



Assimilaten uit een komkommerblad: waar gaan ze heen?

Anja Dieleman, Johan Steenhuizen & Bert Meurs





Assimilaten uit een komkommerblad: waar gaan ze heen?

Anja Dieleman, Johan Steenhuizen & Bert Meurs

© 2006 Wageningen, Wageningen UR Glastuinbouw

Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand, of openbaar gemaakt, in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, mechanisch, door fotokopieën, opnamen of enige andere manier zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Wageningen UR Glastuinbouw

Wageningen UR Glastuinbouw

Adres : Droevendaalsesteeg 1, Wageningen
: Postbus 16, 6700 AA Wageningen
Tel. : 0317 - 47 70 00
Fax : 0317 - 41 80 94
E-mail : info.pri@wur.nl
Internet : www.pri.wur.nl

Inhoudsopgave

	pagina
Voorwoord	1
Samenvatting	3
1. Inleiding	5
1.1 Probleemstelling	5
1.2 Doelstelling	5
1.3 Achtergrondinformatie	5
2. Opzet van het experiment	7
2.1 Kas, teelt en klimaatinstellingen	7
2.2 Behandelingen en metingen	7
3. Resultaten: assimilatenverdeling en gewasgroei	11
3.1 Verdeling van assimilaten vanuit een blad over de plant	11
3.2 Effecten van verwijderen van bladeren	17
4. Resultaten: gewasgroei en productie van tweestengelplanten	23
5. Communicatie	29
6. Discussie en aanbevelingen	31
6. Literatuur	33
Bijlage I. Assimilatenverdeling in mg ¹³ C per g orgaandrooggewicht	3 pp.

Voorwoord

In de eerste maanden van 2006 is in de kassen van Plant Research International in Wageningen een experiment gedaan naar de verdeling van assimilaten in komkommers. Aanleiding hiervoor was een vraag met betrekking tot de teelt met beweegbare gewasdraden. Tot de draad worden 22 bladeren gevormd, op het 19^e blad wordt een zijscheut aangehouden. Vragen voor het onderzoek waren: wat doen het 20^e, 21^e en 22^e blad voor de komkommers op de zijscheut? Leveren die assimilaten aan de komkommers, of is het energieverspilling om die bladeren aan te houden?

Om deze vragen te beantwoorden is in de periode januari tot augustus 2006 een project uitgevoerd, dat begon met een experiment in de periode januari – begin april 2006. Tweewekelijks werd het experiment bezocht door de begeleidingscommissie. De invulling van de proef, de stand van zaken van het gewas, eventuele aanpassingen aan teeltsysteem en kasklimaat, en de (voorlopige) resultaten werden hierin besproken. Ik wil de leden van deze begeleidingscommissie, Marco Zuidgeest, Anthony Vollerling, Huub van den Homberg en Jan Janse bedanken voor hun begeleiding, opbouwende kritiek en adviezen gedurende het experiment. De teelt werd op vakkundige wijze uitgevoerd door Herman Peeters, Ad Hermsen en Geurt Versteeg, die ook de dagelijkse komkommeroogsten voor hun rekening namen. Ries de Visser (IsoLife) bracht kennis en ervaring in over de labelling van planten met $^{13}\text{CO}_2$ en ondersteunde bij de feitelijke labelling. Verder wil ik Evelien Driessen (LTO Groeiservice), Joke Klap (Productschap Tuinbouw) en de leden van de Landelijke Komkommercommissie bedanken voor hun inbreng en discussies.

Anja Dieleman
november 2006

Samenvatting

Inleiding

Een nieuw systeem dat in de komkommerteelt opgang maakt, is het systeem van beweegbare gewasdraden. Bij deze teelt worden tot de draad 22 bladeren gevormd. Bij het 19^e blad wordt een zij scheut aangehouden. De vraag is wat het 20^e, 21^e en 22^e blad doen voor de komkommers op de scheut. Leveren die bladeren assimilaten aan de komkommers, of is het energieverstopping om deze bladeren aan te houden? Om deze vragen te beantwoorden is in de eerste maanden van 2006 door Plant Research International in Wageningen een experiment uitgevoerd, onder begeleiding van een aantal telers uit de BCO komkommer en een gewasdeskundige van PPO Naaldwijk.

Experiment

Komkommerplanten van het ras Carambole zijn op 3 januari gezaaid en op 3 februari geplant met een plantdichtheid van 2,2 planten per m² in een hogedraad systeem met 162 µmol/m²/s belichting (12.500 lux). De planten werden getopt boven het 22^e blad en bij blad 19 werd een zij scheut aangehouden. Vanaf 3 maart werden dagelijks komkommers met een gewicht van tenminste 400 g geoogst.

Assimilatenverdeling

Om na te gaan waar de assimilaten van de 3 bladeren boven de zij scheut naar toe gaan, is op drie momenten in de ontwikkeling van het gewas aan blad 21, één van deze bladeren, gemerkt CO₂ toegediend. Het koolstofatoom (¹³C) van deze CO₂ is iets zwaarder dan gebruikelijk, waardoor het in de plant met speciale apparatuur te meten is. Dit ¹³CO₂ wordt door het blad opgenomen en vastgelegd in assimilaten (suikers). Deze suikers worden opgeslagen in het blad, of getransporteerd naar andere plantendelen, zoals stamvruchten, vruchten aan de scheut, stengels of jonge bladeren. De eerste metingen zijn gedaan aan planten waarvan de eerste 4 stamvruchten geoogst waren en die een zij scheut van ca. 90 cm hadden met 6 jonge vruchten. Van alle suikers die het 21^e blad met het gemerkte CO₂ had gemaakt, zat na 24 uur nog 36% in het blad. 64% was geëxporteerd, voornamelijk naar de grootste komkommers met een lengte van 20 tot 40 cm. Een klein deel van de assimilaten ging naar de kleinere komkommers aan de stam en de zij scheut. Twee weken later zijn de metingen herhaald met planten die nog 3 komkommers aan de hoofdscheut hadden en 12 vruchten aan de zij scheut. Bij deze planten bleef 45% van de aangemaakte suikers in het blad dat het gemerkte CO₂ had gekregen. Bijna alle suikers die het blad exporteerde, gingen naar de drie komkommers bij de bovenste bladeren aan de stam. Nog twee weken later was de stam leeg geoogst en waren de eerste vier vruchten van de zij scheut geoogst. 24 uur na de toediening van gemerkt CO₂ aan blad 21 zat nog 55% van de aangemaakte suikers in dit blad. De geëxporteerde suikers waren voornamelijk terug te vinden in de grootste komkommers (20 – 40 cm) aan de zij scheut.

Uit deze metingen blijkt dat de bovenste bladeren van de hoofdscheut ‘actief’ blijven. Zo lang deze bladeren groen blijven, vindt er fotosynthese plaats en dragen deze bladeren bij aan de groei van de plant door assimilaten te exporteren naar de delen van de plant die deze assimilaten nodig hebben om te groeien. Dit kan vlak bij het blad zijn, bijvoorbeeld een komkommer bij het blad, maar ook ver weg, bijvoorbeeld de top van de zij scheut 2,5 meter van het blad verwijderd. Wel is het zo dat naarmate een blad ouder wordt, het minder assimilaten exporteert en dus minder bijdraagt aan de groei. Dat hoeft geen probleem te zijn, er zijn immers nieuwe bladeren gevormd die ook bijdragen aan de groei van vruchten en jonge bladeren. Verreweg de meeste assimilaten gaan uit het blad naar de grootste komkommers (20 tot 40 cm lang), onafhankelijk van waar aan de plant deze komkommers zich bevinden. Een klein deel van de assimilaten gaat naar de jonge, snelgroeiende komkommers en bladeren. Uit deze resultaten blijkt dat het dus zeker niet zo is dat het aanhouden van de bovenste bladeren aan de hoofdscheut energieverstopping is.

Verwijderen van bovenste bladeren

Om na te gaan wat de bijdrage van de bovenste drie bladeren aan de hoofdscheut is aan de komkommerproductie van de zijscheut eronder, zijn in het experiment twee behandelingen aangehouden. In de eerste behandeling lieten we deze drie bladeren zitten, in de andere behandeling werden de bovenste drie bladeren van de stam verwijderd op het moment dat de komkommers die er bij hoorden geoogst waren. Na twee weken bleek het gewicht van de komkommers die al geoogst waren en de komkommers die nog aan de plant zaten minder groot was als de bovenste drie bladeren verwijderd waren, dan wanneer ze nog aan de plant zaten. Blijkbaar spelen deze bladeren toch nog een belangrijke rol in het onderscheppen van licht en het leveren van suikers aan de groeiende vruchten.

Planten met twee stengels

Een andere vraag die in dit onderzoek beantwoord moest worden, is of het van belang is voor de productie wat de positie is van de komkommervrucht ten opzichte van het assimilaten leverende blad. Om deze vraag te beantwoorden zijn planten geteeld met twee stengels. Bij de ene helft van de planten werd aan beide stengels het zelfde aantal vruchten aangehouden, door om en om een vrucht weg te halen. Bij de andere helft van de planten werd aan één stengel in elke oksel een vrucht aangehouden en van de andere stengel werden alle vruchten verwijderd. De productie van de planten waarbij de komkommers gelijkmatig verdeeld zijn over beide stengels was hoger dan van de planten waarbij alle vruchten aan één stengel werden aangehouden. Blijkbaar is het gunstig voor de vruchtgroei om de aanmaak van assimilaten in de bladeren en het gebruik van assimilaten in de vruchten bij elkaar in de buurt te hebben. Als de afstand tussen de bladeren en de vruchten groot is, wordt een groter deel van de assimilaten gebruikt voor de stengels en de bladeren, die in de niet met vruchten belaste stengels zwaarder waren dan in de belaste stengels. Voor een hoge productie is het dus wel aan te bevelen om bladeren en komkommers bij elkaar te houden.

1. Inleiding

1.1 Probleemstelling

De teelt met beweegbare gewasdraden maakt opgang in de komkommerteelt. Bij deze teeltwijze worden tot de draad circa 22 bladeren aangehouden, waarna de hoofdscheut getopt wordt. Drie bladeren onder de top wordt een zijscheut aangehouden. Vanuit de praktijk is de vraag wat deze bovenste drie bladeren doen voor de komkommers aan de zijscheut. Leveren deze bladeren assimilaten (suikers) aan deze komkommers, of is het energieverspilling om deze bladeren aan te houden?

Ook in andere teeltsystemen is het relevant om te weten in welke mate bepaalde bladeren bijdragen aan de groei van komkommers op enige afstand van deze bladeren. Zo geldt voor een hogedraadteelt de vraag of assimilaten van de onderste stambladeren naar jonge vruchtbeginsels worden getransporteerd. Bij telers die planten met twee scheuten telen nadat de plant de draad heeft bereikt, leeft de vraag hoe belangrijk het is dat de vruchten gelijkmatig over de twee stengels verdeeld worden.

1.2 Doelstelling

De doelstelling van dit project is om vast te stellen hoe de assimilaten (suikers) vanuit een bepaald blad over de plant verdeeld worden. Het gaat er hierbij om, om niet alleen aan te tonen waar assimilaten naar toe gaan, maar juist ook om te kwantificeren welk deel van de assimilaten waar naar toe gaat.

De twee deelvragen om deze doelstelling te realiseren zijn:

- Worden assimilaten vanuit een blad ook naar beneden getransporteerd en vervolgens weer omhoog naar zijscheuten? Met andere woorden, draagt een blad aan de hoofdstengel boven een zijscheut nog bij aan de vruchtgroei op de zijscheut?
- Maakt het voor een plant met 2 zijscheuten uit, aan welke scheut de vruchten hangen? Met andere woorden, zijn de 2 zijscheuten onafhankelijk van elkaar als het gaat om assimilatenhuishouding of functioneren ze als één geheel?

1.3 Achtergrondinformatie

Tijdens de fotosynthese wordt door het blad CO_2 opgenomen en met behulp van energie afkomstig uit het licht omgezet in suikers (assimilaten). Deze assimilaten worden vervolgens uit het blad geëxporteerd naar de verschillende delen van de plant, zoals wortels, jonge bladeren, stengels en vruchten. Hoe de assimilaten over de plant worden verdeeld, wordt bepaald door de plantendelen die assimilaten nodig hebben om te groeien (de 'sinks'). De groeisnelheid van deze sinks, bijvoorbeeld de wortels en vruchten, wordt bepaald door de hoeveelheid assimilaten die beschikbaar zijn en de sinksterkte van deze organen. De assimilaten die beschikbaar zijn voor de groei worden aangemaakt tijdens de fotosynthese. Een deel van deze assimilaten zijn nodig voor de ademhaling van het gewas, de rest wordt gebruikt voor de groei. De sinksterkte van een orgaan is de mate waarin een orgaan assimilaten aan kan trekken als er geen beperking is in de hoeveelheid assimilaten (Marcelis, 1994). De werkelijke groeisnelheid van een orgaan wordt bepaald door de hoeveelheid assimilaten die aangemaakt wordt tijdens de fotosynthese verminderd met de ademhaling, en die verdeeld wordt over de organen. De groeisnelheid van een orgaan is nooit hoger dan de potentiële groeisnelheid.

De meest gangbare benadering van assimilatenstromen in de plant is dat een plant bestaat uit een set 'sink' organen (bijvoorbeeld vruchten), die een assimilatenbehoefte hebben en hun assimilaten betrekken uit één gemeenschappelijke voorraad aan assimilaten. Deze benadering gaat er van uit dat de plant niet verdeeld is in eenheden van 'sources' en 'sinks' die gekoppeld zijn en dat de transportweerstand voor assimilaten tussen source en sink geen rol

speelt in de assimilatenstroom in de plant. Bij tomaat werd in 1995 een experiment gedaan waarbij twee zij scheuten per plant aangehouden werden waarbij aan één zij scheut geen vruchten werden aangehouden en aan de andere scheut wel. De productie van deze planten bleek vergelijkbaar met planten waarbij de vruchten evenredig over beide stengels werden verdeeld (Heuvelink, 1995). Deze resultaten ondersteunden de aanname van één assimilatenvoorraad in de plant en lieten zien dat er nauwelijks invloed was van de afstand tussen blad als assimilatenleverancier en vruchten als assimilatenvragers. Of dit voor komkommer ook zo geldt, is voor zover bekend nog nooit onderzocht.

Wanneer er niet ingegrepen wordt in de groei van een tomatenplant, ontvangen de tomaten aan een tros hun assimilaten voornamelijk van de bladeren die direct onder de tros zitten (Slack & Calvert, 1977). Deze locale verdeling van assimilaten is echter niet absoluut. Als een tros weggehaald wordt, gaan de assimilaten van de bijbehorende bladeren naar de tros eronder en erboven (Slack & Calvert, 1977). Hieruit blijkt dat assimilaten door de hele plant getransporteerd kunnen worden. Ook Schapendonk & Brouwer (1984) en Barrett & Amling (1978) lieten voor komkommer zien dat een blad assimilaten kan exporteren naar vruchten, onafhankelijk van de positie van het blad aan de plant.

2. Opzet van het experiment

2.1 Kas, teelt en klimaatinstellingen

Komkommerplanten ras Carambole (zaaidatum 3 januari 2006) werden op 3 februari 2006 geplant in een kascompartiment van 144 m² in een Venlo-kas in het kassencomplex 'De Haaff' in Wageningen. Lichttransmissie van deze kas is 65%. De planten werden geplaatst op hangende goten van 90 cm hoog op steenwol (Grodan, type Expert). Aan beide zijden van de kascompartimenten werd een rij als randrij geplaatst, aan deze planten werden geen metingen gedaan. In 4 rijen werden planten geplaatst in een plantdichtheid van 2.2 planten per m². In twee rijen werden planten geplaatst waaraan twee stengels werden aangehouden in een plantdichtheid van 1,1 plant per m² (stengeldichtheid van 2.2 stengels per m²). De planten werden gedurende 15 uur belicht met Son-T Green Power 600 W lampen (400 V, Philips) met een intensiteit van 162 $\mu\text{mol PAR/m}^2/\text{s}$ (12.500 lux). Vanaf 13 maart 2006 werden de lampen uitgeschakeld bij een lichtintensiteit van meer dan 300 W/m². Na planten werd een temperatuurinstelling van 20/23 °C (nacht/dag) aangehouden. Vanaf 8 februari werd de temperatuur als volgt ingesteld: 23:00 uur 19 °C; 8:00 uur 20.5 °C; 12:00 uur 21 °C; 17:00 uur 17 °C. Op 23 maart werd de voornacht er uitgehaald en werd de instelling: 17:30 uur 19°C; 7:00 uur 20 °C; 9:00 uur 21 °C. Gedurende de proefperiode (3 februari – 11 april 2006) was de gemiddeld gerealiseerde etmaaltemperatuur 20,7 °C. In de proef werd zuivere CO₂ gedoseerd tot een niveau van 800 ppm gedurende de dag. Wanneer de ramen geopend werden, werd de instelling lineair verlaagd naar 500 ppm bij 8% raamopening. Met deze instellingen was de realisatie gedurende de dag gemiddeld over de gehele proef 613 ppm CO₂.

De komkommerplanten werden geteeld volgens een hogedraad systeem. Ze werden getopt boven het 22^e blad aan de hoofdscheut. In de oksel van het 19^e blad werd een zijdscheut aangehouden. Aan de hoofdscheut werden komkommers aangehouden in de oksels van bladeren 7, 8, 9, 11, 12, 14, 15, 17, 18, 20, 21 en 22. Aan de zijdscheut werd in elke oksel één komkommer aangehouden. De hoofd- en zijdscheut lieten we wekelijks zakken. Om te voorkomen dat de bladeren 20, 21 en 22 van de hoofdscheut te ver in het gewas weg zouden zakken en zouden vergelen, werd op 22 maart de zijdscheut getopt boven het 8^e blad. Van deze zijdscheut werden verder de bladeren 3, 5 en 7 verwijderd, en de top van de zijdscheut lieten we in het gewas wegzakken tot de top op dezelfde hoogte hing als de top van de hoofdscheut. Vergeelde bladeren werden geplukt. Dagelijks werden komkommers met een gewicht van tenminste 400 g geoogst.

De komkommerplanten met twee stengels werden geteeld als een hogedraad systeem, wekelijks lieten we de toppen zakken. Bladeren onder in de plant werd wekelijks geplukt als ze geel werden of te veel in de verdrukking kwamen door het laten zakken van de planten. Dagelijks werden komkommers met een gewicht van tenminste 400 g (tot 22 maart) of 500 g (vanaf 22 maart) geoogst.

Het experiment werd beëindigd op 11 april 2006.

2.2 Behandelingen en metingen

2.2.1 Behandelingen

Om de onderzoeksvraag te beantwoorden waar de assimilaten van bladeren 20 – 22 heen gaan als er bij blad 19 een zijdscheut wordt aangehouden werden de volgende twee behandelingen aangelegd:

1. De hoofdscheut van een plant werd op 27 februari getopt boven het 22^e blad en in de oksel van blad 19 werd een zijdscheut aangehouden.
2. De hoofdscheut van een plant werd op 27 februari getopt boven het 22^e blad en in de oksel van blad 19 werd een zijdscheut aangehouden. Op het moment dat de komkommers uit de oksels van bladeren 20-22 geoogst werden, werd het stengelstuk met deze bladeren van de hoofdscheut verwijderd (23 maart 2006).

Om na te gaan hoe belangrijk de bladeren onderin het gewas zijn, werden de volgende behandeling aangelegd:

3. Van 8 planten werd blad geplukt onder in de plant. Van deze planten werden bladeren verwijderd vanaf het moment dat de eerste komkommer van deze planten geoogst werd (3 maart) zodanig dat er steeds tot 2 bladeren onder de onderste komkommer blad geplukt werd.

Om de vraag te beantwoorden in hoeverre meerdere stengels aan een plant onafhankelijk van elkaar functioneren werden de volgende twee behandelingen aangelegd:

4. Jonge planten werden op 1 februari getopt boven het 5^e blad. In de oksels van bladeren 4 en 5 werden zijscheuten aangehouden. Vruchten werden gelijk verdeeld over beide scheuten: vanaf blad 1 van de bovenste zijscheut en vanaf blad 2 van de onderste zijscheut werden aan beide stengels per twee bladeren één vrucht aangehouden
5. Jonge planten werden op 1 februari getopt boven het 5^e blad. In de oksels van bladeren 4 en 5 werden zijscheuten aangehouden. Aan één zijscheut werd vanaf blad 1 in elke oksel één vrucht aangehouden, aan de andere zijscheut werden alle vruchten verwijderd.

2.2.2 Metingen

Periodieke metingen

Aan 8 planten van iedere behandeling werd dagelijks het aantal geoogste vruchten bepaald, het versgewicht per komkommer en de versgewichtproductie per plant of per stengel. Van 8 planten met één stengel werd wekelijks de plantlengte bepaald, het aantal nieuw gevormde bladeren en het totaal aantal bladeren aan de hoofdscheut of zijscheuten.

Labelling met $^{13}\text{CO}_2$

Op drie momenten in de ontwikkeling van deze planten werd de verdeling van de assimilaten aangemaakt in de bovenste drie bladeren van de hoofdscheut gemeten. Deze drie momenten waren:

1. Hoofdscheut in productie (reeds 4 vruchten geoogst), zijscheut ca. 90 cm lang met ongeveer 6 kleine komkommervruchten (9 maart 2006).
2. Vruchten aan bladeren 20-22 nog aan de plant, hoofdscheut verder leeg geoogst, zijscheut ca. 190 cm lang met ongeveer 12 komkommervruchten (22 maart 2006).
3. Hoofdscheut leeggeoogst, eerste 4 vruchten van de eerste zijscheut geoogst, eerste zijscheut 115 cm lang, tweede zijscheut ca 120 cm lang (5 april 2006).

Op deze momenten werd om blad 21 een grote doorzichtige plastic zak gevouwen. Hierin werd vanuit een gasfles CO_2 ingebracht, waarbij de koolstof niet een atoomgewicht heeft van 12, maar van 13. Deze CO_2 wordt aangeduid als $^{13}\text{CO}_2$. Door de plant werd deze $^{13}\text{CO}_2$ gedurende 2 uur opgenomen en vastgelegd in assimilaten (suikers) die vanuit het blad naar andere delen van de plant werden getransporteerd. Na 2 uur werd de plastic zak met $^{13}\text{CO}_2$ van de plant verwijderd. 24 uur na de start van de opname van $^{13}\text{CO}_2$ werden de planten destructief geoogst. De planten werden verdeeld in de volgende onderdelen:

- blad 21 van de hoofdscheut (blad waaraan de $^{13}\text{CO}_2$ was toegediend)
- bladeren 20 en 22
- stengelstuk behorende bij bladeren 20-22
- vruchten behorende bij bladeren 20-22 (indien aanwezig)
- rest van de stengel van de hoofdscheut
- blad van de hoofdscheut
- jongste vruchten aan de hoofdstengel (0-20 cm; indien aanwezig)
- oudste vruchten aan de hoofdstengel (20-40 cm; indien aanwezig)
- stengel van de 1^e zijscheut
- stengel van de 2^e zijscheut (indien aanwezig)
- bladeren van de 1^e zijscheut
- bladeren van de 2^e zijscheut (indien aanwezig)
- jongste vruchten aan de zijscheut (0-20 cm; indien aanwezig)

- oudste vruchten aan de zijscheut (20-40 cm; indien aanwezig)
- top van de zijscheut

Van elk van deze onderdelen werden vers- en drooggewichten gewogen, en de totale plantlengte werd bepaald. De gedroogde plantmonsters werden fijn gemalen. Van het fijn gemalen plantmateriaal werd een monster genomen van ca. 0.8 mg. Dit werd verzonden naar een extern laboratorium, dat het gehalte aan ^{13}C in elk monster analyseerde. Op basis van deze analyses en de drooggewichten van de verschillende plantendelen werd berekend naar welke plantendelen de door blad 21 aangemaakte assimilaten toe getransporteerd werden.

Destructieve metingen

Aan het einde van het experiment werden van elke behandeling 8 (één stengel planten) of 6 (tweestengelplanten) planten destructief geoogst. De planten werden uit de kas gehaald en er werden vers- en drooggewichten bepaald van bladeren, stengels en vruchten die nog aan de plant zaten, uitgesplitst naar hoofd- en zijscheuten, bladoppervlakte en lengte van de hoofd- en zijscheuten.

Fotosynthesemetingen

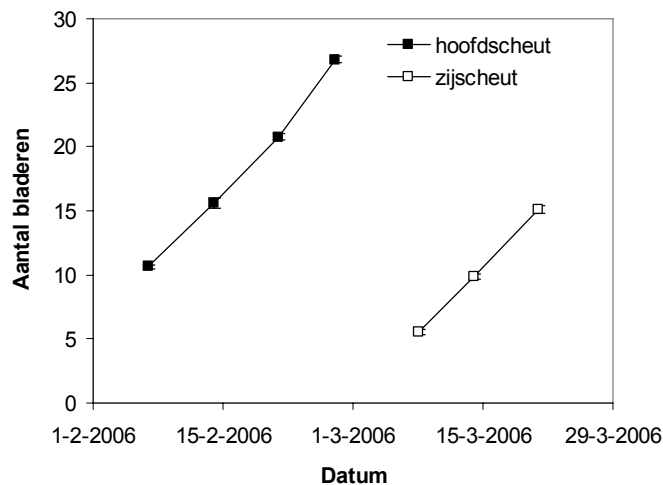
Aan zowel blad 21 als een blad aan de zijscheut werd op 13 april fotosynthesesnelheid gemeten bij een reeks lichtintensiteiten van 0, 50, 100, 250, 500, 750, 1000 en 1250 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bij een temperatuur van 25 °C en CO_2 concentratie van 600 ppm. Fotosynthese werd gemeten met een draagbare fotosynthesemeter (LCPro, ADC, Verenigd Koninkrijk), waaraan een bladcuve zit met een oppervlakte van 6,25 cm^2 die op het blad wordt geklemd. De fotosynthesemeter meet de CO_2 concentratie en dampspanning van de lucht die de bladcuve binnenkomt en van de uitgaande lucht. Op basis van het verschil werd de fotosynthesesnelheid ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$) berekend.

3. Resultaten: assimilatenverdeling en gewasgroei

3.1 Verdeling van assimilaten vanuit een blad over de plant

3.1.1 Gewasgroei controleplanten

Gedurende het experiment ontwikkelden de planten zich regelmatig door gemiddeld 5,2 bladeren per week af te splitsen. De hoofdstengel werd boven blad nummer 22 getopt. In de oksel van blad 19 werd een zij scheut aangehouden, waarvan ook de bladafsplitsing werd bijgehouden. Op 22 maart werd de zij scheut getopt boven het 8^e blad en werd in de bovenste oksel van de zij scheut een nieuwe zij scheut aangehouden. Hieraan zijn geen waarnemingen meer gedaan met betrekking tot de ontwikkeling.



Figuur 3.1. Verloop van het aantal bladeren aan de hoofdscheut en zij scheut van komkommer in de tijd. Waarnemingen zijn gedaan aan 8 planten. Verticale staafjes geven de standaardafwijking van het gemiddelde aan. Waar deze niet te zien zijn, is de standaardafwijking kleiner dan het symbool.

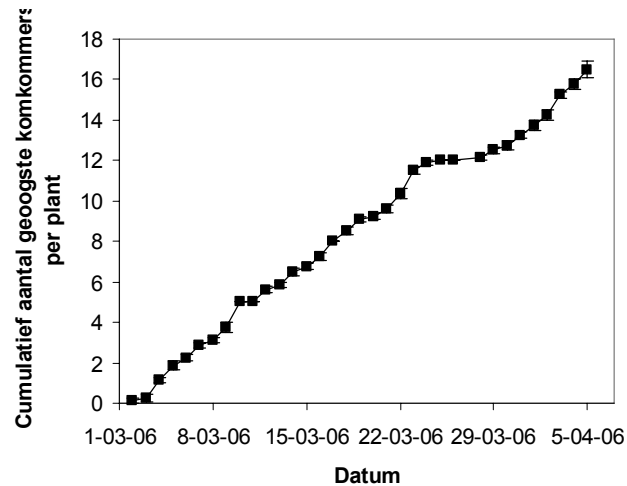
Tijdens de proef werd op 3 momenten in de tijd blad 21 gelabeld met $^{13}\text{CO}_2$ om na te gaan hoe de assimilaten vanuit dit blad verdeeld werden over de plant. Op deze momenten werden ook planten destructief geoogst. De plantkarakteristieken staan in onderstaande tabel weergegeven.

Tabel 3.1. Karakteristieken van komkommerplanten van de controlebehandeling geoogst op 3 momenten in de tijd. Oogst 1: hoofdscheut in productie (reeds 4 vruchten geoogst), zijscheut ongeveer 6 kleine vruchten. Oogst 2: vruchten bij bladeren 20-22 nog aan de plant, aan zijscheut ca. 12 komkommers. Oogst 3: hoofdscheut leeggeoogst, eerste 4 vruchten van de eerste zijscheut geoogst. Waardes zijn het gemiddelde van 8 planten met de standaardafwijking van het gemiddelde.

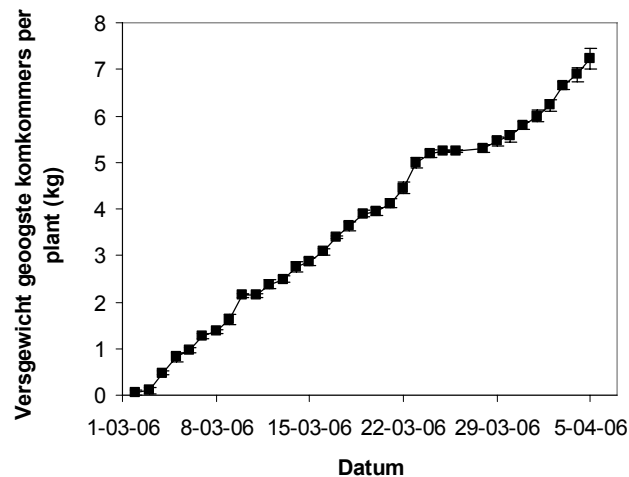
	Oogst 1 (9 maart)	Oogst 2 (22 maart)	Oogst 3 (5 april)
Lengte hoofdscheut (cm)	209 ± 2	208 ± 3	209 ± 1
Lengte zijscheut (cm)	89 ± 4	191 ± 6	116 ± 2
Lengte 2 ^e zijscheut (cm)	-	-	117 ± 7
Drooggewicht stengel hoofdscheut (g)	16,9 ± 0,3	18,1 ± 0,5	18,9 ± 0,3
Drooggewicht stengel zijscheut (g)	2,7 ± 0,2	9,6 ± 0,3	8,8 ± 0,3
Drooggewicht stengel 2 ^e zijscheut (g)	-	-	3,4 ± 0,3
Drooggewicht bladeren hoofdscheut (g)	83,7 ± 1,9	41,5 ± 2,0	38,0 ± 1,5
Drooggewicht bladeren zijscheut (g)	8,4 ± 0,9	37,4 ± 2,3	19,7 ± 0,4
Drooggewicht bladeren 2 ^e zijscheut (g)	-	-	12,2 ± 1,5
Drooggewicht blad 21	6,2 ± 0,3	6,0 ± 0,3	7,7 ± 0,4
Bladoppervlakte hoofdscheut (cm ²)	23770 ± 977	13226 ± 1059	10051 ± 448
Bladoppervlakte zijscheut (cm ²)	2205 ± 262	10608 ± 681	5837 ± 172
Bladoppervlakte 2 ^e zijscheut (cm ²)	-	-	3455 ± 370
LAI (-)	5,7 ± 0,2	5,3 ± 0,3	4,3 ± 0,2
Aantal vruchten hoofdscheut	8,3 ± 0,4	3,0 ± 0	-
Drooggewicht vruchten hoofdscheut (g)	28,4 ± 1,5	43,2 ± 4,1	-
Aantal vruchten zijscheut	6,1 ± 0,4	11,8 ± 0,5	3,5 ± 0,5
Drooggewicht vruchten zijscheut (g)	0,2 ± 0,0	4,9 ± 0,4	26,8 ± 5,2
Aantal vruchten 2 ^e zijscheut	-	-	10,3 ± 0,6
Drooggewicht vruchten 2 ^e zijscheut (g)	-	-	1,3 ± 0,2

Bij de eerste destructieve oogst was de hoofdscheut al getopt en was er een zijscheut aanwezig met daaraan gemiddeld 6 kleine vruchten. Op dat moment was de LAI (Leaf area index, m² bladoppervlak per m² grondoppervlak) 5,7. Bij de tweede oogst waren alle komkommers al van de hoofdscheut geoogst, op de komkommers bij bladeren 20, 21 en 22 na. Van de zijscheut waren nog geen komkommers geoogst. De LAI bedroeg toen 5,3. Dit is lager dan bij de eerste oogst, omdat de vergeelde bladeren van de hoofdscheut geplukt waren. Bij de laatste oogst was de zijscheut in productie, waren er bladeren verwijderd van de zijscheut en was er een tweede zijscheut aanwezig. De LAI was op dat moment 4,3.

Vanaf 3 maart werden er komkommers geoogst met een vruchtgewicht van tenminste 400 g. Het droge stof percentage van de geoogste vruchten was gemiddeld 2,9%. Het verloop van het aantal geoogste vruchten per plant en het geoogste versgewicht aan vruchten per plant is in figuren 3.2 en 3.3 weergegeven. Het gemiddelde geoogste vruchtgewicht over de oogstperiode was 438 g.



Figuur 3.2. Verloop van het cumulatieve aantal geoogste komkommers per plant in de tijd. Waardes zijn het gemiddelde van 8 planten met de standaardafwijking van het gemiddelde.



Figuur 3.3. Verloop van het cumulatieve versgewicht van de geoogste komkommers per plant in de tijd. Waardes zijn het gemiddelde van 8 planten met de standaardafwijking van het gemiddelde.

Uit deze figuren is te zien dat in de periode 3-24 maart de vruchten van de hoofdscheut geoogst werden. Daarna stond de productie een paar dagen stil, en op 30 maart werd de eerste vrucht van de zijscheut geoogst.

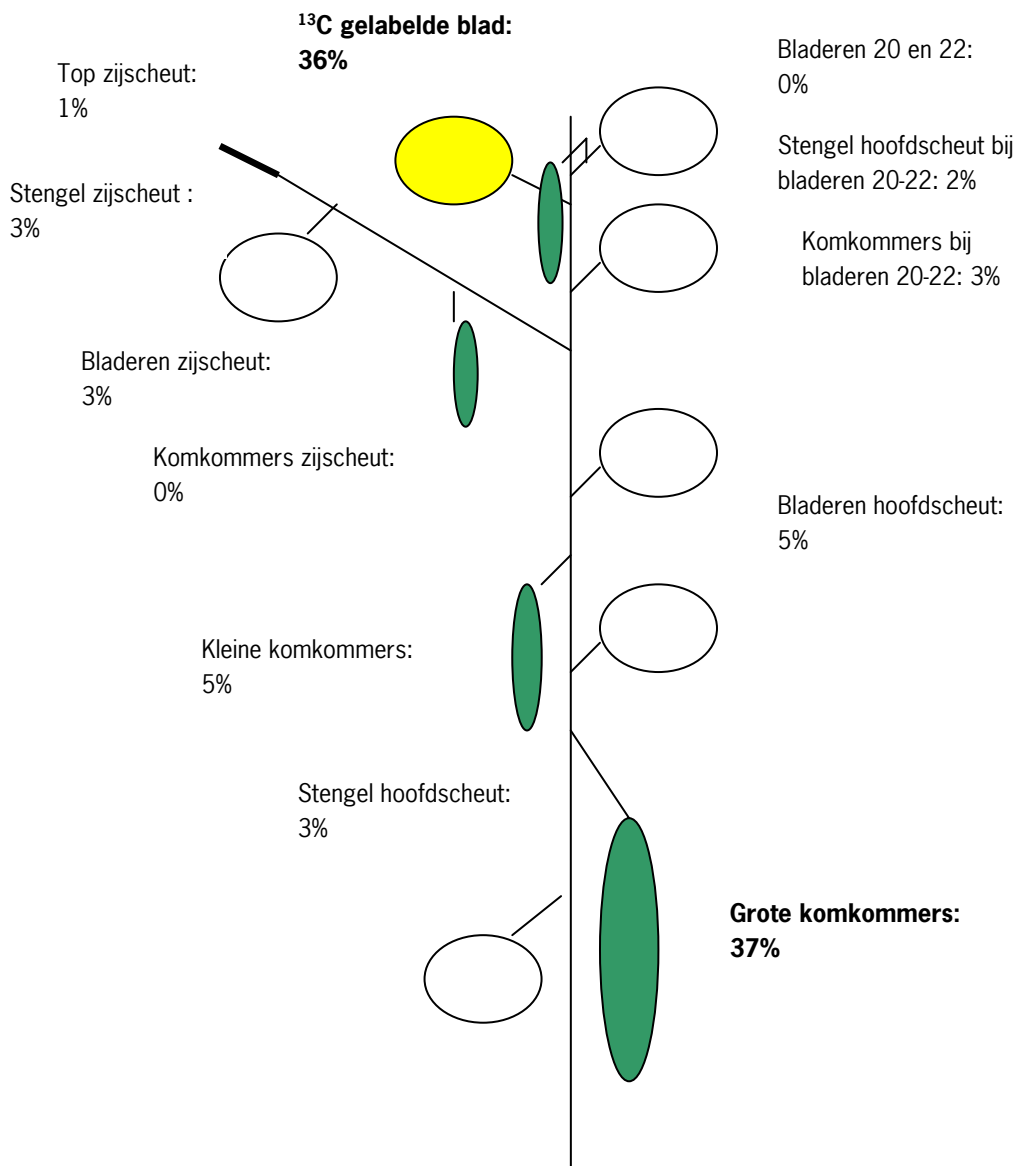
3.1.2 Assimilatenverdeling: resultaten labelling met ^{13}C

Om vast te stellen wat de bijdrage van de bladeren boven de zijscheut was aan de groei van de plant, zijn op drie momenten in de tijd komkommerplanten gelabeld met $^{13}\text{CO}_2$. Aan blad 21 werd gedurende 2 uur $^{13}\text{CO}_2$ toegediend. 24 uur na de toediening werd de plant destructief geoogst en werd in de verschillende plantendelen bepaald wat het gehalte aan ^{13}C in elk van de organen was.

Stadium 1 (9 maart 2006)

In dit stadium was de hoofdscheut in productie (reeds 4 vruchten geoogst). De zijscheut was ca. 90 cm lang met ongeveer 6 kleine komkommervruchten.

In figuur 3.4 is te zien hoe de assimilaten vanuit blad 21 in dit stadium verdeeld werden over de verschillende plantendelen.



Figuur 3.4 Procentuele verdeling van de hoeveelheid ^{13}C in de plant over de verschillende organen 24 uur na start van de labelling (9 maart) van blad 21 met $^{13}\text{CO}_2$.

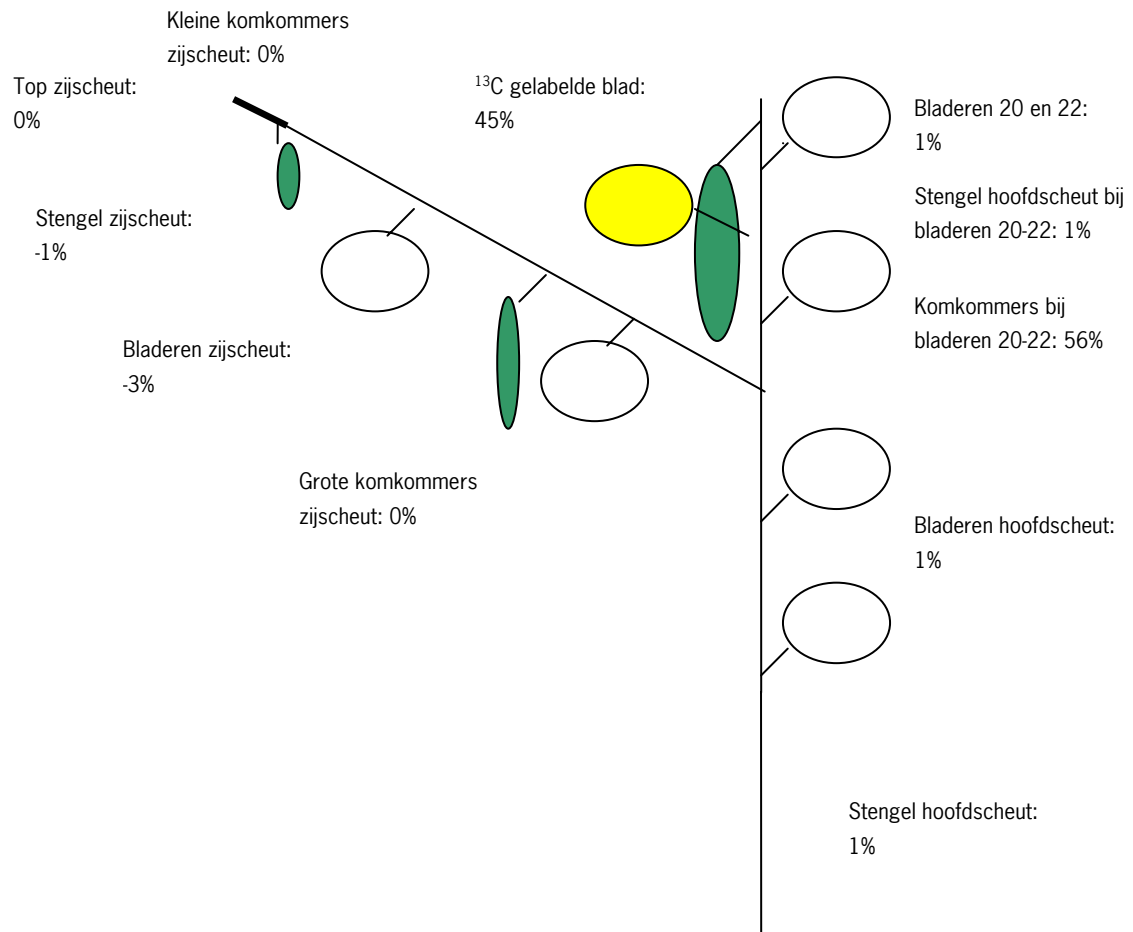
Vierentwintig uur na de start van de labelling van blad 21 met $^{13}\text{CO}_2$ was er in de bovengrondse delen van de plant 10,2 mg ^{13}C aanwezig. Er werd niet gekeken naar de hoeveelheid ^{13}C die in de wortels aanwezig was. Van de assimilaten die gevormd zijn door blad 21 zat 24 uur na de labelling nog 36% in blad 21. Deze assimilaten zijn (nog) niet uit het blad geëxporteerd en zijn voor kortere of langere tijd in het blad opgeslagen. Van de assimilaten die uit het blad geëxporteerd waren, was het grootste deel naar de grotere komkommers aan de hoofdscheut gegaan. Dit waren de komkommers met een lengte van ca. 20 tot 40 cm, waarvan er in dit stadium gemiddeld 3,5 aan een plant

zaten. De rest van de assimilaten uit blad 21 werd min of meer gelijkmatig over de verschillende andere organen verdeeld.

Stadium 2 (22 maart 2006)

In dit stadium zaten alleen de komkommers die bij bladeren 20-22 horen nog aan de hoofdscheut. De hoofdscheut was verder leeg geoogst. De zijscheut was ca. 190 cm lang met ongeveer 12 komkommers.

In figuur 3.5 is te zien hoe de assimilaten vanuit blad 21 in dit stadium verdeeld werden over de verschillende plantendelen.



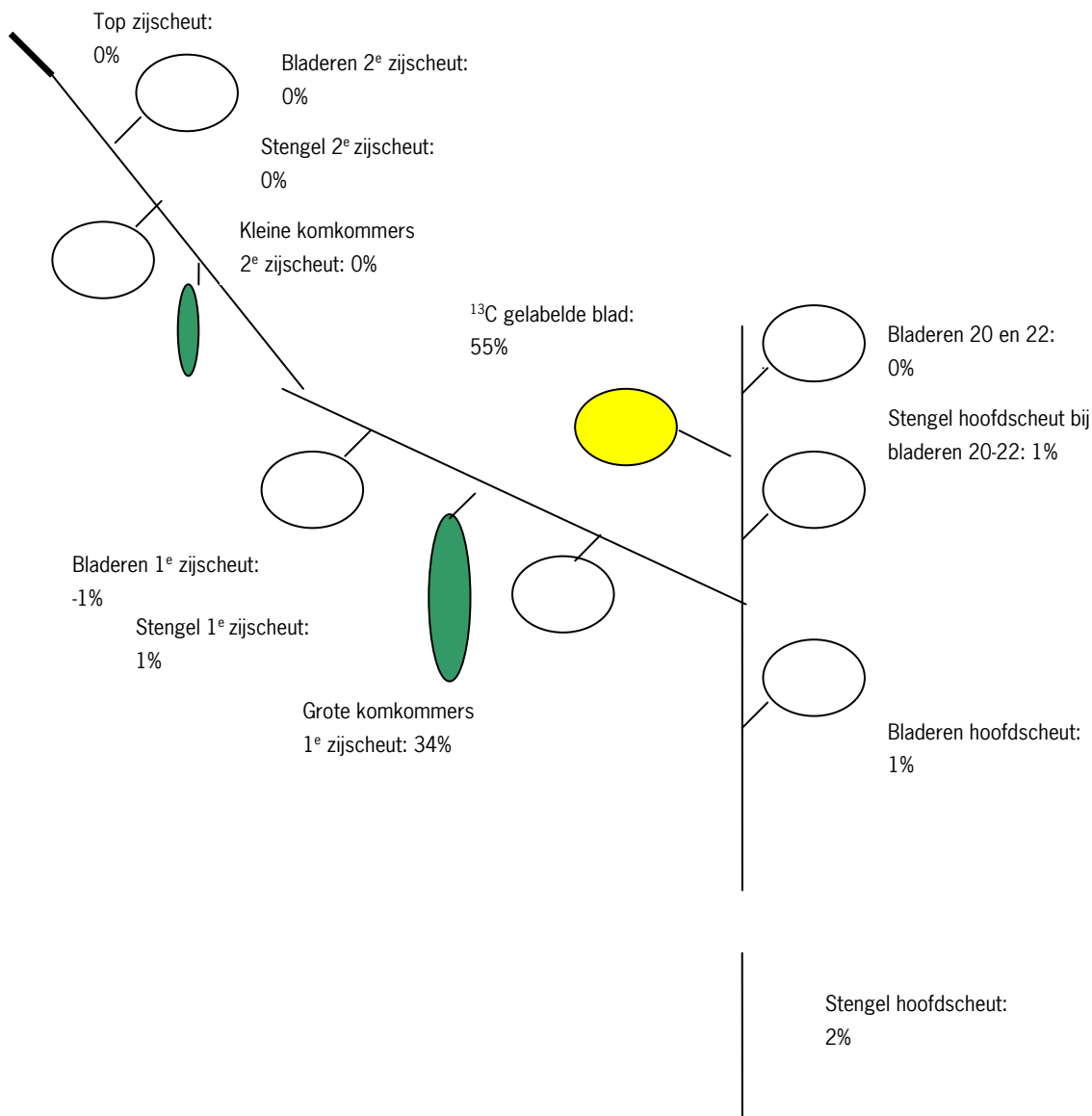
Figuur 3.5 Procentuele verdeling van de hoeveelheid ^{13}C in de plant over de verschillende organen 24 uur na start van de labelling (22 maart) van blad 21 met $^{13}\text{CO}_2$.

In dit stadium was 24 uur na de labelling 10,5 mg ^{13}C in de plant aanwezig. Hiervan was 45% nog aanwezig in het gelabelde blad 21. De assimilaten die uit dit blad geëxporteerd werden, zijn naar de komkommers die bij bladeren 20, 21 en 22 horen gegaan. Dit waren de komkommers die bijna hun oogstgewicht hebben bereikt. Naar de overige plantenorganen werden in dit stadium nagenoeg geen assimilaten geëxporteerd. In een aantal gevallen was het gehalte aan ^{13}C zelfs lager dan de verhouding $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ die gemiddeld in de natuur voorkomt, vandaar dat hier negatieve waardes staan.

Stadium 3 (5 april 2006)

In dit stadium waren alle vruchten van de hoofdscheut geoogst. De eerste 4 vruchten van de eerste zijnscheut waren geoogst. Aan deze zijnscheut zaten nog 4 vruchten. De tweede zijnscheut was ca. 120 cm lang.

In figuur 3.6 is te zien hoe de assimilaten vanuit blad 21 in dit stadium verdeeld werden over de verschillende plantendelen.



Figuur 3.6 Procentuele verdeling van de hoeveelheid ^{13}C in de plant over de verschillende organen 24 uur na start van de labelling (5 april) van blad 21 met $^{13}\text{CO}_2$.

In dit stadium zat 24 uur na de start van de labelling met $^{13}\text{CO}_2$ nog 55% van de assimilaten (totaal 13,4 mg ^{13}C) in blad 21. Hieruit blijkt duidelijk dat naarmate het blad verouderd, het minder assimilaten exporteert en daarmee ook minder bijdraagt aan de groei van de rest van de plant. Het feit dat er meer assimilaten in blad 21 blijven zou ook te maken kunnen hebben met een verminderde assimilatenvraag door de 'sinks', met name de vruchten. Echter, in stadia 1 en 3 was het drooggewicht van de vruchten aan de plant ongeveer even hoog. Het is dus niet waarschijnlijk dat de assimilatenvraag vanuit de vruchten een rol speelt bij het deel van de assimilaten dat in blad 21 blijft. Van de

assimilaten die uit blad 21 geëxporteerd werden, ging het grootste gedeelte naar de komkommers aan de 1^e zijnscheut. Dit waren nog gemiddeld 3,5 komkommers, waarvan de grootste bijna het oogstgewicht had bereikt. De hoeveelheid assimilaten uit blad 21 die naar de overigen plantendelen gingen, was beperkt.

In bovenstaande figuur staat de verdeling van de hoeveelheid ^{13}C in de plant weergegeven. Te zien is dat de kleine organen zoals jonge vruchten en de scheuttop verwaarloosbare hoeveelheden ^{13}C krijgen. Wanneer de hoeveelheid ^{13}C in het orgaan wordt gedeeld door het orgaangewicht, is dit een maat voor de relatieve groeisnelheid in de afgelopen 24 uur. Als de assimilatenverdeling op deze manier wordt weergegeven is te zien dat er per g drooggewicht in de top van de zijnscheut en de jonge komkommers veel ^{13}C geïmporteerd werd (zie bijlage I voor de figuren).

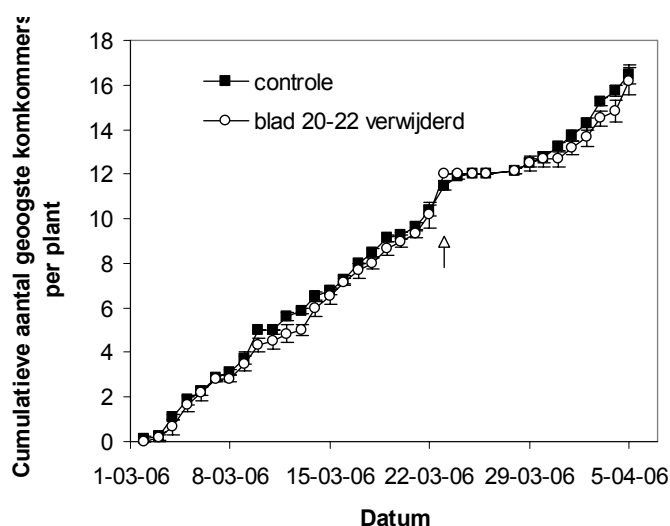
Conclusie

De bovenste bladeren van de hoofdscheut blijven gedurende de ontwikkeling van de plant bijdragen aan de groei van de rest van de plant door assimilaten aan te maken en te exporteren naar de plantendelen die deze assimilaten nodig hebben om te groeien. Naarmate bladeren ouder worden, wordt de bijdrage aan de groei minder omdat het gedeelte van de aangemaakte assimilaten die ze exporteren kleiner wordt. De meeste assimilaten gaan naar de grootste 'sinks', de komkommers met een lengte tussen 20 en 40 cm, ongeacht of deze zich aan de hoofdscheut of de zijnscheut bevinden. Een klein gedeelte van de assimilaten gaat naar de overige jonge, snelgroeiende delen, te weten de jonge komkommers, jonge bladeren en stengelgedeeltes en de top van de zijnscheut. Dit kan op grote afstand van het blad zijn dat de assimilaten levert.

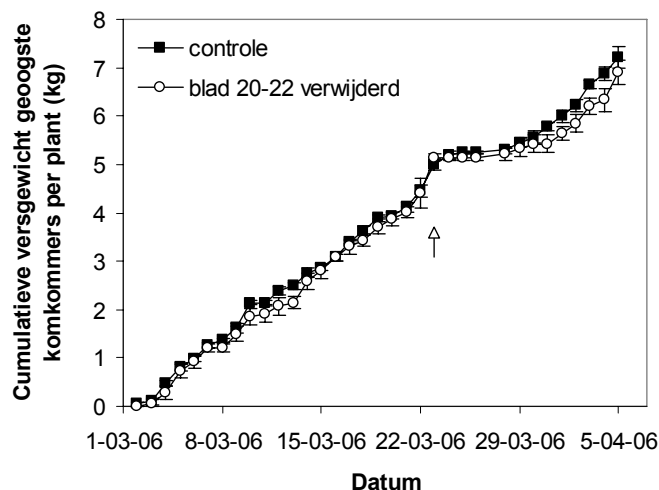
3.2 Effecten van verwijderen van bladeren

3.2.1 Verwijderen van bladeren 20-22 van de hoofdscheut

Om na te gaan wat de bijdrage is van de bovenste bladeren van de hoofdscheut aan de groei en de productie van een plant, zijn op 23 maart bij 8 planten de bladeren 20-22 van de hoofdscheut verwijderd. Op dit moment zijn ook de vruchten die bij deze bladeren horen geoogst. Het effect van het verwijderen van de bovenste drie bladeren van de hoofdscheut op de productie is te zien in figuren 3.7 en 3.8.



Figuur 3.7. Verloop van het cumulatieve aantal geoogste komkommers per plant in de tijd van de controleplanten de planten waarvan bladeren 20-22 verwijderd zijn. Het pijltje geeft het moment van verwijderen van deze bladeren aan (23 maart). Waardes zijn het gemiddelde van 8 planten met de standaardafwijking van het gemiddelde.



Figuur 3.8. Verloop van het cumulatieve versgewicht van de geoogste komkommers per plant in de tijd van de controleplanten en de planten waarvan bladeren 20-22 verwijderd zijn. Het pijltje geeft het moment van verwijderen van deze bladeren aan (23 maart). Waardes zijn het gemiddelde van 8 planten met de standaardafwijking van het gemiddelde.

Het aantal geoogste komkommers per plant is op het moment van het verwijderen van de bladeren 20-22 exact hetzelfde voor de controlebehandeling en de behandeling waarbij deze bladeren verwijderd zijn. Dit is logisch, aangezien tot op dat moment de behandeling van beide groepen planten hetzelfde was. Daarna loopt de ontwikkeling van de behandeling waarbij bladeren 20-22 verwijderd zijn iets achter bij de controle (Figuren 3.7 en 3.8). Uit de statistische analyse blijkt echter dat dit verschil op de laatste oogstdag (5 april) niet significant is voor zowel aantal vruchten als versgewicht van de geoogste komkommers.

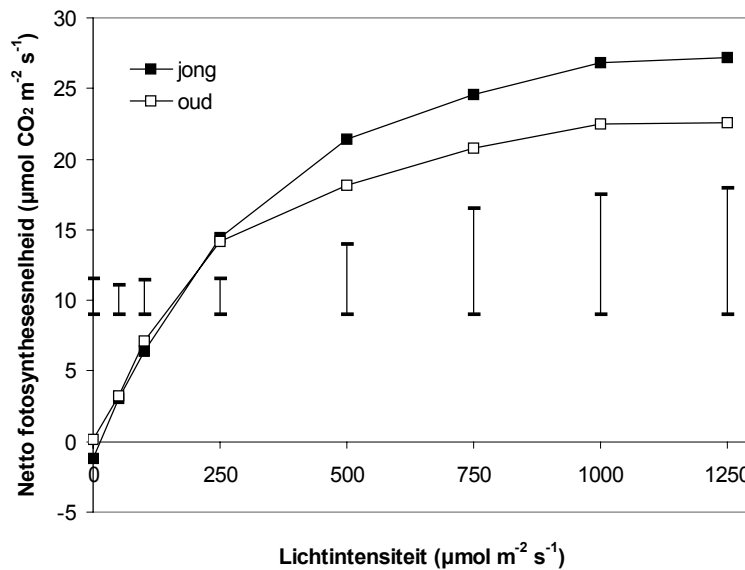
Op het moment dat de proef beëindigd werd, zijn planten van de controlebehandeling en de behandeling waarbij bladeren 20-22 verwijderd zijn destructief geoogst. De resultaten staan in onderstaande tabel weergegeven.

Tabel 3.2. Karakteristieken van komkommerplanten van de controlebehandeling en de behandeling waarbij bladeren 20-22 op 23 maart verwijderd zijn bij de eindogst op 5 april 2006. Waardes zijn het gemiddelde van 8 planten. De LSD geeft aan wat het verschil tussen beide behandelingen tenminste moet zijn om een aantoonbaar (significant) verschil te zijn. Een plusje in de laatste kolom geeft aan of de verschillen significant zijn.

	Controle Behandeling	Bladeren 20-22 verwijderd	LSD (P=0.05)	Significantie
Lengte hoofdscheut (cm)	208,5	174,8	3,4	+
Lengte zijscheut (cm)	115,8	112,7	5,0	-
Lengte 2 ^e zijscheut (cm)	116,8	120,2	30,3	-
Drooggewicht stengel hoofdscheut (g)	18,9	15,9	1,0	+
Drooggewicht stengel zijscheut (g)	8,8	8,1	0,9	-
Drooggewicht stengel 2 ^e zijscheut (g)	3,4	3,3	1,4	-
Drooggewicht bladeren hoofdscheut (g)	38,0	18,0	3,4	+
Drooggewicht bladeren zijscheut (g)	19,7	18,6	1,8	-
Drooggewicht bladeren 2 ^e zijscheut (g)	12,2	11,5	6,2	-
Bladoppervlakte hoofdscheut (cm ²)	10051	4930	1177	+
Bladoppervlakte zijscheut (cm ²)	5837	5738	537	-
Bladoppervlakte 2 ^e zijscheut (cm ²)	3455	3276	1551	-
LAI (-)	4,3	3,1	0,4	+
Aantal vruchten zijscheut	3,5	3,7	1,4	-
Drooggewicht vruchten zijscheut (g)	26,8	10,7	13,3	+
Aantal vruchten 2 ^e zijscheut	10,3	9,5	2,5	-
Drooggewicht vruchten 2 ^e zijscheut (g)	1,3	1,0	0,93	-
Aantal vruchten geoogst na 23 maart	4,5	4,2	1,4	-
Drooggewicht vruchten geoogst na 23 maart (g)	57,4	51,1	17,7	-
Totaal aantal vruchten	18,3	17,3	2,5	-
Totaal drooggewicht vruchten	85,5	62,8	10,0	+

Uit deze tabel blijkt dat het verwijderen van de bladeren 20-22 een negatief effect heeft op de vruchtgroei van de planten. Het gewicht van de geoogste vruchten verschilt niet tussen de controle en de behandeling waarbij bladeren 20-22 verwijderd waren, maar het totale gewicht van de vruchten aan de plant verschilt wel. Dit heeft tot gevolg dat het totale drooggewicht van de vruchten van de planten waarvan bladeren 20-22 verwijderd zijn, minder groot is dan van de controleplanten. Hieruit blijkt dat de bladeren 20-22 zodanig veel assimilaten vormen en exporteren naar de overige delen van de plant, dat het verwijderen ervan ten koste gaat van de productie.

Wanneer de fotosynthesesnelheid van blad 21 in stadium 3 wordt vergeleken met de fotosynthesesnelheid van een jong, volgroeid blad blijkt dat deze niet statistisch significant van elkaar verschillen (Figuur 3.9).



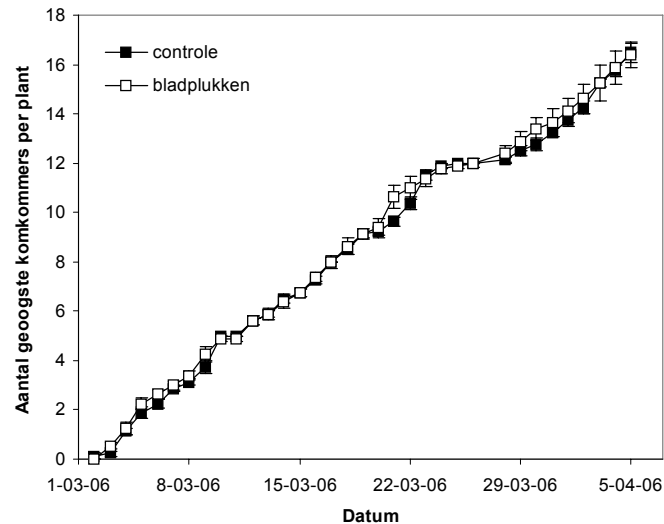
Figuur 3.9. Lichtresponscurves van de netto bladfotosynthesesnelheid van blad 21 ('oud blad') en een jong blad. Verticale staven geven per lichtintensiteit het kleinst significante verschil (LSD) aan.

Conclusie

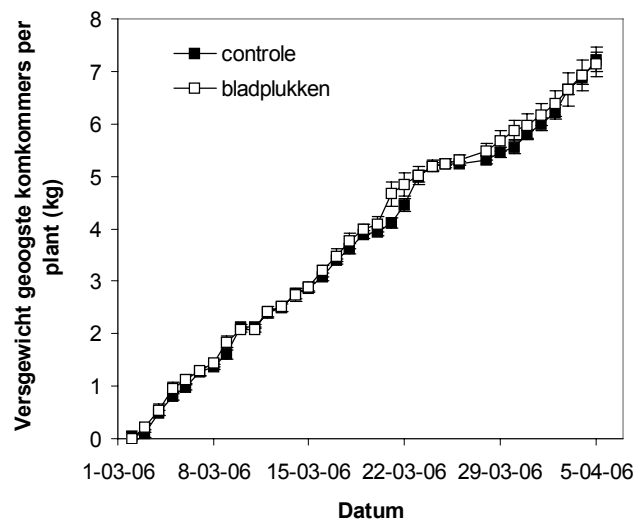
Het verwijderen van de bovenste bladeren van de hoofdscheut (bladeren 20-22) heeft een negatief effect op de vruchtgroei. Het totale drooggewicht van de geoogste komkommers en de komkommers aan de plant is lager wanneer bladeren 20-22 verwijderd zijn, dan wanneer deze nog aan de plant zitten.

3.2.2 Bladplukken van bladeren onderin de plant

Om na te gaan wat het effect is van bladplukken op de groei en productie van komkommerplanten, is van 8 planten gedurende de proef blad geplukt, zodanig dat steeds 2 bladeren onder de onderste komkommer werden aangehouden en de rest werd verwijderd. Op de productie bleek deze wijze van bladplukken geen enkel effect te hebben (Figuren 3.9 en 3.10).



Figuur 3.9. Verloop van het cumulatieve aantal geoogste komkommers per plant in de tijd van de controleplanten en de planten waarvan blad geplukt werd. Waardes zijn het gemiddelde van 8 planten met de standaardafwijking van het gemiddelde.



Figuur 3.10. Verloop van het cumulatieve vergewicht van de geoogste komkommers per plant in de tijd van de controleplanten en de planten waarvan blad geplukt werd. Waardes zijn het gemiddelde van 8 planten met de standaardafwijking van het gemiddelde.

Op het moment dat de proef beëindigd werd (5 april), zijn planten van de controlebehandeling en de behandeling waarbij blad geplukt werd destructief geoogst. De resultaten staan in onderstaande tabel weergegeven.

Tabel 3.3. Karakteristieken van komkommerplanten van de controlebehandeling en de behandeling waarbij bladeren 20-22 op 23 maart verwijderd zijn bij de eind oogst op 5 april 2006. Waardes zijn het gemiddelde van 8 planten. De LSD geeft aan wat het verschil tussen beide behandelingen tenminste moet zijn om een aantoonbaar (significant) verschil te zijn. Een plusje in de laatste kolom geeft aan of de verschillen significant zijn.

	Controle behandeling	Behandeling bladplukken	LSD (P=0.05)	Significantie
Lengte hoofdscheut (cm)	208,5	210,0	3,4	-
Lengte zijscheut (cm)	115,8	113,0	5,0	-
Lengte 2 ^e zijscheut (cm)	116,8	116,0	30,3	-
Drooggewicht stengel hoofdscheut (g)	18,9	19,2	1,0	-
Drooggewicht stengel zijscheut (g)	8,8	9,0	0,9	-
Drooggewicht stengel 2 ^e zijscheut (g)	3,4	3,6	1,4	-
Drooggewicht bladeren hoofdscheut (g)	38,0	7,0	3,4	+
Drooggewicht bladeren zijscheut (g)	19,7	21,3	1,8	-
Drooggewicht bladeren 2 ^e zijscheut (g)	12,2	14,6	6,2	-
Bladoppervlakte hoofdscheut (cm ²)	10051	1855	1177	+
Bladoppervlakte zijscheut (cm ²)	5837	6182	537	-
Bladoppervlakte 2 ^e zijscheut (cm ²)	3455	3934	1551	-
LAI	4,3	2,7	0,4	+
Aantal vruchten zijscheut	3,5	3,2	1,4	-
Drooggewicht vruchten zijscheut (g)	26,8	13,5	13,3	+
Aantal vruchten 2 ^e zijscheut	10,3	10,6	2,5	-
Drooggewicht vruchten 2 ^e zijscheut (g)	1,3	1,7	0,9	-
Aantal vruchten reeds geoogst	16,5	16,6	1,3	-
Drooggewicht vruchten reeds geoogst	210	209	20	-
Totaal aantal vruchten	30,3	30,4	2,5	-
Totaal drooggewicht vruchten	238	224	12	+

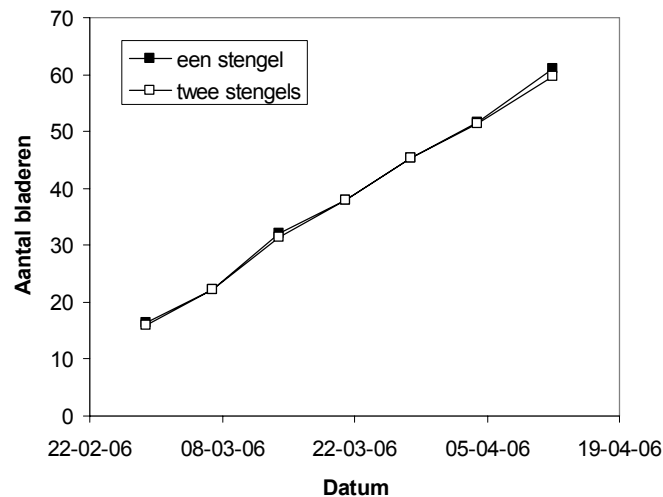
Uit deze tabel blijkt dat het drooggewicht van de vruchten aan de zijscheut van planten waarvan blad geplukt is, lager is dan van de controleplanten. Ook het totale drooggewicht van de komkommers reeds geoogst en nog aan de plant is lager voor de planten waarvan blad is geplukt dan voor de controleplanten.

Conclusie

Bladplukken tot 2 bladeren onder de onderste komkommer aan de plant beïnvloed de productie van de planten negatief. Dit heeft mogelijk te maken met het feit dat er bij bladplukken zoveel minder bladoppervlakte overblijft dat er minder licht door het gewas opgevangen wordt.

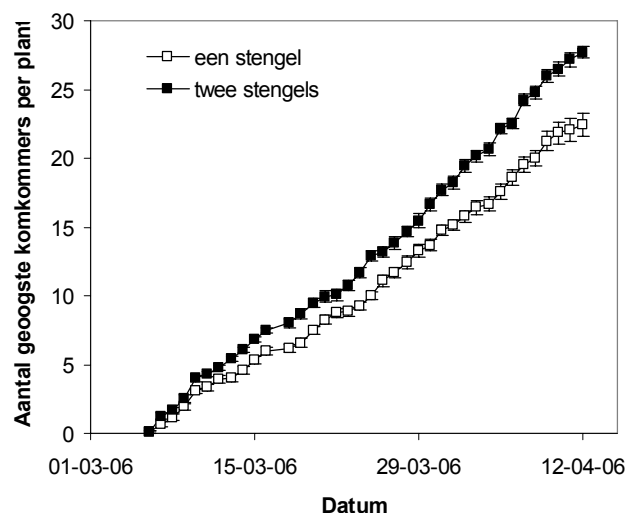
4. Resultaten: gewasgroei en productie van tweestengelplanten

Gedurende het experiment ontwikkelden de planten zich regelmatig door gemiddeld 7,1 bladeren per week af te splitsen (Figuur 4.1).

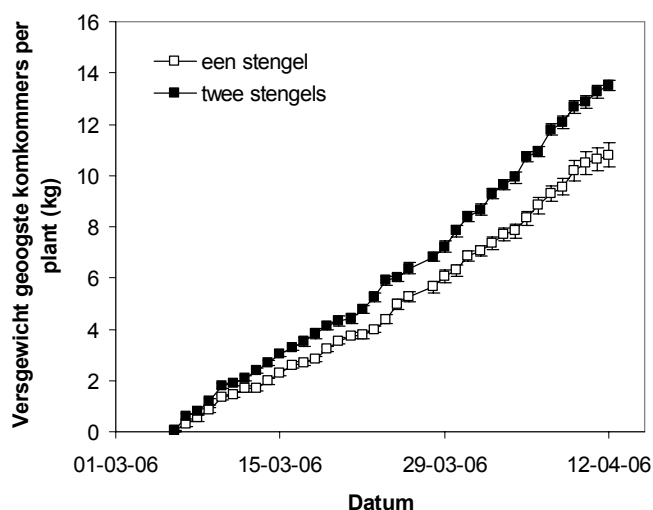


Figuur 4.1. Verloop van het aantal bladeren per stengel van komkommerplanten in de tijd. Waarnemingen zijn gedaan aan 8 planten.

Om na te gaan wat het effect is van de nabijheid van blad op de groei van vruchten en daarmee op de productie van de plant werden planten getopt boven het 5^e blad, waarna twee stengels aan deze planten werden aangehouden. Bij de ene helft van de planten werden alle vruchten aangehouden aan één stengel (in elke oksel een vrucht), bij de andere helft van de planten werden aan beide stengels even veel vruchten aangehouden (om de oksel een vrucht). Dagelijks werd de productie van planten van beide behandelingen geteld en gewogen (Figuren 4.2 en 4.3).



Figuur 4.2. Verloop van het cumulatieve aantal geoogste komkommers per plant in de tijd van de planten waarbij alle vruchten aan één stengel werden aangehouden en van de planten waarbij de vruchten verdeeld waren over twee stengels. Waardes zijn het gemiddelde van 8 planten met de standaard afwijking van het gemiddelde.



Figuur 4.3. Verloop van het cumulatieve versgewicht van de geoogste komkommers per plant in de tijd van de planten waarbij alle vruchten aan één stengel werden aangehouden en van de planten waarbij de vruchten verdeeld waren over twee stengels. Waardes zijn het gemiddelde van 8 planten met de standaard afwijking van het gemiddelde.

Uit deze figuren is af te leiden dat de productie van de planten waarbij de vruchten gelijkmatig over beide stengels verdeeld zijn hoger is dan van de planten waarbij alle vruchten aan één stengel werden aangehouden.

Op het moment dat de proef beëindigd werd, zijn 6 planten per behandeling destructief geoogst. De resultaten staan in onderstaande tabellen weergegeven.

Tabel 4.1. Karakteristieken van tweestengelige komkommerplanten waarvan in een behandeling alle vruchten aan één stengel werden aangehouden en in een behandeling de vruchten gelijkmatig over beide stengels werden aangehouden. Waardes zijn per plant en het gemiddelde van 6 planten geoogst op 12 april 2006. De LSD geeft aan wat het verschil tussen beide behandelingen tenminste moet zijn om een aantoonbaar (significant) verschil te zijn. Een plusje in de laatste kolom geeft aan of de verschillen significant zijn.

	Alle vruchten aan één stengel	Vruchten verdeeld over twee stengels	LSD (P=0.05)	Significantie
Lengte beide stengels (cm)	1054	1034	58	-
Drooggewicht beide stengels (g)	97,9	77,0	7,7	+
Drooggewicht bladeren aan de plant (g)	193	125	31	+
Drooggewicht vruchten aan de plant (g)	62	65	22	-
Drooggewicht vruchten reeds geoogst (g)	327	392	36	+
Cumulatief drooggewicht vruchten (g)	389	458	29	+
Aantal aangelegde bladeren per plant (-)	122	119	5	-
Aantal bladeren nog aan de plant (-)	68,7	66,5	4,5	-
Bladoppervlakte (cm ²)	55939	43801	5611	+
LAI (-)	6,2	4,9	0,6	+
Aantal vruchten aan de plant (-)	20,5	18,0	2,6	-
Aantal vruchten reeds geoogst (-)	23,3	27,7	2,3	+
Totaal aantal aangelegde vruchten (-)	43,8	45,7	2,2	-

Uit figuur 4.1 en deze tabel blijkt dat de ontwikkelingssnelheid van planten van beide behandelingen gelijk was, het aantal aangelegde bladeren verschilde niet aantoonbaar van elkaar. De groeisnelheid van de vruchten bleek echter wel van elkaar te verschillen. De komkommers van de planten waarbij de vruchten gelijkmatig over beide stengels verdeeld waren hadden sneller hun oogstgewicht bereikt, en werden dus eerder geoogst. Dit is de reden dat het aantal vruchten dat van deze planten geoogst is bij de eind oogst groter is dan van de planten waarbij alle vruchten aan één stengel werden aangehouden. De planten waarbij de vruchten aan één stengel werden aangehouden had zwaardere stengels en grotere, zwaardere bladeren. Hieruit blijkt dat in deze planten de verdeling van de assimilaten over de vegetatieve en de generatieve delen minder gunstig is voor de productie dan in de planten waarbij de vruchten gelijkmatig zijn verdeeld over twee stengels. Daar is het aandeel van de assimilaten dat naar de vruchten gaat groter.

Binnen een plant verschilden de stengel met komkommers en de stengel zonder komkommers van elkaar (Tabel 4.2). Het bladgewicht en bladoppervlak van de onbelaste stengel was groter dan van de belaste stengel, terwijl de belaste stengel een hoger vruchtgewicht had.

Tabel 4.2. Karakteristieken van de afzonderlijke stengels van tweestengelige komkommerplanten waarvan in een behandeling alle vruchten aan één stengel werden aangehouden en van de (gemiddelde) stengel van de planten waarbij de vruchten gelijkmatig over beide stengels werden aangehouden. Waardes zijn per stengel en het gemiddelde van 6 planten geoogst op 12 april 2006. De LSD geeft aan wat het verschil tussen beide behandelingen tenminste moet zijn om een aantoonbaar (significant) verschil te zijn. Een plusje in de laatste kolom geeft aan of de verschillen significant zijn.

	Alle vruchten aan één stengel		Vruchten verdeeld over twee stengels	LSD (P=0.05)	Significantie
	Onbelaste stengel	Stengel met vruchten			
Stengellengte (cm)	513	542	517	32	-
Drooggewicht stengel (g)	49,8	48,1	38,5	5,3	+
Drooggewicht bladeren aan de stengel (g)	105,3	87,5	62,6	21,7	+
Drooggewicht vruchten (g)	0	62	33	14	+
Drooggewicht vruchten reeds geoogst (g)	0	327	196	23	+
Cumulatief drooggewicht vruchten (g)	0	389	229	19	+
Aantal aangelegde bladeren (-)	61,8	60,3	59,7	3,1	-
Aantal bladeren nog aan de stengel (-)	35,7	33,0	33,3	3,2	-
Bladoppervlakte (cm ²)	30956	24982	21901	5193	+
LAI (-)	3,4	2,8	2,4	0,6	+
Aantal vruchten (-)	0	20,5	9,0	1,7	+
Aantal vruchten reeds geoogst (-)	0	23,3	13,8	1,4	+
Totaal aantal aangelegde vruchten (-)	0	43,8	22,8	1,4	+

Gedurende het experiment zijn (visuele) waarnemingen gedaan aan de koppen van de planten. Lange tijd waren er op het oog geen verschillen te zien tussen belaste, onbelaste of gelijkmatig belaste stengels. Pas twee weken voor het einde van het experiment waren de verschillen tussen belaste en onbelaste koppen goed zichtbaar (Figuur 4.4). De bladeren van de onbelaste stengels waren groter, dikker en donkerder groen dan bladeren van stengels met vruchten.



Figuur 4.4. Blad van onbelaste stengel (links) en belaste stengel (rechts) van een komkommerplant op 12 april 2006.

Conclusie

Planten waarbij vruchten gelijkmatig verdeeld zijn over beide stengels hebben een hogere productie dan planten waarbij alle vruchten aan één stengel werden aangehouden. Blijkbaar is het gunstig voor de vruchtgroei om de aanmaak van assimilaten in de bladeren en het gebruik van assimilaten in de vruchten bij elkaar in de buurt te hebben. Als de afstand tussen de bladeren en de vruchten groot is, wordt een groter deel van de assimilaten gebruikt voor de groei van stengels en bladeren.

5. Communicatie

Over dit onderzoek zijn de volgende artikelen verschenen in de vakbladen:

- In Gewasnieuws komkommer verscheen in januari een stuk met als titel 'Assimilatenverdeling bij komkommer' over het onderzoek dat stond te gebeuren.
- In Gewasnieuws komkommer verscheen in september 2006 een overzicht van de resultaten van het onderzoek onder de titel 'Blad levert assimilaten aan de grootste komkommers'.
- In het novembernummer van Onder Glas is een uitgebreid artikel geplaatst over de resultaten van dit onderzoek, onder de titel 'Suiker legt soms een meterslange weg af door de plant'.

Op 30 augustus is op een vergadering van de Landelijke Commissie Komkommer een presentatie gehouden over de resultaten van dit onderzoek, waarbij de gelegenheid was vragen te stellen en de resultaten te bediscussiëren.

6. Discussie en aanbevelingen

In het project dat in dit rapport staat beschreven is onderzoek gedaan naar de mate waarin bepaalde bladeren bijdragen aan de groei van komkommers op enige afstand van deze bladeren. Doel van dit project was om vast te stellen hoe de assimilaten (suikers) vanuit een bepaald blad over de plant verdeeld worden. Het ging er hierbij niet alleen om om aan te tonen waar de assimilaten naar toe gaan, maar juist ook om te kwantificeren welk deel van de assimilaten waar naar toe gaat. Om deze doelstelling te realiseren, moest er antwoord gegeven worden op de volgende deelvragen:

1. Worden assimilaten vanuit een blad ook naar beneden getransporteerd en vervolgens weer omhoog naar zijscheuten? Met andere woorden, draagt een blad aan de hoofdstengel boven een zijscheut nog bij aan de vruchtgroei op de zijscheut?
2. Maakt het voor een plant met 2 zijscheuten uit, aan welke scheut de vruchten hangen? Met andere woorden, zijn de 2 zijscheuten onafhankelijk van elkaar als het gaat om assimilatenhuishouding of functioneren ze als één geheel?

Om de eerste van deze twee vragen te kunnen beantwoorden is een experiment uitgevoerd waarin komkommerplanten volgens een hogedraad systeem geteeld werden. Tot de draad vormden de planten 22 bladeren. Boven het 22^e blad werden de planten getopt en in de oksel van blad 19 werd een zijscheut aangehouden. De bijdrage van de 3 bladeren boven de zijscheut aan de groei van de hoofd- en zijscheut werd bepaald door aan blad 21 ^{13}C toe te dienen en na 24 uur te meten waar de gevormde ^{13}C -assimilaten in de plant terug te vinden waren. Deze metingen zijn uitgevoerd op drie momenten in de tijd, met steeds twee weken tussenperiode.

Uit de metingen bleek dat in elk van de drie ontwikkelingsstadia de meeste ^{13}C -assimilaten die uit blad 21 geëxporteerd werden in de grootste komkommers, met een lengte van 20 tot 40 cm, terug te vinden waren. Dit was onafhankelijk van het feit of deze komkommers aan de hoofd- of aan de zijscheut zaten. Ook Murakami *et al.* (1982) en Barrett & Amling (1978) vonden dat de meeste assimilaten uit een blad in de komkommervrucht werden geïmporteerd, onafhankelijk van het feit of het blad onder of boven de komkommer zat. In ons experiment was een klein deel van de assimilaten terug te vinden in de jonge bladeren en jonge komkommers aan de plant. Ook in de top van de zijscheut, op 2,5 meter verwijderd van blad 21, waren ^{13}C -assimilaten terug te vinden, hetgeen aangeeft dat de assimilaten vrij door de plant kunnen bewegen en in de plant in 24 uur grote afstanden af kunnen leggen.

Naarmate blad 21 ouder werd, bleek een groter deel van de assimilaten binnen 24 uur (nog) niet uit het blad geëxporteerd te zijn. Het blad legde meer assimilaten (tijdelijk) vast. Dit lijkt te maken te hebben met de veroudering van het blad, en niet met de vraag van de rest van de plant naar assimilaten. In de eerste en laatste metingen was het drooggewicht van de komkommers aan de plant, een globale maat voor de assimilatenbehoefte, ongeveer even groot, terwijl het exportpercentage uit blad 21 daalde van 62% naar 45%. In de tweede meetserie was het drooggewicht van de komkommers aan de plant (zie tabel 3.1) veel groter dan in de eerste en derde serie, terwijl het exportpercentage met 55% tussen de andere twee metingen lag. Het feit dat het oudere blad assimilaten vast houdt, blijkt ook uit het feit dat het drooggewicht van blad 21 tussen de tweede en de derde meting met ca. 25% toenam.

Bij een deel van de planten werd op het moment dat de komkommers behorende bij de bladeren 20, 21 en 22 geoogst zijn, bladeren 20-22 verwijderd. Uit de oogstgegevens en de destructieve gewasmetingen aan het einde van de proef bleek dat het verwijderen van deze bladeren leidde tot een lager cumulatief drooggewicht van de vruchten. Het verwijderen van deze bladeren kost dus productie, waarschijnlijk door het feit dat daardoor minder licht opgevangen wordt en er daardoor minder assimilaten voor de plant beschikbaar zijn.

Uit al deze gegevens is af te leiden dat het antwoord op de vraag of een blad aan de hoofdscheut boven de zijscheut nog bijdraagt aan de groei van de komkommers aan de zijscheut 'ja' is. De bladeren boven de zijscheut blijven assimilaten exporteren naar de rest van de plant, ondanks het feit dat deze bijdrage in de loop van de tijd minder wordt. Verwijderen van de bovenste drie bladeren aan de hoofdscheut leidt tot een verlaging van het cumulatieve drooggewicht van vruchten aan de zijscheut.

De tweede onderzoeksvraag had betrekking op het belang van de nabijheid van een assimilatenleverend blad voor de groei van een komkommervrucht. Om deze vraag te beantwoorden, werden komkommerplanten geteeld met twee stengels. Aan de ene helft van de planten werden aan beide stengels even veel vruchten aangehouden (één per twee oksels). Aan de andere helft werd aan één van de stengels één vrucht per oksel aangehouden en van de andere stengel werden alle vruchtjes in jong stadium verwijderd. Van deze planten werd de productie per stengel bijgehouden en werd aan het einde van de proef het gewicht van de verschillende organen bepaald via een destructieve oogst.

Uit de oogstgegevens bleek dat de planten waarbij de vruchten evenredig over beide stengels verdeeld waren een hogere productie hadden dan de planten waarbij alle vruchten aan één stengel zaten. Er werden meer vruchten van geoogst, waardoor de totale kilogramproductie van deze planten hoger was. De planten waarvan de ene stengel wel vruchten droeg en de andere stengel niet, hadden grotere, zwaardere en donkerdergroene bladeren en zwaardere stengels. Hieruit blijkt dat de afstand van het assimilatenleverend blad tot een assimilatenvragend orgaan ('sink') wel een rol speelt bij de assimilatenverdeling in de plant. Als de vruchten ver weg zitten, zoals het geval is in de onevenwichtig belaste planten, gaan de assimilaten voor een groter deel naar dichterbij gelegen sinks zoals de stengel, of er blijven meer assimilaten in de bladeren. Schapendonk en Brouwer (1984) vonden in komkommer dat de positie van het source blad ten opzichte van de vrucht, geen invloed had op de groeisnelheid van de vrucht. Uit onze resultaten blijkt echter dat het uitgangspunt van één gemeenschappelijke assimilatenpool in de plant, zoals door o.a. Heuvelink (1995) wordt gehanteerd niet juist is. Heuvelink (1995) voerde experimenten uit met tweestengelplanten van tomaat, die vergelijkbaar waren met ons experiment. In zijn experimenten echter, waren de planten mogelijk 'sinkgelimiteerd', hetgeen betekent dat er bijna evenveel vraag naar assimilaten was als aanbod. In die situatie waarin de competitie om assimilaten minder groot was dan in het komkommerexperiment dat wij hebben uitgevoerd, werd de productie niet beïnvloed door de positie van de 'source' bladeren ten opzichte van de vruchten. Uit onze resultaten blijkt echter dat voor komkommerplanten waarin de vraag naar assimilaten (veel) groter is dan het aanbod van assimilaten de afstand tussen 'source' en 'sink' en de hiermee gepaard gaande transportweerstand voor assimilaten wel een rol speelt bij de assimilatenverdeling in de plant. Vergelijkbare resultaten werden gevonden door Cook en Evans (1983).

De tweede onderzoeksvraag van dit project was of het voor een plant met 2 zij scheuten uitmaakt aan welke scheut de vruchten hangen. Het antwoord hierop is 'ja'. Naarmate de afstand tussen assimilatenleverend blad en de vruchten groter wordt, wordt de transportweerstand voor assimilaten groter. Er worden dan meer assimilaten gebruikt voor de groei van de nabijer gelegen bladeren en stengels, wat ten koste gaat van de vruchtproductie van de hele plant.

Praktisch betekenen deze resultaten dat telers bij de opbouw van hun gewas de bladeren die fotosynthetisch actief zijn en de vruchten bij elkaar in de buurt moeten houden. De afstand tussen de bladeren die het licht opvangen en de grootste vruchten mag niet te groot worden, omdat dit ten koste van de productie kan gaan.

6. Literatuur

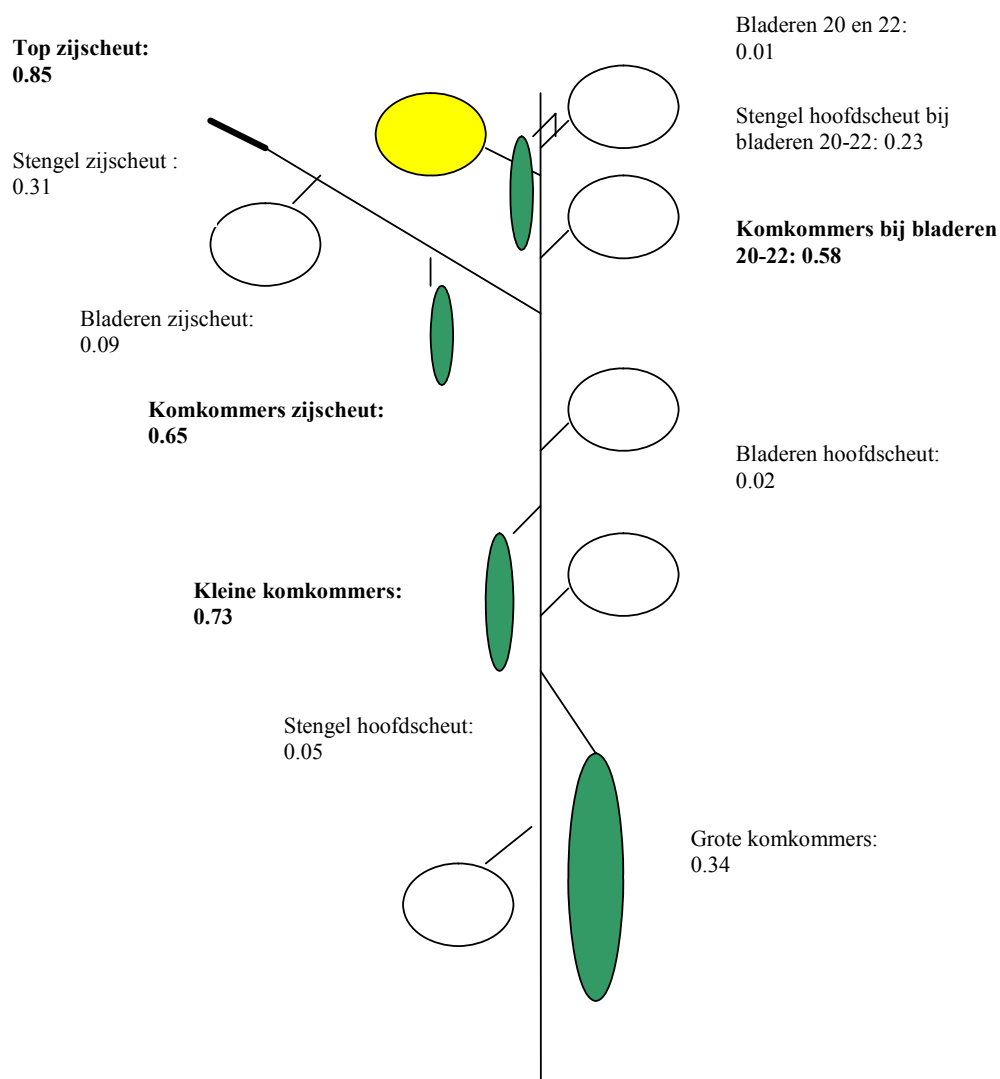
- Barrett, J.E. III & H.J. Amling, 1978.
Effects of developing fruits on production and translocation of ^{14}C -labeled assimilates in cucumber.
HortScience 13(5): 545-547.
- Heuvelink, E., 1995.
Dry matter partitioning in a tomato plant: one common assimilate pool? *Journal of Experimental Botany* 46: 1025-1033.
- Marcelis, L.F.M., 1991.
Effects of sink demand on photosynthesis in cucumber. *Journal of Experimental Botany* 42: 1387-1392.
- Marcelis, L.F.M., 1994.
A simulation model for dry matter partitioning in cucumber. *Annals of Botany* 74: 43-52.
- Murakami, T., M. Inayama & H. Kobayashi, 1982.
Translocation and distribution of ^{14}C -photosynthates in cucumber plants. Sink strength of growing fruit.
Bulletin of the National Institute of Agricultural Sciences, series D 33: 235-275
- Schaffer, A.A., D.M. Pharr & M.A. Madore, 1996.
Cucurbits. In: Photoassimilate distribution in plants and crops. Source-sink relationships, E. Zamski, A.A. Schaffer, eds. Marcel Dekker, Inc., New York, USA: 261-282.
- Schapendonk, A.H.C.M. & P. Brouwer, 1984.
Fruit growth of cucumber in relation to assimilate supply and sink activity. *Scientia Horticulturae* 23: 21-33.
- Slack, G. & A. Calvert, 1977.
The effect of truss removal on the yield of early sown tomatoes. *Journal of Horticultural Science* 52: 309-315.
- Verkleij, F.N. & L. Baan Hofman-Eijer, 1988.
Diurnal export of carbon and fruit growth in cucumber. *Journal of Plant Physiology* 133: 345-348.

Bijlage I.

Assimilatenverdeling in mg ^{13}C per g orgaandrooggewicht

Stadium 1 (9 maart 2006)

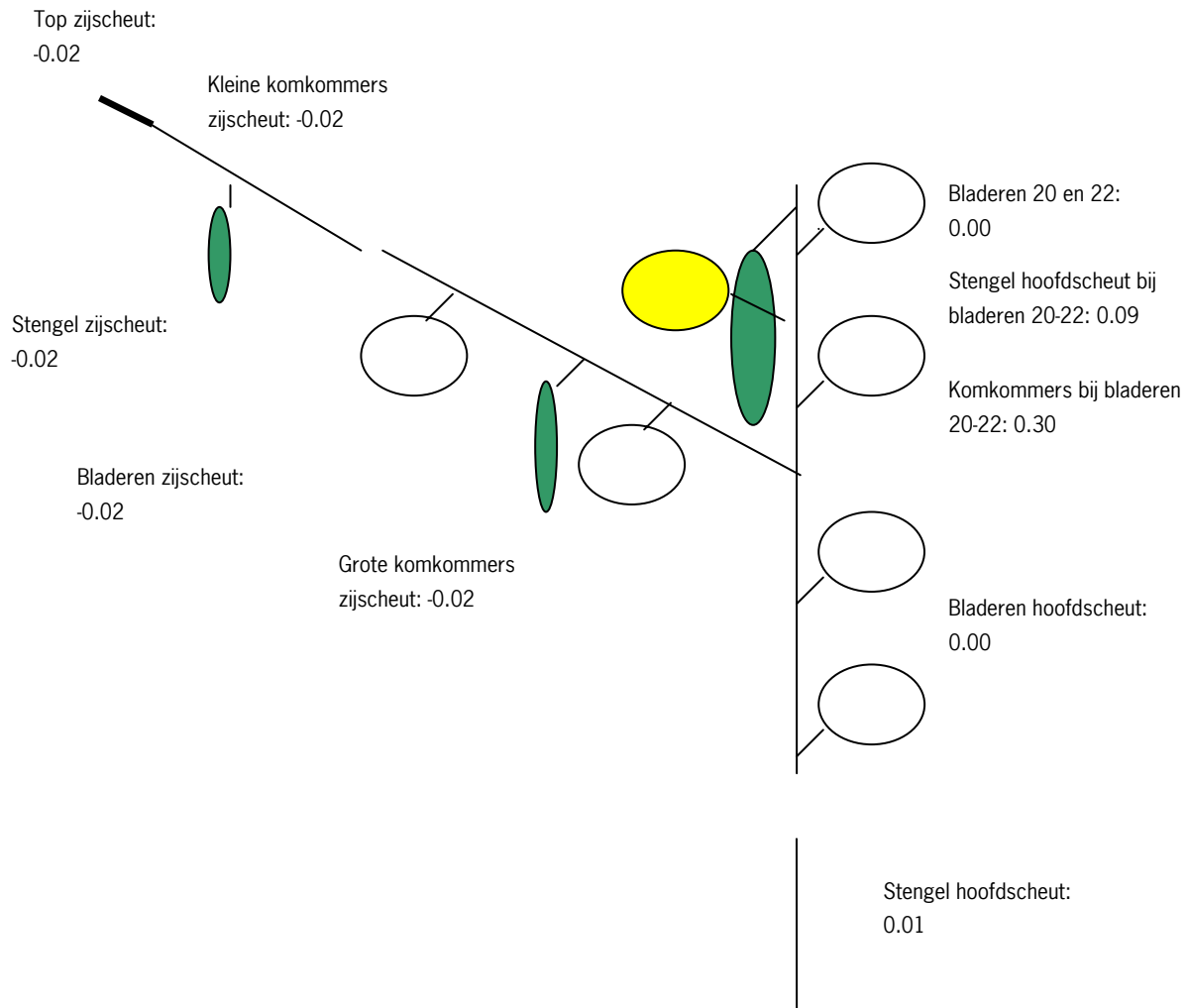
In dit stadium was de hoofdscheut in productie (reeds 4 vruchten geoogst). De zijscheut was ca. 90 cm lang met ongeveer 6 kleine komkommervruchten.



Figuur I.1. Gehalte ^{13}C in mg per g orgaangewicht van de verschillende organen 24 uur na start van de labelling (9 maart) van blad 21 met $^{13}\text{CO}_2$.

Stadium 2 (22 maart 2006)

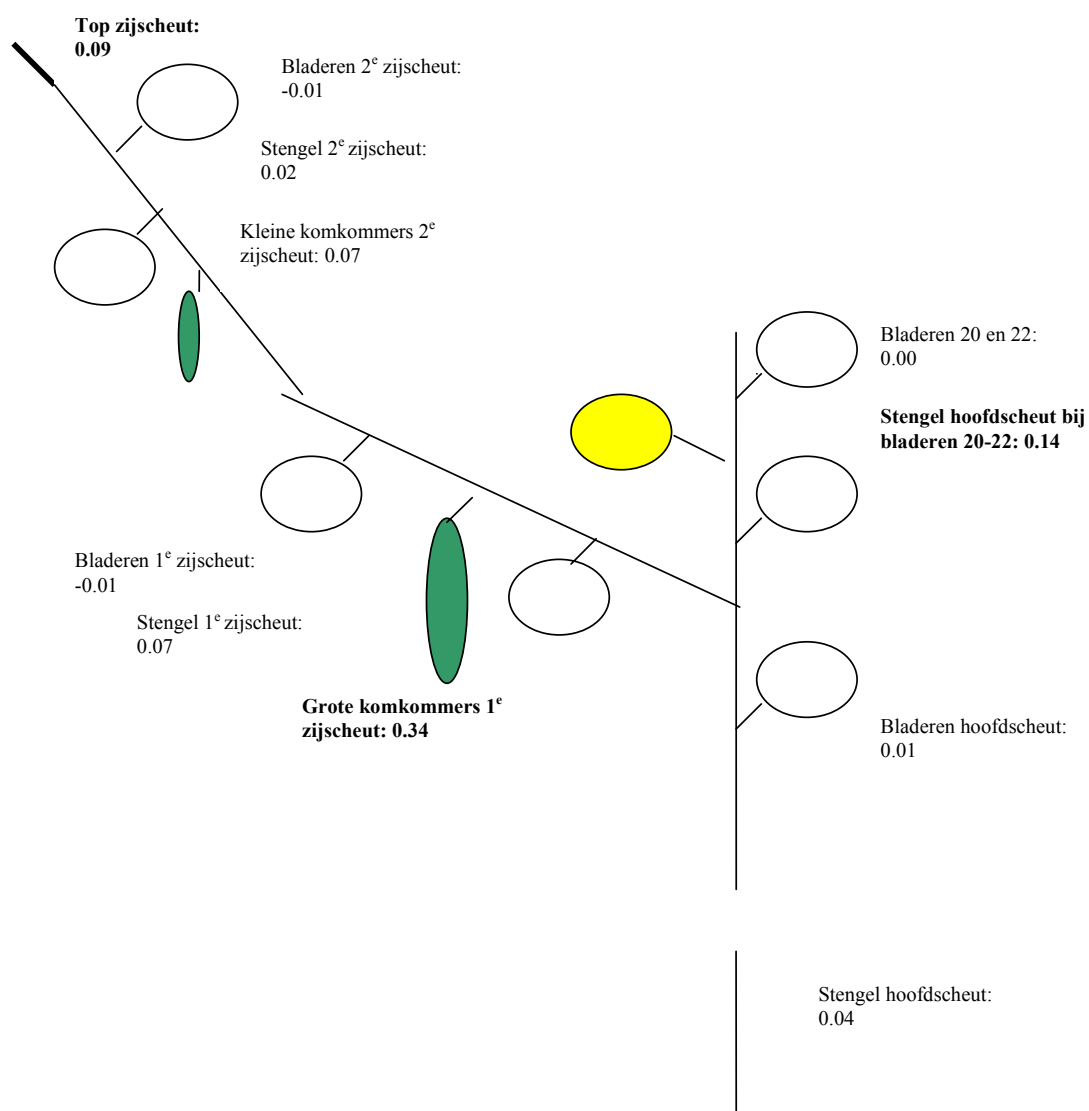
In dit stadium zitten alleen de komkommers die bij bladeren 20-22 horen nog aan de hoofdscheut. De hoofdscheut is verder leeg geoogst. De zijscheut is ca. 190 cm lang met ongeveer 12 komkommers.



Figuur 1.2. Gehalte ^{13}C in mg per g orgaangewicht van de verschillende organen 24 uur na start van de labelling (22 maart) van blad 21 met $^{13}\text{CO}_2$.

Stadium 3 (5 april 2006)

In dit stadium zijn alle vruchten van de hoofdscheut geoogst. De eerste 4 vruchten van de eerste zijscheut zijn geoogst. Aan deze zijscheut zitten nog 4 vruchten. De tweede zijscheut is ca 120 cm lang.



Figuur 1.3. Gehalte ^{13}C in mg per g orgaangewicht van de verschillende organen 24 uur na start van de labelling (5 april) van blad 21 met $^{13}\text{CO}_2$.

