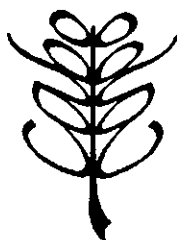


**Morfogenese en stofverdeling van kasgewassen in
relatie tot het kasklimaat. Een verkennende bijdrage
voor toekomstig onderzoek.**

L.F.F. Marcelis

CABO-Verslag nr. 87

1988



206534

Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO)
Postbus 14, 6700 AA Wageningen

INHOUD

Samenvatting/Summary

1. Definities
2. Probleemstelling
3. Werkhypothese
4. Groei van afzonderlijke organen
 - 4.1. Vruchten
 - 4.2. Apex
 - 4.3. Bladeren
 - 4.4. Wortels
5. Modelopzet
6. Experimenten
7. Werkwijze
8. Literatuur

SAMENVATTING

Morfogenese en stofverdeling van kasgewassen in relatie tot het kasklimaat - Een verkennende bijdrage voor toekomstig onderzoek.

Dit rapport omvat een literatuurstudie naar de groei van afzonderlijke planteorganen en de verdeling van drogestof over deze organen. Tevens worden de plannen voor toekomstig onderzoek uiteengezet. De verdeling van drogestof van ongedetermineerd groeiende kasgewassen kan mogelijk op basis van de sinksterktes van de verschillende organen gesimuleerd worden. De sinksterkte moet dan wel gekwantificeerd kunnen worden. Mogelijk is de groeisnelheid bij een niet-limiterend assimilatenaanbod een maat hiervoor. In eerste instantie zal het onderzoek zich richten op de groei, ontwikkeling en onderlinge samenhang van de afzonderlijke vruchten van komkommer. Invloeden van temperatuur en licht op de groei van individuele vruchten zullen gekwantificeerd worden. De invloed van de voorgeschiedenis van de plant op de vruchtgroei zal onderzocht worden. Er zal nagegaan worden of de vruchtabortie vanuit de assimilatenvoorziening verklaard kan worden. Ook anatomisch onderzoek ten aanzien van celgrootte en -aantal zal worden verricht.

SUMMARY

Morphogenesis and dry matter partitioning of glasshouse crops in relation to the glasshouse climate.

In this report the literature on the growth of individual plant organs and the dry matter partitioning between them is reviewed and research plans are described. Sink strengths of individual organs can probably form the basis for the simulation of dry matter partitioning of indeterminate glasshouse crops. In that case it is necessary to quantify the sink strengths. Growth rate at a non-limiting assimilate offer could be a measure for sink strength. Initially, research will concentrate on growth, development and interrelations of individual fruits of cucumber. Effects of temperature and light on the growth of individual fruits will be quantified. After-effects of initial plant growth conditions on fruit growth will be studied, and the relation between assimilate availability and fruit abortion. Moreover, anatomical experiments on cell size and number will be carried out.

1. DEFINITIES

- Potentiële groei: De groeisnelheid (massatoename van koolstof) bij niet-limiterende fotosynthese (g.d^{-1}).
- Sink: Orgaan dat op het betreffende tijdstip netto assimilaten importeert.
- Sinksterkte: Vermogen om assimilaten aan te trekken (massatoename van koolstof per dag) (g.d^{-1}).
- Sinkbeperking (sinklimitering): De groei wordt gelimiteerd doordat de sinksterkte kleiner is dan de sourcesterkte.
- Source: Orgaan dat op het betreffende tijdstip netto assimilaten exporteert.
- Sourcesterkte: Vermogen om assimilaten te produceren (massatoename van koolstof door fotosynthese) (g.d^{-1}).
- Sourcebeperking (sourcelimitering): De groei wordt gelimiteerd doordat de sourcesterkte kleiner is dan de sinksterkte.

2. PROBLEEMSTELLING

Er is reeds vrij veel kennis en ervaring met het modelleren van de productie van drogestof door gewassen in afhankelijkheid van het klimaat. Voor het modelleren van de opbrengst van gewassen is naast de drogestofproductie ook de verdeling van drogestof binnen de plant van primaire betekenis. In veel gewasgroeimodellen wordt de drogestofverdeling over de organen berekend met behulp van ontwikkelingsafhankelijke verdeelsleutels. Deze benadering is echter ontoereikend voor gebruik in de klimaatregeling, in het bijzonder bij ongedetermineerd groeiende gewassen, zoals komkommer en tomaat, waarbij juist de balans van vegetatieve groei (blad, wortel, stengel) en generatieve groei (vrucht) van belang is en bovendien vruchtgrootte een kwaliteitskenmerk is. Er is daarom behoefte aan meer verklarende dynamische deelmodellen, waarin groei, ontwikkeling en onderlinge samenhang van afzonderlijke organen beschreven worden. Deze deelmodellen moeten op een zo universeel mogelijke wijze worden opgesteld.

3. WERKHYPOTHESE

Onder normale teeltomstandigheden is de totale sinksterkte van komkommerplanten groter dan de fotosynthese (sourcesterkte) (Pharr et al., 1985; Venkateswarlu en Visperas, 1987). De hypothese is dat de groei van een orgaan bepaald wordt door de sinksterkte van dat orgaan ten opzichte van andere organen en door de totale hoeveelheid beschikbare assimilaten. De drogestofverdeling vindt dan plaats op grond van relatieve sinksterktes. Verondersteld wordt dat de

sinksterkte van een orgaan gekarakteriseerd wordt door de potentiële groei, dit is de groei wanneer de sourcesterkte niet beperkend is. Schapendonk en Brouwer (1984) gingen, bij een eerste aanzet om de drogestofverdeling over de vruchten onderling te simuleren, van een soortgelijke hypothese uit.

4. GROEI VAN DE VERSCHILLENDE ORGANEN

4.1. Vruchten

De drogestofverdeling over bladeren, stengel en wortels bij jonge vegetatieve komkommerplanten is vrij constant (Schapendonk en Brouwer, 1984). Bij generatieve komkommerplanten echter treden er gedurende het groeiseizoen grote schommelingen (een golfbeweging) in drogestofverdeling op (figuur 1; Liebig, 1978). Zelfs bij constante klimaatomstandigheden (in fytotron) vond deze golfbeweging plaats. Liebig (1978) vond verder dat de totale opbrengst van planten (geteeld bij gelijke klimaatomstandigheden) afnam met de sterkte van de golfbeweging en dat de golfbeweging versterkt werd door hoge temperaturen en hoge instraling. Om dit verschijnsel beter te begrijpen is meer onderzoek naar de groei van de afzonderlijke vruchten nodig, terwijl tot nu toe in experimenten meestal alleen naar de totale vruchtopbrengst van komkommer gekeken is. Hoge temperaturen bevorderen de vroegheid van produktie, maar lijken de eindopbrengst vaak te reduceren (Drews et al., 1977; 1980; Liebig, 1981; 1985; Krug en Liebig, 1981; Slack en Hand, 1981; Van de Vooren, 1981; Hey en De Lint, 1982; Krug en Thiel, 1985). Hoge lichtintensiteiten hebben een positieve invloed op de vruchtopbrengst (Liebig, 1976; 1978; 1981; Drews et al., 1980; Krug en Liebig, 1981; Heissner en Drews, 1984; Kanahama en Saito, 1984; Schapendonk et al., 1984).

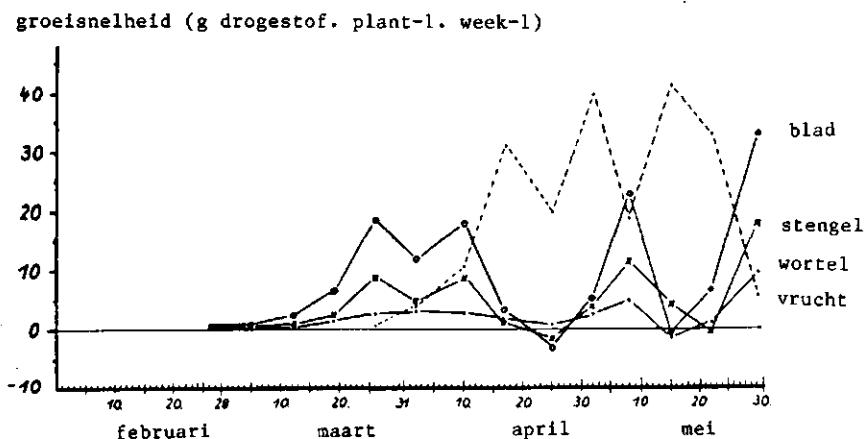


Fig. 1. Wekelijkse groeisnelheden (g drogestof/plant) van bladeren, scheut, wortels en vruchten van de komkommer (Liebig, 1978)

In die proeven, waar de groei van afzonderlijke vruchten is bestudeerd, werd meestal als startpunt van onderzoek de bloei en als eindpunt de oogst genomen. Om de vruchtgroei echter goed te kunnen onderzoeken moet waarschijnlijk ook de groei in een eerder ontwikkelingsstadium van de vrucht (de groei van het vruchtbeginsel) bestudeerd worden. Op het moment van bloei is de eindgrootte van de vrucht mogelijk al voor een groot deel bepaald, zoals bij tomaat (Bohner, 1986). De groeiduur van vruchtaanleg tot bloei is vaak groter dan van bloei tot oogst. Bovendien groeien de vruchten van de huidige rassen altijd parthenocarp uit, waardoor de bloei waarschijnlijk slechts een geringe rol speelt voor de uitgroei van de vrucht. Mogelijk heeft ook de voorgeschiedenis van de plant invloed op de vruchtgroei. Hierbij kan gedacht worden aan het werk van Horie et al. (1979), die de bladgroei van komkommers op basis van plastochronleeftijd beschreven, en het werk van Pieters (1974; 1986), die vond dat de eindgrootte van bladeren van populier en zonnebloem al bij de initiatie grotendeels was vastgelegd. Verder is het gewenst dat de vruchtgroei langer wordt bestudeerd dan tot het oogststadium, omdat de vrucht dan meestal nog niet uitgegroeid is.

- Abortie

Lang niet alle bloemen aan een komkommerplant groeien uit tot een oogstbare vrucht. Kort na bloei kan een vrucht namelijk aborteren (stoppen met groei, vergelen en vervolgens afsterven). Volgens Schapendonk en Brouwer (1984) zijn de vruchten gedurende een periode van 8 dagen na bloei het meest gevoelig voor abortie. Drews (1979) vond dat gemiddeld over een groeiseizoen (feb tot juli, cv. Trix) 70% van de vruchten aborteerde, terwijl De Lint en Hey (1982b) een percentage van 23% vonden (feb tot april, cv. Farbio). Elijkbaar kan het abortiepercentage sterk variëren. Plantdatum is een van de factoren die het abortiepercentage beïnvloedt: dit percentage is lager bij later planten, waarschijnlijk door een hogere lichtintensiteit (De Lint en Hey, 1982b). Abortie neemt toe bij een langdurige periode van hoge temperatuur (>35 °C) in combinatie met een hoog dampdrukdeficiet (Drews, 1979). Bij hogere lichtintensiteiten treedt minder abortie van de eerste vruchten op (Schapendonk et al., 1984). Aangezien de assimilatie toeneemt met de lichtintensiteit, zou de vruchtabortie vanuit de assimilatievoorziening verklaard kunnen worden. Ook bij tomaat heeft de lichtintensiteit invloed op de vruchtabortie. Met name een hoge lichtintensiteit op het tijdstip dat de bloem zichtbaar wordt en net daarna reduceert de abortie (Kinet, 1977). Schapendonk en Brouwer (1984) vonden dat op het moment dat de groeisnelheid van een vrucht hoog was en daardoor de concurrentie om assimilaten groot, het abortiepercentage ook hoog was. Dit zou

wel eens de resultaten van De Lint en Hey (1982b) kunnen verklaren, die vonden dat steeds veel vruchten uit de 16e bladoksel aborteerden (de eerste vrucht van een plant groeide in de 11e oksel). Hoewel het niet exact uit de gepresenteerde gegevens is na te gaan, is het wel zeer waarschijnlijk dat op het moment dat de vruchten uit de 16e oksels gevoelig waren voor abortie, de totale vruchtgroei-snelheid per plant zeer hoog was. Om de rol van de assimilatenvoorziening bij vruchtabortie nader te onderzoeken voerden Schapendonk en Brouwer (1984) een proef uit waarbij planten boven het 12e blad getopt en vervolgens ontbladerd werden met uitzondering van één blad in verschillende bladoksels (oksel 5-12); in de 5e oksel werd 1 vrucht aangehouden en alle andere vruchten werden verwijderd. Deze vrucht bleek niet te aborteren, hoewel zij wel langzaam groeide. Aangezien door het bijna volledig ontbladeren de fotosynthese van de planten sterk geremd werd, terwijl er geen abortie optrad, dachten Schapendonk en Brouwer aangetoond te hebben dat abortie niet het gevolg is van assimilaten-tekort alleen, maar wel van een combinatie met concurrentie van andere vruchten. Het is echter de vraag of gedurende de eerste dagen na ontbladeren, toen de vrucht waarschijnlijk nog gevoelig was voor abortie, de assimilaten-voorziening wel beperkend was. Misschien waren er wel voldoende reservestoffen. Bovendien is het niet uitgesloten dat abortie al in een eerder stadium wordt bepaald. Tiedjens (1928), De Stigter (1969) en Schapendonk en Brouwer (1984) lieten zien dat de oudste vrucht steeds 'domineert' over een jongere vrucht: De oudste vrucht groeit het snelst uit en als één van de twee vruchten aborteert is dit de jongere vrucht, al bloeien de vruchten slechts 1 dag na elkaar. Schapendonk et al. (1984) vonden dat vooral bij lage lichtintensiteit de eerste vruchten die werden aangehouden (vanaf 10e bladoksel) nogal eens aborteerden. Dit lijkt de voorafgaande bewering, dat abortie niet het gevolg is van assimilaten-tekort alleen, maar ook van de 'dominantie' van (concurrentie met) de eerste vruchten, tegen te spreken. De vruchtgroei-snelheid en vruchtafsplitsing nemen toe met de temperatuur (zie verderop). Door de snellere vruchtafsplitsing bij hoge temperaturen zullen meer vruchten tegelijk gaan uitgroeien. Deze vruchten hebben dan bovendien een hoge groei-snelheid. Hierdoor zal de totale vruchtgroei-snelheid enige tijd zeer groot zijn, waardoor de kans op abortie van juist gevormde vruchten toeneemt. Nadat de eerste vruchten dan geoogst zijn, zal in verband met de vele aborties de vruchtgroei enige tijd gering zijn. Hierdoor zal de abortie afnemen, waarna weer enkele vruchten zeer snel uitgroeien en veel vruchten aborteren. Deze sterke afwisseling bij hoge temperaturen van periodes van hoge groei-snelheid met veel aborties en van lage groei-snelheid met weinig aborties is in overeenstemming met de resultaten van Liebig (1976). Uit de resultaten van Liebig (1978) lijken sterke wisselingen in groei-snelheden tot lagere produkties te leiden. Hiermee zou de lage totale

produktie bij hoge temperaturen, zoals door velen waargenomen, verklaard kunnen worden. Echter ook bij toenemende lichtintensiteit neemt de mate van wisselingen in groeisnelheden toe, terwijl de produktie dan ook toeneemt (Liebig, 1978). Mogelijk kan hier de toename van de wisselingen op een zelfde manier verklaard worden als bij de temperatuur. Maar het positieve effect van meer assimilaten bij hoge lichtintensiteit weegt waarschijnlijk zwaarder dan het negatieve effect van de sterke wisselingen in groeisnelheden, waardoor een hogere totale opbrengst mogelijk is.

- Groeisnelheid

Metingen aan individuele komkommervruchten wijzen er steeds op dat de vruchtgroei sigmoïdaal verloopt (Hallig en Amsen, 1967; De Stigter, 1969; Takama et al. 1973; Davies en Kempton, 1976; Drews, 1979; Schapendonk en Challa, 1981; Wehner en Saltveit, 1983; Tazuke en Sakiyama, 1984; Kanellis et al., 1986). De vruchtgroei wordt sterk beïnvloed door een competitie tussen de vruchten onderling (Tiedjens, 1928; De Stigter, 1969; Schapendonk en Brouwer, 1984). De groei van de oudste vrucht blijkt steeds te 'domineren' over (groter te zijn dan) de groei van de jongere vruchten. De groeisnelheid van de afzonderlijke vruchten neemt toe met de temperatuur (Drews, 1979; Hey en de lint, 1982; Tazuke en Sakiyama, 1986). Echter een goede kwantitatieve relatie tussen temperatuur en vruchtgroeisnelheid (voor parthenocarpe rassen) is nog niet gelegd. De vruchtgroei neemt toe met de instraling (Drews, 1979; Schapendonk et al., 1984). Deze grotere snelheid kan het gevolg zijn van meer fotosynthese van de bladeren en ook van de vruchten en/of door een verhoogde sinksterkte van de vruchten. Licht beïnvloedt de vruchtgroei zeker niet alleen door een effect op de bladfotosynthese, aangezien verduisteren van de vruchten door zwarte katoen de vruchtgroei sterk reduceert (Schapendonk en Brouwer, 1984). Het verschil in groeisnelheid (40%) was volgens de auteurs zo groot dat het nooit door de vruchtfotosynthese alleen verklaard kon worden. Het sterk positieve effect van licht op de vruchtgroei zou dan verklaard kunnen worden door een verhoogde sinksterkte van de vruchten; een stimulering van hormoonactiviteit (endogene factor) onder invloed van licht zou hier de oorzaak van kunnen zijn. De rol van de vruchtfotosynthese is niet goed bekend, omdat die nog nooit experimenteel bepaald is. Wel zijn ruwe schattingen gemaakt op basis van de verhouding tussen vrucht- en bladoppervlak. Hieruit bleek de vruchtfotosynthese maximaal 7% van de totale plantfotosynthese te bedragen (Schapendonk en Brouwer, 1984). Schapendonk en Challa (1981) echter berekenden dat, als de fotosynthese per vruchtoppervlak gelijk is aan die per bladoppervlak, de vruchtfotosynthese 10-20% van de geschatte totale assimilatenbehoefte van een

vrucht met maximale groeisnelheid kan bedragen. Bij een aantal andere gewassen zijn wel metingen aan de vruchtfotosynthese verricht. Crookston et al. (1974) gaven een literatuuroverzicht ten aanzien van de bijdrage van de vruchtfotosynthese aan de vruchtgroei. Uit dat overzicht bleek de bijdrage te kunnen variëren van verwaarloosbaar bij citroen en avacado tot 100% bij raapzaad. Crookston et al. (1974) vonden in eigen experimenten dat bij bonen de bruto-fotosynthese per vruchtoppervlak ongeveer 25% van die per bladoppervlak bedroeg. Bij cherrytomaten (Laval-Martin et al., 1977) en bij sojabonen (Andrews en Svec, 1975) was de fotosynthese per versgewicht van vruchten veel kleiner dan die van bladeren, maar op chlorofylbasis hadden de vruchten een hogere fotosynthese. Waarschijnlijk is dit laatste een gevolg van een hoge inwendige CO₂-concentratie door een hoge ademhalingssnelheid. Bij erwten bijvoorbeeld is de CO₂-concentratie in de inwendige holte van de vruchten zeer hoog (meer dan 1000 ppm) (Harvey et al., 1976; Flinn et al., 1977). Als licht de sinksterkte van vruchten vergroot, zal bij verduisteren van enkele vruchten de relatieve sinksterkte van deze vruchten afnemen, maar de relatieve sinksterkte en daarmee de groeisnelheid van de niet verduisterde vruchten toenemen. Door de verminderde relatieve sinksterkte gaan minder assimilaten naar de verduisterde vruchten, waardoor naast een groeireductie ook de kans op abortie toeneemt (zoals waargenomen door Schapendonk en Brouwer (1984)). Worden alle vruchten verduisterd, dan neemt de sinksterkte van de vruchten wel af, maar relatief ten opzichte van elkaar neemt de sinksterkte niet af (wel ten opzichte van de vegetatieve plantedelen), waardoor de groeireductie en kans op abortie minder zijn dan bij verduisteren van enkele vruchten. Schapendonk en Brouwer (1984) namen dan ook waar dat door verduisteren van alle vruchten het abortiepercentage niet toenam, maar wel door verduistering van enkele vruchten.

- Groeiduur

Er is nauwelijks onderzoek gedaan naar factoren die de werkelijke groeiduur van een komkommervrucht beïnvloeden. Wel zijn er enkele publikaties waarin de duur van bloei tot oogst wordt beschreven. Hoewel bij de oogst de vruchten een bepaalde rijpheid hebben, zijn ze meestal nog niet uitgegroeid. Een vrucht met een grote groeisnelheid is eerder groot en zal daarom vaak eerder geoogst worden dan een langzaam groeiende vrucht. Waarnemingen dat de duur van bloei tot oogst afneemt bij hoge temperatuur en hoge instraling (Drews, 1979; Hey en de Lint, 1982; Schapendonk et al., 1984; Kanahama en Saito, 1984) hoeven daarom nog geen evengrote afname van de totale groeiduur te betekenen.

- Celdeling en -strekking

Een komkommervrucht groeit naar alle waarschijnlijkheid eerst voornamelijk door celdeling en later voornamelijk door celstrekking, zoals bij vruchten van een aantal Cucurbitaceae (Sinnott, 1939; 1945) en ook bij komkommerbladeren (Horie et al., 1979) is waargenomen. Misschien biedt een beschrijving van de vruchtgroei op basis van celaantal en -grootte perspectief om de vruchtgroei beter en op een meer verklarende wijze te simuleren. De sinksterkte kan mogelijk met celaantal en -grootte in verband worden gebracht. Bij bladeren wordt het celaantal wel, maar de celgrootte niet beïnvloed door de lichtintensiteit (Wilson, 1966; Horie et al., 1979). Door verwijdering van de apex werden de bladeren groter door grotere cellen, maar niet door meer cellen (Wilson, 1966). Bij bladeren lijkt daarom een vergroting van de relatieve sinksterkte (door verwijdering van de apex) de celgrootte te doen toenemen. Vergelijkbare effecten zouden bij vruchten op kunnen treden. De eindgrootte van tomatenvruchten is in hoge mate gecorreleerd met het aantal cellen in het vruchtbeginsel op het moment van bloei (Bohner, 1986). Dit zou kunnen betekenen dat de sinksterkte voornamelijk in het begin van de vruchtontwikkeling wordt bepaald. Komkommervruchten bestaan niet uit een homogene groep cellen. Sinnott (1942) onderscheidde 4 gebieden op dwarsdoorsnede van vruchten van Cucurbitaceae, terwijl Barber (1909) 6 min of meer verschillende weefsels in het pericarp, dat om de placenta ligt, beschreef. De celdeling stopt volgens Sinnott (1945) het eerst in de middelste lagen, terwijl de deling in de epidermis bijna tot het einde van de vruchtgroei doorgaat. De resultaten van Tiedjens (1928) en Drews (1979) lijken er op te wijzen dat in het begin van de vruchtontwikkeling de lengte- en diktegroei vooral aan de basis van de vrucht plaatsvinden en dat deze zone van groei langzaam naar de vruchtop verschuift. Volgens Wehner en Saltveit (1983) echter is de groei vrij uniform over de vrucht verdeeld, maar hun resultaten laten ook zien dat in het begin de groeisnelheid het grootst is aan de vruchtbasis en later aan de top. Bovenstaande gegevens duiden erop dat voor het beschrijven van vruchtgroei op basis van celaantal en -grootte zeer uitgebreid onderzoek nodig is.

4.2. Apex

Als beginpunt om de morfogenese/ontwikkeling van een plant te beschrijven kan de groeisnelheid van de apex van de hoofdstengel gebruikt worden. Deze snelheid bepaalt namelijk het aantal aangelegde bladeren en vruchten. Bij komkommer lijkt de apex (met het blote oog) steeds tegelijk met het blad een vruchtbeginsel in de bladoksel af te splitsen. Later kan een tweede of zelfs derde

vrucht in een oksel gevormd worden, maar de vruchtopbrengst wordt voornamelijk bepaald door de eerste vruchten van de bladoksels. Onder constante omstandigheden worden de bladeren van jonge vegetatieve planten met een constante snelheid gevormd (Milthorpe, 1959; Horie et al., 1979). Deze snelheid neemt toe met de temperatuur (Milthorpe, 1959) en de instraling (Newton, 1963). Op basis van deze gegevens en enkele eigen waarnemingen (die niet getoond zijn) stelden Challa en van de Vooren (1980) een vergelijking op om de blad- en vrucht-vormingssnelheid te berekenen. Deze relatie gaf een redelijk beeld van de ontwikkelingssnelheid van een plant, maar met name het effect van licht dient nader onderzocht te worden (Challa et al., 1981; Schapendonk et al., 1984). Ook dient het effect van vruchtgroei op blad- en vruchtvorming onderzocht te worden. De resultaten van Denna (1971) en Challa et al. (1981) lijken erop te duiden dat de vrucht- en bladvormingssnelheid geremd wordt door de vruchtgroei. Pak en Kato (1983) vonden dat de scheutgroei (aantal en lengte van de scheuten) sterk toenam als alle vruchtbeginsels werden verwijderd. Verder blijkt dat nadat veel vruchten geoogst zijn, waardoor de totale vruchtgroei vermindert, de groeisnelheid van de stengel (Liebig, 1978) en ook het aantal bloemen sterk toenemen (Drews, 1979).

4.3. Bladeren

Het bladoppervlak (LAI) heeft een grote invloed op de fotosynthese en is daardoor een zeer belangrijke parameter van simulatiemodellen. Als de blad-afsplittingsnelheid bekend is, kan ook de plastochronleeftijd berekend worden. Horie et al. (1979) toonden aan dat de bladgroei voor een groot gedeelte afhankelijk is van de plastochronleeftijd. Gebruik makend van de gegevens van Horie et al., aangevuld met enkele eigen experimenten, en de snelheid van bladafsplitsing zou het totale bladoppervlak van een plant (LAI) gesimuleerd kunnen worden. De bladgroei zou ook op een manier vergelijkbaar met de vruchtgroei gesimuleerd kunnen worden. Schapendonk (1984) simuleerde ook al een LAI op basis van individuele bladeren, waaraan een sinksterkte werd toegekend.

4.4. Wortels

Over de wortelgroei van komkommers is relatief het minst bekend. Wel is duidelijk dat, evenals bij veel andere plantesoorten, de wortelgroei geremd wordt door vruchtgroei (De Stigter, 1969; Liebig, 1978; Pak en Kato, 1983; Pharr et al., 1985; Goehler en Drews, 1986).

5. MODELOPZET

Er moet een model opgesteld worden waarin de fotosynthese, de vorming van afzonderlijke organen en de verdeling van drogestof over de afzonderlijke organen van kasgewassen berekend wordt. Voor de simulatie van de fotosynthese wordt gebruik gemaakt van een model van Hans Gijzen. Aan dit model worden submodellen voor de groei van verschillende organen (vruchten, apex, bladeren en wortels) toegevoegd. Niet al deze submodellen worden tegelijk ontwikkeld. Schapendonk en Brouwer (1984) en Ykema (1987) hebben een aanzet gemaakt voor een submodel voor vruchtgroei. In dit model wordt de vormingssnelheid van vruchten bepaald door de temperatuur (naar Challa en van de Vooren, 1980). De verdeling van assimilaten over vegetatieve en generatieve delen is constant. De totale hoeveelheid assimilaten die aan de vruchten wordt toebedeeld, wordt op basis van relatieve sinksterktes over de afzonderlijke vruchten verdeeld. De sinksterkte wordt gelijk gesteld aan de potentiële groeisnelheid van de vruchten.

De potentiële groeisnelheid is de groeisnelheid wanneer de fotosynthese niet beperkend is. De groei wordt dan beperkt door (processen in) de vrucht zelf ofwel de mate waarin de vrucht assimilaten kan aantrekken: de sinksterkte. De potentiële groeisnelheid van een vrucht is afhankelijk van de tijd na bloei en wordt in het model niet beïnvloed door klimaatfactoren (figuur 2). De potentiële groeisnelheid is in het begin en aan het eind van de vruchtontwikkeling gering en is halverwege de groeiduur (welke voor alle vruchten gelijk gesteld wordt) maximaal. Als een vrucht binnen een bepaald aantal dagen niet een minimumgewicht bereikt, aborteert zij. Hoewel er in het hier beschreven model veel aannamen gedaan zijn, omdat experimentele gegevens schaars zijn, geeft het toch al een redelijk beeld van de vruchtgroei van komkommer en biedt aanknopingspunten voor verder simulatie-onderzoek. Eerst zal dit model voor vruchtgroei verder uitgewerkt worden (wat geruime tijd zal duren), waarna later pas aan de andere submodellen wordt gewerkt. Tot dan wordt een constante groei van of verdeling van assimilaten naar die organen aangenomen. Voor een gedetailleerde uitwerking en toetsing van de submodellen zijn experimenten nodig om met name de sinksterkte van de organen te bepalen.

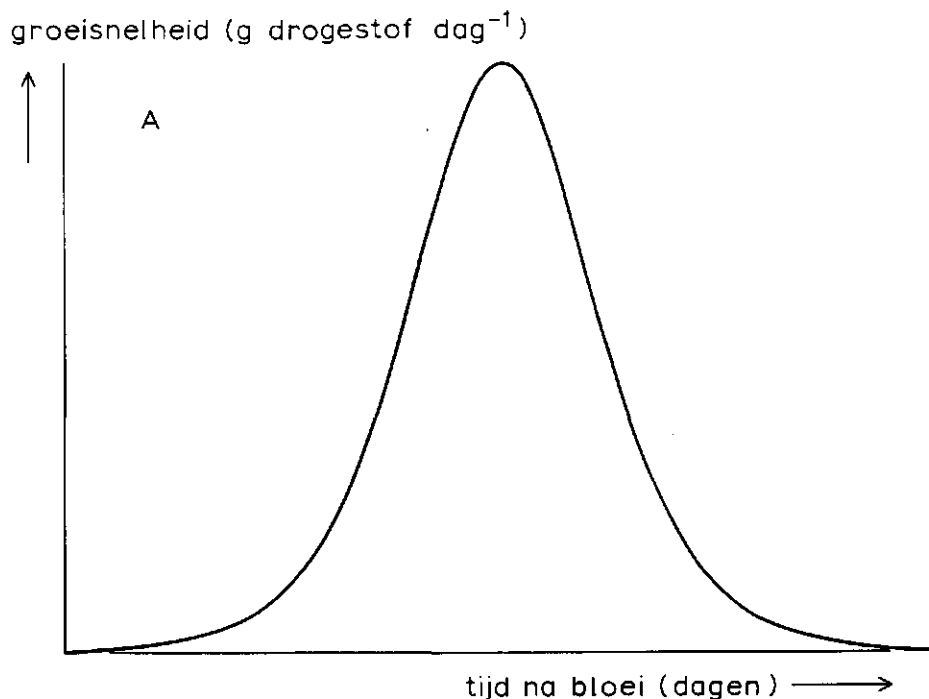


Fig. 2. De gesimuleerde potentiële vruchtgroeisnelheid als functie van de tijd na bloei.

6. EXPERIMENTEN

Eerst zal nagegaan worden of de potentiële groei (de groei bij sinklimitering) een maat is voor de sinksterkte van de organen. In eerste instantie zal het onderzoek zich richten op de (groei en sinksterkte van) komkommervruchten. Als de potentiële groei een maat is voor de sinksterkte, moet de groei bij elk niveau van assimilatenaanbod in relatief gelijke mate beïnvloed worden door bijvoorbeeld de temperatuur (figuur 3, curve a en b). Het is echter niet uitgesloten dat niet de potentiële groeisnelheid, maar de groeisnelheid bij een laag assimilatenaanbod door de temperatuur beïnvloed wordt. In dat geval neemt de affiniteit van de vruchten (helling van curve c in figuur 3) voor assimilaten toe en kan de verdeling van drogestof niet op basis van potentiële groeisnelheden gesimuleerd worden (de potentiële groeisnelheid is dan geen maat voor de sinksterkte). De helling en eventueel de maximale waarde van de groeisnelheid-assimilatenaanbodcurve kunnen dan een maat zijn voor de sinksterkte. Om de vruchtgroeisnelheid uit te kunnen zetten tegen het assimilatenaanbod worden planten geteeld met 1 vrucht en variërend aantal bladeren en/of planten met een vast aantal aantal bladeren en variërend aantal vruchten. Bij dergelijke proeven moet wel rekening gehouden worden met mogelijke stimulering of remming van de fotosynthese door de verhoogde of verlaagde sinksterkte ten opzichte van de sourcesterkte (Hall, 1977; Hall en Brady, 1977; Hall en Milthorpe, 1978; Barrett en Amling, 1978; Clough et al., 1981; Gifford en Evans, 1981; Chaves,

1984; Plaut en Mayoral, 1984; Mayoral et al., 1985). Om het assimilatenaanbod goed te kunnen inschatten moet steeds naast de vruchtgroei ook de groei van de totale plant en/of periodiek de bladfotosynthese bij voorbeeld met draagbare fotosynthese-apparatuur gemeten worden.

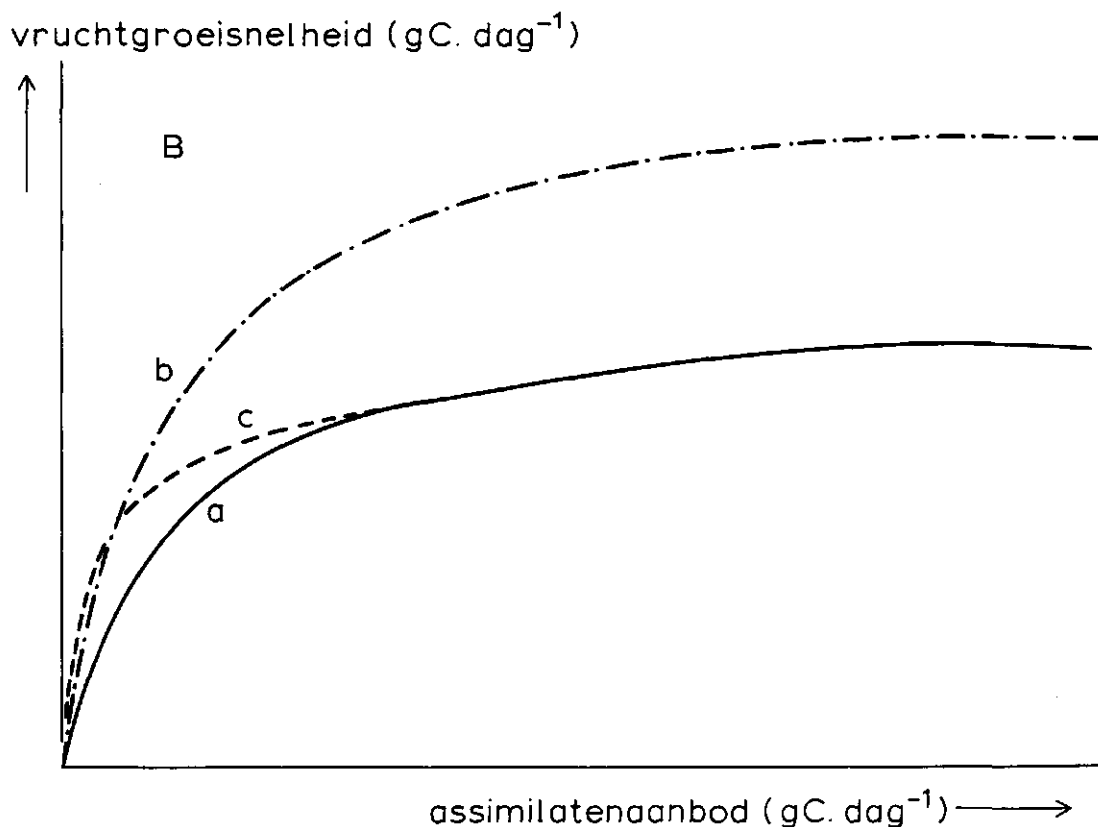


Fig. 3. Mogelijke relatie tussen het assimilatenaanbod en de vruchtgroeisnelheid en de invloed van de temperatuur op deze relatie. De maximale waarde van een curve is de potentiële groeisnelheid.
Curve a: Vruchtgroeisnelheid bij lage temperatuur.
Curve b: Vruchtgroeisnelheid bij hoge temperatuur. Het verschil tussen Curve a en b kan gekarakteriseerd worden door de maximale waarden van de curven (potentiële groeisnelheden).
Curve c: Vruchtgroeisnelheid bij hoge temperatuur indien niet de potentiële groeisnelheid, maar wel de affiniteit van de vruchten voor assimilaten toeneemt met de temperatuur.

Met name de invloed van temperatuur en licht op de groei en sinksterkte van de vruchten zal onderzocht worden. Om de invloed van de temperatuur op de vruchtgroei te onderzoeken kan de vrucht gehuld worden in een glazen cilinder met dubbele wand (analoog aan experimenten van Schapendonk en Verkleij bij komkommer en Dekhuyzen en Verkerke bij veldboon). Door de dubbele wand kan water geleid worden, zodat de vruchttemperatuur goed te beheersen is. Een dergelijke cilinder kan gasdicht gemaakt worden, zodat volume van de vrucht (= vruchtgrootte) bepaald kan worden en het eventueel ook mogelijk is om de CO₂-uitwisseling van de vruchten te meten. Eerdere experimenten op het CABO (Mathieu Hoeimakers) lijken erop te duiden dat het, ondanks een afname van het drogestofgehalte tijdens de vruchtontwikkeling (Ward en Miller, 1970; Davies en Kempton, 1976; Tazuke en Sakiyama, 1986), mogelijk is om vruchtvolumes om te rekenen naar vers- en drooggewichten. Het effect van licht op de vruchtgroei kan onderzocht worden door de glazen cilinders donker te maken of juist een lichtbron bij de cilinder te brengen, terwijl de rest van de plant afgeschermd wordt van deze lichtbron. Om het effect van licht op de sinksterkte te kunnen scheiden van die op de fotosynthese zijn fotosynthesemetingen noodzakelijk. Bovendien kunnen metingen van de vruchtfotosynthese bijdragen aan een verbetering van de fotosynthesemodellen (van Hans Gijzen).

Ook de abortie van vruchten dient onderzocht te worden. Op welk tijdstip van de vruchtontwikkeling kan abortie optreden en wat zijn de beïnvloedende factoren (assimilaten, competitie, licht, temperatuur). De voorgeschiedenis van een plant mag niet verwaarloosd worden, aangezien mogelijk al bij de initiatie van een orgaan het groeipatroon voor een groot gedeelte vastligt. Door planten verschillend op te kweken kan een indruk verkregen worden van de te verwachten effecten van de voorgeschiedenis. Als de effecten groot genoeg zijn, kan o.a. naar de grootte van de 'groeiende scheut' of apex gekeken worden, zoals Pieters (1974; 1986) bij populier en zonnebloem gedaan heeft.

Nadat de vruchtgroei onderzocht is, wordt de groei en concurrentie met de overige organen (eerst de apex en daarna bladeren en wortels) onderzocht. Hierbij kan waarschijnlijk een vergelijkbare werkwijze als bij de vruchten gevolgd worden.

Nadat de resultaten van deze experimenten in het simulatiemodel verwerkt zijn, kan het model getest worden aan planten die vergelijkbaar met de praktijk in een kas worden geteeld. Mogelijk kan dit in samenwerking met het proefstation voor Tuinbouw onder Glas te Naaldwijk uitgevoerd worden.

- Anatomie van de vrucht

Er zal oriënterend onderzoek gedaan worden naar vruchtopbouw, celdeling en celstrekking. SEM-foto's van verschillende lengte- en dwarscoupes van de vrucht kunnen de kennis over de vruchtopbouw vergroten. Methoden om celaantal en celgrootte te bepalen moeten nog uitgezocht worden. Om na te gaan in welk deel van de vrucht groei plaatsvindt, kunnen ook markeringen op jonge vruchten aangebracht worden (vergelijkbaar met Tiedjens, 1928; Drews, 1979; Wehner en Saltveit, 1983), waarna de verplaatsing van de markeringen ten opzichte van elkaar in de tijd gevolgd kan worden.

7. WERKWIJZE

Hier volgen nog eens samengevat de belangrijkste onderzoekspunten. De volgorde van de punten geeft ook ruwweg een volgorde van experimenten in de tijd weer: De experimenten worden voornamelijk in het fytotron en in een 'Heraeus' klimaatkast uitgevoerd. Naast dit experimenteel onderzoek zal er ook aan de simulatiemodellen gewerkt worden.

- Invloed van temperatuur op vruchtgroei (sinksterkte) onderzoeken met behulp van glazen cilinders.
- Invloed van licht op vruchtgroei onderzoeken. De effecten op groei moeten gesplitst worden in effecten op sinksterkte en vruchtfotosynthese door middel van fotosynthesemetingen aan vruchten.
- Opstellen van een relatie tussen vruchtvolume en vers- en drooggewicht: het volume, vers- en drooggewicht bepalen van vruchten van verschillende grootte en tevens de invloed van klimaat en teeltwijze hierop nagaan.
- Oriëntering ten aanzien van anatomie van de vrucht: wat zijn de mogelijkheden en wat is het nut ervan.
- Invloed voorgeschiedenis van plant op vruchtgroei onderzoeken. Ter oriëntering van de grootte van de effecten moeten de planten niet de gehele groeiduur bij dezelfde klimaatomstandigheden geteeld worden.
- Concurrentie tussen vruchten onderling onderzoeken. Vruchtgroei meten terwijl het aantal vruchten per plant gevarieerd wordt bij een vast aantal bladeren. Ook kunnen de vruchten aan een plant een verschillende temperatuur of lichtintensiteit gegeven worden.
- Bepaling van abortiegevoelige periode en abortie-inducerende factoren. De periode waarin de vruchten gevoelig zijn voor abortie kan onderzocht worden door de planten of vruchten gedurende een bepaalde periode te verduisteren, of door het assimilaten transport in de vruchtsteel te remmen door koeling van

de vruchtsteel. Nagegaan dient te worden of een beschrijving van de abortie op basis van alleen de assimilatenvoorziening toereikend is, of dat het ook nodig is om rekening te houden met bij voorbeeld hormonale effecten van andere vruchten. Hiertoe kan de invloed van het assimilatenaanbod (wat gevarieerd kan worden door het aantal bladeren te variëren) op de abortie onderzocht worden aan planten met één vrucht en aan planten met meerdere vruchten.

- Validatie van simulatiemodel met planten in een kas.
- Groei van apex en concurrentie met vruchtgroei onderzoeken, waarbij een vergelijkbare werkwijze als bij de vruchten gevolgd kan worden.

8. LITERATUUR

- Andrews, A.K. en L.V. Svec, 1975. Photosynthetic activity of soybean pods at different growth stages compared to leaves. *Can. J. Plant Sci.* 55: 501-505.
- Barber, K.G., 1909. Comparative histology of fruits and seeds of certain species of Cucurbitaceae. *Bot. Gazette* 47: 263-310.
- Barrett, J.E. III and H.J. Amling, 1978. Effects of developing fruits on production and translocation of ¹⁴C-labeled assimilates in cucumber. *Hortsci.* 13(5): 545-547.
- Bohner, J., 1986. Fruchtgroesse und Konkurrenzverhalten bei Tomatenfruechten - Beziehungen zwischen Zellzahl, Zellgroesse und Phytohormonen. Proefschrift universiteit Hohenheim Stuttgart 120p.
- Challa H. and J. v.d. Vooren, 1980. A strategy for climate control in greenhouses in early winter production. *Acta Hort.* 106: 159 - 162.
- Challa, H., Bakker, J.C., Bot, G.P.A. en A.J. Udink ten Cate, 1981 Economical optimization of energy consumption in an early cucumber crop. *Acta Hort.* 118: 191-199.
- Chaves, M.M., 1984. Photosynthesis and assimilate partition in fruiting and non-fruiting grapevine shoots. In: *Advances in photosynthesis research. IV.* (ed. C. Sybesma). Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers. 145-148.
- Clough, J.M., Peet, M.M. en P.J. Kramer, 1981. Effects of high CO₂ and sink size on rates of photosynthesis of a soybean cultivar. *Plant Physiol.* 67: 1007-1010.
- Crookston, R.K., O'Toole, J. en J.L. Ozbun, 1974. Characterization of the bean pod as a photosynthetic organ. *Crop Sci.* 14: 708-712.
- Davies J.N. en R.J. Kempton, 1976. Some changes in the composition of the fruit of the glasshouse cucumber (*Cucumis sativus*) during growth, maturation and senescence. *J. Sci. Fd. Agric.* 27: 413 - 418.
- Denna, D.W., 1971. Expression of determinate habit in cucumbers (*Cucumis sativus* L.). *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 96(3): 277-279.
- Dreus M., 1979. Untersuchungen zum Fruchtentwicklung bei der Gewaechshausgurke. *Arch. Gartenbau* 27(4): 153 - 164.

- Drews, M., Heissner, A., Lankow, J. en J. Riess, 1977. Einfluss der Klimatischen Wachstumsfaktoren auf die Ertragsbildung bei der Gurkenproduktion in Gewächshäusern. Gartenbau 24(3) Beilage S. III-V.
- Drews M., Heissner, A. en P. Augustin, 1980. Die Ertragsbildung der Gewächshausgurke beim Fruhanbau in Abhängigkeit von der Temperatur und Bestrahlungsstärke. Arch. Gartenbau 28(1): 17 - 30.
- Flinn, A.M. en J.S. Pate, 1970. A quantitative study of carbon transfer from pod and subtending leaf to the ripening seeds of the field pea (*Pisum arvense* L.). J. Exp. Bot. 21(66): 71-82.
- Gifford, R.M. en L.T. Evans, 1981. Photosynthesis, carbon partitioning and yield. Ann. Rev. Plant Physiol. 32: 485-509.
- Goehler, F. en M. Drews, 1986. Sink-source Beziehungen bei Gewächshausstomate und -gurke im NFT-Verfahren. Arch. Gartenbau 34(2): 109-117.
- Hall, A.J., 1977. Assimilate source-sink relationships in *Capsicum annum* L. I. The dynamics of growth in fruiting and deflorated plants. Aust. J. Plant Physiol. 4: 623-636.
- Hall, A.J. en C.J. Brady, 1977. Assimilate source-sink relationships in *Capsicum annum* L. II. Effects of fruiting and defloration on the photosynthetic capacity and senescence of the leaves. Aust. J. Plant Physiol. 4: 771-783.
- Hall, A.J. en F.L. Milthorpe, 1977. Assimilate source-sink relationships in *Capsicum annum* L. III. The effects of fruit excision on photosynthesis and leaf and stem carbohydrates. Aust. J. Plant Physiol. 5: 1-13.
- Hallig V.A. en M.G. Amsen, 1967. Yield and quality of cucumber under glass when the fruits are harvested at 3 sizes. Tidsskrift for planteavl 71: 366 - 373.
- Harvey, D.M., Hedley, C.L. en R. Keeley, 1976. Photosynthetic and respiratory studies during pod and seed development in *Pisum sativum* L.. Ann. Bot. 40: 993-1001.
- Hey G., en P.J.A.L. de Lint, 1982. Night temperature and fruiting of glasshouse cucumber (*Cucumis sativus* L). Neth. J. Agric. Sci. 30: 137 - 148.

- Heissner, A. en M. Drews, M., 1984. Zur Quantifizierung zwischen Ertragsbildung und Bestrahlungsstaerke bei Gewaechshaustomate und -gurke. Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universitaet zu Berlin. Mathematisch- Naturwissenschaftliche Reihe 4. 373-375.
- Ho, L.C., 1984. Partitioning of assimilates in fruiting tomato plants. Plant Growth regulation 2: 277-285.
- Horie, T., Wit, C.T. de, Goudriaan, J. en J. Bensink, 1979. A formal template for the development of cucumber in its vegetative stage. Porceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Series C. 82(4): 433-480.
- Kanahama K. en T. Saito, 1984. Effect of planting density and shading on the fruit curvature in cucumber. J. Jap. Soc. Hort. Sci. 53(3): 331 - 337.
- Kanellis A.K., L.L. Morris en M.E. Jr. Saltveit, 1986. Effect of stage of development on postharvest behavior of cucumber fruit. Hort Sci. 21(5): 1165 - 1167.
- Kinet, J.M., 1977. Effect of light conditions on the development of the inflorescence in tomato. Scientia Hort. 6: 15-26.
- Krug H. en H.P. Liebig, 1981. Diurnal thermoperiodism of the cucumber. Acta Hort. 118: 83 - 94.
- Krug H. and F. Thiel, 1985. Effect of soil temperature on growth of cucumber in different air temperature and radiation regime - poster. Acta Hort. 156: 117 - 126.
- Laval-Martin, D., Farineau, J. en J. Diamond, 1977. Light versus dark carbon metabolism in cherry tomato fruits. I. Occurrence of photosynthesis. Study of the intermediates. Plant Physiol. 60: 872-876.
- Liebig H.P., 1978. Einflusse endogener und exogener Factoren auf die Ertragsbildung von Salatgurken (*Cucumis sativus*, L.) unter besondere Berucksichtigung von Ertragsrhythmik, Bestandesdichte und Schnittmassnahmen. Dissertatie Technischen Universitaet Hannover. 155p.
- Liebig, H.P., 1981. A growth model to predict yield and economical figures of the cucumber crop. Acta Hort. 118: 165-174.
- Liebig H.P., 1985. Model of cucumber growth and yield. I. Raising the crop under low temperature regimes. Acta Hort. 156: 127 - 137.
- Liebig, H.P. en H. Krug, 1976. Kostenguenstige Temperaturfuehrung bei einigen Gemuesearten unter Glas. Gemuese 12: 38-44.

- De Lint P.J.A.L. en G. Hey, 1982a. Night temperature and number of nodes and flowering of the main stem of glasshouse cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Neth. J. Agric. Sci.* 30: 149 - 159.
- De Lint P.J.A.L. en G. Hey, 1982b. Night temperature and flower abortion of glasshouse cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Neth. J. Agric. Sci.* 30: 331 - 339.
- Mayoral. M.L., Plaut, Z. and L. Reynold, 1985. Effect of translocation-hindering procedures on source leaf photosynthesis in cucumber. *Plant Physiol.* 77: 712-717.
- Milthorpe, F.L., 1959. Studies on the expansion of the leaf surface. I. The Influence of temperature. *J. Exp. Bot.* 10(29): 233-249.
- Newton, P., 1963. Studies on the expansion of the leaf surface. II. The influence of light intensity and daylength. *J. Exp. Bot.* 14(42): 458-482.
- Pak, H.Y. en T. Kato, 1983. Influences of fruiting on lateral shoot development in cucumber. *Res. Report, office of Rural Development, S. Korea, Horticulture* 25(10): 31-36.
- Pharr, D.M., Huber, S.C. and H.N. Sox, 1985. Leaf carbohydrate status and enzymes of translocate synthesis in fruiting and vegetative plants of *Cucumis sativus* L. *Plant Physiol.* 77: 104-108.
- Pieters, G.A., 1974. The growth of sun and shade leaves of *Populus euramericana* 'robusta' in relation to age, light intensity and temperature. *Proefschrift LU Wageningen* 107p.
- Pieters, G.A., 1986. Relation between the diameter of the growing shoot and the mature size of leaves and flower head of sunflower. *Physiol Plant* 68: 113-118.
- Plaut, Z. en M.L. Mayoral, 1984. Control of photosynthesis in whole plants by sink-source interrelationships. In: *Advances in photosynthesis research IV.* (ed. C. Sybesma) Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers 899p.
- Schapendonk, A.H.C.M., 1984. Effect of maintenance respiration on growth and development of a closed canopy. *Acta Hort.* 156: 155-163.
- Schapendonk, A.H.C.M. en H. Challa, 1981. Assimilate requirements for growth and maintenance of the cucumber fruit. *Acta Hort.* 118: 73 - 82.

- Schapendonk A.H.C.M. en P. Brouwer, 1984. Fruit growth of cucumber in relation to assimilate supply and sink activity. *Scientia Hort.* 23: 21 - 33.
- Schapendonk A.H.C.M., H. Challa, P.W. Broekhorst en A.J. Udink ten Cate. 1984 Dynamic climate control; an optimization study for earliness of cucumber production. *Scientia Hort.* 23: 137 - 150.
- Sinnott, E.W., 1939. A developmental analysis of the relation between cell size and fruit size in cucurbits. *Amer. J. Bot.* 26: 179-189.
- Sinnott, E.W., 1942. An analysis of the comparative rates of cell division in various parts of the developing cucurbit ovary. *Amer. J. Bot.* 29: 317-323.
- Sinnott, E.W., 1945. The relation of cell division to growth in cucurbit fruits. *Growth* 9: 189-194.
- Slack G. en D.W. Hand, 1981. Control of air temperature for cucumber production. *Acta Hort.* 118: 175 - 186.
- Stigter, H.C.M. de, 1969. Growth relations between individual fruits, and between fruits and roots in cucumber. *Neth. J. Agric. Sci.* 17: 209-214.
- Takama, F., Fukuda, S., Toyomaki, Y., Toyomaki, K. en S. Saito, 1973. Changes of chemical components of cucumber and sweet pepper fruits during growth on the tree. *J. Jap. Soc. Food and Nutr.* 26: 329-332.
- Tazuke, A. en R. Sakiyama, 1984. Growth analysis of cucumber fruits on vine by use of the dimensions of fruit shape. *J. Jap. Soc. Hort. Sci.* 53(1): 30-37.
- Tazuke, A. en R. Sakiyama, 1986. Effect of fruit temperature on the growth of cucumber fruits. *J. Jap. Soc. Hort. Sci.* 55(1): 62-68.
- Tiedjens, V.A., 1928. The relation of environment to shape of fruit in *cucumis sativus* L. and its bearing on the genetic potentialities of the plants. *J. Agric. Res.* 36: 795-809.
- Venkateswarlu, B. en R.M. Visperas. 1987. Source-sink relationships in crop plants. *IRRI research paper series no 125*, 19p.
- Vooren J. van de, 1981. Effect of day and night temperatures on earliness and fruit production in cucumber. *Acta Hort.* 118: 187 - 189.

- Ward G.M. en M.J. Miller, 1970. Relationship between fruit sizes and nutrient content of greenhouse tomatoes and cucumbers. *Can. J. Plant Sci.* 50: 451 - 455.
- Wehner, T.C. en M.E. Jr. Saltveit, 1983. Photographic analysis of cucumber fruit elongation. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 108(4): 465-468.
- Wilson, G.L., 1966. Studies on the expansion of the leaf surface. V. Cell division and expansion in a developing leaf as influenced by light and upper leaves. *J. Exp. Bot.* 17(52): 440-451.
- Ykema, N., 1987. Simulatie van de groei van individuele komkommervruchten. Doctoraalonderzoek Theoretische Productie Ecologie IU Wageningen. 77p.