLEY, 1924. Effects of various lengths of day on development and chemical composition of some horticultural plants. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 21: 199-214.

BASHIR, C.M., 1952. Some pollination studies in chillies. Agric. Pakistan 3: 125-128.

BERÉNYI, M., 1970. Effect of irrigation on flowering and fruit set of red pepper. Acta agron. hung. 19: 398.

BERÉNYI, M., 1971. Some results of the studies on red pepper fruit set. Bull. of the Veg. Crops Res. Inst. Keckskemet 6: 94-95.

BETLACH, J., 1966. Some results of hybridization in sweet pepper. Bull. Vyzk. Ust. zelin. Olomouc 10: 13-21.

BETLACH, J. en F. NOVAK, 1971. Studies in artificial hybridization in sweet garden pepper. Zahradnictvi (Praha) 2-3: 97-106.

BOYSEN-JENSEN, P., 1936. Growth hormones in plants. McCraw-Hill Co. N. York pp. 268.

COCHRAN, H.L., 1932. Factors affecting flowering and fruit setting in the pepper. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 29: 434.

COCHRAN, H.L., 1934. Abnormalities in the flower and fruit of Capsicum frutescens. Journ. Agric. Res. 48.8: 737.

COCHRAN, H.L., 1935. Morphology of an internal type of abnormality in the fruit of the pepper. Bot. Gaz. 97: 408-415 illus.

COCHRAN, H.L., 1936. Some factors influencing growth and fruit setting in the pepper. Memoir 190 of the Cornell Univ. Agric. Exp. Sta.

COCHRAN, H.L., 1938. A morphological Study of flower and seed development in pepper. Journ. of Agric. Res. 56 no.6: 395-419.

COCHRAN, H.L., 1942. Influence of photoperiod on the time of flower primordia differentiation in Perfection pimiento (Caps. frutescens). Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 40: 493-497.

COCHRAN, H.L., 1970. Pollentube growth through the style of pimiento pepper. Hort. Science 5: 50.

DORSMAN, C., e.a., 1972. Veredeling met de Franse slag (verslag van een studiereis naar Montfavet). Rapport 93. Inst. v.d. Veredeling van Tuinbouwgewassen.

COCHRAN, H.L. en A.H. DEMPSEY, 1966. Stigma structure and period of receptivity in pimientos. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 88: 454-457.

DARLINGTON, C.D. en A.P. WYLIE, 1955. Chromosome Atlas of Flowering Plants.

DASKALOFF, S., 1971. Two new male sterile mutants of pepper (C.annuum). Comptes Rendus de l'Academie des Science Agric. en Bulgarie.

DASKALOV, H. en D. POPOVA, 1962. Studies on flowering biology and pollination of red pepper C. annuum L. News Central Sci. Res. Inst. Pl. Industr. Sofia 13: 5-18.

DELI, J. en H. TIESSEN, 1966. Interaction of temperature and light intensity on flowering of Calwonder pepper. Proc. XVIIth Intern. Congres, Vol. 1: 187.

DEMPSEY, A.H., 1966. Effect of storage and stage of flower development on viability of pepper pollen. Hort. Sci. 1: 56-57.

DESHPANDE, R.B., 1933. Studies in India chillies. The inheritance of some characters in Caps. annuum. Indian Journ. Agric. Sci. 3: 219-300.

DORLAND, R.E. en F.W. WENT, 1947. Plantgrowth under controlled conditions. Amer. Journ. Bot. 34: 393-401.

DRINKARD, A.W., 1915. Some effects of pruning, root pruning and stripping on the formation of fruit buds on dwarf apple trees. Va. Agr. Expt. Stat. Tech. Bull. 5.

D'SOUZA, L., 1972. A comparative study of the size and receptivity of the stigma in wheat, rye, Triticale and Secalotricum. Zeitschr. f. Pflanzenz. 68,1: 73-82.

ENGELBRECHT, L. en K. MOTHES, 1961. The effect of kinetin on the development of roots, plant and cell physiol. 2: 271-276.

ERDEI, J. en E. OBERMAYER, 1963. Flowering biological observations in red pepper. Records of Hung. Agric. Expt. Sta. (1962) 3: 131.

ERWIN, A.T., 1931. Anthesis and pollination in Capsicum. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 27: 309-310.

ERWIN, A.T., 1932. The peppers. IOWA Agr. Expt. Sta. Bull. 293:120-152.

FERRARI, J.P. en G. AILLAUD, 1971. Bibliographie du genre Capsicum. Journ. d'Agric. Tropicale et de Bot. Appliquée 18(11):385-479.

FRANCESCHATTI, U., 1972. Mondelinge mededeling Eucarpia congres Turijn.

GHISLENI, P.L., 1962. La sperimentazione sul peperone in Italia negli ultimi anni. Atti Convegno intern. Su. la coltura del peperone.

GIKALO, G.S. en L.I. STUDENCOVA, 1967. The technique of producing hybrid pepper seed. Breeding and seedgrowing 1 p.56 (russisch).

GOURLEY, J.H., 1915. Studies in fruitbud formation. N.H. Agr. Exp. Res. Sta. Tech. Bull. 9.

GURJAR, A.M., 1920. Carbon-nitrogen ratio in relation to plant metabolism. Science 51: 351-352.

GUSTAFSON, F.G., 1950. The role of hormones in fruit development. Am. Nat. 84: 151-159.

HAMADEH, G.A., 1967. The effect of environment, nitrogen nutrition and flower sprays on the fruiting of sweet peppers. Diss. Abstr. Sect. B.: 1507.

HEINICKE, A.J., 1917. Factors influencing the abscission of flowers and partially developed fruits of apple. Cornell Agr. Exp. Sta. Bull. 343.

HEMPHILL, D.D., 1949. The importance of time of application of "Hormone" spray to improve greenhouse tomato yields. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 54: 261-264.

HIROSE, T., 1957. Studies on the pollination of red pepper I. Rep. Saikyo Univ. Agric. no. 9: 5-12.

HIROSE, T., 1959. Studies on the pollination of red pepper II. Sci. Rep. Kyoto Univ. Agric. no.11: 31-37 (Jap.).

HOFFMAN, J.C., 1952. The effect of carbohydrate and nitrogen deficiency upon growth, flowering, fruitsetting and development of the male and female gametophytes of musk melon (C. melo); pepper (Capsicum frutescens) and Lima bean (P. lunatus L.). Ph. D. thesis Ohio State University.

HOWLETT, F.S., 1936. The effect of carbohydrate and nitrogen deficiency upon microsporogenesis and the development of the male gametophyte in the tomato. Ann. Bot. 50: 767-803.

HRISTOV, S. en S. GENČEV, 1965. A study of some problems related to capsicum flower biology in relation to the manifestation of heterosis and seed production through hybridization. Grad. lozar. Nauka 2: 605-615.

IIZUKA, M., 1955. Studies on the fertility of artificially induced polyploid plants II. The duration of potency in Caps. annuum. Jap. Journ. Breeding 4: 229-232 (Jap.).

IL'ENKO, T.S., 1969. Effect of pistil growth and duration of pollen storage on fruit set in intervarietal crosses of sweet pepper. Referativnyj Žurnal 10.55.413.

KATO, T. en M. TANAKA, 1971. Studies on the fruit setting and development of sweet pepper. Journ. Jap. Soc. Hort. Sci. 4: 359-366.

KISS, A., 1970. Studies on pollen viability in the pepper variety collection at Tapioszele. Agrobotanika 12: 53-60.

KRAUS, E.J. en H.R. KRAYBILL, 1918. Vegetation and reproduction with special references to the tomato. Ore. Agr. Exp. Sta. Bull. 149.

LEOPOLD, A.C., 1962. Introductory remarks. Proc. Plant. Sci. Symp. Campbell Soup Co.1-3.

LOOMIS, W.E., 1962. Discussion. Proc. Plant. Sci. Symp. Campbell Soup Co. 57-58.

LUCKWILL, L.C., 1959. Factors controlling the growth and forms of fruit J. Linn. Soc. London (Bot.) 56(366): 294-302.

MARKUS, F., 1969. Correlation between the age and fertilization of red pepper pistil. Acta Agr. Acad. Sci. Hung. 18: 155-164.

MARKUS, F., 1971. Evaluation of productivity of red pepper variety crossing combinations in the years 1964-1969. Bull. Veg. Crops. Res. Inst. Kecskemet. 6: 80-81.

MARTIN, J.H., A.T. ERWIN en C.C. LOUNSBERRY, 1932. Nectaries of Capsicum. Journal of Science, IOWA State College 6 pp. 277-285.

MARTIN, J.A. en J.H. Crawford, 1951. Several types of sterility in Capsicum frutescens. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 57: 335-338.

MATTEI, F., 1971. Mondelinge mededeling Eucarpia congres over paprika, Turijn.

MAYNARD, D.N., W.H. LACKMAN, R.M. CHECK en H.F. VERNELL, 1962. The influence of nitrogen levels on flowering and fruitset of peppers. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 81: 385-389.

MOLNOVA, E., 1963. Studies of embryosac formation, pollination and fertilization in Capsicum annuum L. News Inst. Plant. Industr. Sofya 17: 49-56 (Bulgaars).

MORGAN, D.T. en R.D. RAPPLEYE, 1949. Polyembryony in Capsicum frutescens. Am. J. Bot. 36: 800.

MOSTOVOJ, K., 1941. Constitutional sterility in paprika. Sbornik České Acad. Zeméd. 16: 308-16.

MURNEEK, A.E., 1926. Reproduction and metabolic efficiency in the tomato. Mo. Agr. Exp. Sta. Sci. U.S. 33: 303-312.

MURTHEY, M.S.R. en B.S. MURTHEY, 1962. Natural cross pollination in Chilli. Andhra Agric. J. 9: 161-65.

NAGARATHNAM, A.K., 1963. Studies on fruit setting in chillies. Madras Agric. J., 50: 138-139.

NIGHTENGALE, G.T., 1937. The nitrogen nutrition of green plants. Bot. Rev. 3: 85-174.

NITSCH, J.P., 1953. The physiology of fruit growth. Ann. Rev. Plant Physiol. 4: 199-236.

NITSCH, J.P., 1954. Phytohormones et biologie fruitière III. L'Emploi des auxine dans la pratique agricole Fruits 9: 157-162.

NITSCH, J.P., 1962. Basic physiological progresses affecting fruit development. Proc. Plant. Sci. Campbell Soup Co. 5-23.

NOVAK, F., 1971. Cytoplasmic male sterility in sweet pepper (C. annuum)II. Zeitschrift für Pflanzenzüchtung 65-3: 221-232.

NOVAK, F. en J. BETLACH, 1967. Determining pollen viability by means of tetrasolium salts. Bull. vyzk. Ustav. zelin. Olomouc, 11: 55-65.

NOVAK, F. en J. BETLACH, 1971. Notes on the systematics and nomenclature of the genus Capsicum L. Genetika a Šlechtěni 7:2 141-150.

NOVAK, F., J. BETLACH en J. DUBROVSKY, 1971. Cytoplasmic sterility in sweet pepper (C. annuum L.). Zeitschrift für Pflanzenzüchtung 65: 129-140.

ODLAND, M.L. en A.M. PORTER, 1941. A study of natural crossing in peppers (C. frutescens). Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 38: 585-588.

OHTA. Y., 1968. Effect of virus inoculation and thermoshock treatment on cytoplasmic male sterility in Capsicum. Rep. Kihara Inst. Biol. Res. no.20: 63-67.

OVERBEEK, J. VAN, 1962. Endogenous regulators of fruit growth. Proc. Plant Science Symp. 1962. Campbell Soup Co. 37-50.

OZAKI, C.T. en M.G. HAMILTON, 1954. Bronzing and yield of peppers as influenced by varying levels of nitrogen, phosphorus and potassium fertilization. Proc. Soil Sci. Soc. Fla. 14: 185-189.

PETERSON, P.A., 1958. Cytoplasmically inherited male sterility in Capsicum. Am. Nat. 92 no.863: 111-19.

POCHARD, E., 1972. Recherches sur l'Aubergine. Rapport d'activité 1971-1972 St. d'amél. des plantes maraichères p.19.

POPOVA, D., 1965. Using heterosis methods in raising sweet pepper(C.annuum) in Bulgaria. Rostlinna Vyroba 11: 204-212.

POPOVA, D., 1959. The duration of pollen viability and stigma receptivity in red pepper. News Inst. Plant Industr. Sofya 8: 215-227 (Bulgaars).

POPOVA, D. en L. MIHAILOV, 1972. Studies on some factors affecting heterosis in F_1 hybrids of pepper. Eucarpia-Meeting on genetics and breeding on Capsicum. Turijn 218-228.

PROEFSTATION NAALDWIJK, 1971. Paprikateelt onder glas. Informatiereeks no.5.

QUAGLIOTTI, L., 1969. Notizie sulla biologia del genere Capsicum.

QUAGLIOTTI, L., 1970. Osservazioni biometriche sul fiore di peperone Capsicum annuum L. Il coltivatore e giornale vinicole Italiano 1: 1970.

RAVESTIJN, W. VAN, 1973. Mondelinge mededeling.

RUSENOVA-KONDAREVA, 1963. The effect of daylength on the development and yield of sweet pepper varieties. News Inst. Plant Industr. Sofia, 18: 5-16.

RYLSKI, I., 1972a. Effect of the early environment on flowering in pepper. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 97,5: 648-51.

RYLSKI, I., 1972b. Regulation of flowering in sweet pepper by external application of several plant growth regulators. The Israel J. of Agr. 22,1: 31-40.

RYLSKI, I. en A.H. HALEVY, 1972. Factors controlling the readiness to flower of buds along the main axis of pepper (C. annuum L.). The Volcani Inst. of Agric. Res. Bet.

SMALL, J.K., 1913. Flora of the south eastern United States. Ed 2 1934 pp.

SMITH, P.G. en C.B. HEISER, 1957. Taxonomy of Capsicum Sinense Jacq. and the geographic distribution of the cultivated Capsicum species. Bull. Torrey Bot. Cl. 84: 413-420.

SMITH, P.G. en C.B. HEISER 1957. Breeding behaviour of cultivated peppers. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 70: 286-290.

STUDENCOVA, L.J., 1964. The reaction of pepper and eggplant varieties to change in daylength. Hort. Abstr. 35: 5850.

UGARČINSKI, S., 1964. Effect of irrigation water temperature on the growth and fruiting of capsicums. Grad. lozar. Nauka, 1-2: 85-99.

UFFELEN, L.G. VAN, 1973. Groei en zetting bij paprika. Groenten en Fruit, 28 febr.'73: 1531.

VASIL, I.K., 1964. Studies on pollen germination of certain Solanaceae. Bull. Torrey Bot. Club. 1964 vol. 91: 370-377.

WELLS, O.S., 1967. The effect of night temperature on fruit set of the pepper. Diss. Abstr. Sect. B. 27: 4026.

WENT, F.W., en K.V. THIMMAN, 1937. Phytohormones. MacMillan and Co. N. York 294 p.

WITTWER, S.H., 1954. Control of flowering and fruit setting by plant regulators. Ford-Plant Regulators in Agriculture: 62-80.