

CENTRUM VOOR AGROBIOLOGISCH ONDERZOEK

Verslagen  
nr. 16, 1978

EFFECTEN VAN TEMPERATUUR OP DE GROEI VAN  
JONGE KOMKOMMERPLANTEN

door

H. Challa en P. Brouwer

12147

Inhoud	Blz.
Inleiding	5
Materiaal en methoden	6
Resultaten	9
Discussie	11
Ontwikkelingssnelheid	12
Groeisnelheid	13
Verdeling van droge stof	16
Betrouwbaarheid van de resultaten	17
Conclusies	18

## Inleiding

Stijgende energieprijzen leiden tot een streven naar lagere kas-temperaturen gedurende de wintermaanden met zoveel mogelijk behoud van vroegheid, kwantiteit en kwaliteit van geteelde produkten. Dit streven leidt tot de vraag: wat beperkt de groei bij lage temperaturen, in het bijzonder bij lage lichtintensiteit. Aansluitend hierop kan worden gezocht naar "zuinige" temperatuur-programma's, door rekening te houden met het dagelijkse groeipatroon van de plant en met variaties in de omgevingsfactoren en de interacties daartussen. Inzicht in de wijze waarop temperatuurwisselingen ingrijpen op de groei van de plant is eveneens van belang in situaties, waarbij de streef temperatuur in een kas niet kan worden gerealiseerd. Voldoende kennis zou dan voorhanden moeten zijn om via een aangepaste afwikkeling van het regelprogramma hierop adequaat te reageren. Dergelijke inzichten zijn voorts van belang voor de veredeling bij het zoeken naar geschikte selectiecriteria bij de veredeling op goed produktievermogen bij lage temperaturen.

Voor een evaluatie van de effecten van wisseltemperaturen op de groei van planten is het noodzakelijk eerst een referentiekader te geven waarbinnen deze effecten kunnen worden vergeleken (proeven bij constante temperatuur). Daarnaast dient een juiste kwantitatieve formulering van deze effecten gevonden te worden. Met deze doelstellingen voor ogen zijn in de afgelopen jaren groeiproeven gedaan die enerzijds wel inzichten hebben vergroot, doch anderzijds ook problemen hebben opgeworpen. Voor een verdere planning van groeiproeven en van de aanpak van de problematiek in het algemeen, leek daarom een rapportering van de onvolledige gegevens, die thans ter beschikking staan, gewenst.

Effecten van de temperatuur op de groei van de plant zijn te verwachten zowel via de koolstofbalans, als via morfologie en de ontwikkeling. Ten einde deze drie aspecten in de proefopzet in te bouwen is een zekere periode nodig, waarin de plant zich aan de behandeling kan aanpassen. Anderzijds is voor groeianalytisch onderzoek, waarbij planten geoogst dienen te worden een jonge plant het meest geschikte onderzoeks-

object. Deze overwegingen hebben er toe geleid de groei van planten gedurende de eerste vier weken na het zaaien te bestuderen. Door middel van groeianalyse is getracht groeiverschillen te verklaren. Het onderzoek naar het dagelijks verloop van fotosynthese, ademhaling en reservegehalte in 5-blads komkommerplanten van de afgelopen jaren geeft hierbij een belangrijke ondersteuning.

### Materiaal en methoden

Proeven werden uitgevoerd met komkommer "Sporu origineel" en later met "Farbio". Tot deze omschakeling werd besloten, omdat "Sporu" veranderd leek ten aanzien van de resistentie tegen lage nachttemperaturen (gevoeliger). Een tweede voordeel van Farbio is de 100% vrouwelijke bloei (Sporu is gemengd bloeiend), zodat zeer snel vruchten kunnen worden verkregen. Voorts is Farbio een gangbaar ras, terwijl Sporu thans wel wat verouderd is.

Planten werden gezaaid (dag 0) in vochtig Perlite bij 28 °C en op dag 3 in het licht geplaatst bij 25 °C. Op dag 4 werden de zaailingen op een geaëreerde voedingsoplossing (Steiner) geplaatst en op die dag werden ook de temperatuurbehandelingen ingezet. De temperatuur van de wortels bleef min of meer constant, als gevolg van het bufferend vermogen van de voedingsoplossing (ca. 100 l), of doordat door verwarming de temperatuur op het dagueil werd gehouden.

De proeven werden uitgevoerd in klimaatcellen bij een lichtintensiteit van  $30 \text{ W.m}^{-2}$ , een daglengte van acht uur, omstandigheden die overeenkomen met de gemiddelde lichtsituatie in de maand januari. (In een kas treedt daarnaast een reductie op als gevolg van de lichtverliezen in het kasdek.) De luchtvochtigheid werd op 80% RLV ingesteld.

Bij de aanvang van elke proef werd de lichtintensiteit op meerdere plaatsen gemeten op het deksel van de bakken waarin de voedingsoplossing zich bevond. In totaal konden niet meer dan zes bakken per cel worden geplaatst, aangezien de lichtintensiteit bij de wanden sterk afnam. Ondanks deze voorzorg traden nog tamelijk sterke variaties in de licht-

intensiteit op (fig. 1). Deze variaties waren het gevolg van het geringe aantal brandende lampen (lage lichtintensiteit, "sterke" lampen) en de onderschepping van licht door de constructieve delen van het glasplafond onder de lampen. Exacte instelling van het lichtniveau werd hierdoor bemoeilijkt.

Voor het oogsten werd gekozen voor het wijker/blijver systeem, waarbij de planten steeds zodanig werden uitgedund, dat ze elkaar niet beschaduwden. Oogsten werden direct voor het begin van de lichtperiode verricht, ten einde de reservegehalten laag te houden. De aantallen planten, die geogst werden en de oogsttijdstippen waren niet steeds gelijk. Meestal werd de eerste oogst verricht op dag 14 en de laatste op dag 28. Het aantal planten per oogst was meestal 10, maar soms ook minder. Het aantal oogsten bedroeg meestal ca. zes.

De geogste planten werden opgedeeld in de afzonderlijke ontvouwen bladen, stengel (inclusief bladstelen en groeipunt), hypocotyl en wortels. Het versgewicht van de organen werd bepaald, het oppervlak van de bladen gemeten en na drogen bij 105 °C werden de organen opnieuw gewogen. De aldus verkregen gegevens werden gebruikt voor een groeianalyse. Aangezien het totaal drooggewicht en het bladoppervlak vrijwel zuiver exponentieel toenamen in de tijd (fig. 2) konden goede schattingen worden verkregen van de relatieve groeisnelheid van het drooggewicht ( $RGR_W$ ) en van het bladoppervlak ( $RGR_A$ ), door middel van lineaire regressie.

Op grond van het uitgangspunt, dat  $\ln W$  en  $\ln A$  lineair toenemen geldt:

$$W = a \cdot e^{bt} \quad (1)$$

$$A = c \cdot e^{ft} \quad (2)$$

waar  $W$  = totaal drooggewicht en  $A$  = totaal bladoppervlak van de plant,  $b = RGR_W$  en  $f = RGR_A$  en  $a$  en  $c$  zijn constanten. Per definitie geldt:

$$NAR = \frac{1}{A} \cdot \frac{dW}{dt} \quad (3)$$

waar NAR = momentane netto-assimilatiesnelheid.

Uit formules (1), (2) en (3) volgt, dat

$$\text{NAR} = \frac{1}{c \cdot e^{ft}} \cdot \frac{d(a \cdot e^{bt})}{dt} = \frac{a \cdot b}{c} \cdot e^{(b-f)t} \quad (4)$$

Uit (4) kan nu de gemiddelde NAR  $\overline{\text{NAR}}$  uitgerekend worden:

$$\overline{\text{NAR}} = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} \frac{a-b}{c} \cdot e^{(b-f)t} \cdot dt = \frac{a \cdot b}{c} \cdot \frac{1}{b-f} \cdot \frac{e^{(b-f)t_2} - e^{(b-f)t_1}}{t_2 - t_1} \quad (5)$$

Langs gelijksoortige weg kan de berekening voor het gemiddelde bladoppervlakte-drooggewicht-quotiënt  $\overline{\text{LAR}}$  uitgevoerd worden. Per definitie geldt:

$$\text{LAR} = \frac{A}{W} \quad (6)$$

en via formules (1) en (2) kan (6) worden herschreven tot:

$$\text{LAR} = \frac{c}{a} \cdot e^{(f-b)t} \quad (7)$$

Integratie van (7) over het interval  $t_1 - t_2$  en deling door de lengte van dat interval geeft de gemiddelde LAR gedurende dat interval:

$$\overline{\text{LAR}} = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} \frac{c}{a} \cdot e^{(f-b)t} \cdot dt = \frac{c}{a} \cdot \frac{e^{(f-b)t_2} - e^{(f-b)t_1}}{(f-b) \cdot (t_2 - t_1)} \quad (8)$$

Voor het speciale geval, dat  $\text{RGR}_W = \text{RGR}_A$  (d.w.z.  $b=f$ ) vereenvoudigen de formules (5) en (8) zich tot:

$$\overline{\text{NAR}} = \frac{a \cdot b}{c}$$

$$\text{LAR} = \frac{c}{a}$$

Alleen onder die voorwaarde zijn NAR en LAR constant in de loop van de groeiproef.

Behalve de gegevens van de groeianalyse is ook een karakterisering van de cindsituatie van belang voor een vergelijking van verschillende behandelingen. Naast morfologische karakteristieken is gepoogd het ont-

wikkelingsstadium te kwantificeren via het aantal ontvouwen bladeren en de grootte van het jongste ontvouwen blad.

De aangelegde temperatuurbehandelingen zijn onder te verdelen in drie categorieën; behandelingen waarbij de temperatuur dag en nacht constant gehouden werd (20, 25, 30 °C), behandelingen waarbij de dag en de nachttemperatuur verschillend waren (D/N: 30/20; 20/30; 25/20; 25/22 °C) en behandelingen waarbij dag- en nachttemperatuur 25 °C waren, maar waarbij gedurende een gedeelte van de nacht de temperatuur tot 12 °C en in één experiment tot 10 °C werd verlaagd.

## Resultaten

Gegevens, die d.m.v. groeianalyse zijn verkregen en die meestal betrekking hebben op de periode van 14 tot 28 dagen na het zaaien zijn opgenomen in tabel 1. In tabel 2 zijn de plantkarakteristieken opgenomen die betrekking hebben op dag 28.

Van de meeste behandelingen zijn geen herhalingen uitgevoerd. Waar dit wel is gebeurd, laten de resultaten van de groeianalyse een nogal sterke spreiding zien, hetgeen die metingen die in enkelvoud zijn uitgevoerd in een dubieus daglicht stelt. Wanneer we desondanks voorlopig van de juistheid van de metingen uitgaan blijkt, dat bij constante etmaaltemperatuur de verhoging van 20 naar 25 °C veel meer verschil in groei en planteigenschappen veroorzaakt, dan een verhoging van 25 naar 30 °C. Uit de groeianalyse blijkt, dat met name de LAR sterk op de temperatuurverschillen reageert. In tegenstelling tot de positieve samenhang tussen LAR en de groeitemperatuur is er een negatief verband tussen de netto-assimilatiesnelheid (NAR) en de temperatuur. Hierdoor worden de effecten van de temperatuur op de relatieve groeisnelheid afgezwakt. Zoals valt te verwachten, blijkt ook de ontwikkelingssnelheid, afgemeten aan het aantal ontvouwen bladeren en grootte van het jongste blad, positief gecorrelleerd te zijn met de temperatuur.

Bij verschillende dag- en nachttemperaturen zijn dezelfde tendensen waar te nemen als bij constante etmaaltemperaturen. Een duidelijke

uitschieter hierbij is echter de behandeling 20/30 °C, die vooral voor wat betreft de LAR een onverwacht sterke reactie vertoont op deze temperatuurcombinatie. De NAR lijkt vooral door de nachttemperatuur te worden beïnvloed.

Bij sterke verlaging van de temperatuur gedurende een gedeelte van de nacht speelden "chilling"-verschijnselen mede een rol. Bij verlaging tot 10 °C bij Sporu verwelkten de bladeren. De planten herstelden zich in de daaropvolgende lichtperiode bij 25 °C wel, maar vooral in de aanvangsfase resulteerde de behandeling in een remming van de groei van de bladranden. Wel was het duidelijk, dat een zekere aanpassing optrad in de loop van het experiment. Bij het eerste experiment waarbij de nachttemperatuur werd verlaagd tot 12 °C waren geen blijvende "chilling"-effecten te constateren. Bij latere experimenten waren de zichtbare "chilling"-symptomen als gevolg van de koudebehandeling veel sterker; waarom is niet duidelijk. Farbio bleek in een vergelijkende proef veel beter bestand tegen de lage temperatuur, zodat besloten werd verdere proeven met dit ras uit te voeren.

Tabel 1 en 2 laten zien, dat in deze experimenten de verhouding bladoppervlakte/plant-drooggewicht (LAR) bij benadering door de temperatuursom (gemiddelde temp.) wordt bepaald en dat de verdeling van de temperatuur over de nacht hierop weinig invloed heeft. De behandelingen, waarbij gedurende 4 uur 12 °C werd toegediend dienen hiertoe te worden vergeleken met behandeling (25/22 °C) en de behandelingen waarbij 8 uur 12 °C werd toegediend met een behandeling van 18,5 °C gedurende de nacht. Dit experiment is nog niet uitgevoerd, maar ter oriëntering kan de proef (25/20) worden bekeken.

Het gedrag van de netto-assimilatiesnelheid (NAR) in deze is enigszins onduidelijk, maar een tendens naar een hogere NAR bij toepassing van tijdelijke temperatuurverlaging tijdens de nacht is wel te constateren. In tegenstelling tot de LAR, maakt het voor de ontwikkeling van de plant veel uit, hoe de verdeling van de temperatuur over de tijd is: verlaging van de temperatuur gedurende 4 uur tot 12 °C tijdens de nacht veroorzaakte geen vertraging in de ontwikkeling van de plant in verge-



lijking met een behandeling waarbij deze verlaging niet werd doorgevoerd. Wanneer de 12 °C behandeling gedurende acht uur werd gegeven, werd de ontwikkeling van de plant eveneens naar verhouding weinig vertraagd, maar de proeven laten zoveel verschillen zien, dat het niet duidelijk is, of hier misschien andere factoren eveneens in hebben meegespeeld. Ten aanzien van de verdeling van de assimilaten over de plant dient te worden opgemerkt dat het percentage drooggewicht in het bladapparaat relatief ongevoelig voor temperatuur is. Daarentegen is er een duidelijk effect van de temperatuur op de verdeling tussen stengel en wortels. Bij hogere temperaturen komt meer droge stof in de stengel terecht en minder in de wortels. Zowel dag-, als nachttemperatuur hebben op deze verdeling invloed. Evenals de ontwikkeling van de plant, wordt deze verdeling echter niet beïnvloed door een verlaging van de nachttemperatuur naar 12 °C gedurende een periode van vier uur en heel weinig bij verlaging gedurende acht uur.

### Discussie

In deze discussie zal getracht worden voorlopige conclusies te trekken uit de thans ter beschikking staande gegevens, waarbij tevens enige informatie uit de literatuur zal worden betrokken. Vervolgens zal een overzicht worden gegeven van foutenbronnen en problemen, die een rol hebben gespeeld bij de tot nu toe verrichte experimenten. Ten slotte zal getracht worden op basis van deze discussie te komen tot een zo gunstig mogelijk proefplan voor de toekomst.

Bij het bestuderen van de resultaten dient er rekening mee gehouden te worden, dat verschillende aspecten niet los van elkaar staan, hetgeen een goede analyse bemoeilijkt. Achtereenvolgens zullen de effecten van de temperatuurbehandelingen op ontwikkeling, groei, morfologie en droge-stofverdeling van de plant bekeken worden, waarbij getracht zal worden met deze interacties rekening te houden.

## Ontwikkelingssnelheid

Als criterium voor het ontwikkelingsstadium is gebruik gemaakt van het aantal ontvouwen bladeren en de grootte van het jongste blad. Op het moment van ontvouwen van het jongste blad, was het voorgaande blad ca.  $5 \text{ cm}^2$  groot. Als grove benadering kan nu het ontwikkelingsstadium van de plant in één getal gevangen worden. Vóór de komma het aantal ontvouwen bladeren en achter de komma de grootte van het jongste blad ( $\text{cm}^2$ ) gedeeld door 5. Dit getal is vergelijkbaar met de plastochron-index (PI) van Erickson & Michelini (1957).

De snelheid waarmee ontvouwen bladeren worden geproduceerd hangt af van de snelheid waarmee bladprimordia in de groeipunt worden afgesplitst en de snelheid waarmee deze primordia vervolgens uitgroeien. Bij oudere planten is de snelheid van bladafplitsing gelijk aan de snelheid waarmee bladeren van een bepaalde grootte (b.v.  $1 \text{ cm}^2$ ) worden gevormd (rate of leaf appearance), indien de uitwendige omstandigheden constant blijven. In jonge planten blijft de snelheid waarmee bladeren ontvouwen gewoonlijk achter bij die van de bladafplitsing, zodat aanvankelijk een accumulatie van bladprimordia in de groeipunt optreedt.

Het verband tussen de produktie van bladprimordia en temperatuur wordt veelal beschreven door een lineair verband, of een exponentiële kromme. In fig. 3 zien we echter een afnemende stijging van het aantal ontvouwen bladeren bij stijgende temperatuur. Dit kan een gevolg zijn van een tragere aanpassing van de uitgroei van bladprimordia bij  $20^\circ\text{C}$  dan bij  $25^\circ\text{C}$  en dientengevolge een sterkere ophoping van bladprimordia bij de lagere temperaturen. Bensinks gegevens (1971) laten iets dergelijks zien bij sla.

Aangezien bij de behandeling  $20/30^\circ\text{C}$  de uitgroei van de ontvouwen bladeren sterk is geremd, is dit vermoedelijk ook het geval bij degene die nog niet ontvouwen zijn en dit zou een oorzaak kunnen zijn voor de vertraagde ontwikkeling van deze planten (fig. 3). Op de ontwikkelings-snelheid hebben zowel de dag- als nachttemperatuur invloed. Bij verlaging van de temperatuur gedurende een gedeelte van de nacht tot  $12^\circ\text{C}$

wordt de ontwikkelingssnelheid van de plant veel minder geremd dan op de grond van de gemiddelde etmaaltemperatuur zou mogen worden verwacht. Figuur 3 laat zien, dat wanneer de temperatuur gedurende de laatste vier uren van de nacht, of gedurende vier uur dat de temperatuur  $12^{\circ}\text{C}$  was niet wordt meegerekend bij de berekening van de gemiddelde etmaaltemperatuur ( $t_{\text{eff}}$ ), de waarnemingen van de experimenten waarbij wisseltemperaturen werden toegepast tijdens de nacht goed passen binnen het algemene kader. Aansluitend bij eerdere experimenten over het dagelijks verloop van ademhaling en reservegehalte in soortgelijke planten, zou mogen worden geconcludeerd, dat gedurende de "hongerfase" de ontwikkeling van "winterplanten" stilstaat. Of dit stilstaan betrekking heeft op bladafsplitsing en uitgroei van bladprimordia beide, of op de uitgroei alleen kan thans niet worden vastgesteld. Indien temperatuurverlaging tijdens de nacht gedurende vier uur wel vertraging in de afsplittingsnelheid zou veroorzaken, maar niet in de uitgroei van bladprimordia, zou op den duur de ontwikkeling van aldus behandelde planten achter moeten blijven bij de controlegroep (geen temperatuursverlaging), wanneer evenwicht is bereikt tussen bladafsplitsing en ontvouwen van bladen.

De ontwikkeling van de plant is een belangrijk gegeven, aangezien deze nauw is gekoppeld aan het moment van in productie komen van gewassen zoals tomaat en komkommer. Juist dit aspect is voor de praktijk van betekenis, wanneer het gaat om temperatuurverlagingen.

### Groeisnelheid

De relatie tussen relatieve groeisnelheid en temperatuur in fig. 4 is bijzonder onduidelijk. Vergelijk b.v. ook Dale (1964), Haroon et al. (1972) en Rajan et al. (1973, 1975).

Door middel van een groeianalyse kan de invloed van de temperatuur op de groei worden geanalyseerd in een morfologische en een assimilatorische component. Hierbij komt naar voren, dat de netto-assimilatiesnelheid (NAR) wel van de nacht-, maar niet van de dagtemperatuur afhankelijk is

(fig. 5). De NAR zelf is weer gebouwd uit een aantal componenten:  $NAR = c(P-R)$ , waarbij  $P$  = netto  $CO_2$ -opname tijdens de dag en  $R$  = nacht-ademhaling, beide uitgedrukt per eenheid van bladoppervlakte, en  $c$  = constante voor de conversie van  $CO_2$  naar droge-stofeenheden (afhankelijk van het C-gehalte van de plant).

Beïnvloeding van de netto  $CO_2$ -opname in het licht door de temperatuurbehandeling kan plaatsvinden door:

- directe effecten van de temperatuur op de fotosynthese;
- effecten op de bladdikte ( $1/SLA$ ), die kunnen resulteren in verschillen in absorptie van licht, of anderszins in aanpassingen van de fotosynthese-lichtresponsie;
- effecten op de lichtverdeling en -onderschepping van de plant als gevolg van de ruimtelijke structuur (bladaantallen, bladstanden);
- na-effecten van de nachttemperatuur via bijvoorbeeld huidmondjes-reacties, veranderde fotosynthese-efficiëntie als gevolg van schade aan het fotosynthese-apparaat (Hurd & Enoch, 1976).

Invloed van temperatuur op de ademhaling kan zich laten gelden door:

- verhoging van de onderhoudsademhaling;
- vergroting van de LAR, waardoor de onderhoudsademhaling op oppervlak-tebasis afneemt;
- hogere temperaturen leiden tot hogere transportsnelheden, waardoor de daarmee geassocieerde ademhaling eveneens zal toenemen.

De netto-fotosynthese zelf is enigszins gevoelig voor temperatuur, maar dit effect kan binnen zekere grenzen worden toegeschreven aan de temperatuurgevoeligheid van de ademhaling. Het feit, dat de dagtemperatuur geen, of weinig invloed zou hebben op de NAR, zou er op kunnen wijzen, dat de gevoeligheid van de  $CO_2$ -opname in het licht, op etmaal-basis wordt genivelleerd. Dit zou dan overeenkomen met ervaringen met fotosynthese/ademhalingsexperimenten.

Hogere temperaturen leiden tot planten met meer en kleinere bladeren die minder licht zullen onderscheppen, wanneer, zoals in een klimaatkamer het geval is, het licht hoofdzakelijk van boven afkomstig is.

Anderzijds vertonen planten, die aan zeer lage nachttemperaturen zijn blootgesteld meestal een steilere bladstand, hetgeen ook tot vermindering van de lichtonderschepping zal leiden.

De gevoeligheid van de NAR voor de nachttemperatuur zou er op kunnen duiden, dat vooral de ademhalingsprocessen worden beïnvloed. Op grond van het onderzoek van Penning de Vries zou evenwel moeten worden aangenomen, dat de efficiëntie van de groeiademhaling door de temperatuur niet wordt aangetast. Wel zou een negatief effect van temperatuur via de onderhoudsademhaling kunnen worden gepostuleerd. Een verlaging van 25 en 20 °C veroorzaakt een stijging van ca. 5 mg CO<sub>2</sub>.dm<sup>-2</sup>.dag<sup>-1</sup> van de NAR, hetgeen in vergelijking met een berekende onderhoudsademhaling bij 25 °C gedurende de nacht van 9 mg CO<sub>2</sub>.dm<sup>-2</sup>.16 h<sup>-1</sup> een erg sterk effect is.

Anderzijds wordt meestal aangenomen, dat onderhoudsademhaling evenredig is met de hoeveelheid biomassa. Doordat de NAR wordt uitgedrukt op oppervlaktebasis, zal verhoging van de LAR leiden tot een vermindering van het aandeel van de onderhoudsademhaling in de NAR.

Recent zijn aanwijzingen verkregen (Pers. meded. L.Ho, Littlehampton, 1977), dat de ademhaling die samenhangt met de export van assimilaten groter is dan veelal werd aangenomen. Het is mogelijk, dat temperatuurverlaging leidt tot een remming van het assimilaten transport en dat het transport daardoor voor een deel wordt uitgesteld naar de dag. Volgens Penning de Vries (1975) kan in het licht het transport veel efficiënter verlopen doordat lichtenergie rechtstreeks kan worden aangevend voor het "loaden" van assimilaten in het floëem.

Effecten van de temperatuur op de groeisnelheid via de morfologie kunnen worden geëvalueerd via de verhouding tussen bladoppervlakte en plantgewicht (LAR). Uit de resultaten blijkt, dat zowel de dag- als de nachttemperatuur een sterk positief effect hebben op de LAR (fig. 6). De LAR is het resultaat van LWR x SLA, waarbij LWR = fractie van het totale drooggewicht, dat aanwezig is in de bladeren en SLA = verhouding tussen bladoppervlakte en bladdrooggewicht. Deze laatste grootheid is verwant aan de inverse van de dikte van het bladapparaat. De gegevens

laten zien, dat de temperatuur vooral zijn invloed doet gelden via de SLA. Uit fig. 7 blijkt, dat bij 25 °C de LWR plotseling daalt gedurende de laatste dagen van de onderzochte groeiperiode. Het is mogelijk, dat het geconstateerde temperatuureffect op de LWR hoofdzakelijk een gevolg is van de ontwikkelingsversnelling bij hogere temperatuur. Het geringe effect van temperatuurverhogingen boven 25 °C op de LAR is ook in de literatuur beschreven (Rayan et al., 1973), maar een oorzaak is niet duidelijk. Wel is het duidelijk, dat er een grens is aan het aantal cm<sup>2</sup> blad wat er uit een gram droge stof gemaakt kan worden, maar of die grens hier ook bereikt is, is niet bekend.

### Verdeling van droge stof

Bij het interpreteren van de effecten van de temperatuurbehandelingen op de verdeling van droge stof over de organen, dienen twee zaken te worden onderscheiden: In de eerste plaats is er een duidelijke afname van het aandeel van het wortelgewicht ten opzichte van het totale drooggewicht bij stijgende temperatuur (fig. 8). Deze afname zou kunnen worden veroorzaakt door een verhoogde efficiëntie van het wortelstelsel als gevolg van de hogere temperatuur, met als gevolg een verschuiving van het functionele evenwicht ten gunste van de spruit. Ook zou kunnen worden gedacht aan een verbetering van de concurrentiepositie van de spruit ten gevolge van de hogere temperatuur. Proeven met gedifferentieerde onder- en bovengrondse temperatuur zijn nodig om hierover uitsluitsel te geven.

In de tweede plaats is er een toename te constateren van het aandeel van de stengel in het totale plantgewicht (fig. 8). Hierbij speelt echter vermoedelijk de ontwikkeling van de plant mede een rol: Rondom de 23-ste dag treedt een plotselinge stimulering van de internodiëngroei op en dit moment gaat gepaard met een verschuiving van de verdeling van droge stof ten gunste van de stengel (fig. 7). Bij verschillende temperaturen zal dit moment vermoedelijk op verschillende tijd-

stippen optreden, met als gevolg een effect op de droge-stofverdeling, wat in feite een tempo-verschil als achtergrond heeft.

In het algemeen dient te worden opgemerkt, dat de verdelingstoestand van de plant op dag 28, zoals die gegeven is in tabel 2 een momentopname vertegenwoordigt van een sterk in de tijd veranderend systeem, zodat de waarde ervan slechts beperkt is.

### Betrouwbaarheid van de resultaten

Door het werken met jonge planten, waarvan de bladeren elkaar nog bijna niet beschaduen, is het mogelijk een goede nauwkeurigheid te behalen bij de schatting van de groeiparameters (s.e. (RGR) = ca. 1,5%). Anderzijds laten tabel 1 en 2 zien, dat tussen de herhalingen onderling nogal wat verschillen optreden, die groter zijn dan op de grond van statistische overwegingen verwacht zou mogen worden. Het ligt zeer voor de hand, dat deze verschillen veroorzaakt worden door variaties in de instelling van lichtintensiteit en -duur (schakelklokken) en wellicht ook door variaties in de CO<sub>2</sub>-concentratie van de lucht.

Bij lichtintensiteiten van ca. 30 W.m<sup>-2</sup> is de gevoeligheid van de fotosynthese voor licht zeer groot: een afwijking in de instelling van de lichtintensiteit werkt daarom bijna onverzwakt door in de groeianalyse. Aangezien de effecten van temperatuurvariaties naar verhouding veel kleiner zijn, is de reproduceerbaarheid van de belichting bij deze proeven van zeer groot belang.

Bij de tot dusverre uitgevoerde proeven was de gebruikelijke procedure van lichtinstelling als volgt: De lichtintensiteit werd op meerdere plaatsen gemeten en de verdeling en aantallen van ontstoken lampen werd zodanig gekozen, dat een zo homogeen mogelijke lichtverdeling gepaard ging aan een zo dicht mogelijke benadering van de gevraagde intensiteit (30 W.m<sup>-2</sup>). Als gevolg van het werken met relatief zware lampen was het evenwel moeilijk een goede verdeling te realiseren, hetgeen op zich al een foutenbron bij de instelling introduceert. Voorts bloek de intensiteit in de loop van de dag te variëren als gevolg van netspan-

ningsfluctuaties, zodat het moment waarop gemeten werd waarschijnlijk van invloed was op de gekozen instelling.

Ten slotte heeft in de loop van de experimenten de lichtmeter een plotselinge daling in gevoeligheid doorgemaakt, hetgeen ertoe heeft geleid, dat een aantal experimenten bij een te hoge lichtintensiteit zijn uitgevoerd. Bij nadere bestudering van het verloop van lichtfluctuaties in de loop van een aantal experimenten bleek, dat op den duur deze fluctuaties elkaar ongeveer compenseerden. Een andere situatie ontstaat evenwel, wanneer het tijdstip waarop de dag aanvangt wordt verschoven bijvoorbeeld van 's morgens naar 's avonds, zodat bij een andere gemiddelde netspanning wordt gewerkt.

Een zekere vermindering in de reproduceerbaarheid van experimenten zou voorts kunnen worden veroorzaakt door variaties in het CO<sub>2</sub>-gehalte van de lucht. Incidenteel kwamen sterke verhogingen van dit gehalte voor, vermoedelijk samenhangend met een samenspel van windrichting en rookgas-emissie door de schoorsteen van de CV-installatie.

Het is duidelijk, dat op grond van bovenbeschreven onzekerheden, proeven, die in enkelvoud zijn uitgevoerd, met voorzichtigheid dienen te worden geïnterpreteerd.

## Conclusies

Veel aandacht zal moeten worden besteed aan een zo exact mogelijke instelling van de lichtintensiteit. De beste reproduceerbaarheid kan vermoedelijk worden verkregen, door gebruik te maken van een vaste verdeling van brandende lampen en een controle van de lichtintensiteit door continu-metingen. Kleine afwijkingen van de gewenste lichtintensiteit zouden dan kunnen worden opgevangen via correcties in de daglengte.

Voor de CO<sub>2</sub>-concentratie zou, hoewel minder urgent, eveneens tot continu-registratie kunnen worden overgegaan, maar beter zou het zijn, de CO<sub>2</sub>-concentratie op een vast (hoog) niveau te regelen door CO<sub>2</sub>-dosering, waarbij overigens de vergelijkbaarheid met de voorgaande proeven verloren gaat. De ervaringen, die tot nu toe zijn verkregen laten



zien, dat naast de gegevens die bij voorgaande proeven werden verzameld, ook aandacht moet worden besteed aan een analyse van de groeipunt, ten einde een zuiverder maatstaf te verkrijgen voor het ontwikkelingsstadium. Daarnaast dient een onderzoek te worden ingesteld naar de lichtonderschepping, ten einde bij de vergelijking van de NAR-waarden van verschillende behandelingen ook dit aspect te kunnen betrekken. Voorts zijn aanvullende CO<sub>2</sub>-uitwisselingsmetingen noodzakelijk voor de interpretatie van temperatuureffecten op de NAR.

Met deze nieuwe opzet dient in elk geval een aantal cardinale experimenten, die tot nu toe slechts in enkelvoud zijn uitgevoerd, te worden herhaald. Voorts is een uitbreiding van het aantal behandelingen nodig: een controle 25/18,5 dient te worden uitgevoerd, ter vergelijking met de experimenten, waarbij in totaal acht uur koudebehandeling werd toegepast. Voorts zou met meerdere dagtemperaturen moeten worden beproefd, of de NAR inderdaad alleen op de nachttemperatuur reageert. Ten slotte lijkt een differentiatie in behandeling van wortel, spruit en groeipunttemperatuur zinvol, ten einde tot een scheiding van de effecten in de ruimte te komen.

De wetmatigheden, die gevonden zullen worden in dit betrekkelijk smalle scala van omstandigheden, kunnen vermoedelijk als basis worden toegepast in veel meer uiteenlopende omstandigheden, waarbij echter wel andere aspecten kunnen gaan meespelen, die niet eerder bekeken zijn.

Voor generalisatie van de gevonden verbanden is het noodzakelijk meer over achtergronden te weten van de processen die de bladuitgroei en bladdikte bepalen, en hetzelfde geldt voor de verdeling van droge stof.

Tabel 1. Groeianalyse over de periode 14-28 dagen na zaaien.

Temperatuurbeh. dag/nacht (°C)	Ras: "Farbio" of "Sporu"	RGR* (g.g <sup>-1</sup> .d <sup>-1</sup> )	NAR (mg.cm <sup>-2</sup> .d <sup>-1</sup> )	LAR <sub>2</sub> (cm <sup>2</sup> .mg <sup>-1</sup> )
30/30	S	0,181(3,4)	0,302	0,601
25/25	S	0,157(3,9)	0,282	0,556
	F	0,171(1,5)	0,303	0,564
	S	0,172	0,298	0,577
	S	0,174(1,4)	0,312	0,559
	S	0,176(1,8)	0,318	0,557
20/20 (wortels 25 °C) (wortels niet geregeld)	S	0,150(5,2)	0,357	0,421
	S	0,148(4,4)	0,358	0,414
30/20	S	0,195(1,5)	0,362	0,540
25/20	S	0,177(3,1)	0,364	0,487
	S	0,180(0,4)	0,354	0,507
25/22	S	0,173(1,4)	0,332	0,522
20/30	S	0,104(2,7)	0,273	0,385
dagtemp. 25 °C gedifferentieerde nachttemp.				
12(4h)-25(12h)	F	0,192(2,8)	0,354	0,548
	S	0,197(1,7)	0,379	0,519
25(6h)-12(4h)-25(6h)	F	0,184(3,1)	0,346	0,532
25(12h)-12(4h)	S	0,171(2,1)	0,320	0,534
	S	0,172(1,1)	0,329	0,522
	F	0,182(0,3)	0,312	0,586
	S	0,195(1,1)	0,384	0,509
25(12h)-10(4h) (wortels 25 °C) (wortels niet geregeld)	S	0,156(1,1)	0,329	0,476
	S	0,160(1,0)	0,339	0,472
25(8h)-12(8h)	S	0,197(1,8)	0,414	0,476
12(4h)-25(8h)-12(4h)	S	0,182(1,6)	0,371	0,491

\* Tussen haakjes staat de schatting van de standaarddeviatie van de regressieconstante, uitgedrukt als % van de berekende RGR.

Tabel 2. Plantkarakteristieken op dag 28.

Temperatuurbeh. dag/nacht (°C)	Ras: "Farbio" of "Sporu"	LAR <sub>2</sub> ( $\frac{\text{cm}^2}{\text{mg}}$ )	SLA <sub>2</sub> ( $\frac{\text{cm}^2}{\text{mg}}$ )	LWR ( $\frac{\text{mg}}{\text{mg}}$ )	RWR ( $\frac{\text{mg}}{\text{mg}}$ )	SWR ( $\frac{\text{mg}}{\text{mg}}$ )	PI ( $>5 \text{ cm}^2$ )
30/30	S	0,553	0,810	0,682	0,067	0,251	7,4
25/25	S	0,541	0,759	0,714	0,083	0,203	6,4
	F	0,542	0,755	0,718	0,077	0,205	6,5
	S	0,543	0,771	0,704	0,080	0,216	6,5
	S	0,550	0,772	0,713	0,087	0,200	6,2
	S	0,569	0,815	0,698	0,080	0,222	6,4
20/20 (wortels 25 °) (wortels niet geregeld)	S	0,432	0,613	0,704	0,131	0,165	3,8
	S	0,438	0,611	0,716	0,123	0,161	3,8
30/20	S	0,490	0,724	0,677	0,103	0,220	6,4
25/20	S	0,473	0,677	0,698	0,091	0,212	5,4
	S	0,477	0,689	0,692	0,104	0,204	5,3
25/22	S	0,496	0,701	0,707	0,096	0,197	5,6
20/30	S	0,425	0,643	0,664	0,087	0,249	5,3

dagtemp. 25 °C  
gedifferentieerde nachttemp.

12(4h)-25(12h)	S	0,510	0,748	0,681	0,097	0,222	6,6
	F	0,516	0,735	0,702	0,082	0,216	6,5
25(6h)-12(4h)-25(6h)	F	0,523	0,739	0,708	0,081	0,211	6,2
25(12h)-12(4h)	S	0,502	0,733	0,685	0,080	0,235	7,0
	S	0,506	0,718	0,705	0,080	0,215	6,2
	S	0,513	0,725	0,708	0,082	0,210	6,3
	F	0,582	0,835	0,697	0,081	0,222	6,5
25(12h)-10(4h) (wortels niet gere- geld)	S	0,485	0,701	0,693	0,073	0,234	6,2
(wortels 25 °C)	S	0,517	0,741	0,693	0,072	0,235	5,9
25(8h)-12(8h)	S	0,442	0,636	0,695	0,094	0,211	6,3
12(4h)-25(8h)-12(4h)	S	0,503	0,718	0,700	0,087	0,213	5,8

LWR = Bladgewicht/plantgewicht

RWR = Wortelgewicht/plantgewicht

SWR = Stengelgewicht/plantgewicht

PI = Plastochron-index (ontw.stadium)

SLA = "Specific leaf area" = Bladoppervlak/bladgewicht.

27 (90)	28 (93)	(93) 28	kar 1	$\bar{I} = 28.7 (96)$
	29 (97)			
29 (97)	30 (100)	(100) 30		
29 (97)	30 (100)	(100) 30	kar 2	$\bar{I} = 28.4 (95)$
	28 (93)			
26 (87)	28 (93)	(93) 28		
27 (90)	28 (93)	(93) 28	kar 3	$\bar{I} = 28.4 (95)$
	29 (97)			
27 (90)	30 (100)	(100) 30		

Fig. 1. Voorbeeld van de gerealiseerde lichtverdeling over de karren waarop de komkommerplantjes werden geteeld. Lichtintensiteit is uitgedrukt in  $W.m^{-2}$ , tussen haakjes het % t.o.v. de gewenste waarde ( $30 W.m^{-2}$ ).

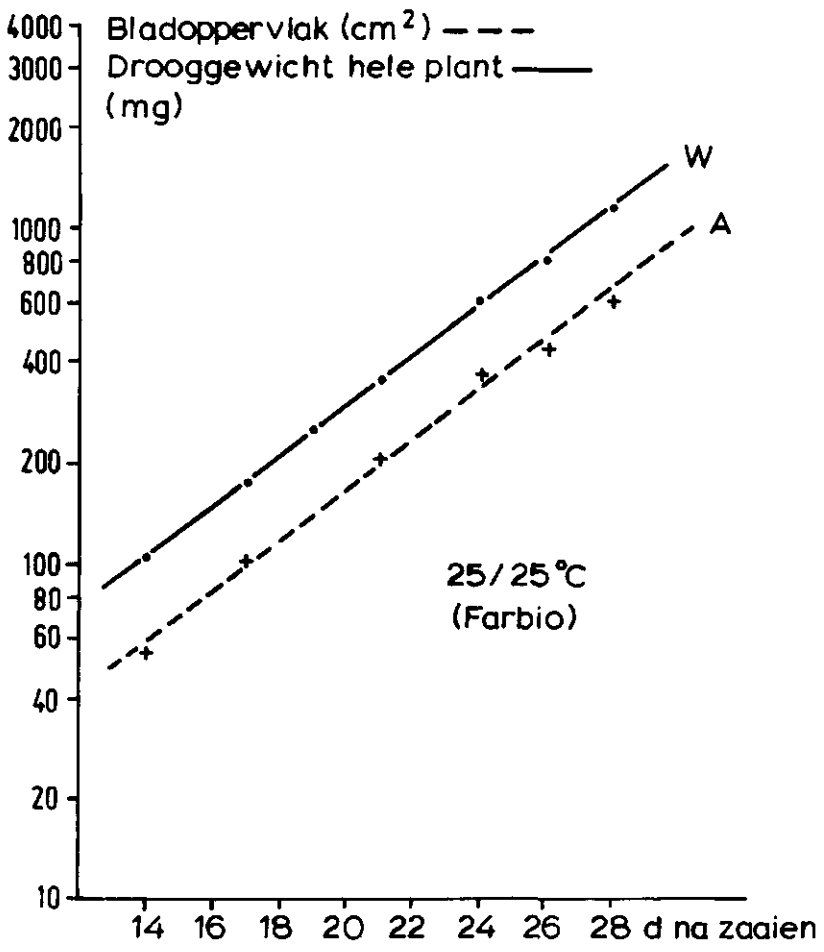


Fig. 2. Drooggewicht en bladoppervlak uitgezet tegen de tijd.

PI (dag 28)  
Bladeren > 5 cm<sup>2</sup>

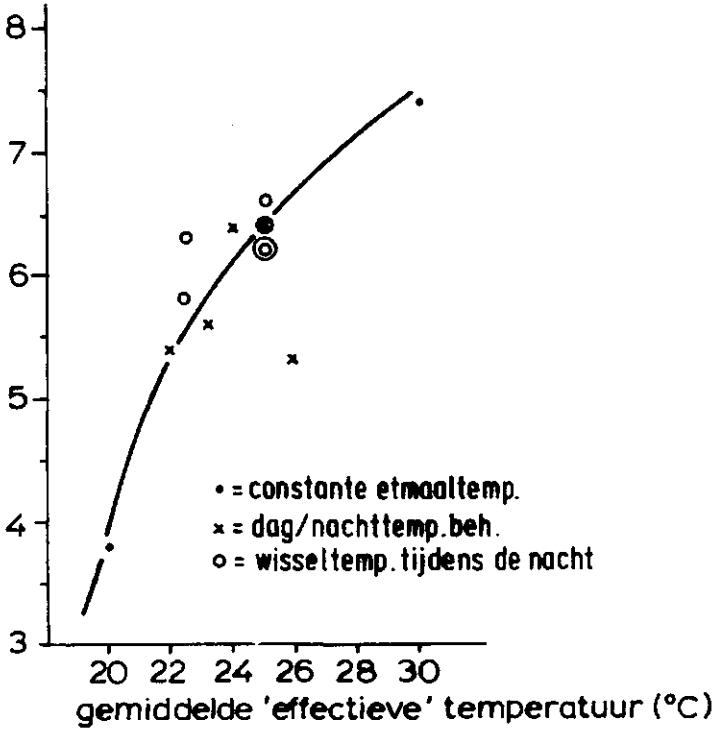


Fig. 3. Plastochron index op dag 28 als functie van de gemiddelde 'effectieve' etmaaltemperatuur.

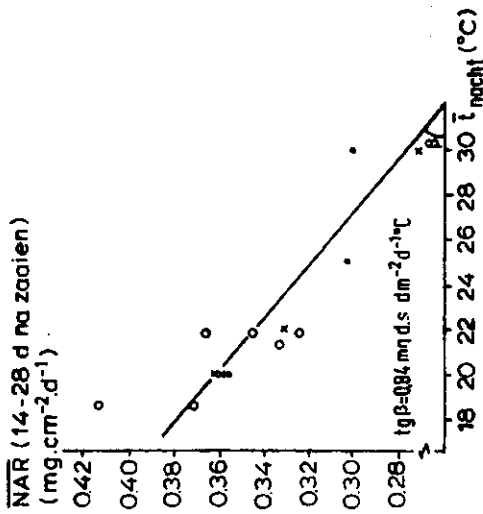


Fig. 5. Relatie tussen gemiddelde nachttemperatuur en de netto-assimilatiesnelheid.

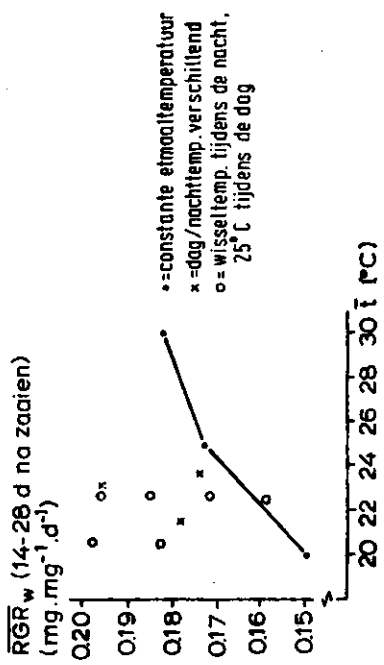


Fig. 4. Relatie tussen relatieve groeisnelheid van het drooggewicht van de hele plant en de gemiddelde etmaaltemperatuur.

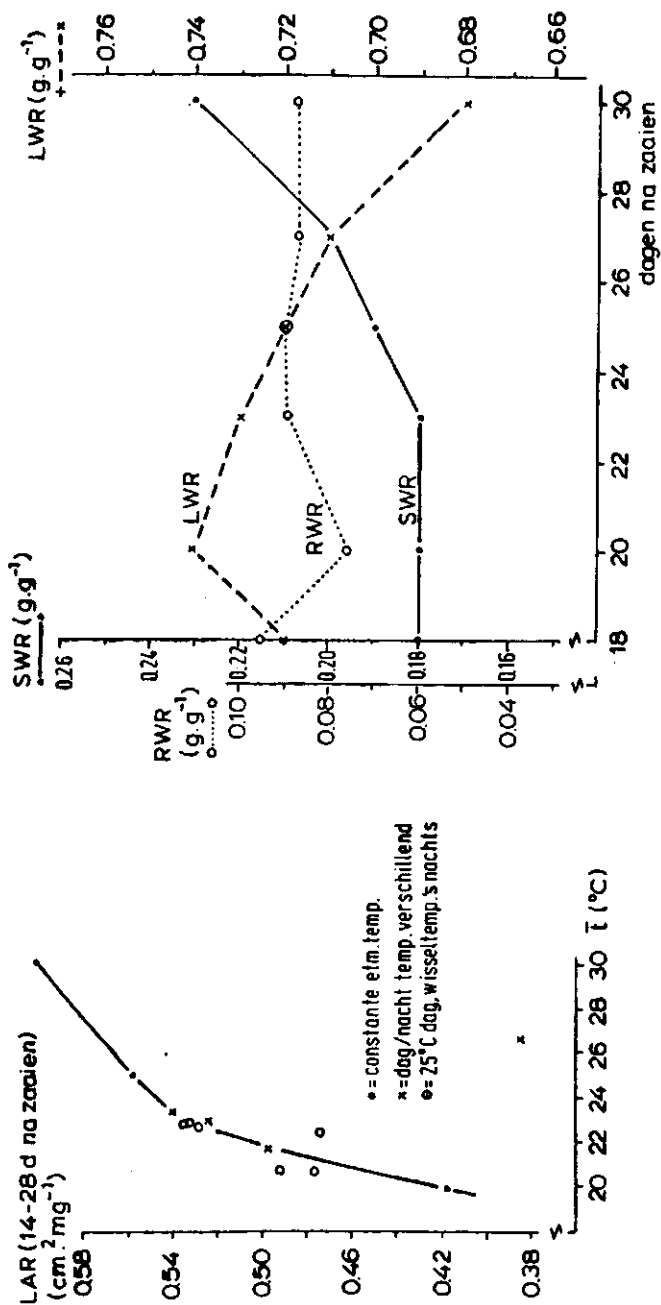


Fig. 6. Relatie tussen gemiddelde etmaaltemperatuur en de LAR.

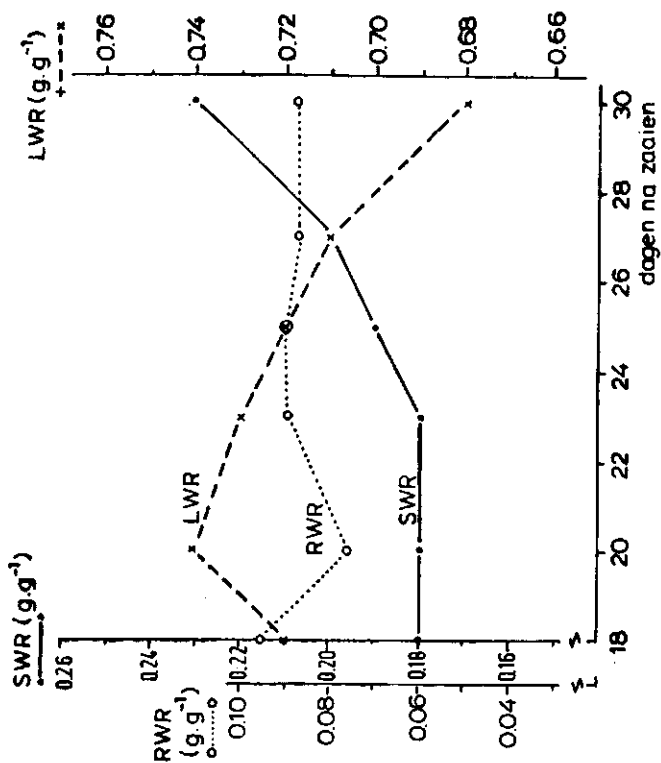


Fig. 7. Verdeling van droge stof over bladeren, stengel en wortel in de loop van de tijd bij de behandelingsdeling 25 °/25 °C.



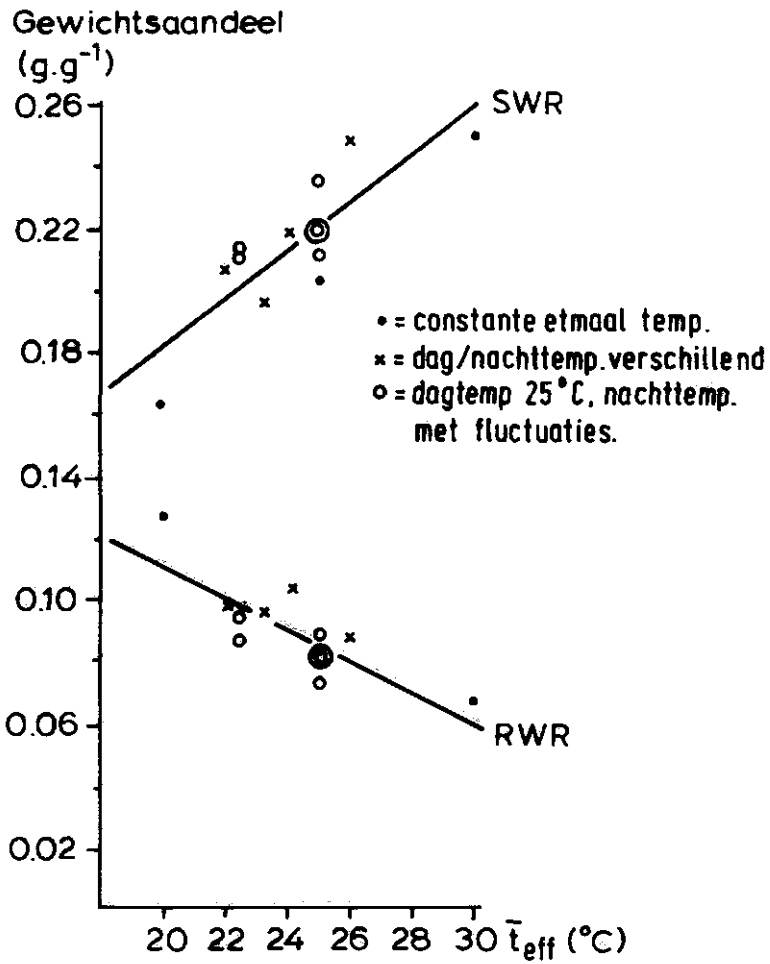


Fig. 8. Verdeling van droge stof over stengel en wortel als functie van de 'effectieve' gemiddelde nachttemperatuur (zie tekst).

Geraadpleegde literatuur

- Bensink, J., 1971. On morphogenesis of lettuce leaves in relation to light and temperature. Meded. Landbouwhogeschool 71-15.
- Dale, J.E., 1964. Some effects of alternating temperature on the growth of french bean plants. Ann. Bot., N.S. 28 (109): 127-35.
- Erickson, R.O. & F.J. Michelini, 1957. The plastochron index. Amer. J. Bot. 44: 297-305.
- Haroon, M., R.C. Long & J.A. Weybrew, 1972. Effect of day/night temperature on factors associated with growth of *Nicotiana tabacum* L. in controlled environments. Agr. J. 64: 509-15.
- Hurd, R.G. & H.L. Enoch, 1976. Effect of night temperature on photosynthesis, transpiration, and growth of spray carnations. J. exp. Bot. 27 (99): 697-703.
- Penning de Vries, F.W.T., 1975. Use of assimilates in higher plants. In: Photosynthesis and productivity in different environments. Internat. Biol. Progr., vol. 3. Cambridge Univ. Press, 1975.
- Rajan, A.K., B. Betteridge & G.E. Blackman, 1973. Differences in the interacting effects of light and temperature on growth of four species in the vegetative phase. Ann. Bot. 37, 1973: 287-316.
- Rajan, A.K. & G.E. Blackman, 1975. Interacting effects of light and day and night temperatures on the growth of four species in the vegetative phase. Ann. Bot. 39: 733-43.