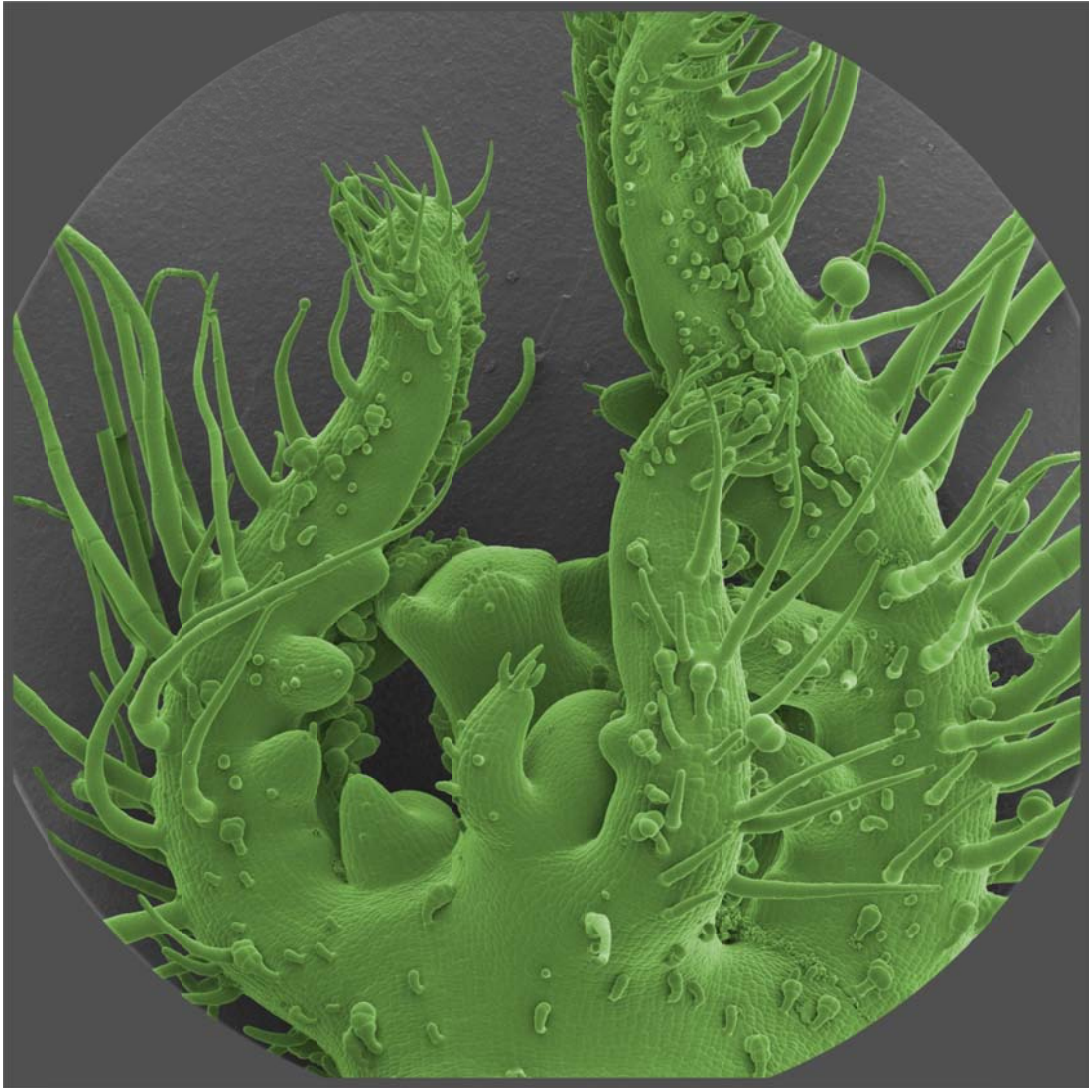


Trosontwikkeling bij tomaat



Steven P.C. Groot
Plant Research International,
Wageningen University and Research centre
Postbus 619, 6700AP, Wageningen

Eindrapportage van onderzoek uitgevoerd in opdracht van
Productschap Tuinbouw - PT project 14120

23 juli 2011

Inhoud

Samenvatting.....	2
Inleiding	4
Fase 1	5
A - Literatuurstudie.....	5
B - Opzetten van een methode om de trosontwikkeling bij tomaat te kwantificeren	5
C - Kan het plantmateriaal gefixeerd worden?	10
D - Maken van elektronenmicroscopie-beelden ten behoeve van de training	11
E - Protocol voor het bepalen van het ontwikkelingsstadium van een jonge tomatenplant (versie mei 2011)	13
F – Conclusies fase 1	14
Fase 2	15
G – Trosontwikkeling bij twee rassen	15
Fase 3	17
H - Overdracht naar de praktijk	17
Bijlage 1 - Literatuurstudie	18

Steven P.C. Groot
Plant Research International
Wageningen University and Research centre

Samenvatting

In opdracht van het Productschap Tuinbouw hebben onderzoekers van Plant Research International (onderdeel van Wageningen UR) een methode ontwikkeld om de trossaanleg bij jonge tomatenplanten eenduidig te meten. Dit onderzoek is uitgevoerd op verzoek van de plantenkwekers die behoefte hebben aan zo'n methode om de effecten van het kasklimaat op de trosvorming te kwantificeren. Bij de methode worden de planten van het toppen tot een paar weken daarna, onder de stereomicroscop bekeken. Het aantal ontwikkelende bladeren en het stadium van de trosontwikkeling wordt genoteerd. Voor dat laatste zijn zes stadia van de bloemontwikkeling gedefinieerd. Met behulp van deze methode kunnen de plantenkwekers nauwkeurig bepalen wanneer in de groeipunt de omslag van vegetatieve naar generatieve groei plaats vindt. Juist in de dagen daarvoor zal de jonge plant gevoelig zijn voor omgevingsfactoren die de omslag beïnvloeden. Dit geeft de plantenkwekers de mogelijkheid om gericht experimenten uit te voeren om de plantontwikkeling zoveel als mogelijk te sturen in de richting van de wens van hun klanten, de tomatentelers. Uit het onderzoek is ook naar voren gekomen dat inductie van de trosontwikkeling eerder plaats vindt dan in het algemeen gedacht en dat er duidelijke effecten zijn van het klimaat.

Achtergrond

Voor de tomatenteler is het wenselijk dat de tomatenplanten snel de eerste trossen vormen en dat die goed ontwikkeld zijn. In de praktijk blijkt hierin variatie te bestaan en het is de ervaring van de plantkwekers dat naast rasverschillen ook omgevingsfactoren, zoals de hoeveelheid licht, van invloed zijn op het aantal bladeren dat wordt afgesplitst voor de eerste tros. Plantenkwekers willen hierbij graag kunnen sturen om zo een plant af te kunnen leveren die zoveel mogelijk in overeenstemming is met de wens van hun klant. Als zij daar de goede instrumenten voor hebben biedt dat hun de mogelijkheid om zich te onderscheiden. Ondanks dat er wel waarnemingen bestaan over effecten van wisselingen in omgevingsfactoren, is het beeld nog onvoldoende helder. Een van de redenen is dat het niet duidelijk is wanneer de jonge tomatenplant gevoelig is voor veranderingen in de omgevingsfactoren die het overgaan van de vegetatieve naar de generatieve fase beïnvloeden.

Sturing van de plantopbouw

Om te kunnen sturen is er meer kennis nodig, en een methode en vaardigheid om de bladafsplitsing en de trosvorming kwantitatief te kunnen meten. Allereerst is het van belang te weten op welk momenten het groeipunt omschakelt van vegetatief naar generatief en de eerste tros wordt aangelegd. Dit tijdstip wordt beïnvloed door de opkweekcondities. Alleen in de dagen daarvoor zal sturing effect hebben, terwijl de dagen erna van invloed zijn op de verdere ontwikkeling van de eerste tros en de inductie van de tweede tros. Naast het bepalen van het omslagpunt is het ook van belang de ontwikkeling van de trossen te volgen, zodat achteraf een bepaalde trosopbouw mogelijk gerelateerd kan worden aan specifieke klimaatcondities tijdens de inductie en ontwikkeling van die eerste of tweede tros. De meetmethode moet ook kwantitatief zijn om significante effecten van variatie in behandelingen aan te kunnen tonen. Ten derde is het van belang om inzicht te krijgen in ras-effecten. Uiteindelijk doel is dat de plantenkwekers zelf tijdens de teelt kunnen bepalen wanneer voor een specifiek ras (of eventueel zaadpartij) de gevoelige momenten zijn en hoe ze dan kunnen sturen. Dit laatste vereist een training in het beoordelen van jonge planten tijdens de opkweek.

Methode om de plantontwikkeling te meten

Bij de methode die door Plant Research International is ontwikkeld worden op regelmatige tijdstippen na het toppen tien of meer tomatenplanten geoogst en uit elkaar genomen. De bladeren die met het blote oog goed zichtbaar zijn worden een voor een afgesneden en op een rij gelegd. Daarna wordt het groeipunt onder een stereo-microscoop gelegd en indien nodig worden nog meer ontwikkelende bladeren weggesneden om het groeipunt zichtbaar te maken. Getrainde ogen kunnen een onderscheid maken tussen een groeipunt die bladeren afsplitst en die bloemen afsplitst. Om de ontwikkeling van de bloemtros te volgen zijn de jongste bloemstadië gedefinieerd met nummeringssysteem. De deelnemende plantenkwekers hebben twee maal een praktijk training gehad. Bij de training werd gebruik gemaakt van foto's die gemaakt waren met de scanning elektronen microscoop van Wageningen UR, om de ontwikkelingsstadië goed te kunnen zien.

Sympodiale groei

Bij tomaat wordt het volgen van de ontwikkeling gecompliceerd door de zogenaamde sympodiale groei. Kenmerkend hiervoor is dat het scheutmeristeem na de overgang van vegetatief naar generatief alleen nog maar bloemen afsplitst. De tomatenplant groeit verder door in de oksel van het laatst gevormde blad een nieuwe scheut te vormen. Die nieuwe scheut maakt meestal drie bladeren, waarna die weer generatief wordt en overgaat in vorming van een volgende tros met bloemen. De combinatie van die bladeren en bloemtros wordt een sympodiale eenheid genoemd. In de oksel van het laatste blad ontstaat weer de volgende sympodiale eenheid en zo kan het type tomatenplant dat in Nederland wordt geteeld continu doorgroeien. Herkenning van die sympodiale groei is belangrijk voor het analyseren van de ontwikkeling van het groeipunt in de jonge tomatenplant.

Verrassend snelle omslag van vegetatief naar generatief

Bij het toepassen van de methode in de praktijk blijkt dat de vorming van de eerste bloem, de indicatie voor omslag van vegetatief naar generatief, soms al na ongeveer een week na het toppen kan beginnen en een week later al de tweede tros aangelegd kan worden. Voor de meeste betrokkenen was dit verrassend snel. De plantenkwekers zijn zo enthousiast over de mogelijkheid om de plantontwikkeling nu al in een vroeg stadium te kunnen volgen en meten, dat een vervolgproject is aangevraagd bij het PT. In dat inmiddels gestarte project wordt de plantontwikkeling van twee rassen gedurende de vier seizoenen gevolgd.

Inleiding

Voor de tomatenteler is het gewenst dat de tomatenplanten snel de eerste trossen vormen en dat die goed ontwikkeld zijn. In de praktijk blijkt hierin variatie te bestaan en het is de ervaring van de plantkwekers dat omgevingsfactoren zoals de hoeveelheid licht en rasverschillen van invloed zijn op zowel het aantal bladeren dat wordt afgesplitst voor de eerste tros, als op het aantal bladeren tussen opeenvolgende trossen. Ondanks dat er wel ervaringen bestaan over effecten van wisselingen in omgevingsfactoren, ontbreekt het aan een goed inzicht om ook te kunnen sturen. Regelmatig komt het voor dat bijvoorbeeld na de eerste tros er meer dan drie bladeren worden afgesplitst alvorens de tweede tros wordt gevormd. Een van de factoren die mogelijk ook een rol speelt is de huidige praktijk om te telen met twee scheuten en op een onderstam.

Vanuit de telers wordt aan de plantenkwekers gevraagd om meer te sturen op snellere trosvorming. Om te kunnen sturen is er meer kennis nodig en een methode en vaardigheid om trosvorming kwantitatief te kunnen scoren. Allereerst is het van belang te weten op welk momenten het groeipunt omschakelt van vegetatief naar generatief voor de vorming van de eerste en tweede tros. Dat en vooral de periode kort daarvoor is het moment waarin sturing plaats kan vinden. Daarna is het van belang om uit te zoeken wat dan het effect is van omgevingsfactoren waarmee gestuurd kan worden. Ten derde is het van belang om inzicht te krijgen in ras-effecten. Uiteindelijk doel is dat de plantenkwekers zelf tijdens de teelt kunnen bepalen wanneer voor een specifiek ras (of eventueel zaadpartij) de gevoelige momenten zijn en hoe ze dan kunnen sturen. Dit laatste vereist een training in het beoordelen van jonge planten tijdens de opkweek.

Het onderzoek is in drie fasen aangepakt.

Fase 1. Doelen: A - De beschikbare literatuur over trosontwikkeling en omgevingsfactoren op een rij te zetten. B - Een methode op te zetten om de faseovergang van vegetatief naar generatief tijdens de opkweek te volgen en te kwantificeren. Het onderzoek beperkt zich tot eerste en tweede tros aan beide scheuten van getopte jonge tomatenplanten.

Fase 2. Doel: Het volgen van de ontwikkeling van de eerste en tweede tros bij twee rassen onder twee lichtomstandigheden. Dit zal inzicht geven naar de toepasbaarheid van de in fase 1 ontwikkelde methode van kwantificeren.

Fase 3. Doel: Methode implementeren bij de plantenkwekers via training en een ringtoets. Plantenkwekers krijgen een training in het herkennen van de stadia.

De verwachte resultaten waren:

Fase 1:

- Overzicht van reeds beschikbare kennis.
- Methode om de trosontwikkeling kwantitatief te volgen.
- Fotomateriaal ter ondersteuning van herkenning stadia in de trosontwikkeling.

Fase 2:

- Kennis over de toepasbaarheid van de methode voor trosontwikkeling te kwantificeren.
- Inzicht in potentiële effecten van twee lichtregimes op twee rassen.

Fase 3:

- Hands-on training van onderzoekers van de deelnemende plantenkwekers.
- Kennis over de variatie tussen plantenkwekers in trosontwikkeling bij één ras.
- Inzicht bij plantenkwekers hoe zij zelf de effecten van omgevingsfactoren kunnen onderzoeken om daarmee de trosontwikkeling maximaal te kunnen sturen.

Fase 1

A - Literatuurstudie

Een literatuurstudie is uitgevoerd en in een aparte rapportage naar de deelnemende bedrijven gestuurd (zie bijlage 1). In die studie wordt beschreven hoe bij tomaat na afsplitsing van een aantal bladeren het scheutmeristeem overgaat van de vegetatieve fase (afsplitsing bladeren) naar de generatieve fase (afsplitsing bloemen). In de oksel van het laatst gevormde blad groeit de okselknop uit als nieuw vegetatief meristeem om na meestel drie bladeren over te gaan in een generatief meristeem. Dit generatief meristeem vormt de volgende sympodiale eenheid, bestaande uit een scheut met drie ontwikkelende bladeren eindigend in een bloemtros.

B - Opzetten van een methode om de trosontwikkeling bij tomaat te kwantificeren

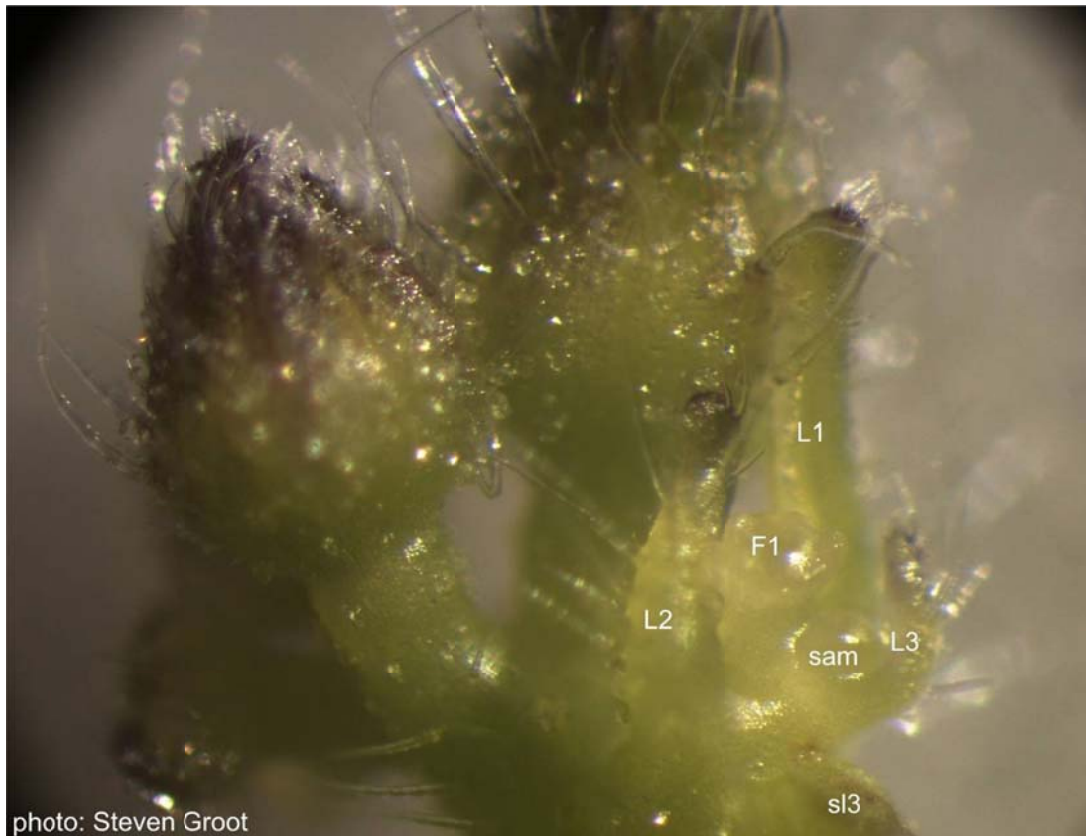


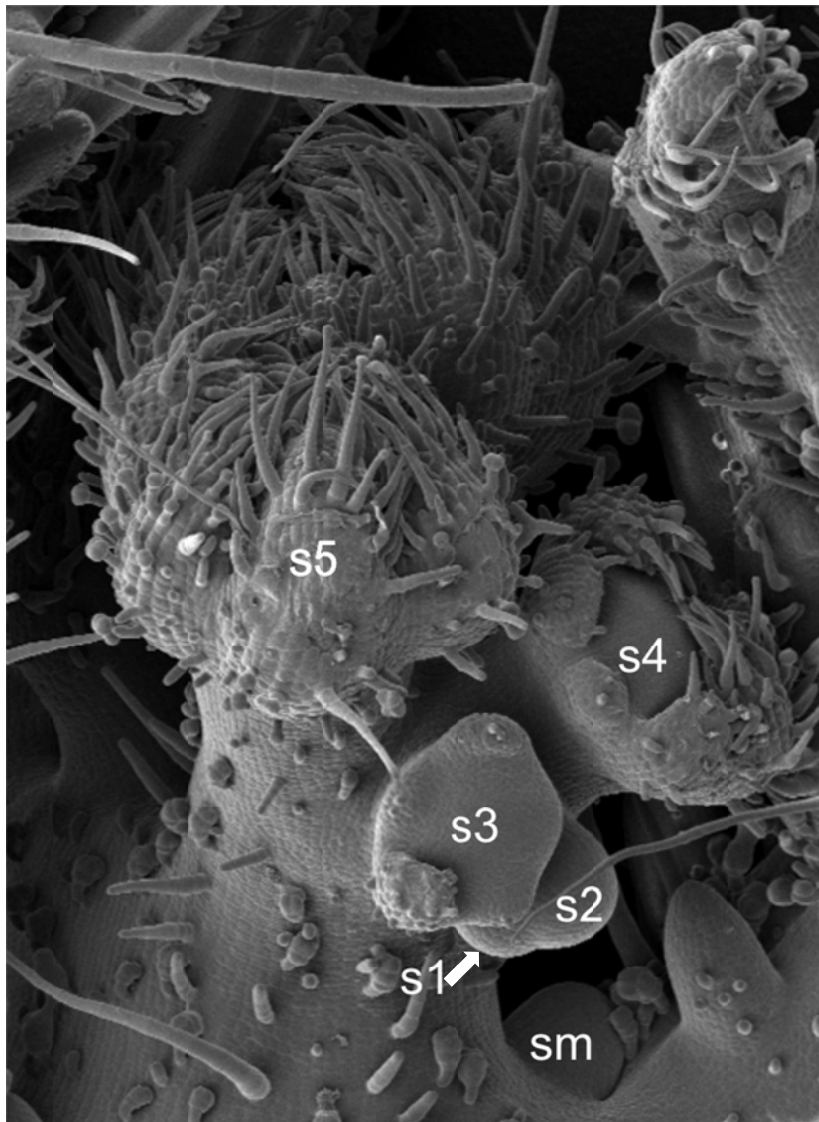
photo: Steven Groot

Figuur 1. Ontwikkelende bloemtros van tomaat (links en midden op de foto) en rechtsonder de nieuwe sympodiale eenheid die gevormd wordt in de oksel van het laatste blad voor de bloemtros werd afgesplitst. De sympodiale eenheid eindigt in een bloemwijze meristeem, waarvan op de foto de aanleg van de eerste bloem (F1) al zichtbaar is. Een volgende sympodiale eenheid zal gevormd worden uit het meristeem (sam) in de laatst gevormde blad in de sympodiale eenheid. Sl3 = litteken van het laatst gevormde blad voor de vorming van de grote bloemknoppen links op de foto, L1 = eerste blad van de jongste sympodiale eenheid, L2 = tweede blad, L3 derde blad, F1 eerste ontwikkelende bloemknop (stadium 3) in de jongste sympodiale eenheid, sam = het vegetatieve apicale scheut meristeem dat de volgende sympodiale eenheid zal vormen.

Aan een eerste serie planten opgekweekt door Plantenkwekerij Beekenkamp, zijn waarnemingen gedaan aan de ontwikkeling van de scheut. Hiervan zijn met een lichtmicroscop een foto gemaakt (Figuur 1). In de jonge planten waren duidelijk de bloemknoppen en de ontwikkeling van de volgende sympodiale eenheid zichtbaar.

Tabel 1 Stadia in de bloemontwikkeling van tomaat

Stadium 1 (s1) – Bloemwijze meristeem te onderscheiden
Stadium 2 (s2) – De bloem-knopmeristeem onderscheidt zich van het bloeiwijze
Stadium 3 (s3) – Kelkblad-primordia zichtbaar
Stadium 4 (s4) – Kelkblad-primordia raken elkaar net
Stadium 5 (s5) – Kelkblad-primordia bedekken het bloemmeristeem volledig



Figuur 2. Bloemontwikkelingsstadia bij tomaat, s1 t/m s5 (zie tekst voor verklaring en een scheut meristeem (sm) in de oksel van een blad. Voor verklaring van de nummering van de bloemstadia wordt verwezen naar tabel 1.

Om de stadia van bloemontwikkeling en het effect van omgevingsfactoren te kunnen vergelijken is het van belang om de ontwikkelingsstadia te definiëren. In de wetenschappelijk literatuur is dit voor de bloemontwikkeling *Arabidopsis* gedaan. In analogie hiermee

is zoveel mogelijk eenzelfde indeling gemaakt voor de ontwikkeling van de tomatenbloemen (Tabel 1, Figuur 2).

Omdat bij tomaat de kelkbladeren vanaf stadium 5 de gehele ontwikkelende bloemknop bedekken is de ontwikkeling van de kroonbladeren en de andere bloemorganen niet te zien zonder de kelkbladeren te verwijderen. Daarom is in de analyse tot maximaal fase 5 goed waargenomen, grotere bloemknoppen worden ‘stadium 5 of hoger’ (≥ 5) genoemd.

Analyse van zes verschillende partijen

Met deze definiëring van vroege bloemontwikkeling is getest of verschil in ontwikkeling van zes monsters tomatenplanten kon worden waargenomen.

Tomatenplanten zijn opgekweekt bij plantenkwekerij Vreugdenhil. De partijen zijn op drie tijdstippen gezaaid. Vervolgens zijn de planten, geënt en getopt, waardoor elke plant twee hoofdscheuten kreeg. De data van zaaien, enten, oppotten en toppen staan vermeld in tabel 2. De planten zijn opgegroeid bij twee lichtregimes. Van elke zaaidatum zijn de helft van de planten in een tent geplaatst (donker-behandeling) en de helft daarbuiten (licht-behandeling). De tent was 1.8 m hoog met transparant folie van 0.5 mm dik en daarop acryl doek, met een verwachte licht reductie van 40% met wel hogere temperaturen dan in de kas zelf. Alleen bij instraling hoger dan 800W is het scherm doek (SLS 16 (5 aluminium bandjes t.o.v. 3 transparante bandjes, open doek)) ook tot 75% dicht geweest, het aantal uren scherm en de klimaatgegevens in de kas zijn geregistreerd en indien gewenst beschikbaar.

Tabel 2. Data waarop de planten zijn gezaaid en de verschillende behandelingen hebben ontvangen. Het aantal dagen na zaaien is tussen haken weergegeven.

Partij:	P1	P2	P3
Zaai-datum	8-juni	11-juni	16-juni
Ent-datum	22-juni (14d)	25-juni (14d)	30-juni (14d)
Oppot-datum	29-juni (21d)	2-juli (21d)	7-juli (21d)
Top-datum	2-juli (24d)	5-juli (24 d)	10-juli (24d)
Afleveringsdatum	19-juli (41d)	19-juli (37d)	19-juli (33d)
Waarnemingen	19 en 20-juli	19 en 20-juli	19 en 20-juli
dagen na zaaien	41 + 42d	37 + 38d	33 + 34d
dagen na toppen	17 + 18d	14 + 15d	9 + 10d

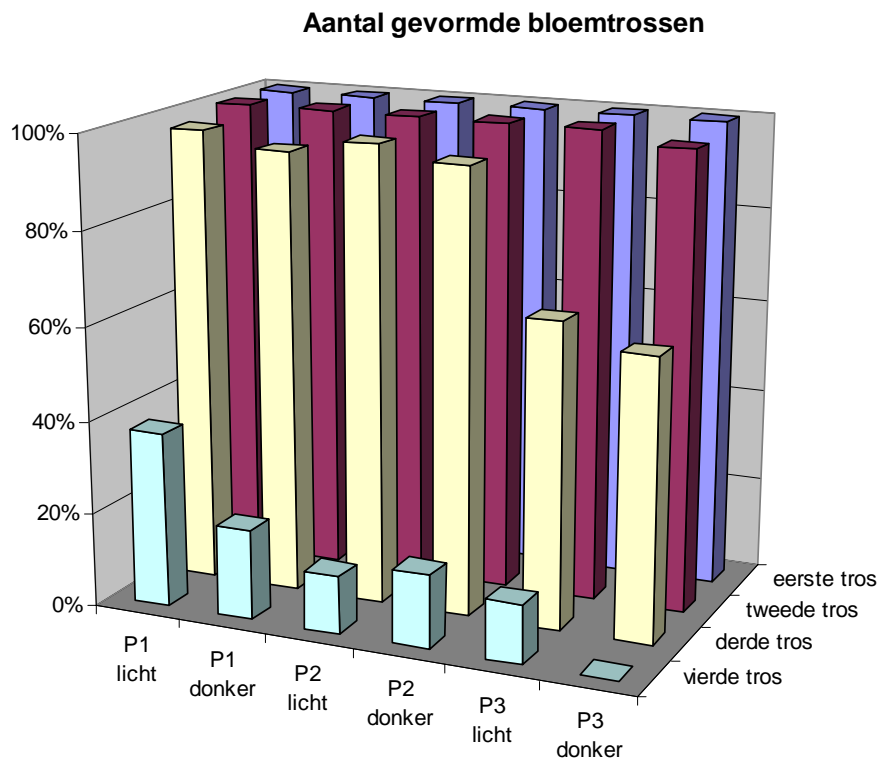
De planten waren al vrij ver in hun ontwikkeling (Figuur 3). De planten van P1 liepen zoals te verwachten voor op die van P2 en die weer op die van P3. Bij P1 en P3 liepen de donker behandelingen iets achter op de lichtbehandeling. Bij P2 was dat net andersom. Alle planten van de behandelingen P1 licht en P2 licht waren al bezig met de ontwikkeling van hun derde bloemtros in beide scheuten en een klein deel van deze planten met hun vierde bloemtros. Van P3 licht hadden alle onderzochte planten minstens een tweede tros per scheut in ontwikkeling, de meesten ook een derde tros en een klein deel ook de vierde tros. Bij deze partijen en deze teelt (o.a. zaai in juni), negen dagen na het toppen bij de meeste planten de ontwikkeling van de derde tros al was gestart.

Voor analyse van het ontwikkelingsstadium van de bloemen in de verschillende bloemtrossen is voor de verschillende behandelingen een gemiddelde genomen per bloemtros. Voor scheuten waar een bepaalde tros nog niet in ontwikkeling was, is daarvoor de waarde 0 genomen. De ontwikkeling van de bloemen aan de bloemtrossen was voor de P1

planten verder dan die van de P2 planten en die weer verder dan de P3 planten (Figuur 4). Bij alle planten waren de oudste bloemen van de eerste twee bloemtrossen al minstens in stadium vier. Voor de planten van P1, gold dit ook voor de bloemen van de derde tros (per scheut). Bij P1 planten waren voor de vierde tros per scheut, de bloemen daarvan gemiddeld in stadium 1 van de ontwikkeling. De P1 donker planten waren iets minder ver met de bloemontwikkeling van deze tros, in overeenstemming met een iets minder verre ontwikkeling van de planten. Bij de P2 planten was van de derde bloemtros de oudste bloem gemiddeld tussen stadium 2 en 3. Het aantal vierde bloemtrossen aan de P2 planten was te gering om een uitspraak te kunnen doen, behalve dat deze bloemen minder ver waren dan die van de derde tros. Bij de P3 planten was de derde tros nog niet aangelegd, of waren de eerste bloemen in net in stadium 1, terwijl bij een enkele plant van P3 licht de vierde bloemtros net werd aangelegd.

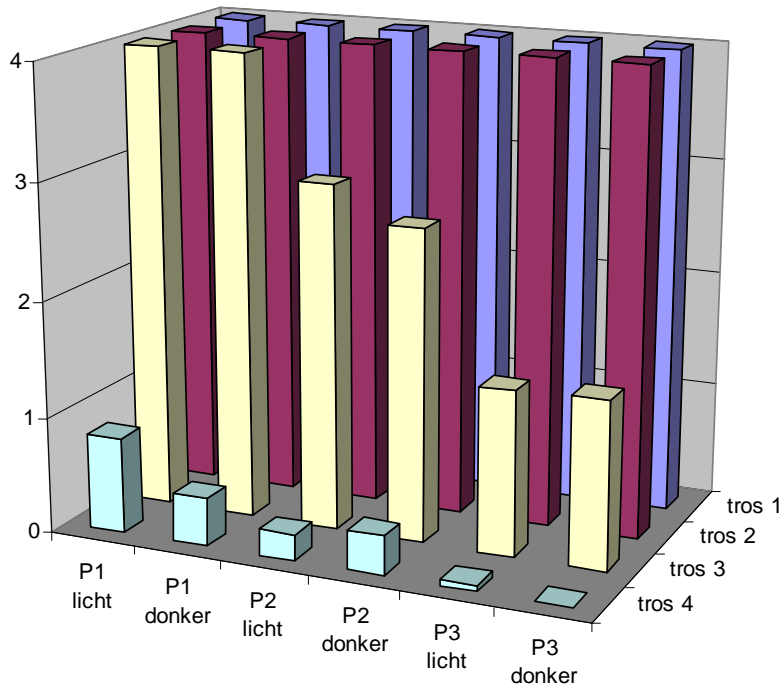
Het gemiddeld aantal bladeren van een scheut tot de eerste tros is voor P1 en P2 ongeveer zes bladeren, voor P3 zijn dat net iets meer dan 5 bladeren (Figuur 5). Tussen de trossen is het aantal bladeren bijna altijd 3, met uitzondering van de behandeling P1 licht tussen tros 3 en 4 en bij P3 licht tussen tros 2 en 3, waarbij er een flink aantal planten maar twee bladeren zijn geteld. Het is niet uit te sluiten dat dit te maken heeft met moeilijke waarneming in de top, dit vereist waarschijnlijk wat extra aandacht.

Een algemene conclusie die getrokken kan worden is dat de trosontwikkeling goed te kwantificeren is met de gebruikte methode. Dit betreft het aantal bladeren tot de eerste tros, het aantal bladeren tussen de opeenvolgende trossen als het stadium waarin de bloemontwikkeling van de verschillende trossen zich bevindt. De trosontwikkeling blijkt zich bij dit ras en onder de normale lichtomstandigheden zeer vlot te ontwikkelen. In deze zomerteelt is op negen dagen na het toppen de derde tros al aangelegd.



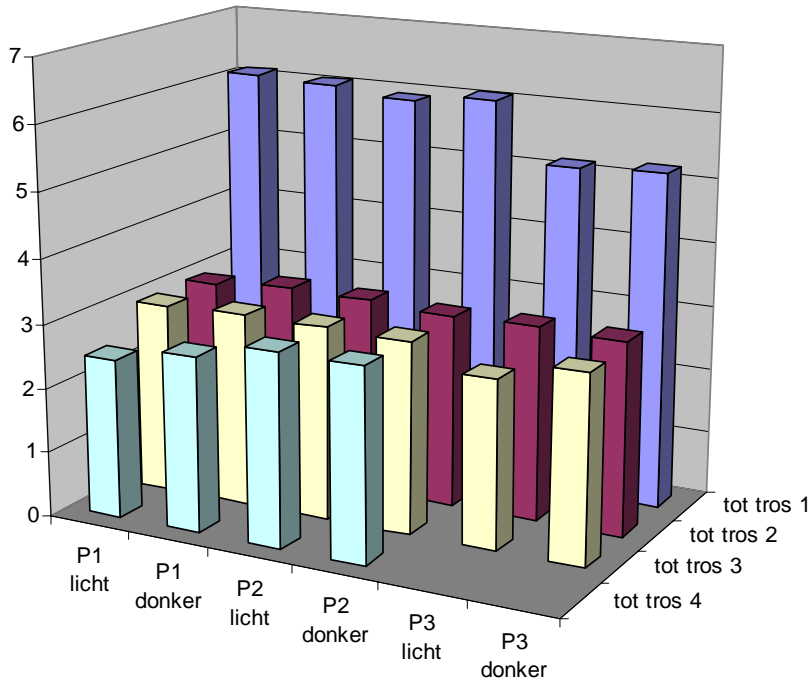
Figuur 3. Het aantal bloemtrossen dat per scheut reeds ontwikkelde voor zes partijen: P1, P2 en P3 opgevoed onder twee lichtcondities.

Verste bloemstadium per tros



Figuur 4. Gemiddeld ontwikkelingsstadium van de bloemen aan de verschillende bloemtrossen. Per bloem is stadium 4 of hoger als 4 is meegeteld.

Aantal bladeren tot de eerstvolgende tros

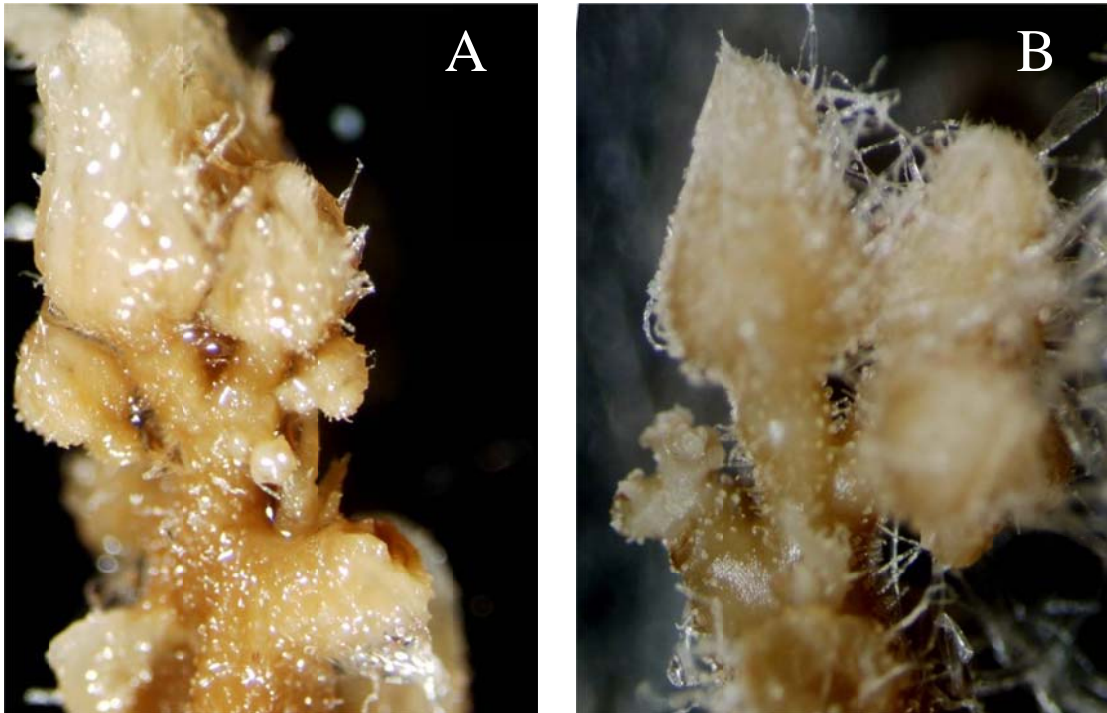


Figuur 5 Aantal bladeren per scheut tot aan de eerste bloemtros of tussen de daar opvolgende bloemtrossen.

C - Kan het plantmateriaal gefixeerd worden?

In de logistiek van de bedrijfsvoering kan het soms slecht uitkomen om een analyse van de ontwikkelingsstadia nog dezelfde dag aan vers materiaal uit te voeren. Het kan handig zijn als materiaal gefixeerd kan worden in bijvoorbeeld ethanol om de analyse later uit te voeren.

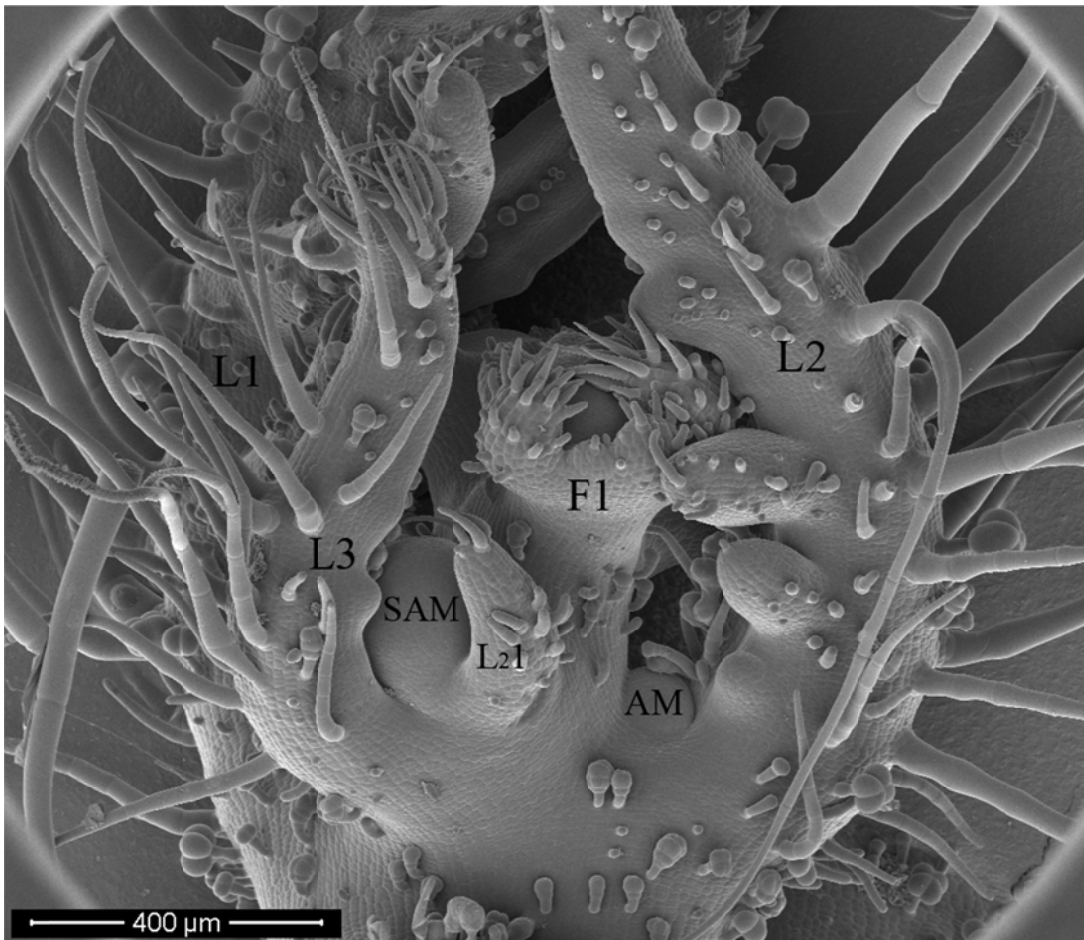
Plant materiaal van het vorig experiment (onderdeel B) is na beoordeling in buisjes met ethanol (96%) of methanol gestopt. Twee weken later is het materiaal onder de microscoop bekeken en zijn ook foto's gemaakt. Het materiaal blijkt zowel in de ethanol als in de methanol goed stevig te blijven. De structuren van de ontwikkelende bloemknoppen en groeipunten zijn nog goed te onderscheiden (Figuur 6). Wel is het zo dat het gefixeerde materiaal relatief bros is, waardoor de waarnemingen wat minder gemakkelijk zijn in vergelijking met vers materiaal. Er is geen duidelijk verschil tussen fixatie in ethanol of methanol. Omdat methanol giftig is wordt aangeraden ethanol te gebruiken.



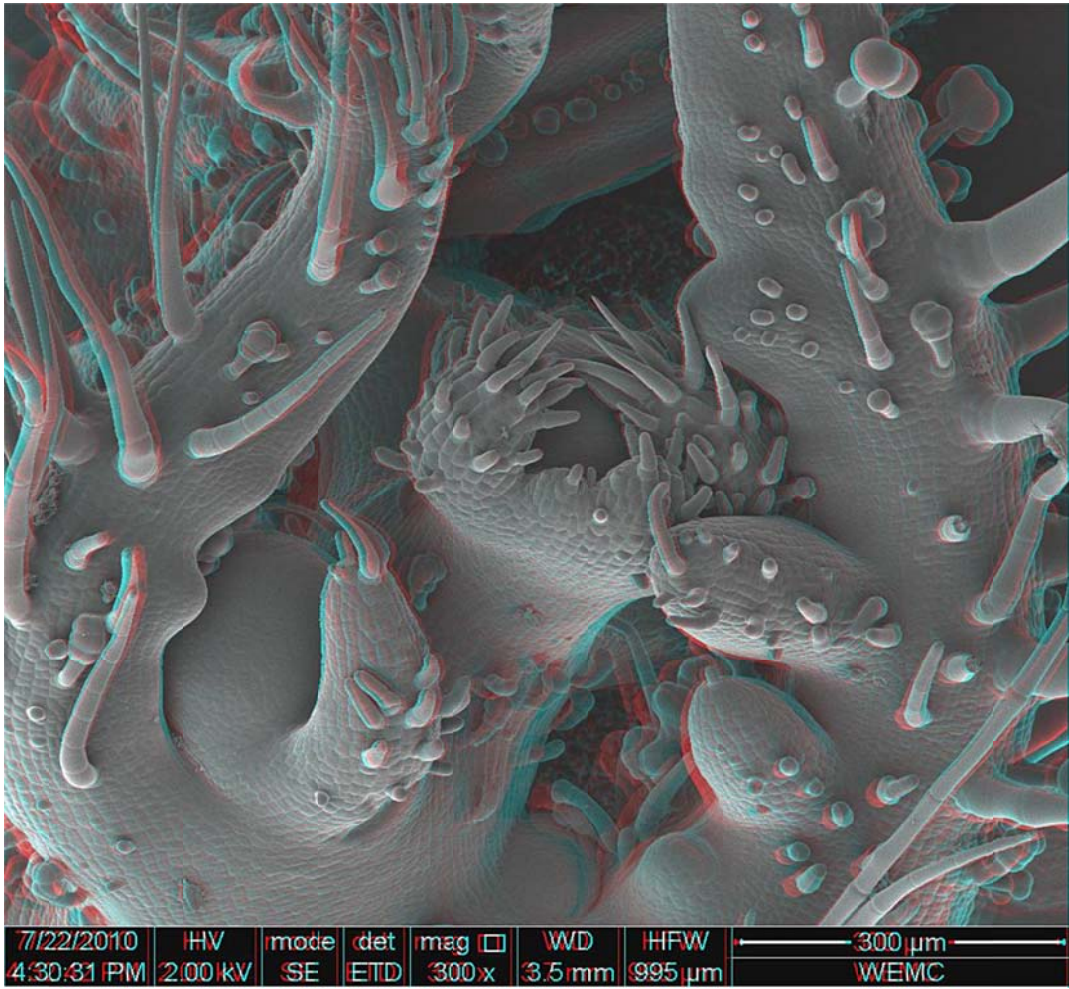
Figuur 6. Gefixeerde groeipunten van tomaat, waarbij de bloemen in verschillende ontwikkelingsstadia te zien zijn en de nieuwe sympodiale scheut in de oksel van het laatst gevormde blad. A gefixeerd in ethanol, B gefixeerd in methanol.

D - Maken van elektronenmicroscopie-beelden ten behoeve van de training

Voor instructie in het analyseren van de verschillende ontwikkelingsstadia, is het van belang dat er duidelijke voorbeelden getoond kunnen worden. Lichtmicroscopie-opnamen hebben in het algemeen een relatief geringe scherpte diepte. Opnames met behulp van een scanning elektronen microscopie (SEM) levert daarentegen zeer scherpe plaatjes op. Van plantmateriaal van onderdeel B zijn de groeipunten uitgerepareerd. Van dit materiaal zijn SEM opnamen gemaakt (Figuur 7). De positie van de ontwikkelende bloemen en sympodiale scheut is bij deze opnamen goed te zien. Van één van de objecten is ook een stereoplaatje gemaakt, dat 3D waarneming mogelijk maakt (Figuur 8).



Figuur 7. Sympodiale eenheid in de groeipunt van tomaat. De eenheid bestaat uit L1 (blad 1), L2 (blad 2), het jongste blad van de eenheid L3 (blad 3) en een ontwikkelende bloemtros waarvan hier de eerste bloem (F1) goed zichtbaar is. Achter de eerste ontwikkelende bloem bevindt zich het generatief meristeem dat nog meer bloemen afsplitst. In de oksel van L3 ontwikkelt zich de volgende sympodiale eenheid, met L21 het eerste blad en het apicale scheut meristeem (SAM). In de oksel van L2 is het axilair (oksel) meristeem (AM) zichtbaar dat later een 'dief' zal vormen. Foto: Adriaan van Aelst en Steven P.C. Groot (Wageningen UR).



Figuur 8. Stereo opname voor 3-dimensionale weergave. Alleen te bekijken met een specifieke rood (links) - groene (rechts) bril.

E - Protocol voor het bepalen van het ontwikkelingsstadium van een jonge tomatenplant (versie mei 2011)

1. Benodigdheden

- 1.1 Plantmateriaal
- 1.2 Binoculair microscoop met vergroting van minimaal 25x
- 1.3 Pincet
- 1.4 Scalpel (mesje)
- 1.4 Liniaal
- 1.6 Notitieblok en schrijfgerei

2. Meet de lengte van de scheut

- 2.1 Bij een getopte en geënte plant, meet de lengte van de scheut vanuit de bladoksels waarin de scheut zich ontwikkelt tot aan het groeipunt.
- 2.2 Bij getopte planten ontwikkelen zich meestal twee scheuten, noem de onderste scheut A en de daaropvolgende scheut B

3. Tel en noteer het aantal bladeren

- 3.1 Maak hier een onderscheid tussen de bladeren tot aan de eerste bloemtros en de eventuele bladeren tussen de opeenvolgende bloemtrossen.
- 3.2 Tel bij een getopte plant het blad onder de scheut niet mee als bij die scheut horend.
- 3.3 Snijdt hiertoe de grotere bladeren één voor één weg en leg ze opzij.
- 3.4 Zeer jonge bladeren zijn alleen met de binoculairmicroscoop waarneembaar en eventueel te verwijderen.

4. Beoordeel en noteer het stadium van de bloemtros, indien aanwezig

- 4.1 Neem als maat voor het ontwikkelingsstadium van de tros, het bloemontwikkelingsstadium van de oudste bloem (zie foto's).

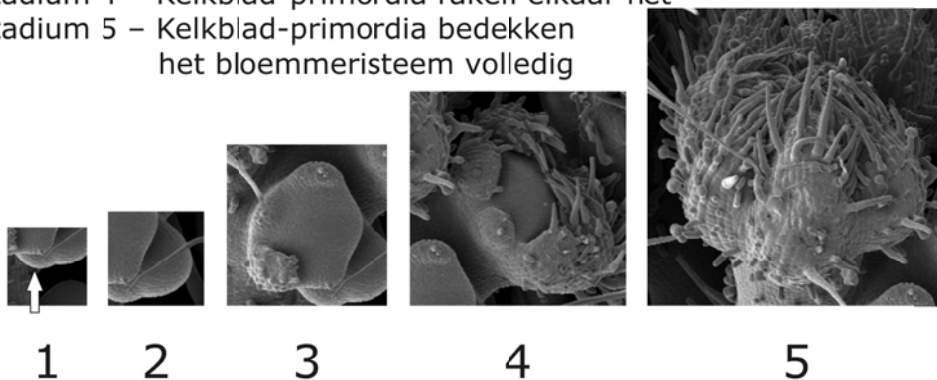
Stadium 1 – Bloemwijze meristeem te onderscheiden

Stadium 2 – De bloem-knopmeristeem onderscheidt zich van het bloeiwijze meristeem

Stadium 3 – Kelkblad-primordia zichtbaar

Stadium 4 – Kelkblad-primordia raken elkaar net

Stadium 5 – Kelkblad-primordia bedekken het bloemmeristeem volledig



5. Vervolg de beoordeling voor de volgende sympodiale eenheid

Noteer het aantal bladeren en het stadium van de verst ontwikkelde bloem

F – Conclusies fase 1

- Het is goed mogelijk om met een binoculairmicroscop het initiëren van de bloemontwikkeling bij tomaat te bestuderen. Het stadium van de ontwikkelende bloem is goed te volgen tot en met fase 5, waarbij de groeiende kelkbladeren de ontwikkelende bloem bedekken. Het aantal bladeren tot de eerste en volgende tros is redelijk tot goed te tellen. Als extra parameter kan nog de lengte van de scheut gemeten worden. Het kan zinvol zijn om in ene later stadium te onderzoeken of er een correlatie is met de lengte van de scheut en het ontwikkelingsstadium. Op de volgende pagina is de methode voor het kwantificeren van het ontwikkelingsstadium weergegeven.
- Bij geënte planten die 24 dagen na zaai zijn getopt, is 9 dagen later al de derde bloemtros in ontwikkeling. Bij planten die 8 dagen ouder zijn is de vierde bloemtros in ontwikkeling.
- Het ontwikkelingsstadium van de planten is ook nog heel goed later te beoordelen als het plantmateriaal in 96% ethanol wordt gefixeerd.
- De foto's die zijn gemaakt met de elektronenmicroscop tonen helder de verschillende ontwikkelingsstadia van de bloemontwikkeling en de vorming van de sympodiale eenheden.
- Een handleiding is gemaakt voor de methode voor het kwantificeren van de scheutontwikkeling van jonge tomatenplanten. Deze methode kan in fase 2 getest worden met planten van twee rassen.

Fase 2

G – Trosontwikkeling bij twee rassen

Op basis van de ontwikkelde methode voor kwantificering van de scheut en bloemontwikkeling, zijn planten van twee verschillende rassen beoordeeld. Door een misverstand waren geen planten onder twee lichtregimes opgekweekt, maar dat was al in fase 1 gedaan. Tomatenplanten van het rasden Petit Sweet en Elegance zijn opgekweekt bij plantenkwekerij Vreugdenhil en naar Plant Research International gestuurd. Als alternatief zijn op drie achtereenvolgende dagen telkens een groep planten beoordeeld op het stadium van ontwikkeling. Op dag 1 zijn van beide rassen 5 planten met elk twee scheuten beoordeeld, op dag 3 30 planten van elk ras en op dag 4 nog eens 5 planten. De gegevens over moment van zaai, enten en toppen moeten nog komen.

De resultaten van de waarnemingen staan weergegeven in tabel 3. De lengte van de scheuten was voor beide rassen vergelijkbaar, Bij Elegance gemiddeld iets minder, maar niet significant. Bij Petit Sweet waren de scheuten die in de eerste of tweede bladoksels waren gevormd zeer vergelijkbaar van grootte, bij het ras Elegance is de tweede scheut gemiddeld iets korter, maar door de grote variatie is dit niet significant. Gedurende de drie dagen van analyse groeiden de scheuten van Petit Sweet, ongeveer 10 mm per dag en van Elegance ongeveer 15 cm per dag.

Het aantal bladeren voor de overgang van vegetatief naar generatief is bij Petit Sweet zeer constant in alle geanalyseerde scheuten, het zijn er 8 stuks exclusief het blad waarvan het in de oksel is gevormd. Vervolgens worden ook elke keer drie bladeren afgesplitst in de volgende sympodiale eenheid alvorens deze weer overgaat tot vorming van bloemen. Bij het ras Elegance gaat de overgang van vegetatief naar generatief meestal na afsplitsing van ongeveer zes bladeren, een enkele keer na zeven bladeren. Een heel enkele keer werd de tweede tros al na twee bladeren gevormd.

Bij beide rassen waren de oudste bloemen van de eerste tros al het stadium 5 gepasseerd. Er is een duidelijk verschil tussen de rassen in de ontwikkeling van de tweede en derde scheut. De planten van Petit Sweet lopen duidelijk voorop vergeleken met die van Elegance. Op de tweede dag van de analyse was bij een deel van de Petit Sweet planten als een vierde bloemtros in ontwikkeling, wat niet het geval was bij de Elegance planten. Met de opeenvolgende dagen van analyse is te zien dat de bloemontwikkeling iets verder gaat. Op dag twee is bij Petit Sweet de ontwikkeling significant verder, maar dag drie verschilt niet met dag twee wat betreft tros 2 en 3, maar wel bij tros 4. Bij Elegance is er geen verschil merkbaar tussen dag twee, drie en vier. Mogelijk heeft dit te maken met een relatief beperkt aantal scheuten dat is geteld op de eerste en derde dag. Ook kan nitrogeen sloten worden dat bij dit ras de trosontwikkeling vertraging heeft opgelopen tengevolge van de transport stress en relatief lage lichtintensiteit waaronder de planten bij PRI stonden.

De analyse toont aan dat de methode geschikt is voor het analyseren van de groei- en bloeiontwikkeling van tomatenplanten. Met de methode zijn duidelijke verschillen in de ontwikkeling van de twee rassen zichtbaar. De verschillen tussen de rassen zijn aan te tonen door het analyseren van vijf planten, oftewel tien scheuten, per ras.

Hoe groot de verschillen in de praktijk zijn tussen rassen, teeltcondities en dagen van teelt zal in fase drie duidelijk worden. Of dan ook analyse van vijf planten voldoende zal zijn, zal dan blijken.

Tabel 3. Scheut en bloemontwikkeling bij geënte en getopte planten van twee rassen. De planten zijn opgekweekt bij Plantenkwekerij Vreugdenhil en op dag 1 naar Plant Research International getransporteerd. Daar hebben de planten hooguit twee dagen onder TL licht gestaan op een kiemtafel. Aan de planten is per scheut het aantal bladeren geteld en is het ontwikkelingsstadium van de verschillende bloemtrossen bepaald. Scheut A is gevormd in de oksel van het eerste blad van de (getopte) hoofdscheut en scheut B in de oksel van het tweede blad. Het aantal getelde bladeren is exclusief die van de hoofdscheut. De ontwikkeling van de scheuten A en B zijn voor de eerste en derde dag gemiddeld. Voor dag twee, waarop een groter aantal planten is geanalyseerd, zijn de resultaten per scheut uitgesplitst. Weergegeven is het gemiddeld \pm standaard deviatie (bepaald mb.v. Excel).

	scheut	Petit Sweet		Elegance	
		A	B	A	B
dag 1, 5 planten	lengte scheut	194 \pm 14	192 \pm 18	190 \pm 20	178 \pm 8
	aantal bladeren				
	tot tros 1	8 \pm 0		6,2 \pm 0,4	
	tussen tros 1 en 2	3 \pm 0		3 \pm 0	
	tussen tros 2 en 3	3 \pm 0		3 \pm 0	
	tussen tros 3 en 4	n.a.		n.a.	
	bloemontw. stadium				
	tros 1	\geq 5		\geq 5	
	tros 2	4,3 \pm 0,9		3,9 \pm 0,9	
	tros 3	0,4 \pm 0,8		1,3 \pm 1,4	
tros 4	n.a.		n.a.		
dag 2, 30 planten	lengte scheut	204 \pm 16	205 \pm 10	206 \pm 25	198 \pm 30
	aantal bladeren				
	tot tros 1	8 \pm 0	8 \pm 0	6,1 \pm 0,3	6 \pm 0
	tussen tros 1 en 2	3 \pm 0	3 \pm 0	3 \pm 0	2,9 \pm 0,5
	tussen tros 2 en 3	3 \pm 0	3 \pm 0	3 \pm 0	3 \pm 0
	tussen tros 3 en 4	3 \pm 0	3 \pm 0		n.a.
	bloemontw. stadium				
	tros 1	\geq 5	\geq 5	\geq 5	\geq 5
	tros 2	4,7 \pm 0,6	4,8 \pm 0,5	4,0 \pm 0,8	4,0 \pm 1,1
	tros 3	2,8 \pm 0,3	2,5 \pm 0,3	0,9 \pm 1,3	1,2 \pm 1,2
tros 4	0,3 \pm 0,9	0,6 \pm 1,0	n.a.	n.a.	
dag 3, 5 planten	lengte scheut	212 \pm 12	209 \pm 16	222 \pm 14	202 \pm 19
	aantal bladeren				
	tot tros 1	8 \pm 0		6 \pm 0	
	tussen tros 1 en 2	3 \pm 0		3 \pm 0	
	tussen tros 2 en 3	3 \pm 0		3 \pm 0	
	tussen tros 3 en 4	3 \pm 0		n.a.	
	bloemontw. stadium				
	tros 1	\geq 5		\geq 5	
	tros 2	5,0 \pm 0		4,7 \pm 0,7	
	tros 3	2,8 \pm 0,4		1,0 \pm 1,1	
tros 4	1,2 \pm 1,0		n.a.		

Fase 3

H - Overdracht naar de praktijk

Presentatie voor de begeleidingscommissie

Op 22 september 2010 zijn de resultaten met de begeleidingscommissie besproken tijdens een bijeenkomst van de Plantum NL Werkgroep Uniform Uitgangsmateriaal. Hierbij is enthousiast gereageerd op de resultaten en de mogelijkheden. Men vroeg zich af hoe de trosontwikkeling zich tussen de verschillende jaargetijden zou verhouden. Binnen het project was geen ruimte meer om dit te onderzoeken, daarom is hiervoor een nieuw projectvoorstel bij het productschap ingediend. Dat voorstel is gehonoreerd en 1 oktober 2010 gestart.

Practicum voor deelnemende bedrijven

Om het ontwikkelde protocol voor kwantificering van de trosontwikkeling over te dragen aan de plantenkwekers, is een practicum georganiseerd op 3 november 2010. Hierbij waren elf personen van zes bedrijven aanwezig. Een deel van de deelnemers had een eigen stereomicroscop meegenomen. Op het practicum is druk geoefend met het waarnemen, onderling werd veel overlegd hoe bijvoorbeeld te zien waar de nieuwe sympodiale eenheid begon.

Het practicum is tevens gebruikt voor instructie t.b.v. van het vervolgproject. Besloten werd om de geplande waarnemingen bij de bedrijven te koppelen aan dat project.

Op de bedrijven is actief met waarnemingen aan de slag gegaan. Hierbij bleek echter dat het doorgeven van de vaardigheden naar nieuwe medewerkers niet altijd eenvoudig is. In het vervolg project zullen extra trainingen gegeven worden.

Ervaring op de bedrijven

Bij de deelnemende plantenkwekers is de methode in de praktijk uitgetest. Hierbij bleek dat het voor de meeste bedrijfsonderzoekers nogal wennen was aan het kijken door een stereomicroscop en het manipuleren. Ondanks het practicum bleken er toch verschillen te zijn tussen de bedrijven (of onderzoekers) in de interpretatie van het protocol en hoe de waarnemingsvellen ingevoerd moesten worden. Door met elkaar hierover te spreken (in het kader van het vervolg project) is de manier van waarnemen veel eenduidiger geworden.

Tegelijkertijd was er veel enthousiasme bij de bedrijfsonderzoekers over wat er te zien was en toch ook enige verbazing over hoe snel de trosontwikkeling op gang komt. In tegenstelling tot de WUR onderzoekers, waren de bedrijfsonderzoekers niet gewend om de resterende bladeren aan de 'bovenstam', waarin de twee scheuten gevormd worden, mee te tellen in de telling van het aantal bladeren tot de eerste tros. Het protocol is daar op aangepast. Om verwarring te voorkomen is in paragraaf E van dit eindrapport deze wijziging al meegenomen.

Bijlage 1 - Literatuurstudie

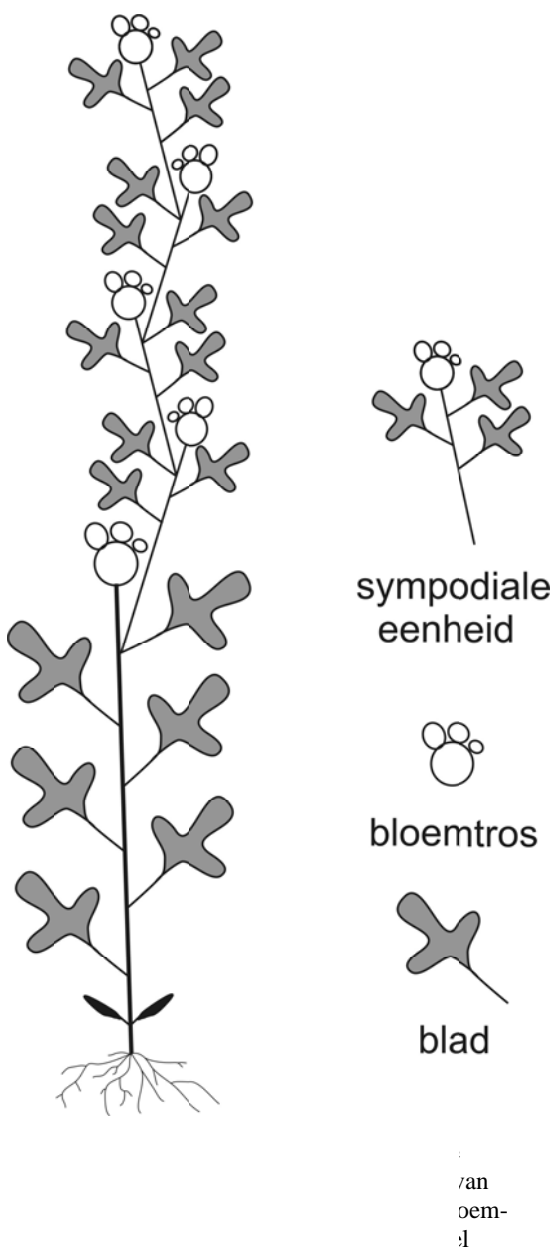
De invloed van erfelijke en omgevingsfactoren op trosontwikkeling in tomaat – een literatuurstudie

Ruud A. de Maagd en Steven P.C. Groot, Plant Research International, Wageningen UR, Postbus 619, 6700 AP Wageningen

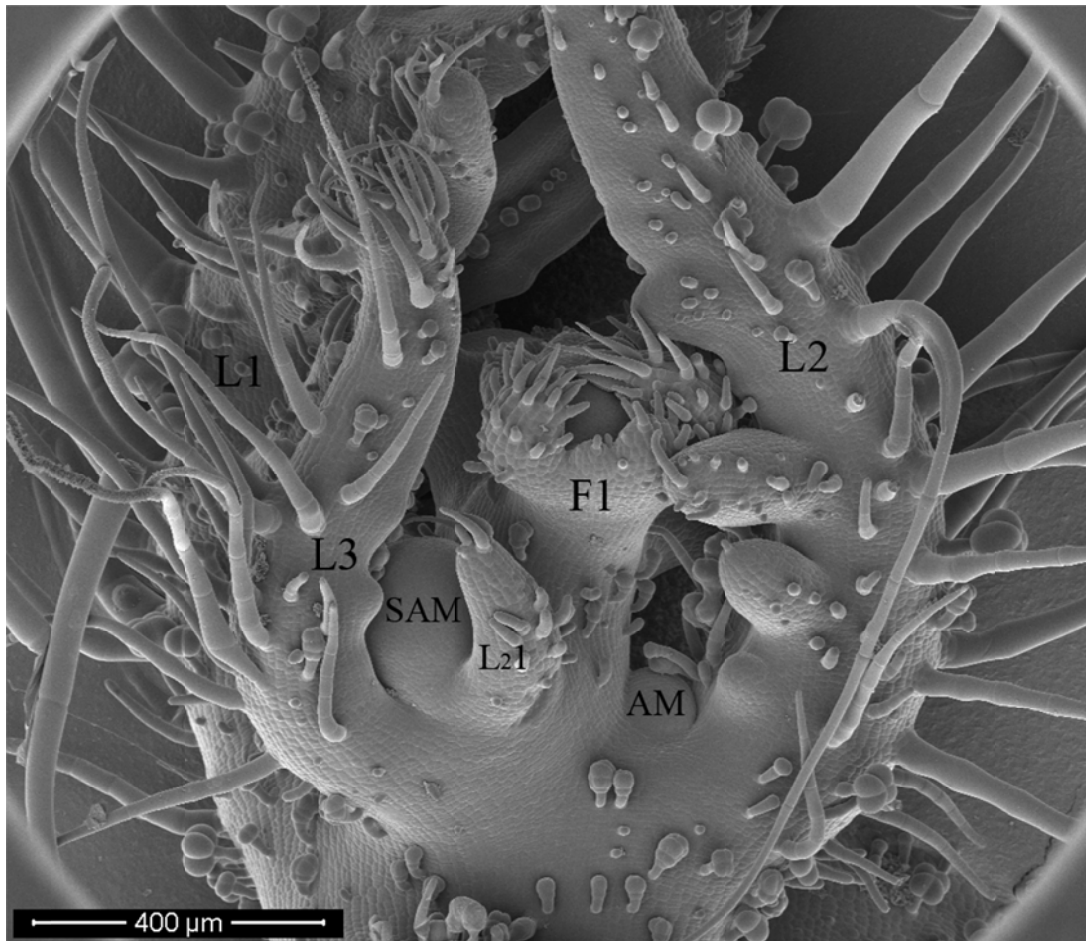
5 augustus 2010

Inleiding

Tomaat (*Solanum lycopersicum* L., voorheen *Lycopersicon esculentum* Mill.) is een van nature meerjarige plant afkomstig uit Westelijk Zuid-Amerika en Mexico, die gewoonlijk als eenjarige plant gecultiveerd wordt. De initiatie van bloei wordt beschreven als de overgang van een bladen zijnscheut vormend vegetatief topmeristeem naar een generatief topmeristeem. In tegenstelling tot modelplanten zoals *Arabidopsis*, waar deze overgang maar een keer plaatsvindt, wisselen vegetatieve en reproductieve fasen van de tomaat elkaar af in het groeipunt van de scheut. Deze zgn. sympodiale groei wordt gekenmerkt door een relatief lange eerste vegetatieve fase, waarin na kieming 6 tot 12 echte bladeren worden gevormd alvorens de vegetatieve top eindigt in een bloeiwijze (bloementros). De groei wordt voortgezet door een nieuwe scheut die voortkomt uit de oksel van het jongste blad onder de bloeiwijze (zie figuren 1 en 2). Terwijl deze uitgroeit, vergroeit hij met de steel van de tros, waardoor deze naar de zijkant wordt gedruwd en het jongste blad uiteindelijk boven de bloementros uitkomt. De nieuwe scheut vormt vervolgens drie bladeren alvorens weer in een bloeiwijze te eindigen, waarna de scheut in de oksel van het dan jongste blad de groei overneemt, enzovoorts. Terwijl het dus lijkt alsof de plant een enkele stam heeft, bestaat deze in werkelijkheid uit een opeenvolging van nieuwe vegetatieve scheuten eindigend in een bloeiwijze, samen de sympodiale eenheid genoemd (Sawhney and Greyson 1972; Atherton and Harris



1986; Samach and Lotan 2007).



Figuur 2. Sympodiale eenheid in de groeipunt van tomaat. De eenheid bestaat uit L1 (blad 1), L2 (blad 2), het jongste blad van de eenheid L3 (blad 3) en een ontwikkelende bloemtros waarvan hier de eerste bloem (F1) goed zichtbaar is. Achter de eerste ontwikkelende bloem is het generatief meristeem dat nog meer bloemen afsplitst. In de oksel van L3 ontwikkelt zich de volgende sympodiale eenheid, met L21 het eerste blad en het apicale scheut meristeem (SAM). In de oksel van L2 is het axillair (oksel) meristeem (AM) zichtbaar dat later een 'dief' zal vormen. Foto: Adriaan van Aelst en Steven P.C. Groot (Wageningen UR).

Uit bovenstaande beschrijving van de bloei-inductie volgt dat de initiatie van de bloei veel vroeger plaatsvindt dan het tijdstip waarop de eerste bloemtros met het oog zichtbaar is, en voor een accurate bepaling van het tijdstip van inductie is het dan ook nodig om de top van de plant te ontleden en microscopisch te onderzoeken. Initiatie van de bloei start in veel rassen al binnen drie weken vanaf de volledige expansie van de kiembladen, wanneer het derde echte blad ongeveer 10 mm groot is (Hurd and Cooper 1970). Zowel erfelijke factoren als omgevingsfactoren bepalen de bloeisnelheid, waarbij de gevoelige fase voor omgevingsfactoren ongeveer 9 dagen vanaf volledige kiembladexpansie duurt (Calvert 1957).

Onderwerpen van deze studie zijn vooral de factoren die het aantal bladeren tot de eerste bloeiwijze en die tussen eerste en tweede bloeiwijze bepalen. De kwaliteit en het vermogen tot vruchtvorming van de eerste tros hangen hiermee nauw samen.

Erfelijke factoren

In tegenstelling tot de veel bestudeerde modelplanten *Arabidopsis* en rijst, is bloei-inductie in tomaat niet afhankelijk van de daglengte, maar slechts van de totale hoeveel-

heid ontvangen lichtenergie. Het aantal bladeren tot de eerste bloeiwijze kan tussen rassen onder dezelfde groeiomstandigheden variëren van 6-7 tot 18-20 (Honma *et al.* 1963). Wilde verwanten van tomaat (bijv. *S. pimpinellifolium*, *S. pennellii*, *S. chmielewski*) kunnen vroeger of later bloeien en daglengte afhankelijk zijn. Dit laatste, suggereert dat selectie voor vroege en daglengte-neutrale bloei heeft plaatsgevonden tijdens de domesticatie van tomaat (Atherton and Harris 1986; Lindhout *et al.* 1994). Studie van mutanten toont aan dat veel van de genen die in modelgewassen de bloeitijd bepalen, vergelijkbare functies in tomaat hebben, maar het is onduidelijk welke van deze verantwoordelijk zijn voor verschillen in bloeitijd tussen rassen (Quinet *et al.* 2006a; Quinet *et al.* 2006b). De meeste genetische studies gebruiken kruisingen tussen rassen met extreme verschillen in bloeitijd of tussen tomaat en wilde verwanten om bij bloeitijd betrokken genen te kunnen identificeren. In de meeste studies lijken verschillen in het aantal bladeren tot de eerste tros voornamelijk door één gen bepaald te worden (Honma *et al.* 1963; Lindhout *et al.* 1994; Jiménez-Gómez *et al.* 2007; Sumugat *et al.* 2010). Het is niet duidelijk of dat in alle studies hetzelfde gen is.

Omgevingsfactoren

Omgevingsfactoren die in tomaat het aantal bladeren tot de eerste bloeiwijze bepalen zijn vooral temperatuur en hoeveelheid licht, maar ook hoeveelheid koolzuurgas, voeding, water en het gebruik van groeiregulators spelen een rol (samengevat in: Dieleman and Heuvelink 1992). Volgens Dieleman en Heuvelink (Dieleman and Heuvelink 1992) kunnen de meeste observaties worden verklaard uit de hypothese van Sachs en Hackett (Sachs and Hackett 1969) over de rol van nutriëntenverdeling bij bloei-initiatie. Volgens deze hypothese zal de transitie van vegetatief naar reproductief in het topmeristeem pas plaatsvinden wanneer het een minimum hoeveelheid assimilaten (suikers) ter beschikking heeft. Daarbij concurreren het topmeristeem en de vegetatieve delen (groeiende bladeren en wortels) voor dezelfde assimilaten.

Licht en temperatuur

Voor tomaten in verwarmde kassen op het Noordelijk halfrond is gedurende het grootste deel van het jaar de lichthoeveelheid niet beperkend voor bloei-initiatie, maar juist in de periode november – januari, waarin jonge planten worden opgekweekt is dat wel het geval. Onder die omstandigheden is temperatuur de belangrijkste bepalende factor voor de initiatie van de bloei (Calvert 1962; Klapwijk 1986). Alle geraadpleegde literatuur laat hierbij dezelfde trend zien: bij hogere temperatuur gedurende de eerste dagen na volledig spreiden van de kiembladen neemt het aantal bladeren tot de eerste bloeiwijze toe (Calvert 1957; Hussey 1963; Aung 1976; Pék and Helyes 2004; Uzun 2006; Uzun 2007). Dit wordt met bovenstaande hypothese verklaard: wanneer onder beperkende assimilatenproductie (lage lichtintensiteit) de temperatuur relatief hoog is, neemt de bladgroei toe ten koste van de bloei-initiatie en zullen dus meer bladeren tot de eerste bloeiwijze worden gevormd. Hoewel in de beschikbare studies verschillende rassen werden gebruikt, zijn er geen studies beschikbaar waarin de gevoeligheid van verschillende rassen voor temperatuur en/of licht wordt vergeleken. Een interactie tussen erfelijke en omgevingsfactoren kan dus niet worden uitgesloten. Dit effect is veel minder sterk of afwezig onder niet-beperkende lichtomstandigheden, in de lente en zomer. Hoewel dus bij lage lichtintensiteit de bloei vervroegd kan worden door relatief lage temperaturen, gebruikt een ontwikkelende tros met een relatief laag aantal (kleinere) bladeren bij lage lichtintensiteit veel van de geproduceerde assimilaten, wat weer een negatief effect heeft op de initiatie van de tweede bloemtros. Bovendien is er een grotere kans op abortie van de eerste bloemtros.

Gevolgen voor de Nederlandse praktijk

De genoemde observaties omtrent het effect van omgevingstemperatuur op bloei-initiatie zijn al eens vertaald in aanbevelingen voor de Nederlandse praktijk door Klapwijk (Klapwijk 1986). Hij stelt dat het streven naar een zo vroeg mogelijke bloei (9 bladeren onder de eerste tros) door een lage temperatuur in de eerste twee weken na ontkieming weliswaar kan werken, maar dat dan om bovengenoemde redenen de productiviteit van de eerste tros en het aantal daarop volgende bladeren tot de tweede tros (3-5) zeer variabel wordt. Streven naar een iets latere bloei (11 bladeren onder de eerste tros) geeft een sterkere eerste tros (meer bladeren ondersteunen immers de groei) en veel regelmatigere afstand tot de tweede tros (3 bladeren). Per saldo wordt de tweede tros dan op dezelfde hoogte aangelegd als bij een lagere temperatuur. Zijn aanbeveling was dan ook tot minstens 14 dagen na opkomst (18-19 dagen) tot 23-25 °C te stoken, en daarna tot 19 °C. Extra punt van aandacht is daarbij dat de temperatuur van de groeipunt, niet die van de lucht, bepalend is. Variatie in de lokale temperatuur of verlaging van de groeipunttemperatuur door uitstraling bij helder weer tijdens de gevoelige periode kan dus grote gevolgen hebben voor de bloei-initiatie en kan een bron van ongewenste variatie zijn. Helder weer (=veel licht, leidt tot snellere bloei), met koele nachten (meer uitstraling > lagere plant temperatuur leidt tot snellere bloei) heeft een extra sterk effect (Klapwijk 1986). Negatieve effecten van vroege bloei zijn voor zover bekend alleen te gaan door veel extra te verlichten, maar het is twijfelachtig of dat alleen met kunstmatige verlichting haalbaar is. Heel weinig aandacht is besteed aan de invloed van de lichtkwaliteit: in een enkele studie nam het aantal bladeren voor de eerste tros iets toe, maar verkortte de tijd tot de opening van de eerste bloem bij het gebruik van gloeilampen als supplement bij fluorescerende lampen. Dit zou mogelijk te wijten zijn aan de grotere hoeveelheid ver-infrarood licht (Helson 1965).

Literatuur

- Atherton J., Harris G. P. 1986. Flowering. In: Atherton J, Rudich J, eds. *The Tomato Crop: A scientific basis for improvement*. London/New York: Chapman and Hall, 167-200.
- Aung L. H. (1976) Effects of photoperiod and temperature on vegetative and reproductive responses of *Lycopersicon esculentum* Mill. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, **101**, 358-360.
- Calvert A. (1957) Effect of the early environment on development of flowering in tomato. I. Temperature. *The Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, **32**, 9-17.
- Calvert A. (1962) Critical phases of tomato plants. *The Grower*, **58**, 787-788.
- Dieleman J. A., Heuvelink E. (1992) Factors affecting the number of leaves preceding the first inflorescence in the tomato. *J Hort Sci*, **67**, 1-10.
- Helson V. A. (1965) Comparison of Gro lux and cool white fluorescent lamps with and without incandescent light sources used in plant growth rooms for growth and development of tomato plants. *Canadian Journal of Plant Science*, **45**, 461-466.
- Honma S., Wittwer S. H., Phatak S. C. (1963) Flowering and earliness in the tomato: Inheritance of associated characteristics. *Journal of Heredity*, **54**, 212-218.
- Hurd R. G., Cooper A. J. (1970) the effect of early low temperature treatment on the yield of single inflorescence tomatoes. *The Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, **45**, 19-27.
- Hussey G. (1963) Growth and development in the young tomato: I. The effect of temperature and light intensity on growth of the shoot apex and leaf primordia. *Journal of Experimental Botany*, **14**, 316-325.
- Jiménez-Gómez J. M., Alonso-Blanco C., Borja A., Anastasio G., Angosto T., Lozano R., Martínez-Zapater J. M. (2007) Quantitative genetic analysis of flowering time in tomato. *Genome*, **50**, 303-315.
- Klapwijk D. (1986) Troshoogte in discussie: Hogere tros gelijkmatiger gewas. *Tuinderij*, **66**, 34-36.
- Lindhout P., Van Heusden S., Pet G., Van Ooijen J. W., Sandbrink H., Verkerk R., Vrielink R., Zabel P. (1994) Perspectives of molecular marker assisted breeding for earliness in tomato. *Euphytica*, **79**, 279-286.

- Pék Z., Helyes L. (2004) The effect of daily temperature on truss flowering rate of tomato. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **84**, 1671-1674.
- Quinet M., Dielen V., Batoko H., Boutry M., Havelange A., Kinet J. M. (2006a) Genetic interactions in the control of flowering time and reproductive structure development in tomato (*Solanum lycopersicum*). *New Phytologist*, **170**, 701-710.
- Quinet M., Dubois C., Goffin M. C., Chao J., Dielen V., Batoko H., Boutry M., Kinet J. M. (2006b) Characterization of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) mutants affected in their flowering time and in the morphogenesis of their reproductive structure. *Journal of Experimental Botany*, **57**, 1381-1390.
- Sachs R. M., Hackett W. P. (1969) Control of vegetative and reproductive development in seed plants. *Hortscience*, **4**, 103-107.
- Samach A., Lotan H. (2007) The transition to flowering in tomato. *Plant Biotechnology*, **24**, 71-82.
- Sawhney V. K., Greyson R. I. (1972) On the initiation of the inflorescence and floral organs in tomato (*Lycopersicon esculentum*). *Canadian Journal of Botany*, **50**, 1493-1495.
- Sumugat M. R., Lee O. N., Nemoto K., Sugiyama N. (2010) Quantitative trait loci analysis of flowering-time-related traits in tomato. *Scientia Horticulturae*, **123**, 343-349.
- Uzun S. (2006) The quantitative effects of temperature and light on the number of leaves preceding the first fruiting inflorescence on the stem of tomato (*Lycopersicon esculentum*, Mill.) and aubergine (*Solanum melongena* L.). *Scientia Horticulturae*, **109**, 142-146.
- Uzun S. (2007) The effect of temperature and mean cumulative daily light intensity on fruiting behavior of greenhouse-grown tomato. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, **132**, 459-466.