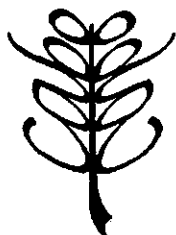


**Opbrengstvorming bij winterkoolzaad
Een literatuurverkenning**

B. Habekotté

CABO-Verslag 99

Oktober 1988



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

VOORWOORD

In de EG is het koolzaadareaal, vooral dankzij een richt- en interventiestelsel voor koolzaad (vanaf 1968) sinds 1963 voortdurend groter geworden. Om bij de thans afnemende EG-steun en dalende prijzen het gewas financieel aantrekkelijk te houden, is echter een opbrengststijging noodzakelijk. Eenvoudige berekeningen duiden op een potentiële zaadopbrengst van 5500 kg/ha, terwijl de jaarlijkse gemiddelden tussen 2500 en 3500 kg/ha liggen.

Door het Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO) is in samenwerking met de vakgroep Theoretische Produktie-ecologie (TPE) van de Landbouwniversiteit te Wageningen (LUW) en met steun van het Nederlands Graan-Centrum (NGC) een project van drie jaar gestart voor onderzoek naar de opbrengstvorming bij winterkoolzaad. Doelstelling van het onderzoek is te komen tot meer inzicht in de opbrengstbepalende factoren, resulterend in adviezen voor de veredeling en de teelt van winterkoolzaad met betrekking tot opbrengstverhoging en -stabiliteit. Gebruik zal worden gemaakt van literatuurgegevens en aanvullend experimenteel onderzoek. Voor de interpretatie van de literatuurgegevens en experimenteelonderzoek zal een reeds bestaand gewasgroei-simulatiemodel verder ontwikkeld worden.

Het onderzoek wordt ter zijde gestaan door een begeleidingscommissie met de volgende leden: dhr. W.J.M. Meyer (CABO), dhr. J. Goudriaan (TPE), dhr. C.J.T. Spitters (Stichting voor Plantenveredeling, SVP), dhr. M. Pustjens (Van der Have), dhr. C.E.L. Borm (Proefstation voor Akkerbouw en Groententeelt in de Vollegrond, PAGV) en mw. M.L. Jorna (NGC).

Onderhavig rapport is het resultaat van een eerste verkenning van literatuurgegevens. De behandelde onderwerpen zijn gericht op de opbrengstvorming van winterkoolzaad onder optimale groeiomstandigheden met voldoende nutriënten- en vochtvoorziening en op specifieke onderwerpen voor de modelontwikkeling. Deze eerste verkenning vormt een basis voor de planning van experimenten. In aansluiting op deze literatuurstudie zal aandacht besteed worden aan de modelontwikkeling en aan de uitvoering van experimenteel onderzoek.

Dank is verschuldigd aan de leden van de begeleidingscommissie en dhr. S.C. van de Geijn voor het kritisch doorlezen van het verslag.

Wageningen, 15 oktober 1988

Ir. B. Habekotté

INHOUDSOPGAVE

VOORWOORD SAMENVATTING

INHOUD	BLZ.
1. ONTWIKKELING VAN WINTERKOOLZAAD	1
1.1. Inleiding	1
1.2. Beschrijving van de ontwikkeling	1
1.3. Ontwikkeling en omgevingsfactoren	2
1.3.1 Bloeminductie, stengelstrekking en bloei	2
1.3.1.1. Vernalisatie	2
1.3.1.2. Daglengte	3
1.3.1.3. Temperatuur	4
1.3.1.4. Stikstof	4
1.3.1.5. Plantdichtheid	5
1.3.1.6. Zaaitijdstip	5
1.4. Modelmatige beschrijving van de ontwikkeling	5
1.5. Ontwikkelingsschalen	6
2. ASSIMILATIE EN TRANSLOCATIE VAN ASSIMILATEN	8
2.1. 14C-fixatie en -translocatie	8
2.1.1. 14C-fixatie	8
2.1.2. 14C-translocatie	10
2.2. Assimilerend oppervlak en opbrengst	11
3. DROGESTOF-ACCUMULATIE, -VERHOUDINGEN EN -VERDELING	14
3.1. Inleiding	14
3.2. Drogestof-accumulatie bij winterkoolzaad	14
3.3. Drogestof-verdeling en -verhoudingen bij winterkoolzaad	15
4. BLADAANTAL, BLADOPPERVLAK EN SPECIFIEK BLADOPPERVLAK	22
4.1. Bladaantal	22
4.1.1. Inleiding	22
4.1.2. Bladaantal bij winterkoolzaad	22
4.2. Bladoppervlak	24
4.2.1. Inleiding	24
4.2.2. Bladoppervlak bij winterkoolzaad	24
4.3. Specifiek bladoppervlak	25
4.3.1. Inleiding	25
4.3.2. Specifiek bladoppervlak bij winterkoolzaad	26

5.	GROEI EN ONTWIKKELING VAN HAUWEN EN ZADEN	27
5.1.	Drogestofaccumulatie en ontwikkeling	27
5.2.	Ontwikkeling van zaden en omgevingstemperatuur	28
5.3.	Hauw- en zaadzetting	28
5.3.1.	Hauwzetting	28
5.3.1.2.	Potentieel aantal hauwen	28
5.3.1.2.	Hauwzetting en assimilatenvoorziening	30
5.3.2.	Zaadzetting	31
5.3.2.1.	Periode van zaadzetting	31
5.3.2.2.	Zaadzetting en assimilatenvoorziening	32
5.4.	Drogestof-accumulatie van hauwen en zaden	33
5.4.1.	Drogestof-accumulatie en ontwikkeling	33
5.4.2.	Aantal zaden per hauw en uiteindelijk hauwgewicht	34
5.4.3.	Assimilaten-voorziening van de zaden	35
5.5.	Samenstelling van de zaden en hauwwanden	36
5.5.1.	Eiwit, lipiden, zetmeel en wateroplosbare stoffen	36
5.5.2.	Stikstof	38
6.	OPBRENGSTBEPALENDE FACTOREN	41
6.1.	Opbrengst bepalende componenten	41
6.2.	Variatie in opbrengst en kwaliteit binnen planten	41
6.2.1.	Variatie in opbrengst	41
6.2.2.	Variatie in kwaliteit	43
6.3.	Opbrengst en teeltkundige maatregelen	44
6.3.1.	Plantdichtheid	44
6.3.1.1.	Vertakkingen	44
6.3.1.2.	Aantal hauwen	44
6.3.1.3.	Aantal zaden per hauw, zaadopbrengst en -gewicht	45
6.3.2.	Zaaitijdstip	47
6.3.2.1.	Variatie in opbrengst en opbrengstcomponenten	47
6.3.2.2.	Opbrengst, oogstindex en biomassa	49
6.3.3.	Opbrengststabiliteit	51
6.3.4.	Stikstofvoorziening	52
6.3.4.1.	Stikstof-opname	52
6.3.4.2.	Stikstofgift en opbrengst	53
6.3.4.3.	Deling van de stikstofgift (in herfst en voorjaar)	53
6.3.4.4.	Deling van de voorjaars-stikstofgift	54
6.3.4.5.	Stikstofgift en opbrengstkwaliteit	54
7.	OPBRENGSTVORMING EN VERVOLGONDERZOEK	55
7.1.	Opbrengstvorming	55
7.2.	Vervolgonderzoek	55

LITERATUUR

BIJLAGEN

1. Ontwikkelingsschaal van koolzaad (naar Harper & Berkenkamp, 1975)
2. Ontwikkelingsschaal van koolzaad (naar Habekotté, 1978)
3. Ontwikkelingsschaal van koolzaad (naar Sylvester-Bradley, 1984/85)

SAMENVATTING

In de EG is het koolzaadareaal, vooral dankzij een richt- en interventiestelsel voor koolzaad (vanaf 1968) sinds 1963 voortdurend groter geworden. Om bij de thans afnemende EG-steun en dalende prijzen het gewas financieel aantrekkelijk te houden, is echter een opbrengststijging noodzakelijk. Door het Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO) is in 1988 in samenwerking met de vakgroep Theoretische Produktie-ecologie (TPE) van de Landbouwuniversiteit te Wageningen (LUW) en met steun van het Nederlands Graan-Centrum (NGC) een project van drie jaar gestart voor onderzoek naar de opbrengstvorming bij winterkoolzaad. Doelstelling van het onderzoek is te komen tot meer inzicht in de opbrengst bepalende factoren, resulterend in adviezen voor de veredeling en de teelt van winterkoolzaad met betrekking tot opbrengstverhoging en -stabiliteit. Gebruik zal worden gemaakt van literatuurgegevens en aanvullend experimenteel onderzoek. Voor de interpretatie van de literatuurgegevens en experimenteel onderzoek zal een reeds bestaand gewasgroei-simulatiemodel (Sucros, Van Keulen et al, 1982) verder ontwikkeld worden.

In deze eerste verkenning van de literatuur worden onderwerpen behandeld, die betrekking hebben op de opbrengstvorming van winterkoolzaad (voornamelijk onder optimale teeltomstandigheden met voldoende vocht- en nutriëntenvoorziening en afwezigheid van ziekten en plagen) en op enkele specifieke onderwerpen voor de modelontwikkeling.

Ten aanzien van de gewasontwikkeling (hoofdstuk 1) is naar voren gekomen, dat onder genoemde teeltomstandigheden vooral vernalisatie, daglengte en temperatuur bepalend zijn voor de snelheid van gewasontwikkeling (gewasontwikkeling naar primaire ontwikkelingsstadia). In mindere mate spelen de plantdichtheid en de stikstofgift een rol. Verder worden behandeld een beschrijvend model voor de ontwikkeling van winterkoolzaad en verschillende ontwikkelingschalen.

In hoofdstuk 2 worden enkele aspecten van de assimilatie en translocatie van assimilaten behandeld. Door verschillende onderzoekers is aangetoond, dat gedurende de vegetatieve fase tot en met begin bloei of begin van de houwvorming de bladeren bij winterkoolzaad (variëteit Jet Neuf) de belangrijkste assimilatenbron zijn. Gedurende de fase van snelle houwgroei of begin van de rijpingsfase wordt deze rol overgenomen door de stengel. In de fase van begin of late zaadrijping zijn de houwvanden de belangrijkste assimilatenbron.

Metingen aan de translocatie van assimilaten tonen, dat in de groeiperiode van volle bloei tot volle rijpheid van het zaad, de reproductieve organen de belangrijkste assimilatenimporteurs zijn. Rond begin bloei, wanneer nog stengelgroei optreedt, vertoont de stengel een sterkere sink-activiteit dan de reproductieve organen. Verder zijn er aanwijzingen dat reservestofvorming en -translocatie een rol spelen bij de opbrengstvorming.

In hoofdstuk 3 wordt ingegaan op de drogestof-accumulatie, -verdeling en de verhoudingen tussen plantorgaangewichten en totaal plantgewicht. Opgemerkt wordt, dat aanvullende gegevens van vooral bladafsterving, reservestofvorming en -reallocatie en van de drogestofverdeling naar de houwvanden en zaden nodig zijn voor berekening van de drogestofverdeling naar de verschillende plantorganen. Opvallend is het constante verloop van de plantorgaangewichten/totaal plantgewicht bij winterkoolzaad (variëteit Jet Neuf), berekend op basis van experimentele data van twee veldexperimenten met verschillen in zaaitijdstip en plantdichtheid.

In hoofdstuk 4 wordt ingegaan op enkele aspecten van de plastochronindex. De vorming van aantallen bladeren bij winterkoolzaad wordt onder andere

beïnvloed door de zaaidata (vroeg of laat in de herfst), variëteit en plantdichtheid. Verder worden enkele methodes genoemd voor beschrijving van de bladoppervlakte-ontwikkeling in modelstudies. Op basis van de experimentele data van de reeds genoemde experimenten is het verloop van zowel de LAI (Leaf Area Index) en de SLA (Specific Leaf Area) uitgezet tegen het ontwikkelingsstadium van het gewas. De LAI's en SLA's vertonen een relatief vergelijkbaar verloop in de verschillende behandelingen en experimenten. Absoluut gezien zijn de verschillen groot.

Bij de drogestof-accumulatie van de hauwen en de zaden (hoofdstuk 5) kunnen drie fasen onderscheiden worden op basis van de snelheid van drogestof-accumulatie, relatief zaad- en hawgewicht en verschuivingen in de zaadsamenstelling. Aangetoond is, dat de ontwikkelingsnelheid van de zaden beïnvloed wordt door de omgevingstemperatuur.

Bij bestudering van de verschillende opbrengstcomponenten van winterkoolzaad in verschillende seizoenen en bij verschillende zaaitijden blijkt, dat het potentiële aantal hauwen (=bloemen en hauwen in aanleg) niet beperkend is voor het uiteindelijke aantal hauwen bij de eind oogst. De houw- en zaadzetting worden bepaald in de fase van begingroei van de hauwen (ca. 300 °C.dagen vanaf begin bloei) en lijken sterk samen te hangen met de assimilatenvoorziening van de hauwen. Niet duidelijk is, in hoeverre ook andere factoren en planthormonen een rol spelen bij de houw- en zaadzetting.

Wat betreft de opbrengstvorming (hoofdstuk 6) is naar voren gekomen, dat de variatie in zaadopbrengst van winterkoolzaad (in gewicht/ha) veel samenhang vertoont met het gemiddeld aantal zaden per houw en het aantal hauwen per oppervlakte-eenheid.

Bij uiteenlopende plantdichtheden (30-100 pl/m²) zijn vergelijkbare eindopbrengsten (zaadgewicht/ha) mogelijk. Dit is vooral een gevolg van de vorming van een groter aantal hauwen per plant bij afname van de plantdichtheid. Ook de mate van vertakking van de planten speelt een rol bij de opbrengstvorming. Bij toename van de vertakkingsorde nemen het aantal hauwen per vertakking, het aantal zaden per houw en het duizendkorrelgewicht af. Bij vergelijking van zaadopbrengsten bij vroeg en laat gezaaide gewassen (eind augustus- begin november) valt op, dat bij de vroege zaai weinig variatie in opbrengst (2,0-3,6 ton zaad/ha) en bij de late zaai een grote spreiding in opbrengst (1,2-4,5 ton zaad/ha) gevonden wordt (de gebruikte plantdichtheden zijn 30-50 pl/m²). De variatie in opbrengst bij de late zaai hangt vooral samen met een sterke variatie in aantal zaden per houw (7-22 z/h). Verder valt op, dat bij latere zaai het aantal hauwen/m², het aantal vertakkingen en de gemiddelde bovengrondse biomassa (voornamelijk blad rond volle bloei) afnemen. Alleen onder gunstige groeiomstandigheden (vroeg en koel voorjaar met relatief late bloei) is een laat gezaaid gewas in staat tot vorming van voldoende bladoppervlak (LAI > 3) voor een goede assimilatenvoorziening van de hauwen, resulterend in veel zaden/houw, een hoge oogstindex (≥ 33 %) en een relatief hoge opbrengst (> 4 ton zaadgewicht/ha).

De meest stabiele opbrengsten worden verkregen bij plantdichtheden > ca. 50 pl/m² en zaai tot half september.

In hoofdstuk 5 en 6 wordt verder nog ingegaan op de stikstofopname, -gift en translocatie in het gewas. De stikstofbehoefte van winterkoolzaad is het grootst in het voorjaar, wanneer de biomassa van het gewas snel toeneemt. Een eenmalige stikstofgift kan dan ook het beste vroeg in het voorjaar gegeven worden. Soms kan een deling van de stikstofgift nodig zijn om voldoende ontwikkelde planten na de winter te krijgen.

Bij een totale N-gift van 180-285 kg/ha worden maximale zaadopbrengsten

verkregen. Bij toename van de stikstofgift van 0 tot 300 kg/ha gaat het oliegehalte van het zaad maximaal 5 % achteruit.

In het begin van de afrijpingsperiode heeft een verplaatsing van stikstof plaats van de bladeren naar de jonge stengeldelen, houwvanden en zaden. In een latere fase worden ook de houwvanden een stikstofbron voor de zaden.

Ten aanzien van de opbrengstvorming wordt op basis van de bestudeerde literatuur verondersteld (hoofdstuk 7), dat bij optimale groeiomstandigheden de assimilaten beschikbaarheid in de fase van begingroei van de houwvanden in sterke mate bepalend is voor de houw- en zaadzetting en daarmee voor de mogelijke eindopbrengst. Bepalend voor de assimilatenvoorziening per houwvanden zijn de aanwezigheid van aantallen houwvanden en overige plantorganen en de concurrentie van deze plantorganen om assimilaten. De assimilatenvoorziening komt tot stand door lichtinterceptie en fotosynthese van blad, stengel en houwvanden en mogelijk de reallocatie van reservekoolhydraten.

Summary

The area of rapeseed in the EC has increased since 1963, especially as a result of EC-guaranteed prices (since 1968). However, with the present, decreasing prices, the yield of rapeseed must be raised to ensure profitability to farmers. A research project of 3 years has been started at the Centre for Agrobiological Research (CABO) to study yield formation and yield stability of rapeseed. The ultimate target of the project is to get a better understanding of the yield determining factors and to come to some guidelines for breeding and culture of rapeseed with respect to optimizing yield level and yield stability. The research was started with a review of literature. Attention paid is to the development of the crop, assimilation and translocation of assimilates, dry matter accumulation and distribution, leaf area, growth and development of seeds and pods and yield formation with respect to yield components, plant density and date of sowing.

Variations in seed yield are related to variations in number of pods per unit area and seeds per pod. High yielding crops (> 4 ton seed/ha) have relative many seeds per pod and the harvest index is high ($\geq 33\%$). The pod and seed setting are influenced by the assimilates supply in the stage of begin growth of the pods.

Various research data suggest, that under optimal growth conditions the potential seed yield is strongly determined by the supply of assimilates and by the competition for assimilates between pods and other plantorgans, especially in the beginning of pod growth. The assimilation supply is determined by light interception and fotosynthesis of leaves, stem and pods and possibly by the reallocation of reserves.

The research will be continued with additional experimental work and with an improvement of an existing crop growth simulation model (Sucros, Van Keulen, 1982). The simulation model will be used for the interpretation of research data.

1. DE ONTWIKKELING VAN WINTERKOOLZAAD

1.1. Inleiding

De ontwikkeling van een plant wordt gekarakteriseerd door het verschijnen van vegetatieve en reproductieve organen. De snelheid van ontwikkeling wordt bepaald door genetische eigenschappen en omgevingsfactoren als daglengte, lichtintensiteit, soort straling, nutriënten- en vochtvoorziening en plantdichtheid. Van de omgevingsfactoren spelen de temperatuur en de daglengte de belangrijkste rol (Penning de Vries & Van Laar, 1982). Verschillende processen zoals drogestof-verdeling, verschijning en afsterving van plantorganen hangen samen met het ontwikkelingsstadium van de plant. Voor inzicht in, en simulatie van gewasgroei is daarom een heldere beschrijving van de ontwikkelingsstadia en kennis van de invloed van milieu-factoren op de ontwikkelingssnelheid van groot belang.

1.2. Beschrijving van de ontwikkeling

Vanaf het kiembladstadium tot het moment van bloeminductie wordt de ontwikkeling van winterkoolzaad gekenmerkt door de vorming van bladeren. Het moment van bloeminductie ligt bij de meeste variëteiten nog voor de winter, indien gezaaid is tussen half augustus en half september (Daniels, Scarisbrick & Smith, 1986).

Op het moment van bloeminductie is het maximale aantal bladeren aan de hoofdas bepaald en daarmee ook het maximale aantal zijtakken (eerste orde) in de oksels van de bladeren.

Na aanleg van de bloemknoppen gaat de reproductieve ontwikkeling door in de winter met lage snelheid. Rond het begin van de stengelvorming (ca. maart) zijn de bloemknoppen duidelijk gedifferentieerd. Op dat moment zijn ook al een aantal zijassen (eerste orde) in aanleg aanwezig. Rond eind april is het maximale aantal aangelegde zijassen bereikt. Dit aantal is veelal meer dan 20 en wordt nauwelijks beïnvloed door de standdichtheid van het gewas. De verdere uitgroei wordt sterk beïnvloed door de plantdichtheid (Geisler, 1982).

De aanleg van de tweede orde zijassen begint als de eerste zijassen ca. 5-6 mm lang zijn. De aanleg van de derde orde zijassen begint pas tijdens de volle bloei van het koolzaadgewas (Makowski, 1979).

De bloei begint rond eind april/begin mei en kan enkele weken (3 - 5 weken) duren. Analoog aan de ontwikkeling van de zijassen in de tijd, zijn voor de verschillende vertakkingen verschillende bloeifasen aan te geven. De bloei begint later met toename van de vertakkingsorde, met als gevolg een verlenging van de totale bloeiduur en afrijpingsperiode. De bloeifase van hogere vertakkingsorden is veelal korter dan van lagere vertakkingsorden (Brune, Pleines & Marquard, 1987).

Bij zomerkoolzaad vormen slechts ca. 45 % van de geopende bloemenknoppen hauwen, die niet aborteren. Daarbij worden meer hauwen gevormd aan de hoofdas dan aan een van de zijassen. En bij de zijassen worden de meeste hauwen gevormd aan de bovenste zijassen. Ongeveer 75 % van de hauwen komt voort uit bloemknoppen die zich in de eerste helft van de bloeiperiode openen (Tayo & Morgan, 1975).

In de beginperiode van houwvorming is een goede assimilatenvoorziening essentieel voor het kunnen voldoen aan het grote sink-potentieel van de ontwikkelende hauwen en zaden. Het feit, dat juist rond deze periode het

bladoppervlak sterk afneemt en het hawoppervlak relatief langzaam toeneemt (zie fig.1) maakt deze periode tot een kritische periode voor de uiteinde-lijke opbrengst (Grosse, Diepenbrock & Geisler, 1987).

Het aantal zaden per haw wordt ook juist in deze periode van begingroei van de hawen bepaald (bij winterkoolzaad 300°C.dagen vanaf begin bloei, Leterme, 1983). Bij zomerkoolzaad wordt binnen de eerste acht dagen na de bestuiving van de bloemen het oorspronkelijke aantal aangelegde zaden per haw (ca. 25) sterk gereduceerd, waarna het aantal constant blijft tot afrijping (Grosse, Diepenbrock & Geisler, 1987).

De duur en snelheid van de zaadgroei worden o.a. beïnvloed door respectie-velijk de temperatuur en assimilatenvoorziening (Mendham, Shipway & Scott, 1981-a).

Diepenbrock & Geisler (1979) geven aan, dat de zaden aan de zijassen zich sneller ontwikkelen dan de zaden aan de hoofdas. De zaden aan de hoofdas blijven mogelijk langer in een fase van opslagcel-vorming, met als re-sultaat, dat deze zaden een grotere opslag-capaciteit hebben en uiteinde-lijk ook wat zwaarder zijn dan de zaden aan de andere assen (zie H.5.4.1.)

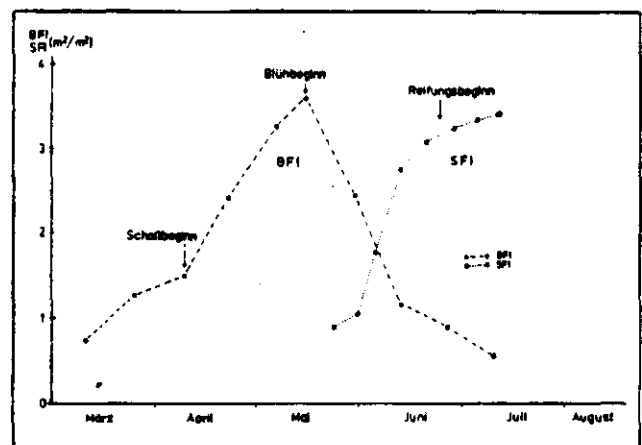
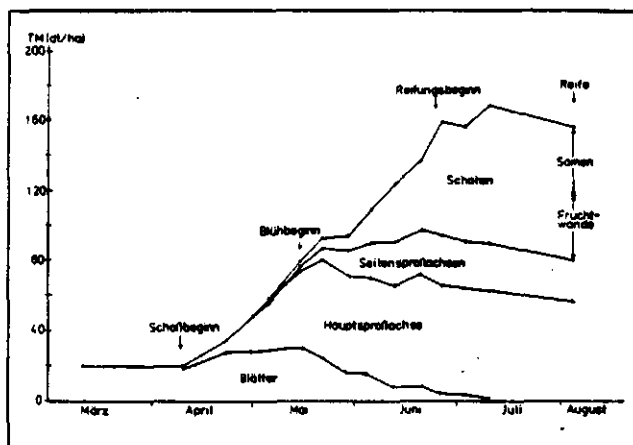


Fig.1-a. : Bijdrage van verschillende plantorganen aan de drogestofac-cumulatie van winterkoolzaad (variëteit Jet Neuf) na de winter.

Fig.1-b : Bladoppervlakindex (BFI) en hawoppervlakindex (SFI) bij winter-koolzaad na de winter.

(Naar Grosse & Geisler, 1987; uit Grosse, Diepenbrock & Geisler, 1987)

1.3. Ontwikkeling en omgevingsfactoren.

1.3.1. Bloeminductie, stengelstrekking en bloei

1.3.1.1. Vernalisatie.

Bloeminductie door lage temperaturen wordt vernalisatie genoemd en speelt een rol bij onder ander winterannuellen. Na het vormen van een vegetatief rozet in de herfst wordt onder invloed van temperaturen tussen 1°C en 10°C de aanleg van bloemknoppen geïnduceerd. In eerste instantie wordt de groei en bloemknopvorming geremd door lage temperaturen. Pas na afloop van de koude periode zijn de planten instaat tot bloemknopvorming en doorschieten.

De vorming van bloemen volgt niet altijd onmiddellijk op het moment van aanleg van de bloemknoppen. Speciaal bij koudebehoefte planten kan een tijdsverloop optreden tussen de bloemknopaanleg en de realisatie van de bloei. Weliswaar verloopt de bloemvorming veelal sneller en beter naarmate de inductie vollediger is, doch in principe zijn inductie en realisatie van de bloei twee afzonderlijke processen, die zelfs verschillende uitwendige omstandigheden kunnen behoeven (Bruinsma, 1983).

Onderscheid kan gemaakt worden in kwalitatieve en kwantitatieve koudebehoefte. In het eerste geval blijven de planten zonder koude vegetatief, in het tweede geval gaan de planten ook zonder koude uiteindelijk bloeien, echter wel vertraagd. (Van Dobben, 1977).

De apex is het participerend orgaan voor vernalisatie (Bruinsma, 1983).

Verschillende onderzoekers (Myers et al, 1982; Hodgson, 1978; Hiddema & Koster, 1976) hebben een kwantitatieve vernalisatiebehoefte bij winterkoolzaad aangetoond met betrekking tot de snelheid van ontwikkeling tot bloei. De minimum temperatuur voor vernalisatie in relatie tot het optreden van bloei, gevonden door deze genoemde onderzoekers zijn niet eenduidig en lopen uiteen van 1°C tot 8°C. Uit de onderzoeksresultaten van Hodgson (1978) blijkt, dat 1°C minder effectief is dan de wat hogere temperaturen. Wisselende dag- en nachttemperatuur heeft mogelijk ook een sterker vernaliserend effect (Hodgson, 1978).

De koudebehoefte lijkt vooral betrekking te hebben op de verdere uitgroei en ontwikkeling van bloemknoppen en niet op de aanleg van de bloemknoppen (Diepenbrock & Geisler, 1985; Hodgson, 1978; Mendham et al, 1981-a; Geisler & Henning, 1981-b). Mendham et al (1981) geeft aan, dat mogelijk een minimum aantal bladprimordia (> 12) de aanleg van bloemknoppen bepaalt. Geisler & Henning (1981-a) veronderstellen op basis van het feit, dat de aanleg van bloemknoppen al in oktober kan plaatsvinden, dat lage temperaturen geen invloed hebben op de aanleg van de bloemknoppen.

Mendham & Scott (1975) geven aan, dat voor de bloeinductie mogelijk wel een vernalisatiebehoefte bestaat, echter met een vrij hoge minimumtemperatuur (15-20°C). Hierdoor is het mogelijk, dat winterkoolzaad gezaaid in het voorjaar (tot in maart) wel tot bloei komt.

Een andere mogelijkheid is, dat wel sprake is van een vernalisatie-behoefte met lage temperaturen, en dat aan deze behoefte voldaan wordt door lage temperaturen 's nachts. De gemiddelde dagtemperatuur geeft dan niet voldoende informatie over de werkelijke temperatuurbehoefte.

Door Rimmelzwaal & Habekotté (1986) is op basis van literatuur-gegevens en een groot aantal veldwaarnemingen een relatie afgeleid tussen de ontwikkelingssnelheid (op basis van primaire ontwikkelingsstadia) en de vernalisatie-behoefte (zie H.1.4.).

Hiddema & Koster (1976) vonden bij de meeste door hen onderzochte koolzaadvariëteiten (waaronder winterkoolzaad), dat deze na een koudebehandeling in eerste instantie achter bleven in lengtegroei. Vanaf een stengellengte van ca. 30 cm werd deze achterstand omgezet in een voorsprong

1.3.1.2. Daglengte

Naast vernalisatie speelt de daglengte ook een belangrijke rol bij het induceren van bloei. De gevoeligheid voor daglengte speelt voornamelijk in de periode van opkomst tot de aanleg van bloemknoppen (in de praktijk vaak rond begin stengelstrekking). Van de interactie tussen daglengte en vernalisatie is weinig bekend (Goudriaan, 1988).

De daglengte-reaktie is per soort verschillend en zelfs per standplaats binnen de soort, afhankelijk van de geografische breedtegraad. Voor de daglengte zijn de bladeren perciperend. De daar gegenereerde prikkel wordt vervolgens naar de apex geleid (Bruinsma, 1983). Onderscheid wordt wel gemaakt in korte en lange dagplanten. Bij korte dagplanten treedt sneller bloei op bij korte dagen (8-16 uur). Bij lange dagplanten is de reaktie andersom (Van Dobben, 1977).

Bij verschillende koolzaadvariëteiten (waaronder winterkoolzaad) is een kwantitatieve reaktie in ontwikkelingssnelheid tot bloei op de daglengte aangetoond (Myers et al, 1982; Hiddema & Koster, 1976; Major, 1980). De onderzochte variëteiten verschillen in gevoeligheid voor daglengte en interactie met vernalisatie.

Uit verschillende onderzoeksresultaten (Geisler & Henning, 1981-a, Mendham et al, 1981-a) blijkt, dat zowel met het korten van de dagen (in oktober) als met het langer worden van de dagen (vroeg in het voorjaar) aanleg van bloemknoppen kan optreden. Blijkbaar heeft de daglengte weinig invloed op de bloemknopaanleg.

Gezien de invloed van de daglengte op de ontwikkelingssnelheid tot de bloei, heeft de daglengte gevoeligheid waarschijnlijk vooral betrekking op het uitgroeien van de in aanleg aanwezige bloemknoppen.

Rommelzwaal & Habekotté (1986) hebben op basis van een groot aantal veldwaarnemingen een kwantitatieve relatie afgeleid voor de invloed van de daglengte op de ontwikkeling van winterkoolzaad, variëteit Jet Neuf (zie H 1.4.)

1.3.1.3. Temperatuur

In het algemeen is temperatuurverhoging de belangrijkste factor, die de ontwikkelingssnelheid stimuleert. Indien sprake is van een vernalisatiebehoefte zal pas na een koudeperiode de stimulerende werking tot uiting komen. De ontwikkeling kan vervolgens bij gevoeligheid voor daglengte nog geremd worden tot de optimale daglengte is bereikt.

Indien voldaan is aan de vernalisatie- en daglengtebehoefte is de ontwikkelingssnelheid veelal evenredig met de temperatuur over een bepaald temperatuurtraject (Goudriaan, 1988).

In de literatuur is, naast de beschreven relatie in een model van de ontwikkeling van winterkoolzaad (zie H.1.4.) geen kwantitatieve informatie gevonden over de relatie temperatuur en ontwikkeling van winterkoolzaad.

1.3.1.4. Stikstof

In verschillende veldexperimenten van de RIJP (Rijksdienst IJsselmeer Polders) werd de invloed van het stikstofaanbod op de ontwikkeling van winterkoolzaad gevolgd. Bij een N-gift van 250 kg/ha werd een bloeivertraging van een tot vijf dagen en een vertraging van het bereiken van de zwadmaarijphheid van vier tot acht dagen waargenomen ten opzichte van een onbemest gewas. Geconcludeerd wordt, dat een hoog stikstofaanbod de vegetatieve ontwikkeling stimuleert, de bloei vertraagt en de afrijpingsperiode verlengt. (Rommelzwaal & Habekotté, 1986).

Vergelijkbare resultaten werden gevonden door Scott et al (1973).

Mendham et al (1981-b) vonden bij vroege zaai (25 augustus) en verschillende herfststikstofgiften (0, 50 en 100 kg/ha), dat de bladgroei werd gesti-

muleerd door een hoger stikstofaanbod. Op het moment van bloeminitiatie werden meer bladeren in aanleg gevonden, vooral bij het hoogste stikstofniveau. Het moment van bloemaanleg was daarbij ook iets vervroegd. Bij relatief late zaai (6 oktober) werd geen invloed van de stikstof waargenomen op het aantal bladeren op het moment van bloemaanleg. Dit is waarschijnlijk een gevolg van een te lage temperatuur als meest groei-bepalende factor. Alleen bij de hoogste N-gift werd bij de late zaai een vervroeging van bloemaanleg van 5 dagen waargenomen.

1.3.1.5. Plantdichtheid

Uit waarnemingen van een groot aantal experimenten van de RIJP aan winterkoolzaad blijkt, dat de plantdichtheid, van 25 tot 80 pl/m² nauwelijks invloed heeft op het verloop van de ontwikkeling (gevolgd aan de hand van primaire ontwikkelingsstadia, volgens de ontwikkelings schaal van Habekotté, 1978; zie bijlage 2). De planten werden in oktober gedund tot de gewenste dichtheid.

1.3.1.6. Zaaitijdstip

Evans & Ludeke (1987) vonden bij verschillende winterkoolzaad-variëteiten een langere periode (in tijd) van opkomst tot het moment van bloemaanleg en zaadrijpheid bij latere zaai (6 aug., 4 sept. en 15 okt.).

Tevens nam de bloem- en houwproductie af bij latere zaai.

Ook Mendham et al (1981-a) vonden een langere periode tussen zaai en bloeminductie bij latere zaai. De lage temperaturen lijken de ontwikkeling tot bloemaanleg te vertragen.

Indien vroeg gezaaid wordt, kan in de herfst al enige strekking van de stengel optreden. Deze strekking wordt gestimuleerd door een dichte stand en een stikstofgift in de herfst van het gewas. Door de stengelstrekking en de optredende concurrentie bij een dichte stand van het gewas is de gevoeligheid voor uitwintering groter. Als optimale standdichtheid in de herfst wordt 80-100 pl/m² aangeraden (Vreeke, 1987).

1.4. Modelmatige beschrijving van de ontwikkeling van winterkoolzaad

Op basis van gegevens van verschillende rassenproeven met verschillende zaaidata met winterkoolzaad in Zuidelijk Flevoland is een beschrijvend model ontwikkeld van de fenologische ontwikkeling van het ras Jet Neuf (Rommelzwaal & Habekotte, 1986).

In het model wordt de ontwikkeling in vier perioden verdeeld: van zaai tot opkomst, van opkomst tot schieten, van schieten tot volle bloei en van volle bloei tot zwadmaairijpheid. In de eerste, derde en vierde periode wordt de ontwikkeling afhankelijk gesteld van de temperatuur. Over deze perioden worden de gemiddelde etmaaltemperaturen, gerekend vanaf een basistemperatuur van resp. 0, 2 en 6°C, gesommeerd. In de periode van opkomst tot schieten worden voor sommatie, de gemiddelde etmaal temperaturen minus een basistemperatuur van 2°C vermenigvuldigd met een daglengte- en een vernalisatiefactor, beide kleiner of gelijk aan 1.

De vernalisatie is optimaal (vernalisatie-factor=1) bij 3-5°C. Van 0°C tot 3°C neemt de vernalisatie-factor lineair toe (van 0 tot 1) en van 5°C tot 8°C neemt de vernalisatie-factor lineair af (van 1 tot 0). De daglengte-

factor wordt beschreven met daglengte/24.

Goede resultaten werden bereikt met simulatie van de stadia volle bloei en zwadmaairijpheid (Rommelzwaal & Habekotté, 1986).

1.5. Ontwikkelingsschalen

Voor het gewas koolzaad (*Brassica Napus L.*) zijn een aantal verschillende ontwikkelingsschalen beschreven (Harper & Berkenkamp, 1975 (Canada); Habekotté, 1978 (Nederland); Schütte et al, 1982 (Duitsland), Sylvester-Bradley, 1984, 85 (Engeland) en een Franse schaal). De schalen verschillen vooral in detaillering en accentuering van bepaalde ontwikkelingsfasen. De Canadese, Nederlandse en Engelse Ontwikkelingsschalen zijn in de bijlagen weergegeven (resp. bijlage 1, 2 en 3).

Door Sylvester-Bradley (1984) zijn de veel toegepaste criteria voor een gecodeerde beschrijving van de ontwikkeling van granen (Zadoks, Chang & Konzak, 1974) aangepast voor beschrijving van de ontwikkeling van koolzaad en als uitgangspunt genomen voor het opstellen van de Engelse ontwikkelingschaal voor koolzaad. Aan de hand van deze criteria zullen de genoemde ontwikkelingsschalen voor koolzaad besproken worden. De criteria zijn:

- 1- Zoveel mogelijk dient de beschrijving van de ontwikkelingsstadia van de plant gebaseerd te zijn op de verschijningsvorm van de plant en niet op afmetingen van bepaalde plantorganen.
- 2- De ontwikkelingsstadia moeten zonder optische hulpmiddelen makkelijk herkenbaar zijn in het veld.
- 3- Voor globaal gebruik van de ontwikkelingschaal zijn negen of tien primaire ontwikkelingsstadia voldoende.
- 4- De onderscheiden ontwikkelingsstadia moeten beschreven zijn in volgorde van verschijning. De verschillende ontwikkelingsstadia hoeven elkaar niet uit te sluiten.
- 5- Primaire ontwikkelingsfasen moeten verdeeld worden in secundaire ontwikkelingsstadia om een meer gedetailleerd gebruik mogelijk te maken.
- 6- De primaire en secundaire ontwikkelingsstadia moeten zodanig gecodeerd zijn, dat veldwaarnemingen makkelijk verwerkt kunnen worden.
- 7- De beschrijving van de ontwikkelingsstadia dient helder te zijn en toepasbaar voor verwante soorten en variëteiten groeiend in verschillende werelddelen.
- 8- De verschillende ontwikkelingsstadia dienen geïllustreerd te zijn.
- 9- De beschrijving van de ontwikkelingsstadia dient betrekking te hebben op enkele planten. De ontwikkeling van een gewas kan vervolgens door de gebruiker beschreven worden op basis van bijvoorbeeld het gemiddelde of de mediaan van aanwezige ontwikkelingsstadia van de verschillende planten in het gewas.

De ontwikkelingschaal van Harper & Berkenkamp (1975, zie bijlage 1) bestaat uit een numerieke code met een korte beschrijving van primaire (1-5) en secundaire ontwikkelingsstadia. De schaal is vooral gericht op de beschrijving van zomerkoolzaad (*Brassica napus annua L.*) en zomerraapzaad (*Brassica campestris L.*). Hoewel de schaal veel is gebruikt, is hij voor huidige toepassing niet gedetailleerd genoeg (Sylvester-Bradley, 1984). De Franse schaal (EPPO, 1987) maakt gebruik van een lettercode voor beschrijving van de primaire ontwikkelingsstadia (A t/m F). De beschrijving van de secundaire ontwikkelingsstadia is beperkt; deze is voor beschrijving

van de bladontwikkeling onvolledig en ontbreekt voor stengelstrekking en zaadrijping. Bij de beschrijving wordt geen onderscheid gemaakt in hoofdas en zijassen. Vanwege de variabele spreiding in ontwikkeling van genoemde assen is een ruime interpretatie mogelijk voor onderscheiden van de stadia, hetgeen in strijd is met genoemde criteria (no. 7)

De ontwikkelingsschaal van Schütte, Steinberger & Meier (1982) is veel gedetailleerder dan de Canadese schaal en Franse schaal en voldoet voor een groter gedeelte aan de genoemde criteria. Beperkingen van de schaal zijn de onvolledige beschrijving van de bladontwikkeling en het gebruik van een lengte maat (in cm.) voor beschrijving van de stengelstrekking. Bovendien wordt ook bij deze schaal geen onderscheid gemaakt in beschrijving van de hoofdas en de zijassen.

De Engelse schaal (Sylvester-Bradley, 1984; Eppo, 1987) voldoet het beste aan de genoemde criteria (zie bijlage 3). Onderscheid is gemaakt in 9 primaire ontwikkelingsstadia, die overlap in ontwikkeling vertonen en naast elkaar gebruikt kunnen worden. Vanwege het variabele verschil in ontwikkeling van de hoofdas en de zijassen, wordt bij de beschrijving van de ontwikkelingsstadia de ontwikkeling van de hoofdas gevolgd. Het is de enige schaal, waar de afsterving van blad, stengel en hawen in aparte stadia worden beschreven, hetgeen voor koolzaad van belang is voor bepaling van het oogsttijdstip. Met het onderscheiden van secundaire ontwikkelingsstadia is een meer gedetailleerde beschrijving mogelijk. Voor de bladproductie en stengelstrekking is hierbij afstand gedaan van een indeling in 9 of 10 stadia, zodat de beschrijving van blad- en stengelstrekking eenvoudiger en vollediger wordt.

De Nederlandse schaal (Habekotté, 1978) is een groot aantal jaren toegepast in Nederland en alleen daarom al van grote waarde voor de bestudering van de ontwikkeling van winterkoolzaad (zie bijlage 2). Bij het opstellen van de codering met bijbehorende korte beschrijving van de groeistadia werd uitgegaan van de werkwijze bij de alom bekende Feekes-schaal voor tarwe. De kern van de schaal bestaat uit een beschrijving van 16 primaire ontwikkelingsstadia. Secundaire stadia worden als een mogelijke uitbreiding aangegeven, maar niet uitgebreid beschreven.

2. ASSIMILATIE EN TRANSLOCATIE VAN ASSIMILATEN

2.1. 14C-fixatie en -translocatie

Verschillende onderzoekers hebben source-sink relaties bij koolzaad onderzocht met behulp van ^{14}C . Experimenten zijn uitgevoerd met verschillende koolzaad variëteiten (winter- en zomerkoolzaad) en raapzaad, bij zowel in het veld groeiende als in de kas groeiende planten. Na blootstelling aan $^{14}\text{CO}_2$ van gehele planten of plantorganen gedurende een periode van ca. 0,5-1,0 uur werden de ^{14}C -gehalten van verschillende plantorganen direct gemeten, gevolgd door metingen na langere perioden (24 uur tot 60 dagen). Deze experimenten geven voornamelijk kwalitatieve informatie over de assimilatenbronnen en translocatie binnen de planten.

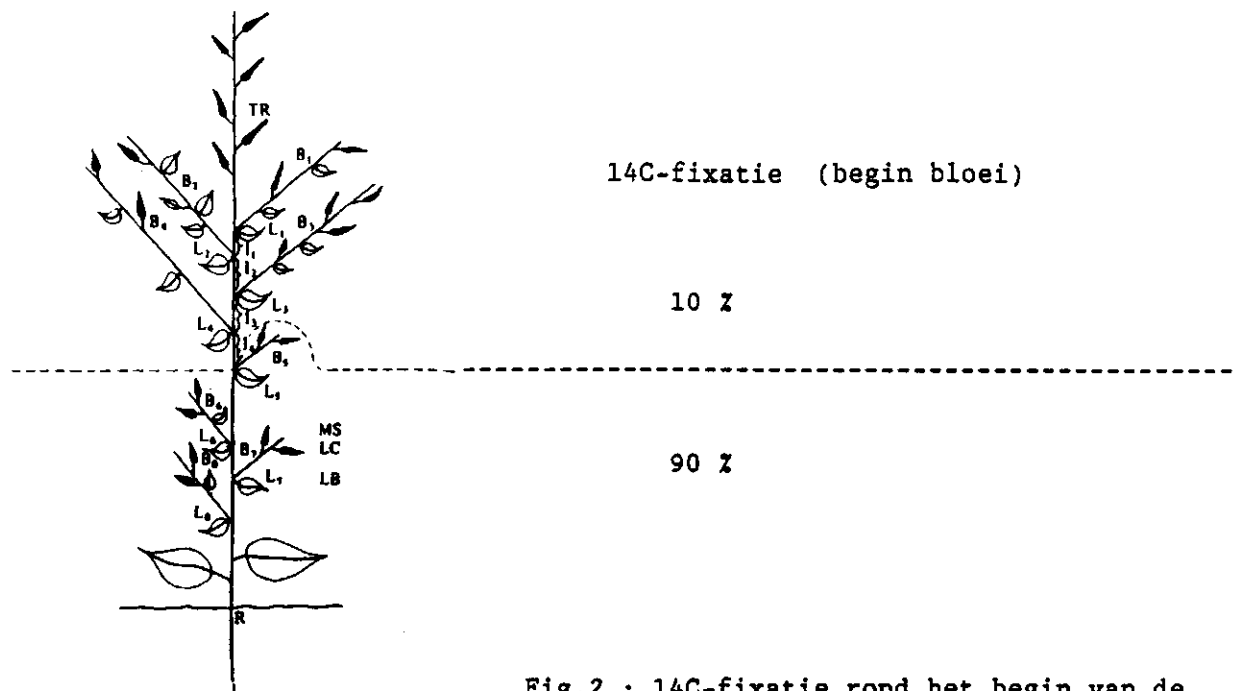
2.1.1. ^{14}C -fixatie

Alle plantorganen van koolzaad bevatten chlorofyl en huidmondjes (Major, 1975) en zijn in staat tot fotosynthese. Uit verschillende literatuurbronnen (zie tabel 1, blz.12) blijkt, dat gedurende de vegetatieve fase tot en met begin van de bloei (ontwikkelingsstadium 4.1, naar Harper & Berkenkamp 1975, zie bijlage 1) of begin van de houwvorming (ontwikkelingsstadium 4.2-4.4) de bladeren bij winterkoolzaad (variëteit Jet Neuf) de belangrijkste assimilatenbron zijn. Gedurende de fase van snelle houwgroei (4.2-4.4) of in het begin van de rijpingsfase, wanneer de zaden hun uiteindelijke grootte hebben bereikt maar nog doorzichtig of groen zijn, wordt deze rol overgenomen door de stengel. In de fase van begin tot late zaadrijping (5.1-5.5) zijn de hawwen de belangrijkste assimilatenbron (Chapman, Daniels, Scarisbrick, 1984; Addo-Quaye, Daniels, Scarisbrick, 1985; Brar & Thies, 1977).

Uit metingen van $^{14}\text{CO}_2$ -fixatie aan raapzaad (*Br. campestris*: Span) blijkt, dat eenzelfde verschuiving in assimilatenbronnen optreedt (Rood, Major & Charnetski, 1984).

Bij zomerkoolzaad (*Br. napus*: Oro) is tijdens de fase van begin zaadrijping (5.1-5.2) het blad nog steeds de belangrijkste assimilatenbron (Brar & Thies, 1976).

Addo-Quaye et al (1985) toonden aan met CO_2 -fixatie metingen aan verschillende hoogtes van de plant, dat in het begin van de bloei (ontwikkelingsstadium 4.1.) de lagere plantdelen, zowel de bladeren als de stengel de meeste ^{14}C fixeren (zie fig 2). Chapman et al (1984) vonden eenzelfde patroon in twee verschillende experimenten (exp 1, fig 4 en exp 2 fig 3). Bij experiment 1 werd tevens de lichtintensiteit waargenomen op verschillende hoogtes in het gewas (zie fig 4). Hierbij valt op, dat rond het begin van de bloei het blad voor de meeste lichtuitdoving zorgt en tijdens de fase van begin zaadrijping de reproductieve organen in het gewas (ontw. st. 5.2). Dit sluit aan bij het feit, dat na de begingroei van de hawwen (na ca. ontw.st.4.4) de hawwen de belangrijkste CO_2 -bron worden (zie tabel 1).



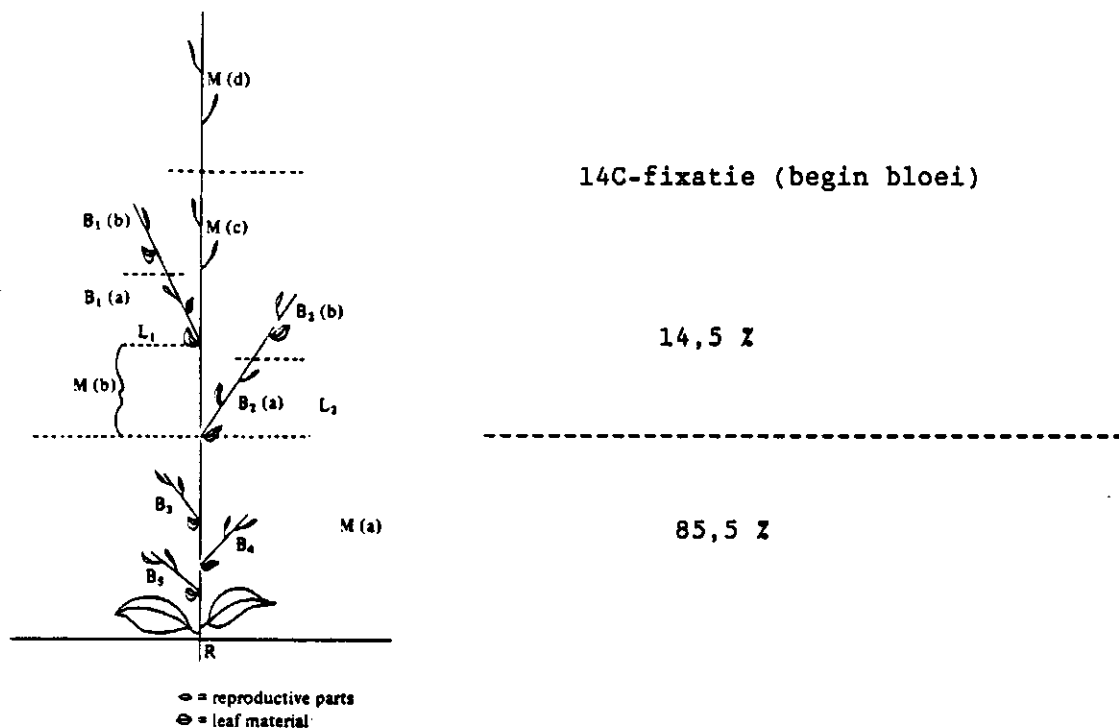
Dissection of plants. R, Root; MS, main stem below I_4 ; LC, leaves subtending B_1 - B_4 ; I_4 , internode 4; L_4 , leaf subtending B_1 ; I_3 , internode 3; L_3 , leaf subtending B_2 ; I_2 , internode 2; L_2 , leaf subtending B_3 ; I_1 , internode 1; L_1 , leaf subtending B_4 ; *TR, terminal raceme; B_1 , branch 1; B_2 , branch 2; B_3 , branch 3; B_4 , branch 4; LB, branches 5-8. * Terminal raceme and branches were subdivided into reproductive parts, leaves and stem. \odot = reproductive part; \ominus = leaf.

14C-fixatie (begin bloei)

10 %

90 %

Fig.2 : 14C-fixatie rond het begin van de bloei bij winterkoolzaad. Ontwikkelingsstadium 4.1.(ontwikkelingsschaal van Harper & Berkenkamp,1975). (naar Addo-Quaye et al ,1985)



Dissection of plant, 1980-1. R, roots; M(a), main stem below leaf 2; M(b), main stem between leaf 1 and leaf 2; M(c), proximal half of terminal raceme; M(d), distal half of terminal raceme; B_1 , branch 1 [(a) proximal half]; B_2 , branch 2 [(b) distal half]; L_1 , leaf subtending B_1 ; L_2 , leaf subtending B_2 ; B_3 , branch 3; B_4 , branch 4; B_5 , branch 5.

14C-fixatie (begin bloei)

14,5 %

85,5 %

Fig. 3 : 14C-fixatie rond begin van de bloei bij winterkoolzaad. Ontwikkelingsstadium 4.1. (ontwikkelingsschaal van Harper & Berkenkamp, 1975). (naar Chapman et al, 1984)

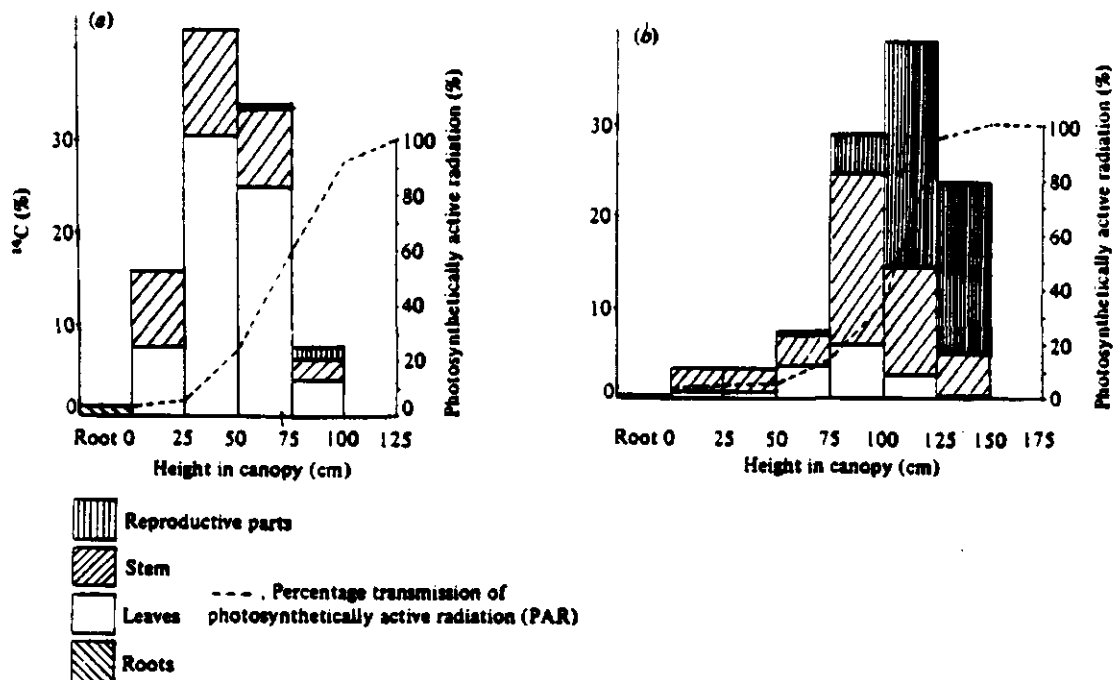


Fig.4 : ^{14}C -fixatie (gemeten na een half uur) en lichtverdeling (percentage fotosynthetisch actieve straling PAR) in het gewas winterkoolzaad rond begin bloei (a,ontwikkelingsstadium 4.1.) en rond begin van de rijpingsfase (b,ontwikkelingsstadium. 5.2.) (Chapman et al,1984).

2.1.2. ^{14}C -translocatie

Experimenten, waarbij opgenomen ^{14}C door de plant is gevolgd gedurende volgende ontwikkelingsstadia van koolzaad en raapzaad geven inzicht in de translocatie van assimilaten van de CO_2 -assimilaten bronnen (sources) naar de assimilaten-importeurs (sinks). Resultaten van dergelijke metingen zijn weergegeven in tabel 1. De resultaten zijn weergegeven in percentages ^{14}C -activiteit van verschillende plantorganen ten opzichte van de activiteit van de gehele plant. Geen rekening is gehouden met afname van absolute activiteit door bladval en respiratie.

Resultaten van metingen aan winterkoolzaad en raapzaad tonen, dat in de groeiperiode van volle bloei (ontw.st.4.2-4.4) tot volle rijpheid (ontw. st. 5.5) van het zaad, de reproductieve organen de belangrijkste assimilaten importeurs zijn (Rood et al, 1984; Chapman et al, 1984). Rond begin bloei (ontw.st. 4.1), wanneer nog stengelgroei optreedt, is bij winterkoolzaad (Jet Neuf) de stengel ook een belangrijke sink voor assimilaten. In dit stadium heeft de stengel een sterkere sink-activiteit dan de reproductieve organen (Chapman et al, 1984; Addo-Quaye et al, 1985). Bij raapzaad zijn in dit stadium zowel de wortel en hawwen belangrijke importeurs van assimilaten (Rood et al, 1984)

Op basis van metingen aan raapzaad en winterkoolzaad kan verondersteld worden, dat assimilaten die bij het begin van de bloei gevormd zijn, later gedurende de fase van snelle hawwgroei (ca. 4.2-4.4) en afrijpingsfase (>

5.) gedeeltelijk ten goede komen aan de reproductieve organen of zaden (zie tabel 1, A en C). Hetgeen kan duiden op een tijdelijke opslag van assimilaten in stengel en/of blad.

Quillere & Triboi (1987, uit Borm, 1987) geven op basis van hun onderzoeksresultaten aan, dat alle plantorganen een rol kunnen spelen als tijdelijk opslagorgaan voor assimilaten. Bladeren en wortels verliezen vooral gedurende de bloei de opgeslagen assimilaten, terwijl bij de stengels, bloeiwijzen en houwvanden dit na het einde van de bloei gebeurt. Vooral de redistributie van reservestoffen in de houwvanden draagt bij aan de uiteindelijke zaadopbrengst. Daarentegen vonden Bilsborrow & Norton (1987, uit Borm, 1987) geen aanwijzingen, dat remobilisatie van assimilaten van belang is voor de zaadgroei.

2.2. Assimilerend oppervlak en opbrengst

Zoals beschreven in H 2.1.1. zijn de bladeren de belangrijkste bron voor de assimilaten voorziening tot en met het begin van de bloei of houwvorming. In volgende fasen wordt deze rol over genomen door resp. de stengel en de houwvanden.

Clark & Simpson (1978) toonden een positieve correlatie aan tussen de maximale LAI (Leaf Area Index m^2/m^2) en zaadopbrengst en LAD (Leaf Area Duration) en zaadopbrengst. Een veel zwakkere relatie werd gevonden tussen houwoppervlak en opbrengst (zomerkoolzaadvariëteit Tower).

Zij concluderen, dat de grotere invloed van het bladoppervlak op de uiteindelijke opbrengst een gevolg is van de invloed van de assimilaten voorziening op de vorming van de totale sinkcapaciteit in de vorm van aantal houwvanden en zaden. Deze resultaten sluiten aan bij het feit, dat de houwvanden pas de belangrijkste bron voor de assimilaten worden na de kritische fase voor houw- en zaadabortie (zie H.1.2. en H.5.3.)

Tabel 1 : Fixatie en translocatie van ^{14}C , gemeten na blootstelling van koolzaad- en raapzaadplanten aan $^{14}\text{CO}_2$, gedurende 0,5 - 1,0 uur. De gehalten (in percentages van het totale gehalte van de gehele plant) aan ^{14}C in de verschillende plantdelen zijn gemeten direct na de blootstelling aan $^{14}\text{CO}_2$ en na 24 uur tot 60 dagen.

A : Raapzaad (Br. Camp., variëteit Span; Rood et al, 1984)
Veldexperiment

Ontwikkelings stadium	uren/dagen na behandeling	perc. radioactiviteit				
		wortels	stengel	blad	hauwanden	zaad
4.1	1 uur	7,9	45,5	41,1	5,5	0,
4.3	14 dagen	15,3	46,6	22,9	15,3	0,
5.5	60 dagen	22,8	54,6	0,	11,9	10,7
4.3	1 uur	2,2	43,3	18,6	32,4	3,5
5.1	14 dagen	4,6	28,5	8,7	35,1	23,1
5.5	60 dagen	5,0	33,5	0,	37,5	24,1
5.1	1 uur	3,0	29,0	17,1	46,0	4,9
5.2	14 dagen	5,2	11,8	6,4	38,2	38,4
5.5	31 dagen	8,6	17,0	0,	30,1	44,3

B : Winterkoolzaad (Br. Napus, variëteit Jet Neuf; Chapman et al, 1984)

Veldexperiment 1 (79/80)

4.1	0,5 uur	-	30,2	66,8	2,1
	24 uur	-	43,7	41,9	6,9
4.2-4.4	0,5 uur	-	51,7	34,1	13,9
	24 uur	-	43,6	28,4	23,5
5.2	0,5 uur	-	40,8	12,6	47,5
	24 uur	-	25,9	12,2	60,2
5.3-5.5	0,5 uur	-	43,5	10,8	51,7
	24 uur	-	35,7	4,6	52,0

Veldexperiment 2 (80/81)

4.2	0,5 uur	-	29,4	69,2	1,7
	24 uur	-	45,0	45,0	7,2
4.3-4.4	0,5 uur	-	28,1	69,3	2,4
	24 uur	-	38,4	51,2	9,0
4.4-5.1	0,5 uur	-	50,5	30,7	18,2
	24 uur	-	43,3	27,8	28,0
5.2	0,5 uur	-	30,2	14,7	55,4

Tabel 1: vervolg

C : Winterkoolzaad (Br. Napus, variëteit Jet Neuf, Addo-Quaye et al, 1985)
Veldexperiment

Ontwikkelings stadium	dagen/uren na behandeling	wortels	perc. radioactiviteit stengel	blad	hauwanden	zaad
4.1		0,82	37,55	57,58		4,06
4.1 (iets later)		1,09	50,17	41,72		7,20
4.2-4.3		2,40	60,53	29,17		7,76
4.4		2,54	72,74	17,75		7,10
5.2-5.3		3,8	80,88	2,82		13,12

D : Zomerkoolzaad (Br.napus,variëteit Oro,Brar & Thies,1976)
Kasexperiment

ca. 5.1	0 uur	0,0	24,6	48,9	25,4	1,1
	24 uur	0,8	17,2	40,0	17,7	24,3

3. DROGESTOF-ACCUMULATIE, -VERHOUDINGEN EN -VERDELING

3.1. Inleiding

In de literatuur zijn vele voorbeelden te vinden van correlaties tussen afmetingen en gewichten van verschillende onderdelen van planten. Bij gelijk blijvende milieu-omstandigheden als temperatuur, daglengte, lichtintensiteit, nutriënten- en vochtvoorziening wordt elke fase van ontwikkeling van planten gekenmerkt door vaste verhoudingen in toename van drogestofgewicht van verschillende plantorganen. Deze verhoudingen maken onder gegeven milieu-omstandigheden een optimale groei mogelijk (Brouwer, 1983). De wijziging in drogestof-distributie is daarbij meer gekoppeld aan overgangen in de ontwikkeling gebaseerd op veldkenmerken, dan aan botanisch gedefinieerde overgangen (zoals de overgang van vegetatieve naar generatieve fase, Goudriaan, 1988)

In simulatie-studies wordt de verdeling van assimilaten over de verschillende plantorganen veelal gebaseerd op deze vaste verhoudingen in toename van drogestofgewicht per ontwikkelingsfase. Onder optimale groeiomstandigheden met voldoende nutriënten- en vochtvoorziening en vergelijkbare lichtintensiteit en daglengte wordt weinig variatie in drogestofverdeling gevonden. (Penning de Vries & Van Laar, 1982).

De vaste verhoudingen in drogestof-verdeling naar de verschillende plantorganen sluiten aan bij source-gelimiteerde groei van de organen. Andere mogelijkheden zijn een verdeling van drogestof volgens prioriteit en sinkgelimiteerde groei van plantorganen. Een voorbeeld van drogestof-verdeling volgens prioriteit is het gebruik van assimilaten voor onderhouds-processen van de plant (Van Keulen & Seligman, 1987). Pas als aan deze behoefte is voldaan, worden de resterende assimilaten gebruikt voor de groei van de verschillende plantorganen. Een voorbeeld van sinkgelimiteerde groei is de zaadvulling van granen. De sinksterkte is bij veel zaadgewassen gecorreleerd aan het aantal zaden en de groeisnelheid van deze zaden in achtereenvolgende ontwikkelingsstadia. Een teveel aan koolhydraten in het begin van de zaadvullingsfase wordt hierbij in de vorm van reserve stoffen opgeslagen in de stengel. In latere groeistadia komen deze reservestoffen ten goede aan de zaadvulling (Spiertz, 1982).

3.2. Drogestof-accumulatie bij winterkoolzaad

In figuur 1-a (zie H.1.2.; Grosse & Geisler, 1987) is de drogestof-accumulatie van de verschillende plantorganen van winterkoolzaad cumulatief uitgezet tegen de tijd. Het verloop van de drogestof-accumulatie toont, dat in het begin van de groei het blad het voornaamste aandeel van de totale hoeveelheid drogestof inneemt. Met de strekking van de stengel neemt het drogestof-aandeel van de stengel toe en het aandeel van het blad af. Vanaf ongeveer volle bloei neemt het absolute bladgewicht af en het houw- en zaadgewicht neemt sterk toe.

Opvallend is, dat rond de volle bloei nog maar de helft van de totale hoeveelheid drogestof is gevormd. Vanaf dat moment neemt het assimilerende bladoppervlak af en in een iets later stadium neemt het houwoppervlak pas sterk toe (zie figuur 1-b, zie H.2.1.). In de tussen liggende fase speelt de stengel een belangrijke rol in de assimilaten-voorziening (zie ook H.2.1.1.).

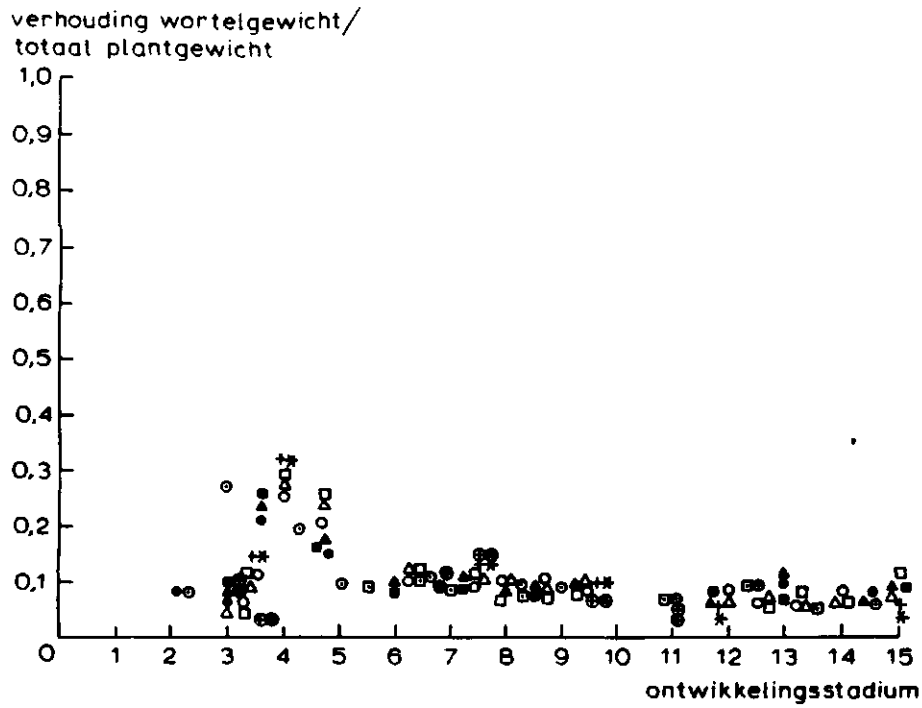
3.3. Drogestof-verdeling en -verhoudingen bij winterkoolzaad

Experimentele data van twee veldexperimenten met verschillende zaaidata en dichtheden, uitgevoerd in de jaren 1983 en 1984 (Backx & Duivenvoorden, 1984; De Boer & Langenhuysen, 1985) zijn gebruikt voor berekening van de verhoudingen van de orgaangewichten ten opzichte van het totale drogestofgewicht en de drogestof-verdeling. In de figuren 5-a t/m 5-g zijn de verhoudingen plantorgaangewichten/totaalgewicht uitgezet tegen het ontwikkelingsstadium. Voor berekening van de verhoudingen blad/-, stengel-/ en wortel/totaalgewicht zijn data van beide experimenten gebruikt, voor de overige alleen de data van het laatste experiment. Opvallend is, dat de het verloop van de verhoudingen met het ontwikkelingsstadium van bladgewicht-/totaalgewicht, stengelgewicht/totaalgewicht, bloemgewicht/totaalgewicht en (hauwwand- + zaadgewicht)/totaalgewicht in de verschillende behandelingen en jaren vrij constant zijn. De verhoudingen van afzonderlijk hauwwandgewicht/totaalgewicht en zaadgewicht/totaalgewicht vertonen een grote spreiding. Wanneer deze verhoudingen bij elkaar opgeteld worden, verdwijnt een groot deel van de spreiding (zie fig. 5-g).

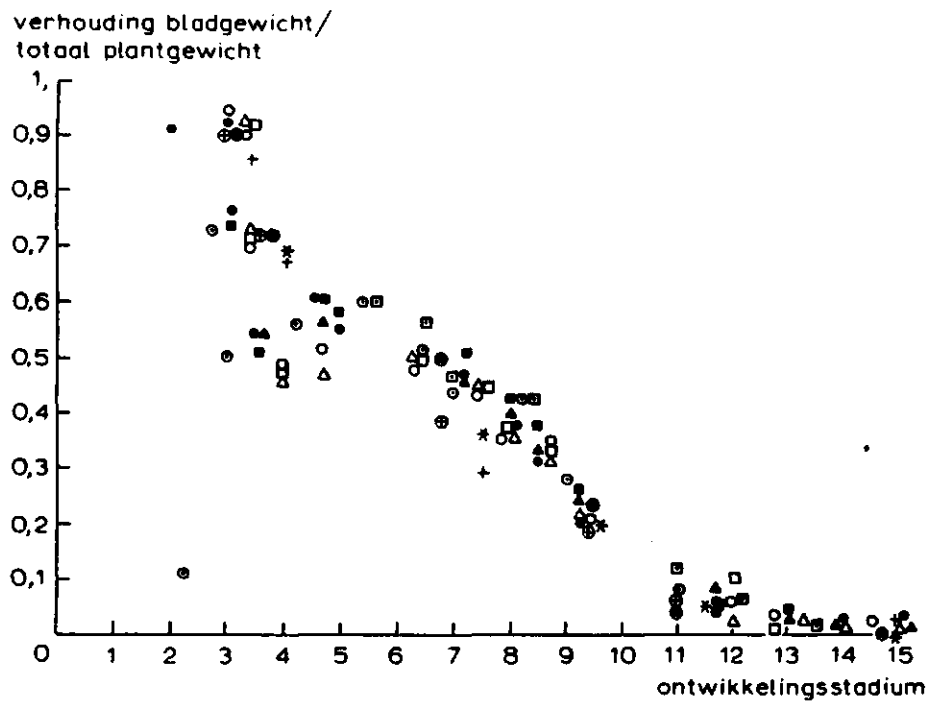
De berekende drogestof-verdelingen naar de verschillende plantorganen vertonen grote schommelingen (zie fig. 6 drogestof-verdeling naar het blad, op basis van data van De Boer & Langenhuysen, 1985). Deze schommelingen zijn (waarschijnlijk) voornamelijk het gevolg van de heterogeniteit van het plantmateriaal, wat betreft het totale drogestofgewicht en de drogestofgewichten van de plantorganen. Verder zijn de schommelingen mogelijk een gevolg van variërende milieuomstandigheden op het proefperceel.

In de experimenten werd geen aandacht besteed aan de vorming en reallocatie van reserve-stoffen en aan de drogestofgewichten van afzonderlijk oude en jonge stengeldelen. Bovendien waren de metingen aan de bladafsterving niet volledig en de metingen van de drogestofgewichten van de hauwen en zaden niet gedetailleerd. De experimentele gegevens zijn dien ten gevolge niet volledig genoeg voor berekening van een verdeling van assimilaten, te gebruiken in een simulatie-model. Hiervoor zijn aanvullende waarnemingen nodig.

Opgemerkt dient te worden, dat een vaste distributie van drogestof per ontwikkelingsfase (zie H.3.1.) niet samengaat met een vast verloop van verhoudingen van plantorgaangewichten/totaal plantgewicht met het ontwikkelingsstadium (zoals de figuren 5-a t/m 5-g suggereren). Dit wordt geïllustreerd in de figuren 7-a, -b en -c. Uitgaande van een vast verloop van plantorgaangewicht/totaalgewicht (V) met toename van de ontwikkeling van een plant zullen tussen twee achtereenvolgende ontwikkelingsstadia (OS1 en OS2) met verschillende V (V_1 en V_2) bij wisselingen in totale drogestoftoename (T_1 en T_2) verschillende drogestofverdelingen (a_1 en a_2) gevonden worden (zie fig. 7-a). Uitgaande van een vast verloop van drogestof-verdeling met toename van de ontwikkeling van een plant, zullen bij wisselingen in totale drogestof-toename tussen achtereenvolgende ontwikkelingsstadia verschillende verhoudingen gevonden ($V_{2,1}$ en $V_{2,2}$) worden van plantorgaangewicht/totaalgewicht per ontwikkelingsstadium (zie fig. 7-b). Alleen als de verhouding in plantorgaangewicht/totaalgewicht en de drogestof-verdeling constant blijven gedurende de gehele ontwikkeling van de plant, kan er sprake zijn van zowel een vaste verdeelsleutel van drogestof als van vaste verhoudingen in plantorgaangewichten/totaalgewicht (zie fig. 7-c).

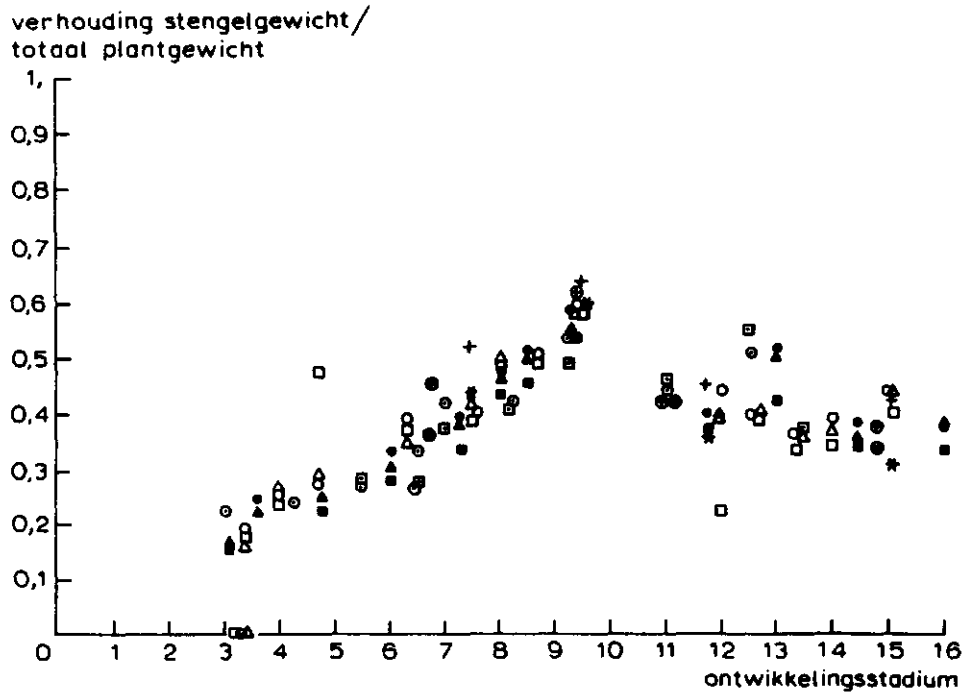


a: Verhouding wortelgewicht/totaalgewicht.

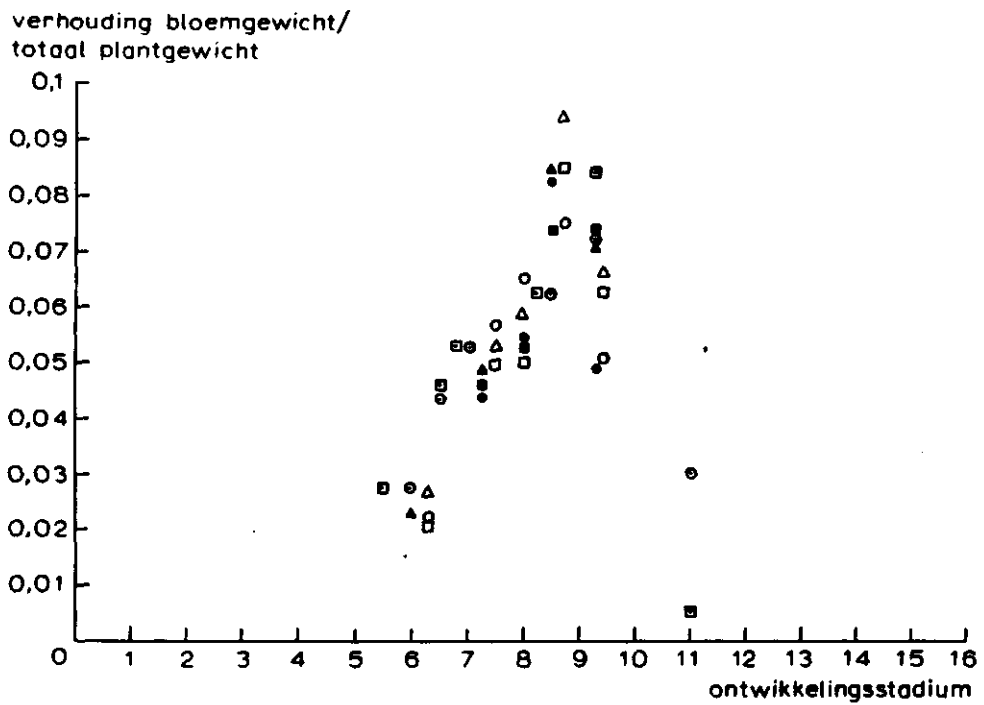


b: Verhouding bladgewicht/totaalgewicht.

(zie voor figuur-onderschrift blz.19)

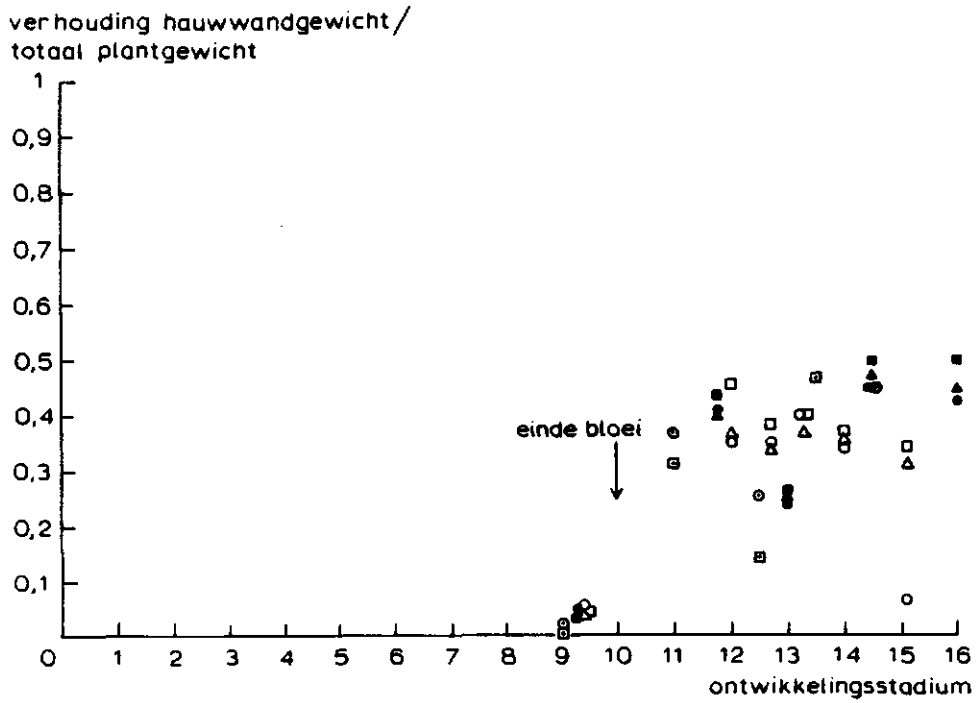


c: Verhouding stengelgewicht/totaalgewicht.

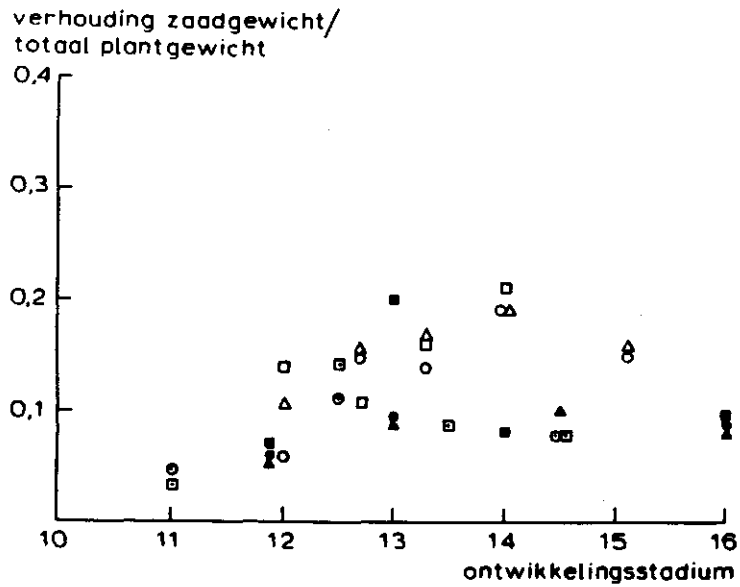


d: Verhouding bloemgewicht/totaalgewicht.

(zie voor figuur-onderschrift blz.19)

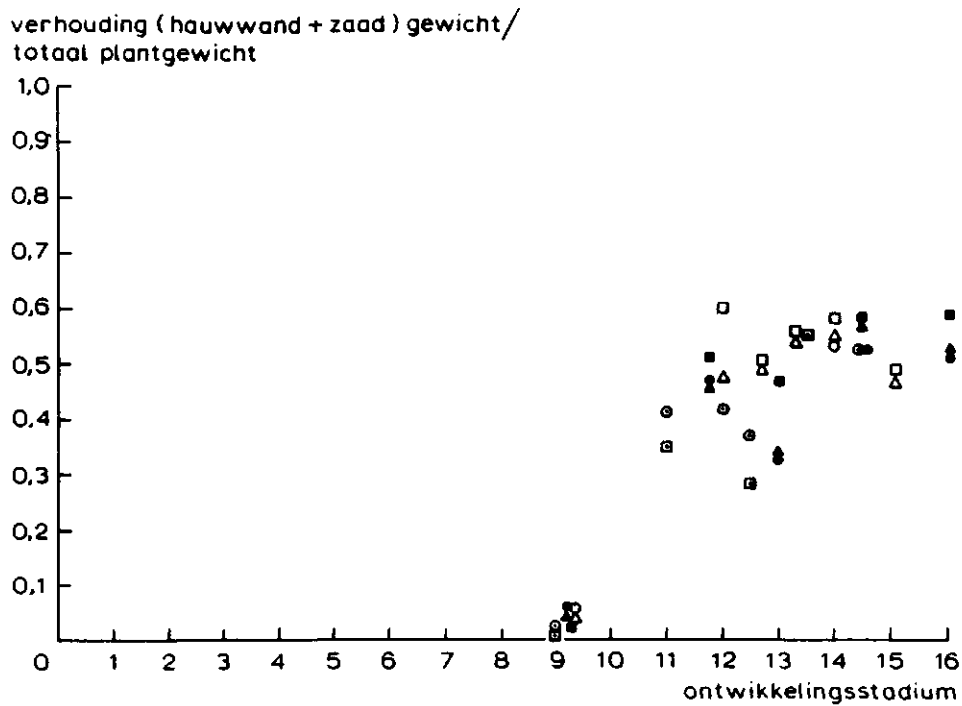


e: Verhouding houwwandgewicht/totaalgewicht.



f: Verhouding zaadgewicht/totaalgewicht.

(zie voor figuur-onderschrift blz.19)



g: Verhouding (hauwand + zaadgewicht)/totaalgewicht.

Fig. 5: Verhoudingen van plantorgaangewichten/totaalgewicht uitgezet tegen het ontwikkelingsstadium van winterkoolzaad. De verhoudingen zijn berekend op basis van experimentele data van een veldexperiment met verschillende zaaidata en plantdichtheden (experimentele data van : exp.1 : Backx & Duivenvoorden, 1984; exp2: De Boer & Langenhuysen, 1985).

Exp.1:	+	: zaai 25-8-'82, 15 pl/m2	+	: zaai 6-9-'82, 15 pl/m2
	*	: ,, ,, , 80 pl/m2	*	: ,, ,, , 80 pl/m2
Exp.2:	○	: zaai 25-8-'83, 25 pl/m2	●	: zaai 5-9-'83, 25 pl/m2
	△	: ,, ,, , 40 pl/m2	▲	: ,, ,, , 40 pl/m2
	□	: ,, ,, , 80 pl/m2	■	: ,, ,, , 80 pl/m2
	⊙	: zaai 15-9-'83, 25 pl/m2		
	⊠	: ,, ,, , 80 pl/m2		

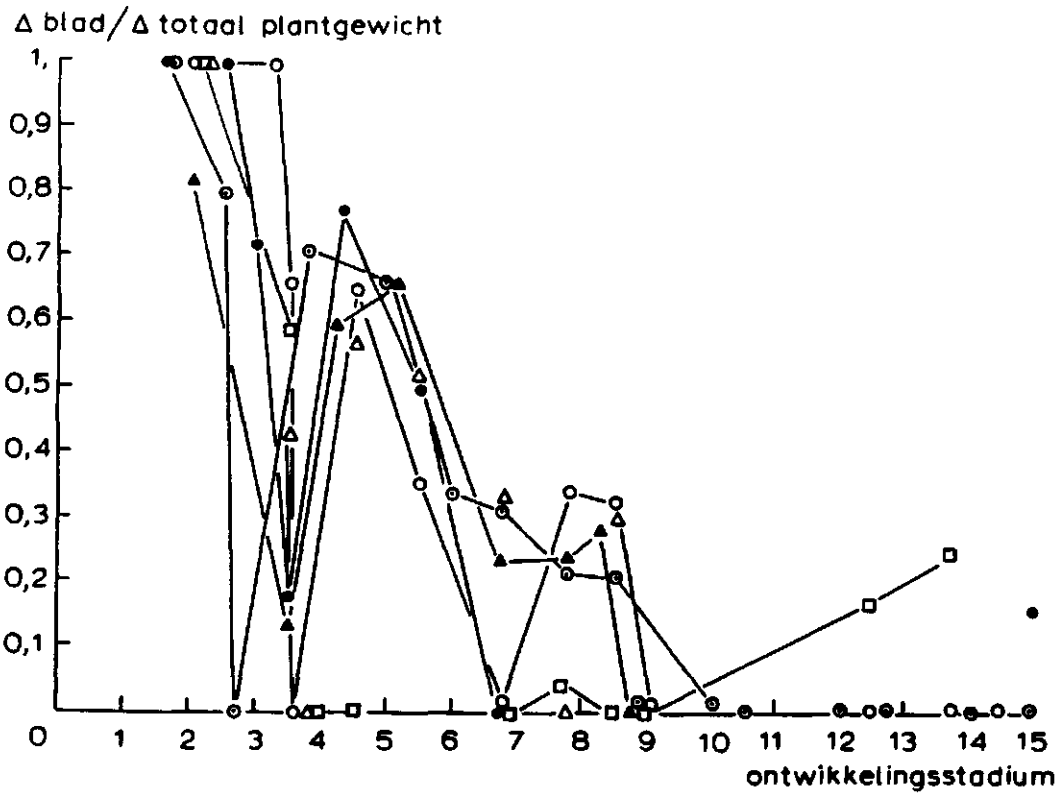


Fig. 6: Drogestofverdeling naar het blad, berekend op basis van experimentele data van een veldexperiment met verschillende zaaidata en plantdichtheden (zie voor legenda fig.6 ; experimentele data van De Boer & Langenhuisen, 1985).

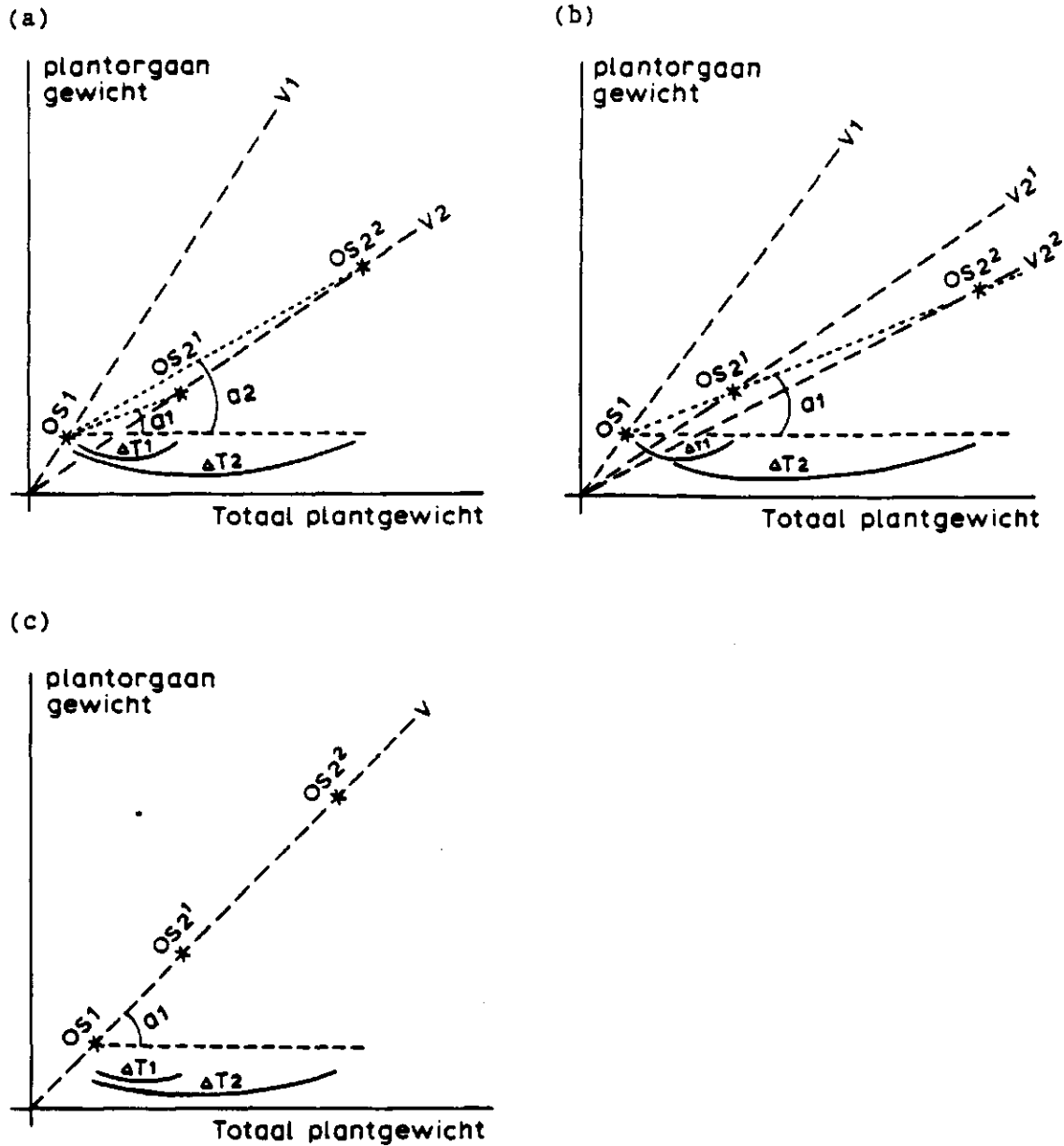


Fig. 7: Plantorgaangewicht uitgezet tegen het totale plantgewicht voor achtereenvolgende ontwikkelingsfasen van een plant (OS1 en OS2).

- a- De drogestof-verdelingen (α_1 en α_2) zijn niet gelijk bij verschillen in totale drogestof-toename (ΔT_1 en ΔT_2) tussen de achtereenvolgende ontwikkelingsstadia bij verandering van de verhouding in plantorgaan/totaalgewicht (V1 en V2).
- b- De verhoudingen in plantorgaan/totaalgewicht bij een volgend ontwikkelingsstadium (OS2, 1 en 2) zijn niet gelijk bij gelijkblijvende drogestofverdeling (α_1) tussen achtereenvolgende ontwikkelingsstadia en wisselingen in totale drogestof-toename (ΔT_1 en ΔT_2).
- c- Verhouding in plantorgaan/totaalgewicht blijft gelijk bij achtereenvolgende ontwikkelingsstadia (OS1 en OS2). De drogestof-verdeling (α_1) blijft nu constant bij wisseling in totale drogestof-toename (ΔT_1 en ΔT_2).

4. BLADAANTAL, BLADOPPERVLAK (LAI) EN SPECIFIEK-BLADOPPERVLAK (SLA)

4.1. Bladaantal

4.1.1. Inleiding

Naast de primaire toestandsvariabelen van ontwikkeling (zie H.1.5.) kan het bladaantal als secundaire toestandsvariabele worden bijgehouden voor beschrijving van de ontwikkeling. Op deze wijze is een meer gedetailleerde beschrijving van de ontwikkeling in het vegetatieve stadium mogelijk. Bij het uitvoeren van experimenten, waarbij bijvoorbeeld groeiparameters gemeten worden, kunnen nu planten met verschillen in chronologische leeftijd, maar met hetzelfde ontwikkelingsstadium met elkaar vergeleken worden.

Voor de beschrijving van de ontwikkeling aan de hand van aantallen bladeren wordt veel gebruik gemaakt van de plastochron-index, ontwikkeld door Erickson en Michelini (1957). Met de plastochron-index wordt de bladverschijning beschreven ten opzichte van een referentie-lengte (RL). Het totale aantal bladeren (n) wordt geteld en de lengte van het laatste blad, dat de referentie-lengte heeft gepasseerd (Ln) en de lengte van het blad dat deze lengte nog niet heeft gepasseerd (Ln + 1) worden gemeten. De ontwikkeling wordt beschreven met de formule :

$$PI = n + \frac{e^{\log(Ln)} - e^{\log(RL)}}{e^{\log(Ln)} - e^{\log(Ln + 1)}}$$

Deze methode is alleen geschikt voor planten met een hoofdas waaraan de bladeren zich ontwikkelen. Voorwaarden voor de methode zijn:

- De periode tussen verschijnen van achtereenvolgende bladeren is constant aan dezelfde plant (bij gelijk blijvende milieu-omstandigheden).
- De begingroei van een blad verloopt exponentieel.
- De begingroei van achtereenvolgende bladeren aan dezelfde plant vertonen eenzelfde relatieve groeisnelheid.

Wanneer de ontwikkeling van een plant globaal gevolgd wordt over een langere periode kan het voldoende zijn alleen het aantal bladeren te tellen, dat de referentie-lengte is gepasseerd. Afwijkingen in de metingen beperken zich dan tot decimale fracties van de plastochron-index (Vendeland, 1982).

De bladaanleg stopt meestal met de aanvang van bloemknopvorming (Bruinsma, 1983; Dale, 1982). De afsplitsingssnelheid van bladeren is, afhankelijk van plantensoort of varieteit, gerelateerd aan de omgevingstemperatuur, daglengte en lichtintensiteit (Goudriaan, 1988 ;Milthorpe & Moorby, 1974, Horie et al,1979).

De temperatuurafhankelijkheid van de bladafplitsingssnelheid en van de bloeiinductie is vaak hetzelfde, maar de daglengte gevoeligheid niet. Het gevolg is, dat het aantal bladeren bij bloei niet afhangt van de temperatuur, maar wel van de daglengte (Goudriaan, 1988).

4.1.2. Bladaantal bij winterkoolzaad

Daniels et al (1986) geven aan, dat het uiteindelijke aantal bladeren aan de hoofdstengel bepaald wordt in de periode tot initiatie van de bloem-

knoppen aan de hoofdstengel begint. Het maximale aantal bladeren wordt beïnvloed door zaaidatum en koolzaadvariëteit (zie tabel 2, Daniels et al, 1986).

tabel 2 : De invloed van variëteit winterkoolzaad en zaaidatum op het maximale aantal bladeren en datum van bloeminitiatie (Daniels et al, 1986).

Varieteit	zaaidatum	aantal bladeren aan de hoofdstengel	datum van bloeminitiatie.
Victor	13 sept.1975	23	30 nov.1975
Victor	13 okt.1975	13	15 feb.1976
Rafal	19 aug.1981	26	4 nov.1981
Jet Neuf	25 aug.1982	23	9 nov.1982
Bienvenu	24 aug.1983	22	10 nov.1983
Bienvenu	26 sept.1983	15	20 nov.1983

Geisler & Henning (1981-a) onderzochten de invloed van standdichtheid op onder andere het bladaantal in een aantal veldexperimenten (1975-1977) bij de winterkoolzaad variëteiten Diamant en Quinter. De bladeren werden geteld als de differentiering in bladoppervlak en bladsteel voltooid was. De resultaten zijn weergegeven in tabel 3. Opmerkelijk is, dat de standdichtheid al in de herfst invloed heeft op het aantal bladeren aan de hoofdas. Bij een stand van 50 planten/m² is een maximaal aantal in de herfst al half oktober bereikt, terwijl bij de lagere dichtheden de bladvorming nog door gaat tot minstens eind oktober. Het aantal bladeren is bij de hoge dichtheid lager dan bij de lage dichtheden. Dit is mogelijk een gevolg van versnelde afsterving van de onderste bladeren. In het voorjaar wordt ook een hoger maximaal aantal bladeren bereikt bij de lage dichtheden.

tabel 3 : Bladontwikkeling (aantal bladeren/plant) voor en na de winter in relatie tot de standdichtheid (Geisler & Henning, 1981-a).

datum	standdichtheid (pl/m ²)			GD 5% (kritieke waarde)
	9	18	50	
26- 9-'76	12,9	12,5	11,5	0,8
5-10-'76	16,1	15,3	13,3	0,3
15-10-'76	18,5	17,6	15,0	0,3
25-10-'76	20,1	18,8	14,9	0,2
11- 3-'77	17,7	16,9	14,3	0,6
25- 3-'77	19,6	16,4	14,6	0,7
8- 4-'77	22,1	18,2	16,2	0,6
22- 4-'77	23,3	22,6	18,4	0,7
6- 5-'77	23,0	21,6	18,7	0,5
20- 5-'77	20,0	17,8	15,2	0,4
3- 6-'77	15,6	14,4	13,7	0,5
27- 6-'77	11,4	10,7	9,5	1,2

4.2. Bladoppervlak

4.2.1. Inleiding

Het bladoppervlak van een gewas speelt een grote rol bij de opbrengstvorming van het gewas door lichtopvang en fotosynthese. Bij gebruik van het bladoppervlak in b.v. modelstudies voor het berekenen van de gewasproductie is vooral een nauwkeurige schatting van het bladoppervlak beneden een LAI van 3 m²/m² van groot belang. Bij hogere LAI-waarden heeft een afwijkend bladoppervlak relatief weinig invloed op de lichtinterceptie van het gewas en daarmee op de totale produktie (Sinclair, 1984).

Voor de beschrijving (of modellering) van het bladoppervlak van een gewas worden verschillende methodes gebruikt. In een eenvoudige werkwijze wordt het totale bladoppervlak gemeten in een veldexperiment en gekoppeld aan het ontwikkelingsstadium (zie H.4.2.2.) of aan een temperatuursom. Het bladoppervlak wordt ook wel berekend door vermenigvuldiging van het bladgewicht met het specifieke bladoppervlak (SLA). Daarbij wordt de SLA veelal gekoppeld aan het ontwikkelingsstadium van het gewas (zie H.4.3). Beperkingen van deze methoden zijn, dat ze weinig algemene geldigheid bezitten en dat de begingroei met exponentiele bladontwikkeling veelal niet goed gesimuleerd wordt.

Pogingen zijn gedaan om betere methoden te vinden voor beschrijving van de bladoppervlakte-ontwikkeling (o.a. Sinclair, 1984; Hofstra, 1977). Hofstra (1977) verdeelde daartoe de bladoppervlakte-ontwikkeling in drie deelprocessen: bladafplitsing, bladoppervlakte-groeisnelheid en groeiduur van het blad. Sinclair (1984) vond een methode waarbij alleen de plastochron-index en de relatie tussen de plastochron-index en het bladoppervlak een rol speelt. Met de laatste methode werden bij in het veld groeiende planten goede resultaten geboekt. Bij een soya-gewas werd een goede relatie gevonden tussen de bladafplitsingssnelheid en de temperatuur en tussen het bladoppervlak en de plastochron-index vooral bij een LAI < 3 m²/m² (met planten met een bladoppervlak ≤ 1000 cm²). De planten groeiden bij optimale groeicondities in het veld. De methode dient verder getoets te worden met veldgegevens van verschillende groeiseizoenen.

Bij laatst genoemde methode kan de invloed van de daglengte, temperatuur en mogelijk van lichtintensiteit en lichtkwaliteit de genoemde relaties beïnvloeden (Keurentjes, 1988).

4.2.2. Bladoppervlak bij winterkoolzaad

Voor winterkoolzaad zijn geen gegevens gevonden van de relaties tussen het bladaantal en het bladoppervlak. Wel is op basis van een tweetal veldexperimenten (De Boer & Langenhuysen, 1985; Backx en Duivenvoorden, 1984) met verschillen in zaaitijden en dichtheden het bladoppervlak van het gewas (LAI) uitgezet tegen het ontwikkelingsstadium (zie fig. 8). Het relatieve verloop van de LAI's van de verschillende experimenten en behandelingen vertonen veel overeenkomst. Echter de absolute verschillen in bladoppervlak zijn groot.

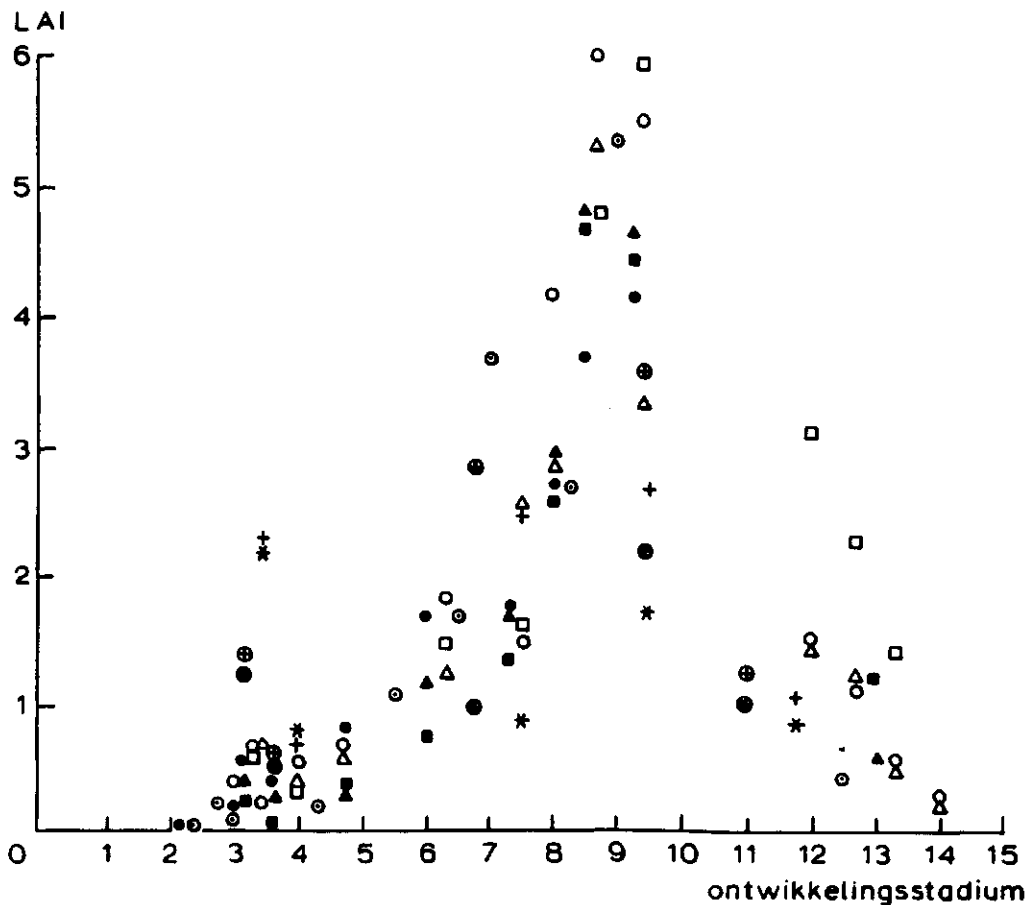


Fig. 8 : Het bladoppervlak (LAI in m²/m²) van winterkoolzaad (Jet Neuf) gemeten in een veldexperiment met verschillende zaaitijden en dichtheden uitgezet tegen het ontwikkelingsstadium (experimentele data van Backx & Van Duivenvoorden, 1984: exp.1; De Boer & Langenhuisen, 1985: exp.1).

- | | | | | |
|--------|---|---------------------------------------|---|--------------------------------------|
| Exp.1: | + | : zaai 25-8-'82, 15 pl/m ² | + | : zaai 6-9-'82, 15 pl/m ² |
| | * | : ,, ,, , 80 pl/m ² | * | : ,, ,, , 80 pl/m ² |
| Exp.2: | ○ | : zaai 25-8-'83, 25 pl/m ² | ● | : zaai 5-9-'83, 25 pl/m ² |
| | △ | : ,, ,, , 40 pl/m ² | ▲ | : ,, ,, , 40 pl/m ² |
| | □ | : ,, ,, , 80 pl/m ² | ■ | : ,, ,, , 80 pl/m ² |
| | ⊙ | : zaai 15-9-'83, 25 pl/m ² | | |
| | ⊠ | : ,, ,, , 80 pl/m ² | | |

4.3. Specifiek bladoppervlak (SLA)

4.3.1. Inleiding

Het specifieke bladoppervlak (SLA, bladoppervlak/bladgewicht) is een maat voor de dikte van het blad. De SLA kan sterk variëren onder invloed van wisselende milieuomstandigheden. Dit is een gevolg van het feit, dat de SLA enerzijds afhankelijk is van factoren, die de bladoppervlakte-ontwikkeling bepalen, en anderzijds van factoren die het productie van het bladgewicht bepalen. Deze processen worden op verschillende wijze beïnvloed door variërende milieuomstandigheden, zoals lichtintensiteit, temperatuur (Horie et

al, 1979).

4.3.2. Specifiek bladoppervlak en winterkoolzaad

Op basis van een tweetal veldexperimenten (De Boer & Langenhuysen, 1985; Backx & Van Duivenvoorden, 1983) met verschillen in zaaitijdstip en plantdichtheid, is de SLA berekend per behandeling en uitgezet tegen het ontwikkelingsstadium (zie fig. 9). Het relatieve verloop van de SLA's van de verschillende experimenten en behandelingen vertonen veel overeenkomst. Absoluut gezien zijn de verschillen groot.

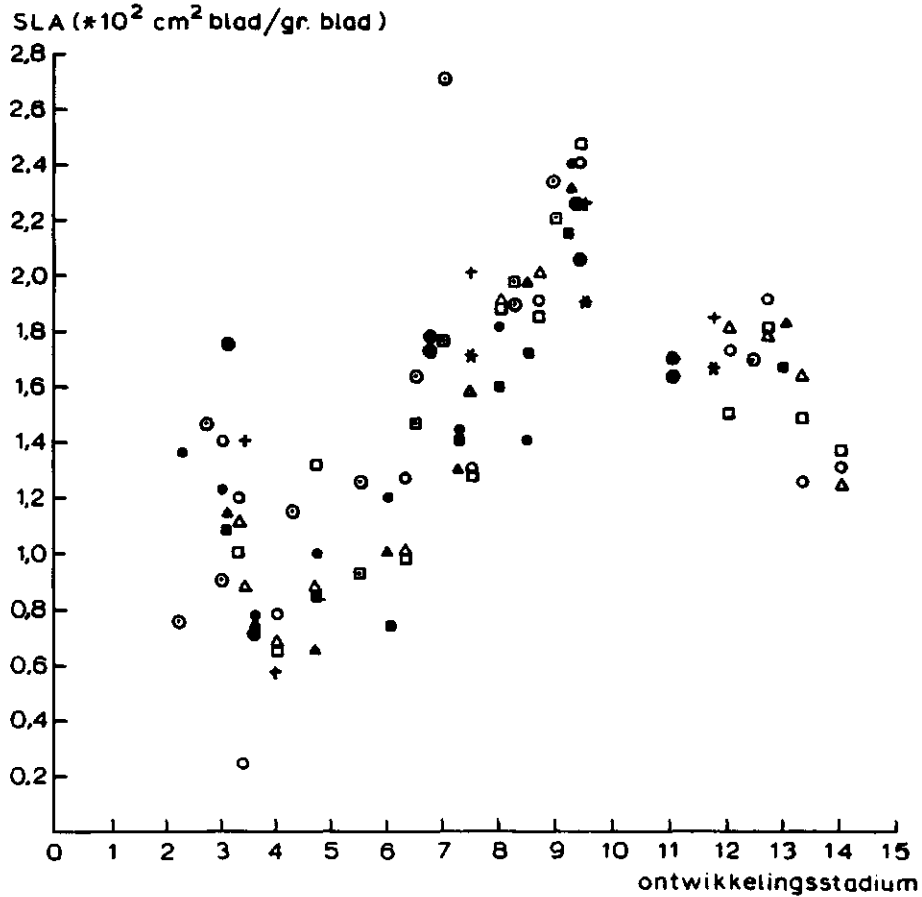


Fig. 9 : Het specifiek bladoppervlak (SLA in $10^2 \text{ cm}^2/\text{gr. blad}$) van winterkoolzaad (Jet Neuf) gemeten in een veldexperiment bij verschillen de dichtheden en zaaitijden, uitgezet tegen het ontwikkelingsstadium (experimentele data van Backx & Van Duivenvoorden, 1984: exp. 1; De Boer & Langenhuysen, 1985: exp.2)

Exp.1.	+	: zaai 25-8-'82, 15 pl/m ²	+	: zaai 6-9-'82, 15 pl/m ²
	*	: ,, ,, , 80 pl/m ²	*	: ,, ,, , 80 pl/m ²
Exp.2.	○	: zaai 25-8-'83, 25 pl/m ²	●	: zaai 5-9-'83, 25 pl/m ²
	△	: ,, ,, , 40 pl/m ²	▲	: ,, ,, , 40 pl/m ²
	□	: ,, ,, , 80 pl/m ²	■	: ,, ,, , 80 pl/m ²
	⊙	: zaai 15-9-'83, 25 pl/m ²		
	⊠	: ,, ,, , 80 pl/m ²		

5. GROEI EN ONTWIKKELING VAN HAUWEN EN ZADEN

5.1. Drogestof-accumulatie en ontwikkeling

Bij de drogestof-accumulatie van de hawwen en de zaden kunnen drie fasen onderscheiden worden (Diepenbrock & Geisler, 1979; Norton & Harris, 1975). De eerste fase wordt gekenmerkt door een snelle toename van het gewicht van de hawwanden (zie fig.10 en fig.17 ,H.5.4.1., blz.35). Het gewicht van de zaden is nog zeer gering en minder dan ca. 20 % van het totale hawgewicht (Norton & Harris,1975). In de tweede fase neemt de drogestof-accumulatie van de hawwanden af en de drogestof-accumulatie van de zaden bereikt een maximum. In de derde fase van de hawgroei neemt het gewicht van de hawwanden af. Deze afname gaat gepaard met een export van stikstof (zie H.5.5.2.) en mogelijk ook van reserve stoffen (zie H.2.1.2.) naar de zaden. De drogestofaccumulatie van de zaden neemt af en de zaden bereiken hun maximale uiteindelijke gewicht. Het verschil in verloop van drogestof-accumulatie van zaden/ha en individueel zaadgewicht in de derde fase is een gevolg van een afname van het aantal zaden per haw gedurende het experiment (Norton & Harris, 1975).

Bij zomerkoolzaad duren de 1e, 2e en 3e fase respectievelijk ca. 2 2/7 week (vanaf bloei), 1 1/7 en 3 3/7 week (Diepenbrock & Geisler,1979). Bij winterkoolzaad duren de 1e, 2e en 3e fase respectievelijk ongeveer 4 weken, 2 weken en 6 weken.

De duur van de ontwikkelingsfasen is hier gegeven in tijd. De tijdsduur is echter geen absoluut gegeven en hangt wat de zaden betreft en mogelijk ook wat de hawwanden betreft af van de omgevingstemperatuur (zie H.5.2.) en mogelijk ook van andere omgevingsfactoren. De gegeven tijdsduur van de ontwikkelingsfasen is niet meer dan een globale richtlijn.

De verschillende fasen van ontwikkeling hangen samen met verschuivingen in de samenstelling van het zaad (zie H.5.5).

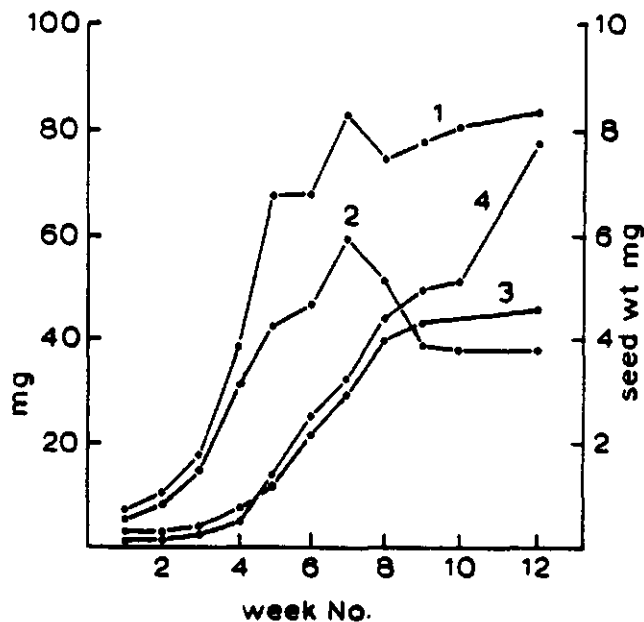


Fig.10 : Drogestofaccumulatie per haw (zaad + hawwand)(1), hawwand (2), zaden/haw (3) en individuele zaden (4) (Norton & Harris, 1975).

5.2. Ontwikkeling van zaden en omgevingstemperatuur

Mendham et al (1981-a) volgden de zaadgroei van winterkoolzaad (variëteit Victor) in verschillende experimenten in achtereenvolgende jaren met verschillende zaaitijden. Zij vonden een goede correlatie tussen de ontwikkelingssnelheid van de zaden (=reciproke van de lengte van de groeiperiode) en de gemiddelde maximale temperatuur per dag in de groeifase (zie fig. 11-a). Dit resultaat duidt op invloed van de omgevingstemperatuur op de ontwikkelingssnelheid van de zaden.

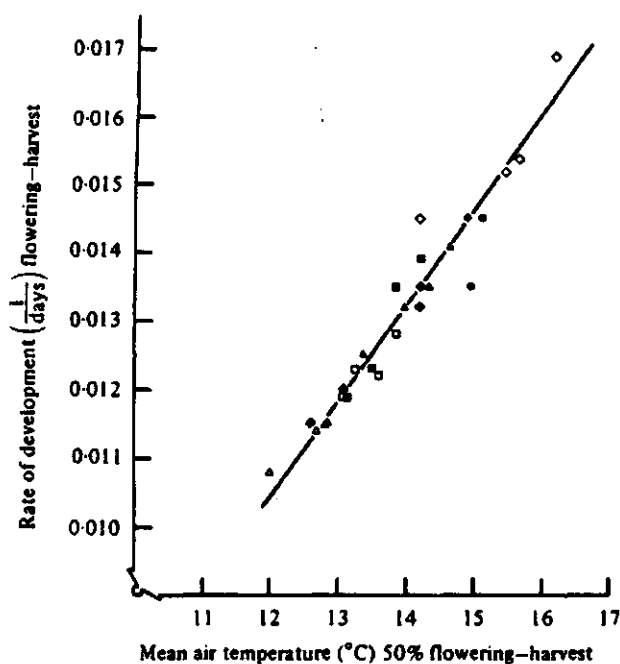


Fig.11 : De relatie tussen de gemiddelde maximale temperatuur in de zaadgroei-fase en de snelheid van zaadgroei (reciproke van de duur van zaadgroei). $y = 0.00172 X - 0.0128$, $r^2 = 0.96$. (naar Mendham et al, 1982)

● : 1969/70	□ : 1974/75
△ : 1971/72	◇ : 1975/76
▲ : 1972/73	◆ : 1976/77
□ : 1973/74	

5.3. Houw- en zaadzetting

5.3.1. Houwzetting

5.3.1.1. Potentieel aantal hauwen

Tayo & Morgan (1975) vonden bij zomerkoolzaad (variëteit Zollerngold), dat slechts 45 % van de geopende bloemen jonge hauwen vormen die niet aborteren. Ongeveer 75 % van de niet geaborteerde hauwen komt voort uit bloemknoppen, die zich in de eerste helft van de bloeiperiode openen (zie fig. 12 en H.1.2.).

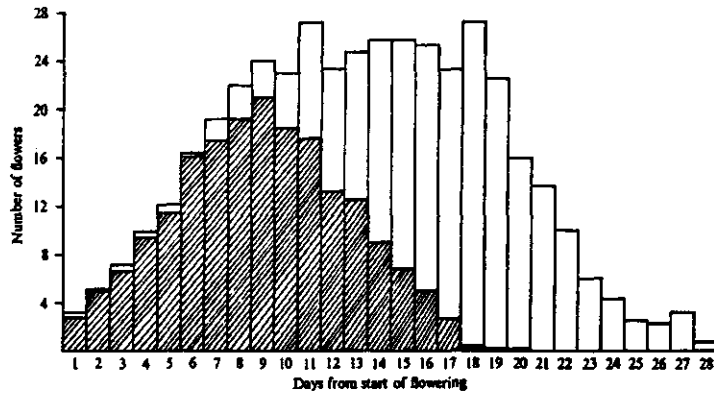


Fig.12 : Het totale aantal per dag geopende bloemen en het aantal hieruit voortgekomen volgroeide hauwen (donkere balken). De waarden zijn gemiddelden van zes planten (Tayo & Morgan, 1975).

Uit tellingen van aantallen geopende bloemen en hauwen per plant bij zomerkoolzaad (variëteit Zollerngold) in fytotrons in een vervolgstudie blijkt eveneens, dat het potentiële aantal hauwen (=geopende bloemen) aan de hoofdas groter is dan het uiteindelijke aantal hauwen met zaden (Tayo & Morgan, 1979).

Waarnemingen aan winterkoolzaad (variëteit Victor, Mendham et al, 1981-a) tonen, dat bij verschillende zaaidata (van 25 augustus tot 13 oktober) het potentiële aantal hauwen (=bloemen of kleine hauwen) veel groter is dan het uiteindelijke aantal hauwen met zaden (zie fig. 13). Het uiteindelijke aantal hauwen met zaden is minstens 50 % en maximaal 63 % van het potentiële aantal.

Op basis van bovenstaande kan verondersteld worden, dat het aantal bloemen niet beperkend is voor de hauwzetting.

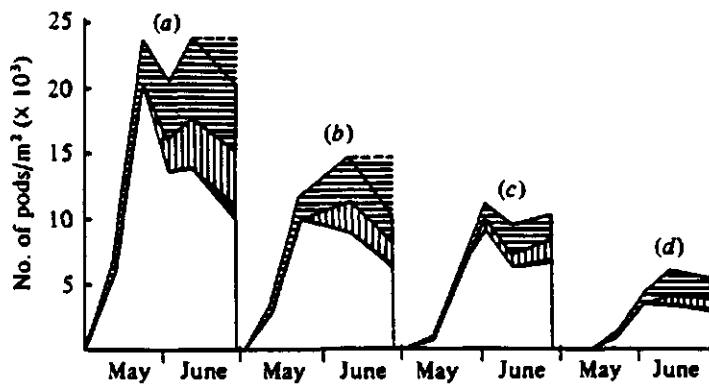


Fig. 13 : De ontwikkeling van aantallen hauwen/m² in winterkoolzaad gezaaid op: 25-8 (a), 13-9 (b), 24-9 (c) en 13-10 (d) in 1975.

- : Hauwen met zaden
 - ▨ : Geaborteerde bloemen of hauwen
 - ▧ : Lege hauwen
 - : Open gesprongen hauwen
- (Mendham et al, 1981-a)

5.3.1.2. Houwzetting en assimilatenvoorziening

Leterme (1983) geeft een relatie tussen het percentage van de bloemen dat een houw vormt en de hoeveelheid opgevangen straling door het blad per bloem in de periode van de bloei. Verondersteld wordt, dat de assimilatenvoorziening tijdens de bloei, en daarmee in de begingroei van de houwten bepalend is voor de houwzetting.

Tayo & Morgan (1979) vonden in een beschaduwingsexperiment van zomerkoolzaad (variëteit Zollerngold) in fytotrons, dat beschaduwing (50 %, door middel van lage lichtintensiteit in fytotron) rond begin van de bloei en een en twee weken daarna gedurende een week een reductie van het aantal houwten per plant tot gevolg had. Onafhankelijk van het moment van beschaduwing werd een reductie van het houwaantal aan de hoofdas waargenomen in de middelste en bovenste sectie (1e sectie: bloem of steeltje 1-12, 2e sectie: bloem of steeltje 13-24, 3e sectie: bloem of steeltje 25-38; zie fig. 14).

Verondersteld kan worden, dat de eerst ontwikkelde houwten een competitief voordeel hebben boven de later ontwikkelde houwten wanneer het assimilatenaanbod wordt beperkt. Niet duidelijk is of dit competitief voordeel een gevolg is van verschuiving in assimilatenverdeling volgens prioriteit naar de vroegst ontwikkelde houwten (zie ook H.3.1.) of, dat de later ontwikkelde houwten op een zeker moment in de ontwikkeling een bepaald minimum gewicht of minimum aantal zaden/houw niet hebben bereikt en vervolgens aborteren. In het laatste geval hoeft geen verschuiving volgens prioriteit in de assimilatenverdeling op te treden.

Verder blijkt ook uit deze resultaten, dat de assimilatenvoorziening in de fase van begingroei van de houwten bepalend is voor de houwzetting.

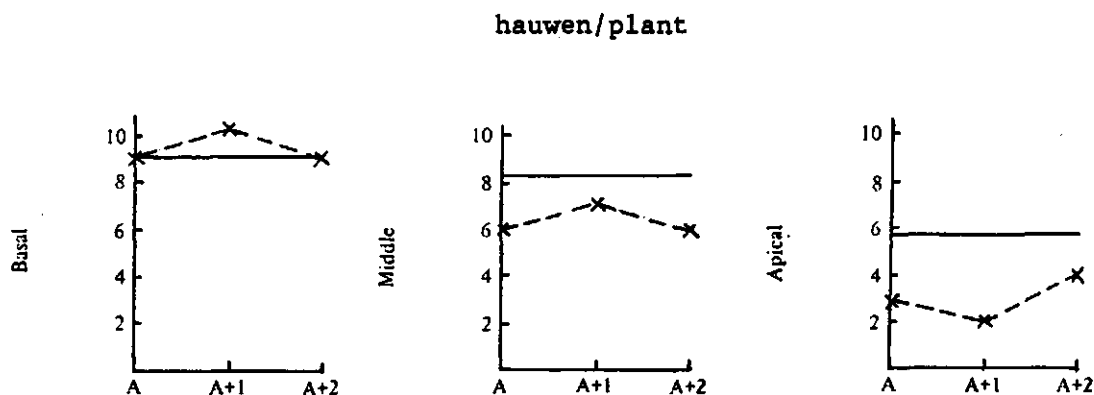


Fig.14 :De invloed van een week lage lichtintensiteit rond begin bloei (A), en een (A+1) en twee weken (A+2) daarna op het aantal houwten aan de laagste (1e-12e steeltje of houw), middelste (13e-24e) en hoogste (25e-38e) gedeelten van de hoofdas (naar Tayo & Morgan, 1979).

————— : controle
 --- x -- x : behandelingen

In een ander experiment met dezelfde variëteit zomerkoolzaad (Tayo & Morgan, 1979) werden de basale houwten weggehaald rond het begin van de bloei en een, twee en drie weken daarna. Het weghalen van de houwten rond begin van de bloei en twee weken daarna hadden tot gevolg, dat meer houwten zich

ontwikkelden op de hogere posities aan de hoofdas. Het weghalen drie weken na begin bloei had geen effect. Het weghalen een week na de bloei had een reductie van het aantal hauwen op hogere posities aan de hoofdas tot gevolg (nodes 56-75). Uit het laatste resultaat blijkt, dat ook andere factoren dan de assimilaten-voorziening een rol spelen bij de hauwzetting. Bij alle behandelingen werd de groei van de hauwen aan de hoofdas, hoger dan de onderste 15 hauwen beïnvloed door het weghalen van de onderste hauwen in de vorm van toename van het hauwgewicht, aantal zaden/hauw en gemiddeld zaadgewicht. De vroegst ontwikkelde hauwen vertoonden een hoger hauwandgewicht en zaadgewicht. De hauwen op de hoogste posities hebben alleen een hoger aantal zaden/hauw en een hoger hauwandgewicht (zie fig. 16, blz.34).

5.3.2. Zaadzetting

5.3.2.1. Periode van zaadzetting

Pechan en Morgan (1983) volgden o.a. de zaadzetting bij zomerkoolzaad met een niet-destructieve methode: "Soft X-radiation in vivo technique". Uit de metingen blijkt, dat het aantal zaden vanaf ca. 8 dagen na het begin bloei constant bleef. De eerste twee dagen trad een reductie op van een potentieel aantal zaden (ca. 29 per hauw) door het niet uitgroeien van een aantal zaadbeginsels (waarschijnlijk niet bevrucht). Van de zaden, die wel uitgroeiden, aborteerden een aantal voor de achtste dag vanaf begin bloei (zie fig. 15).

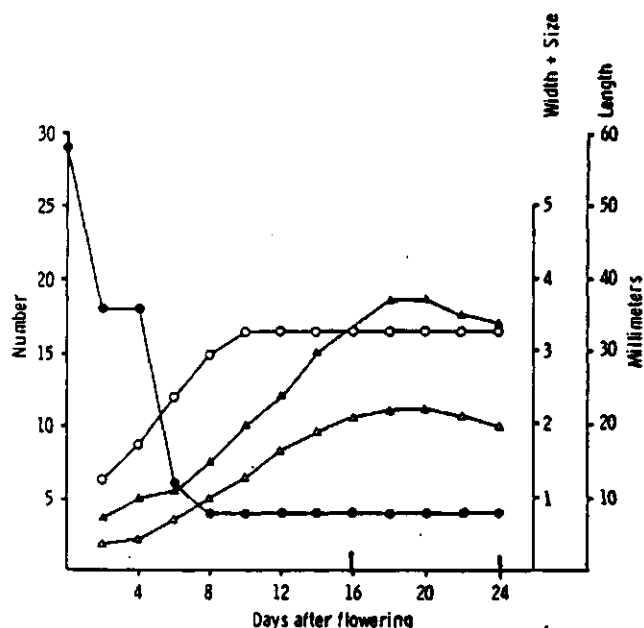


Fig. 15 : Veranderingen in hauwlengte (●-●), zaden/hauw (o-o), zaaddiameter (Δ-Δ), hauwbreedte (▲-▲), waargenomen bij zomerkoolzaad met een niet-destructieve methode: 'Soft X-radiation in vivo technique' (Pechan & Morgan, 1983)

Uit onderzoeksresultaten van Leterme (1983) blijkt, dat het ontbladeren van winterkoolzaad tot ca. 300 °C. dagen vanaf begin bloei invloed heeft op het aantal zaden per hauw. Ook resultaten van Mendham et al (1981-a) tonen, dat een reductie van het aantal zaden per hauw vooral in de beginfase van de hauwgroei plaatsvindt, en voor dat de zaadvulling op gang komt.

5.3.2.2. Zaadzetting en assimilatenvoorziening

Leterme (1983) vond een relatie tussen het aantal zaden/hauw en de opgevangen straling door het blad gedeeld door het aantal graaddagen gedurende drie dagen vanaf het begin van de bloei (1e dag= dag waarop de bloei begon). Deze relatie duidt op een relatie tussen de assimilatenvoorziening in de fase van begingroei van de hauwen en het uiteindelijke aantal zaden/hauw.

Tayo en Morgan (1979) onderzochten in een fytotronexperiment bij zomerkoolzaad (variëteit Zollerngold) de invloed van plantbeschaduwing, bladafdekking, weghalen van het blad en het weghalen van de hauwen rond begin bloei en daarna op de bloem-, hauw- en zaadopbrengst (zowel in aantallen als in gewichten). Hun conclusie is, dat elke behandeling welke resulteert in een beperking of vermeerdering van de assimilatenvoorziening invloed heeft op de bloem-, hauw- en zaadopbrengst. Het effect hangt onder andere af van de duur van de ingreep en van het moment van toepassing van de ingreep met betrekking tot de ontwikkeling van het koolzaad.

Opvallend is, dat wanneer bloemknoppen of bloemen die net geopend zijn stress ondervinden van een week schaduw, deze knoppen minder zaden per hauw vormen. Vindt de beschaduwing van een week later plaats, dan worden evenals bij de eerste behandeling minder hauwen per plant gevormd. Nu echter worden meer zaden per hauw gevormd. De reductie van het aantal hauwen per plant wordt gecompenseerd door meer zaden per hauw. Mogelijk is dit een gevolg van een toegenomen assimilaten voorziening voor een beperkter aantal hauwen. Bij de eerste behandeling is mogelijk het potentiële aantal zaadbeginsels beperkt, zodat de plant vervolgens niet meer in staat is het beperktere aantal hauwen per plant te compenseren met meer zaden per hauw. Wanneer de stress-situatie langer dan een week duurt (bij bladweghalen of bladafdekking) vindt zowel een reductie van het aantal hauwen per plant als een reductie van het aantal zaden/hauw plaats. De plant is nu niet in staat de reductie van het aantal hauwen per plant te compenseren met meer zaden per hauw.

Bij het weghalen van bloemen of hauwen (de eerste 15) aan de hoofdas valt op, dat vooral het aantal zaden in de meest apicaal gelegen hauwen toeneemt ten opzichte van de controle planten (zie fig. 16). Bij de hauwen die al verder in ontwikkeling zijn, neemt het aantal zaden/hauw minder toe.

Twee Japanse onderzoekers (Shinobu & Atsuhiko, 1987, abstract) onderzochten de invloed van hauwverwijdering, van bladverwijdering, beschaduwing en van de toediening van CO₂-vrije lucht aan koolzaadplanten (*Brassica napus*, cv. Norin No. 16) in de periode van zaadzetting op de vorming van aantal zaden per hauw. Zij vonden bij beschaduwing en toediening van CO₂-vrije lucht weinig effect op het aantal zaden per hauw, ondanks een sterke afname van de totale drogestof produktie per hauw. Bij verwijdering van hauwen werd een sterke toename in drogestof produktie per hauw gevonden terwijl het aantal zaden per hauw nauwelijks veranderde. Bij verwijdering van de bladeren werd een sterke reductie van het aantal zaden per hauw waargenomen, terwijl de drogestof produktie per hauw weinig veranderde ten opzichte van de controle. Zij concluderen, dat de zaadzetting meer gereguleerd wordt

door een onbekende stof in de bladeren dan door de assimilatenvoorziening. Het toedienen van indol-azijnzuur (IAA) op de middennerf van de bladeren verhoogde het aantal zaden per hauw.

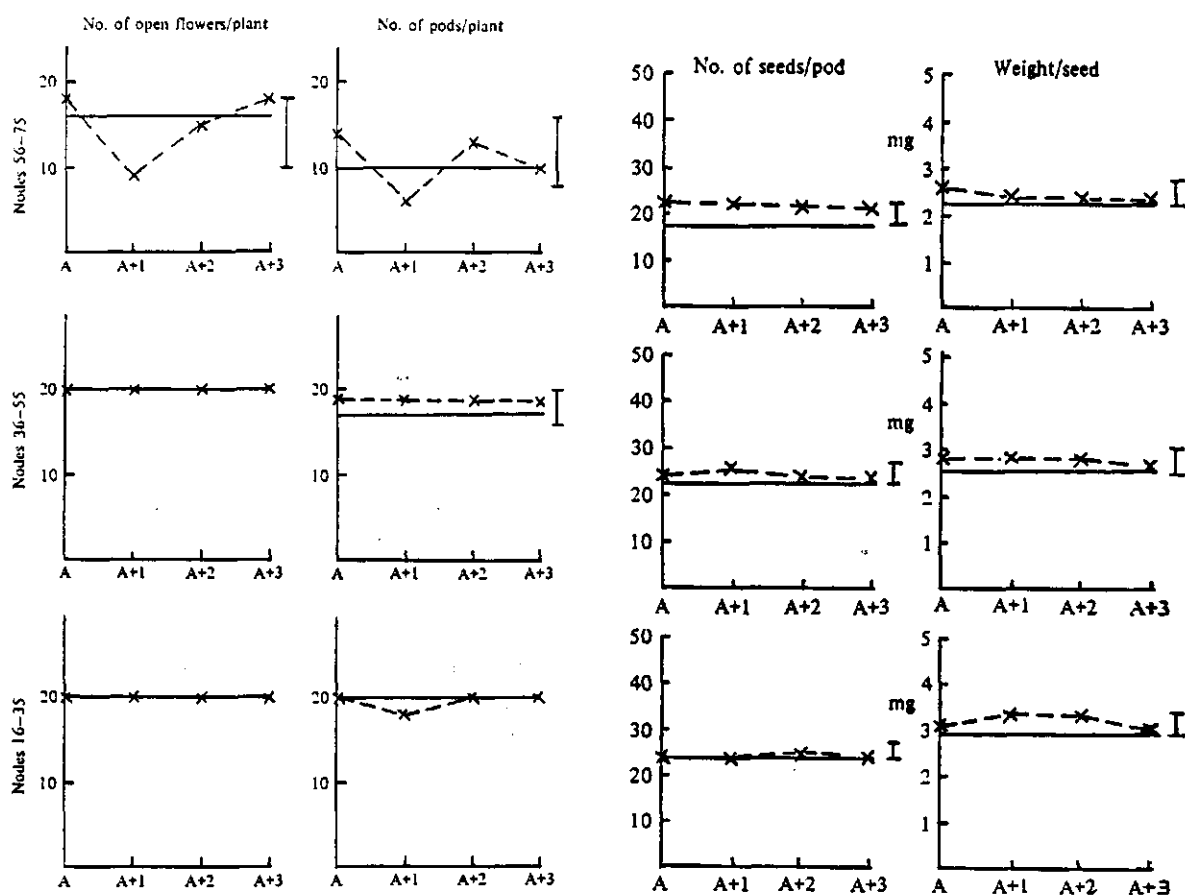


Fig. 16 : De invloed van het weghalen van de 15 laagste hauwen aan de hoofdas van zomerkoolzaad (variëteit Zollerngold) rond begin bloei (A), een week (A+1), twee weken (A+2) en drie weken (A+3) daarna op het aantal geopende bloemen, hauwen, zaden per hauw en zaadgewicht aan de verschillende gedeelten van de hoofdas. (Tayo & Morgan, 1979)

5.4. Drogestof-accumulatie van hauwen en zaden

5.4.1. Drogestof-accumulatie en ontwikkeling

Diepenbrock & Geisler (1979) onderzochten de drogestof-accumulatie van hauwwanden en zaden bij zomerkoolzaad (variëteit Erglu, kasproef). Zij volgden daarbij de drogestof-accumulatie van de hauwen aan verschillende vertakkingen. Door kunstmatige bestuiving begon de hauwontwikkeling aan de verschillende vertakkingen op ongeveer hetzelfde moment in de tijd. In de figuren 17-a en -b zijn respectievelijk de drogestof-accumulatie van de hauwwanden en van de zaden per hauw weergegeven. De verschillende fasen van drogestof-accumulatie, zoals beschreven in H.5.1. lopen parallel voor

de hauwen aan de verschillende vertakkingen. Geconcludeerd wordt, dat vanaf ca. 16 dagen vanaf begin bloei verschillen naar voren komen in de snelheid van drogestof-accumulatie van de hauwwanden aan de verschillende vertakkingen. Wat betreft de drogestof-accumulatie van de zaden per hauw (zie fig. 17-c) valt op, dat in de eerste fase (tot ca. 2 2/7 week na begin bloei) de snelheid van drogestof-accumulatie van de zaden/hauw aan de hoofdstengel achter blijft bij de snelheid van de zaden aan de andere vertakkingen. Daarentegen blijft de snelheid van de drogestof-accumulatie van de zaden aan de hoofdas in de tweede en derde fase langer op een maximaal nivo. Gesuggereerd wordt, dat bij zaden van de hoofdstengel de vorming van opslagcellen langer doorgaat dan bij de zijstengels. Dit heeft tot gevolg, dat deze zaden langer een maximale drogestof-accumulatiesnelheid kunnen volhouden en uiteindelijk een hoger gewicht bereiken. Verschillen in duizendkorrel-gewicht bij zaden aan verschillende vertakkingen (Brune et al, 1987, zie H.6.2.1.) zijn mogelijk (mede ?) een gevolg van verschillen in groeisnelheid in de verschillende fasen van drogestof-accumulatie.

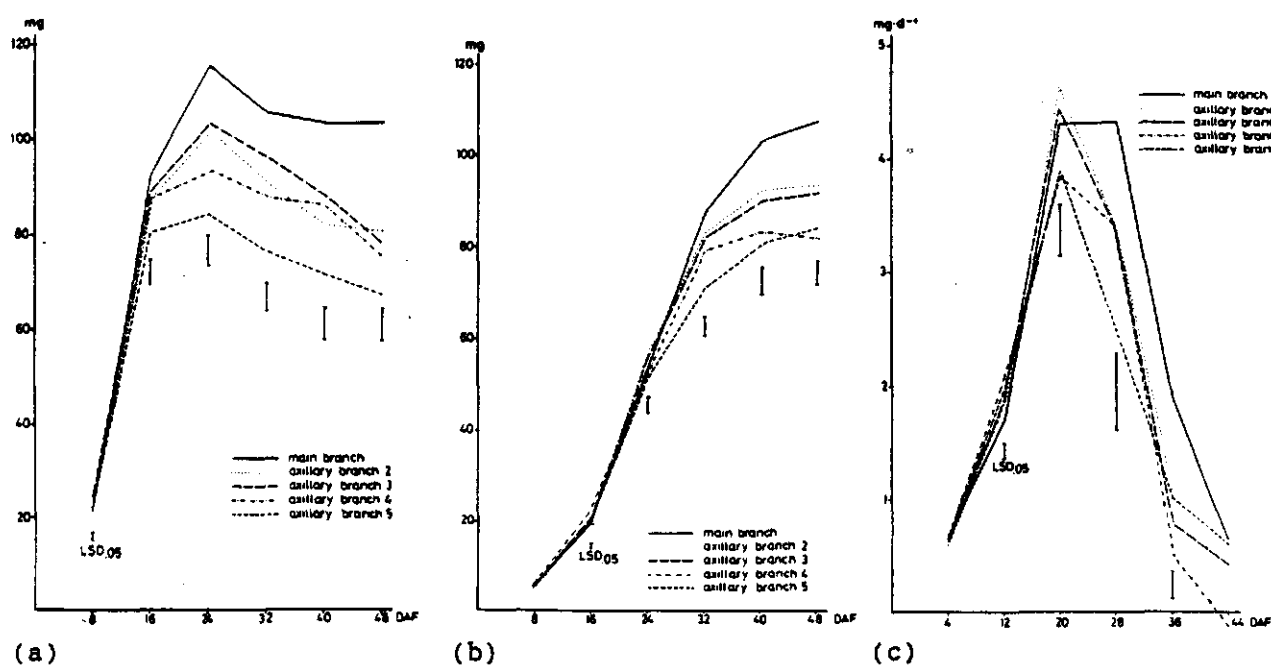


Fig.17-a : Drogestofaccumulatie (mg) van hauwwanden van hauwen aan verschillende vertakkingen.
 -b : Drogestofaccumulatie (mg) van zaden per hauw aan verschillende vertakkingen.
 -c : Snelheid van drogestofaccumulatie (mg/dag) in zaden per hauw aan verschillende vertakkingen.
 (Diepenbrock & Geisler, 1979)

5.4.2. Aantal zaden per hauw en uiteindelijk hauwgewicht

Pechan & Morgan (1983) toonden bij zomerkoolzaad aan, dat de hauwlengte en hauwdiameter bepaald wordt door het aantal zaden per hauw. De lengtegroei en breedtegroei van de hauwen vindt voornamelijk plaats waar de zaden in de hauw zich bevinden.

Leterme (1983) vond bij winterkoolzaad, dat het eindgewicht van hauwen onder andere bepaald wordt door het aantal zaden per hauw. Deze hauwen zijn al in de begingroei groter in omvang en daardoor instaat tot meer assimilatie en produktie van drogestof. De duur van de groei van zowel de kleine als de grote hauwen (met resp. gemiddeld 9,3 en 19,8 zaden per hauw) was ca. 600 °C.dagen. In deze periode vingen de grote hauwen meer dan 30 kcal straling op, terwijl de kleine hauwen minder dan 20 kcal straling opvingen.

5.4.3. Assimilatenvoorziening van de zaden

Nitsch (1976) voerde een experiment uit met verschillende zomerkoolzaadvariëteiten, waarbij op verschillende momenten in de ontwikkeling van de hauwen (vanaf 2 tot 7 weken na de bestuiving (WNB)) de hauwen voor licht werden afgedekt of op een voedingsoplossing werden geplaatst. Het eindgewicht (na 8 WNB) van de zaden in de hauwen werd gemeten op het moment van de ingreep en na 8 WNB. Opgemerkt dient te worden, dat de assimilaten voor de groei van de zaden bij de hauwen geplaatst op een voedingsoplossing, ofwel direct via fotosynthese beschikbaar komen of via opslag van assimilaten in de hauwwanden (zie H.2.1.2.). Bij de afgedekte hauwen aan de moederplant vindt assimilatenvoorziening plaats direct door fotosynthese van blad en stengel en mogelijk ook door beschikbaar komen van reservestoffen van de hauwwanden en mogelijk andere plantorganen (zie H.2.1.2.).

Uit de resultaten blijkt, dat zowel bij afdekking van de hauwen als bij plaatsing van de hauwen op een voedingsoplossing vanaf 2 WNB de zaden in de hauwen slechts ca. 42 % van het gewicht bereiken van de zaden in de controle hauwen (zie tabel 4). Tot en met 5 WNB zijn de op voedingsoplossing geplaatste hauwen in beperkte mate in staat door zelfvoorziening de zaadgroei van de controle te volgen (zie tabel 4, met zelfvoorziening wordt bedoeld de relatieve gewichtstoename van de behandelde zaden ten opzichte van de zaden in de controle hauwen vanaf het moment van ingreep). Vanaf 6 WNB wordt een zaadgroei door zelfvoorziening bereikt van 50 % en 82 % ten opzichte van de controle. Het toegenomen percentage zelfvoorziening voor de zaadgroei in latere ontwikkelingsfasen is wellicht een gevolg van het beschikbaar komen van reserve stoffen in de hauwwand, die mogelijk voor het plaatsen van de hauwen op de voedingsoplossing gevormd zijn.

Bij de in de begingroei (tot 5 WNB) afgedekte hauwen is te zien, dat de zaadgroei vanaf het moment van de ingreep slechts voor maximaal 38 % (ten opzichte van de zaadgroei in de controle hauwen) door assimilatenvoorziening via de moederplant tot stand komt. Vanaf 5 WNB wordt dit percentage hoger (max. 100 %, zie tabel 4).

Het is mogelijk, dat in de beginfase van hauwgroei zowel de assimilatenvoorziening via de moederplant als via de hauwwand van belang is voor vorming van een reserve in de hauwwanden, die in een latere fase ten goede komt aan de zaadgroei.

Helaas is de drogestof-accumulatie van zowel de zaden als de hauwwanden niet in de tijd gevolgd. Daarmee zou meer informatie beschikbaar gekomen zijn over de mate van zelfvoorziening en reservestofvorming.

Tabel 4 : De gewichtstoename (A) van zaden vanaf het moment van afdekken van de hawen of plaatsing van de hawen op een voedingsoplossing (in percentages van de gewichtstoename van onbehandelde zaden vanaf het moment van ingreep), en het eindgewicht (B, in percentage van de controle) in de verschillende behandelingen. (op basis van experimentele gegevens van Nitsch, 1976).

WNB	afgedekte hawen		hawen op voedingsoplossing	
	A	B	A	B
2	38 %	42 %	36 %	42 %
3	33 %	46 %	39 %	50 %
4	27 %	57 %	55 %	62 %
5	66 %	87 %	33 %	72 %
6	100 %	100 %	50 %	85 %
7	90 %	98 %	82 %	96 %

5.5. Samenstelling van de zaden en hawwanden

5.5.1. Eiwit, lipiden, zetmeel en wateroplosbare stoffen

In de loop van de ontwikkeling van de hawen verandert zowel de samenstelling van de hawwanden als van de zaden (Norton & Harris, 1975; Diepenbrock & Geisler, 1979). In de eerste fase van hawgroei (ca. 4 weken, zie H. 5.1.) bestaan de hawwanden van winterkoolzaad, wat betreft drogestof voornamelijk uit wateroplosbare stoffen (30-40 %) en eiwit (15-20 %) (zie fig. 18). Vanaf het begin van de eerste groeifase daalt het gehalte aan eiwit, zetmeel en lipiden, terwijl het gehalte aan wateroplosbare stoffen stijgt tot de 5e week van de groei en pas daarna daalt (variëteit Panter, Norton & Harris, 1975).

De verandering van de samenstelling van de zaden is in drie fasen te verdelen. In de eerste fase (ca. 4 weken) bestaan de zaden voor 80 % uit wateroplosbare stoffen en zetmeel en voor hoogstens 15 % uit lipiden en eiwit. In de tweede fase (week 5 en 6) neemt het gehalte aan lipiden zeer sterk toe en in mindere mate het gehalte eiwit, terwijl de gehalten aan wateroplosbare stoffen en zetmeel afnemen (zie fig. 18).

In de derde fase worden de maximale gehalten aan lipiden (ca. 40-45 %) en eiwit ($\pm 10\%$) bereikt in week 9. Het zetmeel-gehalte is tot een zeer lage waarde gedaald ($< 2\%$), terwijl het gehalte aan wateroplosbare stoffen vanaf de 7e week een vrij constant nivo heeft (= ca. 15 %).

De veranderingen in de samenstelling van de hawwanden en zaden geven een indicatie van de metabolische processen, die een rol spelen in de verschillende fasen van de hawgroei. Opvallend is de inverse relatie tussen het verdwijnen van wateroplosbare stoffen in de hawwand en de zaden en de toename van lipiden en eiwit in het zaad.

Een nadere analyse van de wateroplosbare stoffen toont dat de gehalten aan de suikers glucose, fructose en sucrose opvallende veranderingen vertonen (zie fig. 19). De afname van de gehalten van vooral glucose en fructose in de hawwand en de zaden vanaf ca. de 3e - 4e week valt samen met de tweede groeifase van de hawen en duidt op een mogelijk gebruik van deze suikers voor olie- en eiwitaccumulatie (Norton & Harris, 1975).

Uit metingen aan zomerkoolzaad blijkt, dat evenals bij winterkoolzaad vanaf de tweede groeifase van de zaden het olie-gehalte sterk toeneemt, daarentegen daalt het eiwitgehalte iets en heeft verder een constant nivo (ca. 25

7, zie fig. 20; Diepenbrock & Geisler, 1979). Bij de metingen werden de zaden aan verschillende vertakkingen gescheiden.

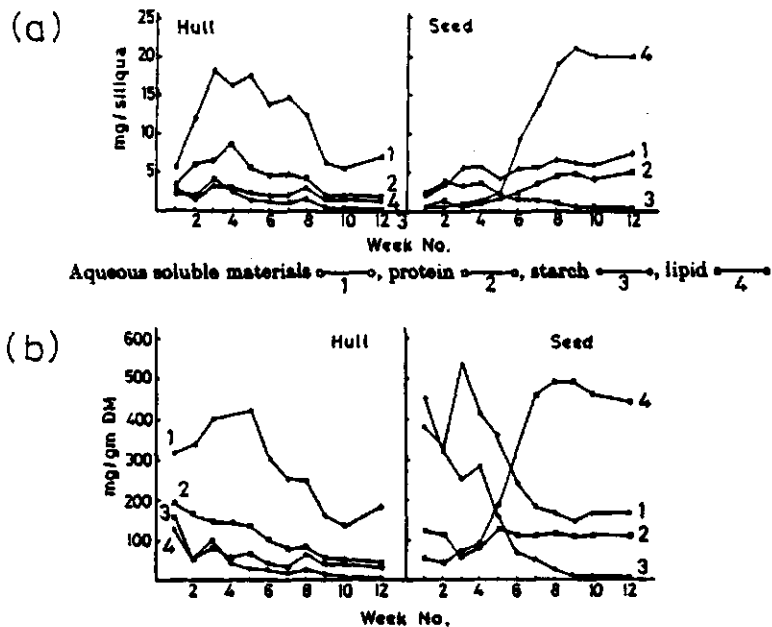


Fig.18-a: De samenstelling van de drogestof (in mg/hauw) van de hauwwanden en zaden van winterkoolzaad (variëteit Panter) in de loop van de ontwikkeling.

-b: Het gehalte (in mg/gm drogestof) van het opslagmateriaal in de hauwwanden en zaden in de loop van de ontwikkeling. (Norton & Harris, 1979).

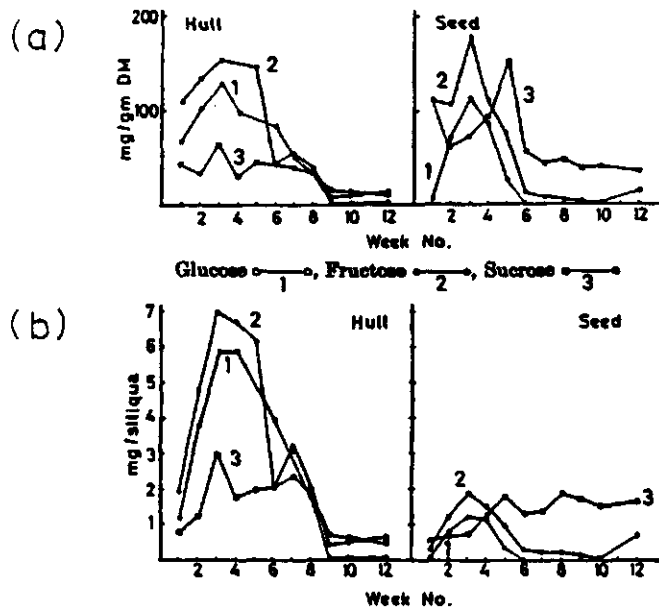


Fig. 19-a: De suikersamenstelling (mg/gm drogestof) van de wateroplosbare fractie in de hauwwanden en zaden bij winterkoolzaad in de loop van de ontwikkeling.

-b: De hoeveelheid suikers in de hauwwanden en zaden (in mg/hauw) bij winterkoolzaad in de loop van de ontwikkeling. (Norton & Harris, 1979).

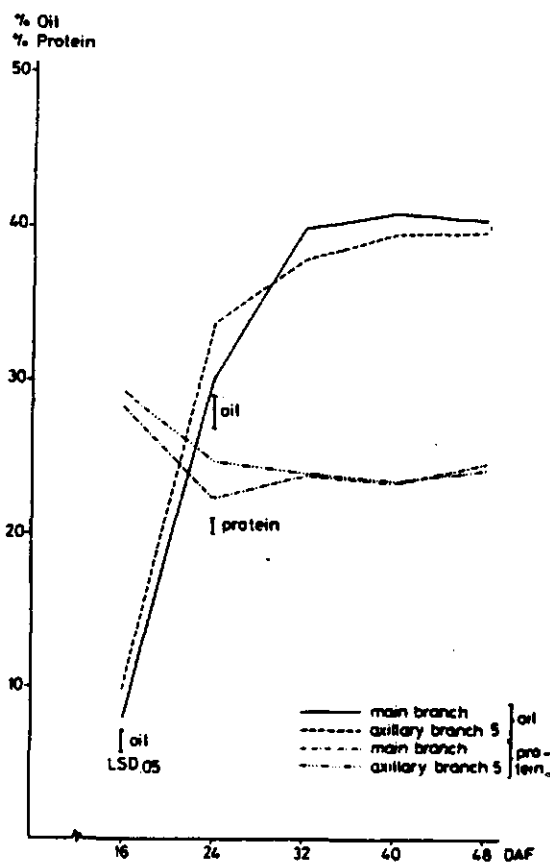


Fig.20: Veranderingen in eiwit- en olie-gehalte (%) van de zaden van zomerkoolzaad groeiend aan verschillende vertakkingen (variëteit Erglu; Diepenbrock & Geisler, 1979).

5.5.2. Stikstof

Kullmann & Geisler (1986) onderzochten de translocatie van stikstof met behulp van N^{15} ($15NH_4$ en $15NO_3$) toegediend vlak voor het begin van de stengelstrekking. Vanaf begin van de bloei werden de hoeveelheden N^{15} van blad, hawen en zaden bepaald. De resultaten tonen (fig. 21), dat in het begin van de bloei en na het bereiken van het maximale drogestof-gewicht van de oudste bladeren het stikstof-gehalte afneemt. Het drogestof-gewicht van de jonge bladeren neemt nog toe tot ca. 12 dagen na begin van de bloei. Deze toename correspondeert met een toename van N^{15} , waarna een daling inzet. Het N^{15} -gehalte van de hawen neemt van 12 tot 36 dagen na begin van de bloei toe, waarna een daling volgt, die ten goede lijkt te komen aan het stikstof-gehalte van de zaden. Alleen het stikstof-gehalte van de zaden toont een blijvende toename van 12 tot 60 dagen na de bloei.

In een aanvullende studie (Kullman & Geisler, 1987) wordt aangetoond, dat in het begin van de bloei de benodigde stikstof voor de vorming van zijassen, hawen en zaden voornamelijk door de onderste oudere bladeren (beneden de hoogste vijf bladeren aan de hoofdas) worden geleverd. Wortel en zijassen spelen een ondergeschikte rol bij de stikstof-voorziening. De getransloceerde stikstof komt in eerste instantie toe aan de jonge stengeldelen en de hawuwanden. Pas in een latere fase worden de hawuwanden ook een N-bron voor de zaden. Bij afgerijpte planten bevatten de hawen slechts 11,8 % en de zaden 52 % van de totale hoeveelheid stikstof in de plant.

Diepenbrock & Geisler (1985) onderzochten het stikstofgehalte van de hauwen (hauwwanden en zaden) en zaden aan de verschillende vertakkingen bij (winter ?)koolzaad. In tabel 5 is het verloop van de percentages van het stikstofgehalte van de zaden ten opzichte van het gehalte in de gehele hauw weergegeven. Bij alle vertakkingen neemt het N-gehalte van de zaden toe. Rond de 8e dag vanaf bestuiving is ongeveer 19 % van het stikstof-gehalte van de hauwen in de zaden terug te vinden. De 48e dag na bestuiving is dit percentage toegenomen tot ongeveer 85 %.

Opvallend is, dat de percentages stikstof van de zaden van vertakkingen van hogere orde hoger is dan van de hoofdas. Gesuggereerd wordt, dat de zaden en hauwwanden aan de hoofdas meer stikstof ontvangen van de vegetatieve delen van de plant dan de hauwen aan de zijassen. De zaden aan de hoogste zijassen zijn genoodzaakt meer stikstof aan de hauwwanden te onttrekken om te kunnen voldoen aan de N-behoefte voor de zaadgroei.

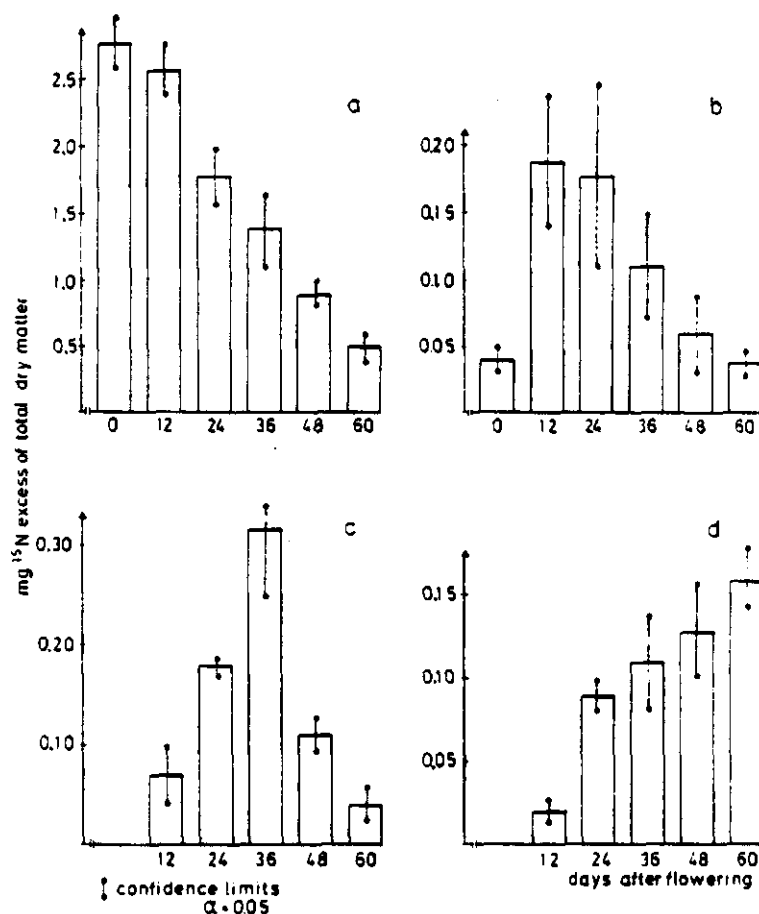


Fig.21: Veranderingen in N^{15} -gehalte (mg N^{15} /totale hoeveelheid drogestof) vanaf het begin van de bloei (dagen na begin bloei) in: (a) oude bladeren (b) jonge bladeren, (c) hauwwanden, (d) zaden, aan de hoofdas (Kullman & Geisler, 1986).

Tabel 5: Het gehalte (in %) van stikstof in de zaden ten opzichte van het stikstof-gehalte in de gehele houw (houwwand + zaden) in afhankelijkheid van de positie aan de plant (naar Diepenbrock, 1977, uit: Diepenbrock & Geisler, 1985).

Triebposition	% Samenstückstoffmasse					
	Tage nach Bestäubung					
	8	16	24	32	40	48
Haupttrieb	19,3	26,9	45,9	68,6	77,2	82,4
2. Seitentrieb	20,1	28,6	53,3	73,5	81,8	87,1
3. Seitentrieb	16,0	31,2	51,7	73,5	80,7	85,6
4. Seitentrieb	19,0	31,2	53,9	74,3	85,9	86,6
5. Seitentrieb	19,6	33,8	57,5	76,0	85,6	89,0
GD ₀₅	-	2,1	2,7	2,7	2,9	3,2

6. OPBRENGSTBEPALENDE FACTOREN

6.1. Opbrengst bepalende componenten

Groei- en ontwikkeling van het koolzaadgewas leiden uiteindelijk tot een opbrengst van zaden per oppervlakte-eenheid.

Deze opbrengst wordt bepaald door de volgende componenten:

- aantal planten per oppervlakte eenheid.
- aantal hauwen per plant.
- aantal zaden per hauw.
- zaadgewicht

Het meest bepalend voor de variatie in uiteindelijke opbrengst zijn het aantal hauwen per m² (= planten/m² * hauwen/plant) en het gemiddelde aantal zaden per hauw (Sierts et al, 1987; Allen & Morgan, 1975; Scarisbrick et al, 1982; Geisler & Diepenbrock, 1985; Grosse et al, 1987).

6.2. Variatie in opbrengst en kwaliteit binnen planten

6.2.1. Variatie in opbrengst

Bij bestudering van de opbrengstopbouw van het koolzaadgewas is het van belang aandacht te schenken aan de variatie in opbrengstcomponenten binnen de individuele planten. De verschillende ontwikkelingsfasen van de zijtakken, hauwen en zaden en de locatie aan de plant veroorzaken een variatie in o.a. zaadgewicht, zaadaantal per hauw en aantal hauwen per zijtak.

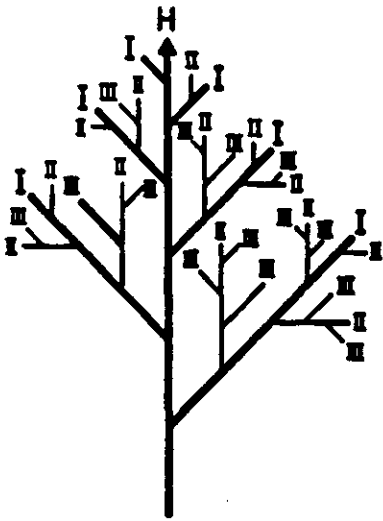
Brune et al (1987) onderzochten de variatie in opbrengstcomponenten bij verschillende winterkoolzaadvariëteiten (enkelnul- en dubbelnul-variëteiten). Daarbij onderscheidden zij bij planten met verschillende mate van vertakking, drie verschillende vertakkingsgroepen (zie fig.22-a) waarbinnen ze onder andere opbrengstvariatie en duizendkorrelgewicht meetten.

Uit de resultaten blijkt, dat de totale zaadopbrengst per plant toeneemt met het aantal vertakkingen (zie fig.22-b). De opbrengst wordt hierbij voornamelijk bepaald door de hoofdas en de eerste vertakkingen. De hauwen aan deze takken zijn het verst in ontwikkeling, en hebben als gevolg daarvan een sterkere sinkcapaciteit en daarmee een competitatief voordeel boven de andere vertakkingen (Addo-Quaye et al, 1985; Scariasbrick & Addo-Quaye, 1985). Een gevolg hiervan is, dat het aantal zaden per hauw aan deze takken wat groter is dan aan de overige vertakkingen (zie tabel 6; Grosse et al, 1987). Het duizendkorrelgewicht van de zaden aan de tweede en derde vertakkingen hebben dan ook een lager gemiddeld duizendkorrelgewicht dan de zaden aan de hoofdas en de eerste vertakkingen. Naast een verschil in ontwikkelingsstadium speelt mogelijk ook een rol, dat de zaden in de hauwen aan de hoofdas een hoger eindgewicht kunnen bereiken dan zaden in hauwen aan hogere vertakkingsorden (zie H. 5.4.1.).

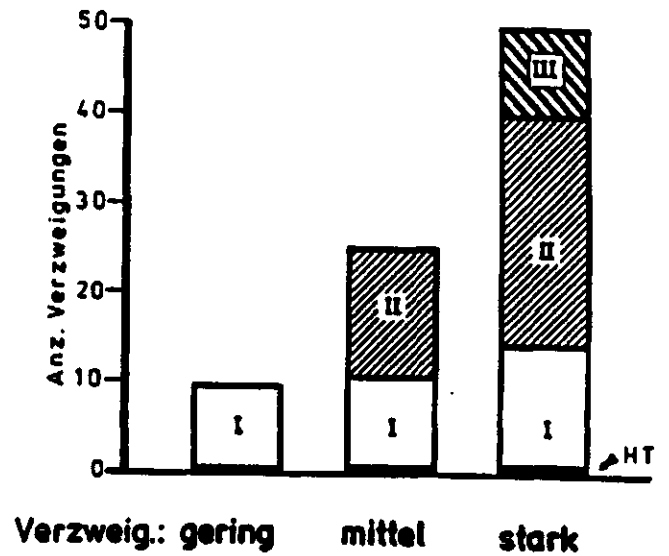
Verder is te zien (zie fig.22-c) dat het gewicht van de zaden aan de hogere vertakkingsorden meer wordt beïnvloed door de vertakkingsgraad van de plant dan door de positie aan de verschillende vertakkingen.

De opbrengsten van de tweede en derde vertakkingen zijn minder zeker dan die van de hoofdas en eerste vertakkingen, zo blijkt uit de waarden van de variatiecoëfficiënten (= standaarddeviatie/gemiddelde; zie tabel 7).

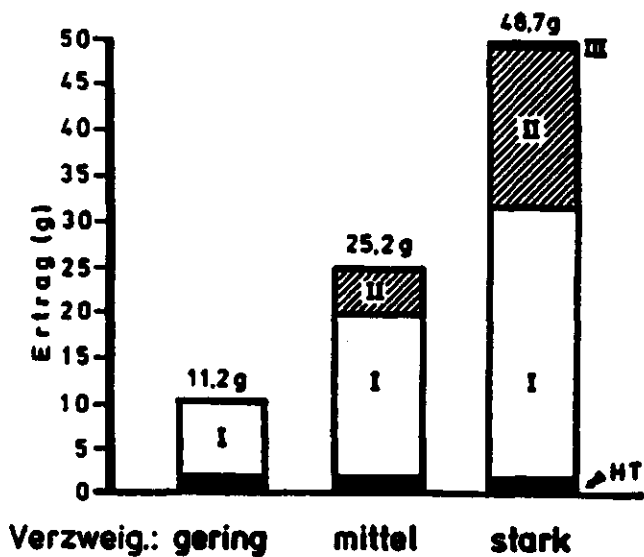
(a)



(b)



(c)



(d)

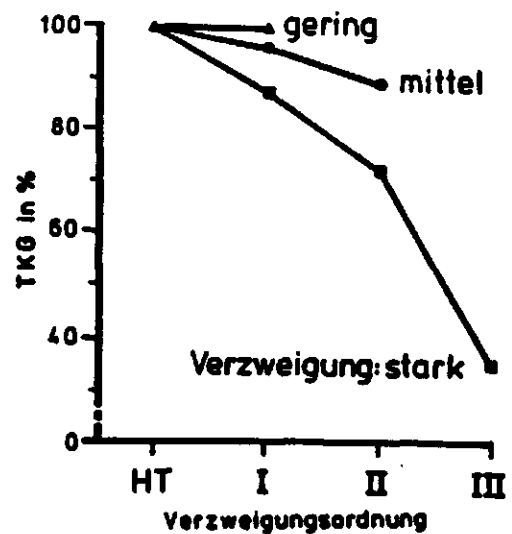


Fig.22-a : Schematische voorstelling van de vertakkingen van de koolzaadplant.

-b : Aantal vertakkingen bij sterk, middelmatig en weinig vertakte planten.

-c : Zaadopbrengst bij sterk, middelmatig en weinig vertakte planten.

-d : Duizendkorrelgewicht (TKG) bij sterk, middelmatig en weinig vertakte planten (Brune et al, 1987).

Tabel 6: Invloed van de plantdichtheid en positie aan de plant op het aantal zaden per hauw (naar Geisler, 1984, uit Geisler & Diepenbrock, 1979).

Bestandesdichte	Haupttrieb	Seitentriebe	
		1. Ordn.	2. Ordn.
Einzelpflanze (o. Konkurrenz)	28	26	24
9 Pfl./m ²	19	16	12
18 Pfl./m ²	18	16	10
50 Pfl./m ²	18	12	3
80 Pfl./m ²	15	13	-
100 Pfl./m ²	12	12	-
180 Pfl./m ²	15	10	-

Tabel 7: Variatiecoëfficiënt (cv%) van de opbrengst bij sterk, middelmatig en weinig vertakte planten (Brune et al, 1987).

Verzweigung	HT cv%	NTI cv%	NTII cv%	NTIII cv%
gering	55,3	64,2		
mittel	62,0	66,5	137,3	
stark	50,4	32,7	76,0	144,0

6.2.2. Variatie in kwaliteit

Brune et al (1987) onderzochten naast de variatie in opbrengstcomponenten per plant ook de variatie in kwaliteit van de opbrengst per plant. Het vetgehalte vertoont eenzelfde patroon als het duizendkorrelgewicht. Het vetgehalte van de zaden binnen een bepaalde vertakkingsgroep neemt af met toename van de vertakking van de gehele plant. Dit geldt met name voor de tweede en derde vertakkingsgroep. Bovendien hebben de zaden binnen hogere vertakkingsorden (vnl. > 1) een lager vetgehalte. Het eiwitgehalte neemt toe met toename van de vertakkingsorde (zie fig.23).

Op basis van de onderzoeksresultaten werd geen relatie gevonden tussen het glucosinulaat-gehalte en de vertakkingsorde (Brune et al, 1987).

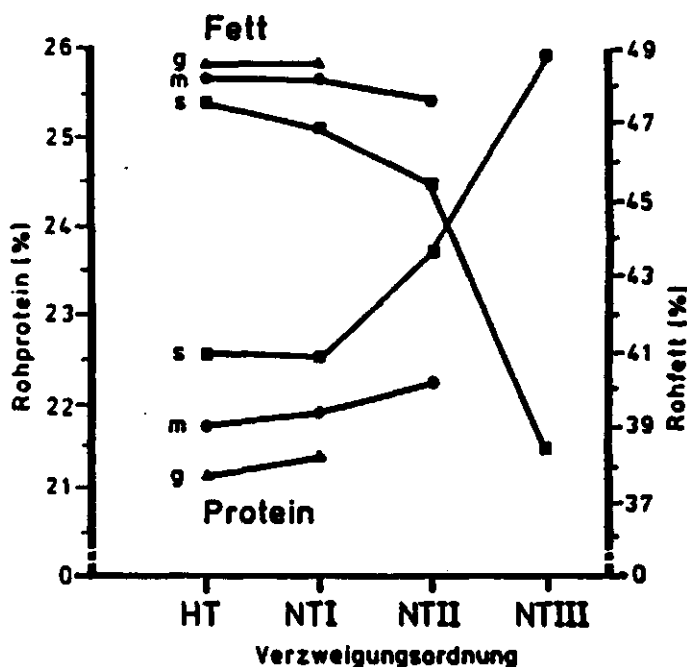


Fig. 23 : Vet- en eiwitgehalte bij sterk, middelmatig en weinig vertakte planten (Brune et al, 1987).

6.3. Opbrengst en teeltkundige maatregelen

6.3.1. Plantdichtheid

6.3.1.1. Vertakkingen

Voor de eindopbrengst is het aantal hauwdragende vertakkingen van belang. Uit onderzoeksresultaten van Geisler & Henning (1981-a) blijkt, dat het totale aantal hauwdragende zijtakken per plant (zie tabel 8) af neemt met toename van de standdichtheid. Onder hauwdragende vertakkingen wordt verstaan vertakkingen met minstens een hauw met minstens twee zaden per hauw. In andere experimenten met winterkoolzaad en zomerkoolzaad werd eveneens een afname van aantal vertakkingen per plant waargenomen bij toename van de plantdichtheid (Mcgregor, 1987; De Boer & Langenhuysen, 1985).

Tabel 8: Totaal aantal hauwdragende vertakkingen per plant bij verschillende dichtheden (Geisler & Henning, 1981-a).

Triebtyp	Bestandsdichte (Pfl./m ²)		
	9	18	50
Haupttrieb	1	1	1
Nebentriebe			
1. Ordnung	10.5	8.6	6.2
2. Ordn. 1-3	2.9	2.3	0.8
2. Ordn. 4- ff	16.3	6.4	0.8
Summe	30.7	18.3	8.8

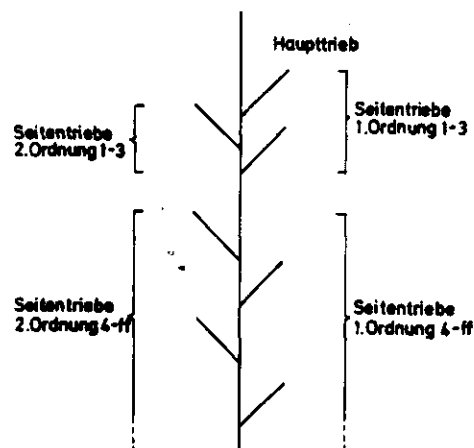


Fig.24: Schematische voorstelling van de vertakkingen bij winterkoolzaad (Geisler & Henning, 1981-b).

6.3.1.2. Aantal hauwen

Uit de onderzoeksresultaten van Geisler en Henning (1981-b) blijkt, dat het aantal hauwen (met ≥ 2 zaden/hauw) aan de hoofdas nauwelijks door de standdichtheid wordt beïnvloed (zie tabel 9). Met toenemende vertakkingsorde, en met toenemende diepte in het gewas neemt de invloed van de dichtheid op het aantal hauwen per zijtak of per vertakkingsorde toe. Het aantal hauwen neemt af. Het resultaat is, dat bij de hoge dichtheid (50 pl/m²) het totale aantal hauwen bij de eind oogst voor 20 % bepaald wordt door de hauwen aan de hoofdas. Bij de laagste dichtheid (9 pl/m²) is dit slechts ca. 8 %. Het totale aantal hauwen per plant is negatief gecorreleerd met de standdichtheid (zie tabel 9). Bij toename van de dichtheid neemt relatief gezien het aantal hauwen per plant minder af dan het aantal planten per m² toeneemt. Het gevolg is, dat het aantal hauwen per m² bij toename van de plantdichtheid hoger is (zie tabel 10).

Sierts et al (1987) vonden ook een afname van aantal hauwen per plant en een toename van aantal hauwen per m² bij toename van de plantdichtheid (bij ca. 103, 80, 53 en 32 pl/m²; gebaseerd op experimenteel onderzoek, uitgevoerd in de jaren 1978/79 - 1984/84 in Schlewig - Holstein met de winterkoolzaad-variëteit Garant).

Tabel 9:Aantal hauwen/vertakking, aantal hauwen per vertakkingsgroep bij verschillende dichtheden (Geisler & Henning, 1981-b).

Trieb-typ	Bestandesdichte (Pfl./m ²)						GD ₅₀ Tr. Trgr.	
	9		18		50			
	Trieb	Trieb-gruppe	Trieb	Trieb-gruppe	Trieb	Trieb-gruppe		
Haupttrieb	49.9	49.9	47.6	47.6	42.8	42.8	2.4	2.4
Nebentr.								
1.Ordn. 1-3	33.4	100.3	31.2	93.6	24.8	74.5	1.4	4.6
4-ff	32.4	254.0	29.3	164.9	17.6	64.9	1.9	14.7
2.Ordn. 1-3	9.4	31.1	6.3	21.3	1.5	4.7	1.2	5.0
4-ff	9.0	156.4	6.0	52.1	1.0	4.2	0.8	15.4
Summe		591,7		379,5		191,1		

Tabel 10:Aantal hauwen/m2 per vertakkingsgroep bij verschillende dichtheden (Geisler & Henning, 1981-b).

Trieb-typ	Bestandesdichte (Pfl./m ²)			GD ₅₀
	9	18	50	
Haupttrieb	449	857	2140	148
Nebentriebe				
1.Ordn. 1-3	903	1685	3725	174
4-ff	2206	2968	3245	254
2.Ordn. 1-3	280	383	235	26
4-ff	1408	936	210	87
Summe	5325	6831	9555	573

6.3.1.3. Aantal zaden per hauw, zaadopbrengst en -gewicht

Uit de onderzoeksresultaten van Geisler & Henning (1981-b) aan winterkoolzaadvariëteiten Diamant en Quinta (1975-1977) blijkt, dat het aantal zaden per hauw slechts in geringe mate beïnvloed wordt door de gebruikte plantdichtheden (9-50 pl/m², zie tabel 11). De invloed van de standdichtheid neemt toe met toename van de vertakkingsorde, en is beduidend geringer dan de invloed op het aantal hauwen per vertakking (zie tabel 9). Bovendien wordt het aantal zaden per hauw meer beïnvloed door de vertakkingsorde dan door de gebruikte dichtheden. Bij een grotere spreiding in plantdichtheden wordt de invloed van de plantdichtheid op het aantal zaden per hauw duidelijker (zie tabel 6, H.6.2.1.) Bij toename van de plantdichtheid neemt het aantal zaden per hauw en per vertakkingsgroep af. Het grotere aantal hogere vertakkingsorden bij lage dichtheden als 9 pl/m² en 18 pl/m² (zie tabel 8) heeft tot gevolg dat uiteindelijk bij deze lage plantdichtheden een lager gemiddeld aantal zaden per hauw verkregen wordt dan bij de hogere plantdichtheden (Bij 9 pl/m²: 13,0 z/h; bij 18 pl/m²: 15,4 z/h; bij 50 pl/m²: 15,8 z/h). Het duizendkorrelgewicht neemt iets af met toename van de plantdichtheid en vertakkingsorde. De gewichtsafname met toename van de vertakkingsorde is relatief minder dan de afname van het aantal zaden per hauw (zie tabel 11 en 12). In tabel 13 is de uiteindelijke bijdrage van vertakkingsgroepen aan de totale zaadopbrengst (gr. drogestof/m²) bij verschillende plantdichtheden weergegeven. Het lagere gemiddelde aantal zaden per hauw bij lage plantdichtheden (9 en 18 pl/m²) in combinatie met een geringer aantal hauwen/m² (zie tabel 10) en een iets hoger duizendkorrelgewicht (zie tabel 12) heeft tot gevolg, dat bij de lage plantdichtheden een relatief lage gemiddelde eindopbrengst verkregen wordt (zie tabel 13). Sierts et al (1987) vond weinig verschil in gemiddelde zaadopbrengst (ton drogestof/ha) bij verschillende dichtheden (ca. 32-103 pl/m²) en rijafstanden (14-41 cm) (op basis van zes veldexperimenten uitgevoerd in de jaren van 1978 tot en met 1984 met winterkoolzaad Garant in Schleswig-Holstein). De opbrengst per plant (zaadgewicht in gram/plant) nam toe met afname van plantdichtheid en toename van de rijafstand. Deze toename van opbrengst per plant werd evenals bij Geisler & Henning (1981-b) vrijwel volledig bepaald door een toegenomen aantal hauwen per plant. Tevens werd in tegenstelling tot de resultaten van Geisler en Henning (1981-b) een

Tabel 11: Zaadaantal/hauw, per vertakking, per vertakkingsgroep en zaadaantal per plant bij verschillende dichtheden (Geisler & Henning, 1981-b).

Trieb-typ	Bestandsdichte (Pfl./m ²)									GD _{5%}	
	9			18			50			Sch.	Tr.
	Schote	Trieb	Trieb-gruppe	Schote	Trieb	Trieb-gruppe	Schote	Trieb	Trieb-gruppe		
Haupttrieb	19.8	989	989	18.5	885	885	18.4	788	788	0.6	90
Nebentriebe											
1. Ordn. 1-3	19.4	649	1947	18.2	568	1704	17.8	448	1344	0.5	113
4-ff	17.8	608	4560	16.8	495	2772	13.6	277	886	0.7	125
2. Ordnung	11.6	113	189	9.5	75	480				0.3	23
Summe			7685			5841			3018		
pro m ²			69165			105138			150900		

Tabel 12: Duizendkorrelgewicht van winterkoolzaad-zaden bij verschillende dichtheden en positie aan de plant (Geisler & Henning, 1981-b).

Trieb-typ	Bestandsdichte (Pfl./m ²)						GD _{5%}
	9		18		50		
	g	g	g	g	g	g	
Haupttrieb	5.3	111	4.9	105	4.8	103	0.1
Nebentriebe							
1. Ordn. 1-3	4.9	102	4.7	101	4.6	99	0.2
4-ff	4.7	98	4.6	99	4.6	99	0.2
2. Ordnung	4.6	96	4.4	95	4.3	93	0.1
\bar{x} ^{*)}	4.79	100	4.65	100	4.64	100	

*) gewogenes Mittel der Bestandsdichte

Tabel 13: Aandeel van verschillende vertakkingsgroepen aan de totale zaadopbrengst per m² (Geisler & Henning, 1981-b).

Trieb-typ	Bestandsdichte (Pfl./m ²)		
	9	18	50
Haupttrieb	46.8	77.4	190.0
Nebentriebe			
1. Ordn. 1-3	85.5	144.0	305.0
4-ff	189.0	226.0	225.0
2. Ordn. 1-3	16.2	19.8	10.0
4-ff	72.9	46.8	10.0
Summe	410.4	514.0	740.0

toename van het gemiddeld aantal zaden per hauw waargenomen bij afname van de dichtheid. Wat betreft het duizendkorrelgewicht werd geen invloed van de dichtheid waargenomen. In combinatie met een toename van het aantal hauwen per m² bij hoger dichtheden (zie H.6.3.1.2.) gaf dit als resultaat weinig variatie in uiteindelijk opbrengst per oppervlakte-eenheid.

McGregor (1987) vond bij zomerraapzaad (variëteit Torch en Tower) bij een reductie van plantdichtheid van 100 -200 pl/m² tot ca. 40 pl/m² een reductie van minder dan 20 % van de zaadopbrengst. Hierbij werd de compensatie in opbrengst ook voornamelijk veroorzaakt door een toename van het aantal hauwen/plant.

Beneden ca. 8 pl/m² nam de zaadopbrengst per m² sterk af, hetgeen toont, dat beneden deze dichtheid geen compensatie door extra vertakkingen en hauwvorming meer mogelijk is. Blijkbaar wordt bij deze dichtheid de maximale grootte en opbrengst per plant bereikt.

6.3.2. Zaaitijdstip

6.3.2.1. Variatie in zaadopbrengst en opbrengstcomponenten

Mendham et al (1981-a) onderzochten de invloed van verschillende zaaidata op de groei, ontwikkeling en uiteindelijke opbrengst van winterkoolzaad (varieteit Victor). Experimentele data werden verzameld in zeven achtereenvolgende veldexperimenten met een plantdichtheid van 30 - 50 pl/m² (1970 t/m 1977). De resultaten tonen een enorme spreiding in opbrengst van 1,2 tot 4,5 ton/ha bij verschillende zaaidata van eind augustus tot begin november (zie fig. 25). Bij alle zaaidata is het potentiële aantal hauwen (=bloemen, niet uitgegroeide hauwen en wel uitgegroeide hauwen) groter dan het uiteindelijke aantal hauwen. Bij alle zaaidata wordt een groot aantal bloemen en hauwen geaborteerd (ca. 37-50 %, zie fig.13, H.5.3.1.1.). Enkele waargenomen gevolgen van verlaten van de zaaidatum zijn weergegeven in tabel 14. De vroege zaai en de late zaai staan voor respectievelijk zaai van 12 augustus t/m 11 september en zaai van 17 september t/m 3 november. Bij vroege zaai worden de meest stabiele opbrengsten verkregen. De zaadopbrengsten zijn echter niet hoog (2,0 - 3,6 ton/ha). Dit is mogelijk een gevolg van de enorme bloem- en hauwproductie (6000 - 12000 hauwen/m²). Na de bloei resulteert dit in een sterke beschaduwing van diepere gewaslagen en een sterke concurrentie om assimilaten en mogelijk ook om stikstof tussen de zich ontwikkelende hauwen en jonge stengedelen. Het gevolg is een gering aantal zaden per hauw (6 - 10). De variatie in opbrengst van laat gezaaid winterkoolzaad (1,2-4,5 ton/ha, zie tabel 14) vertoont veel samenhang met het aantal zaden per hauw (zie fig.26). De totale spreiding

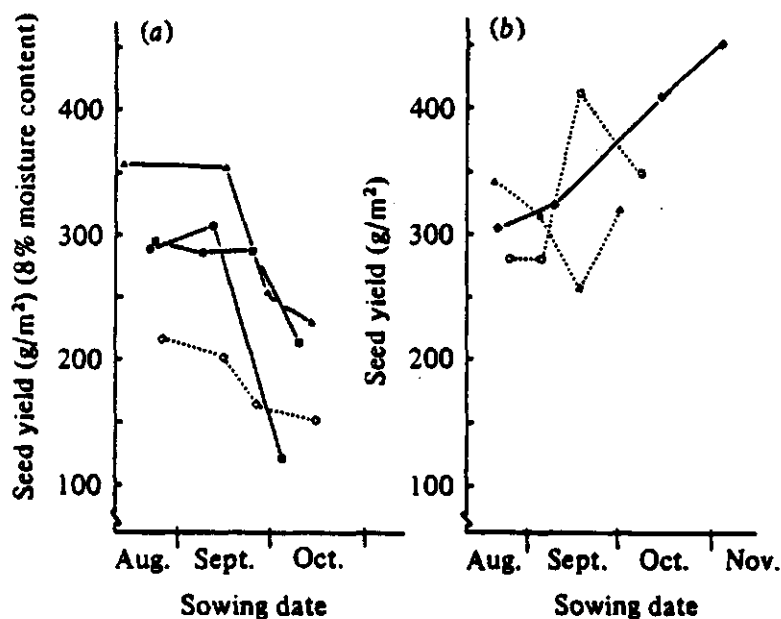


Fig.25: Het effect van de zaaidatum op de zaadopbrengst (a) in jaren waarin de zaadopbrengst afneemt bij later zaai en (b) in jaren waarin de opbrengst toeneemt bij latere zaai (Mendham et al, 1981-a).

(a) ●—● 1969/70 ■—■ 1974/75 (b) △--△ 1971/72 ◆—◆ 1976/77
 ▲—▲ 1972/73 ◇--◇ 1975/76 □--□ 1973/74

tabel 14 : De invloed van het zaai-tijdstip op de zaadopbrengst, de opbrengstcomponenten en het aantal vertakkingen.
(naar Mendham et al, 1981)

	vroeg zaai (12 aug.-11sept.)		late zaai (17 sept.-3 nov.)	
	gemiddeld	spreiding	gemiddeld	spreiding
zaadopbrengst (ton/ha)	3,0	2,0 - 3,6	2,8	1,2 - 4,5
houwen/m ²	8300	6000 - 12000	5092	3000 - 6000
zaden/houw	8	6 - 12	13	7 - 22
zaadgewicht (g/1000 zaden)	5,1	3,6 - 5,7	4,5	3,6 - 5,4
vertakkingen (per plant)	6 (max. 12)		4 (max. 7)	

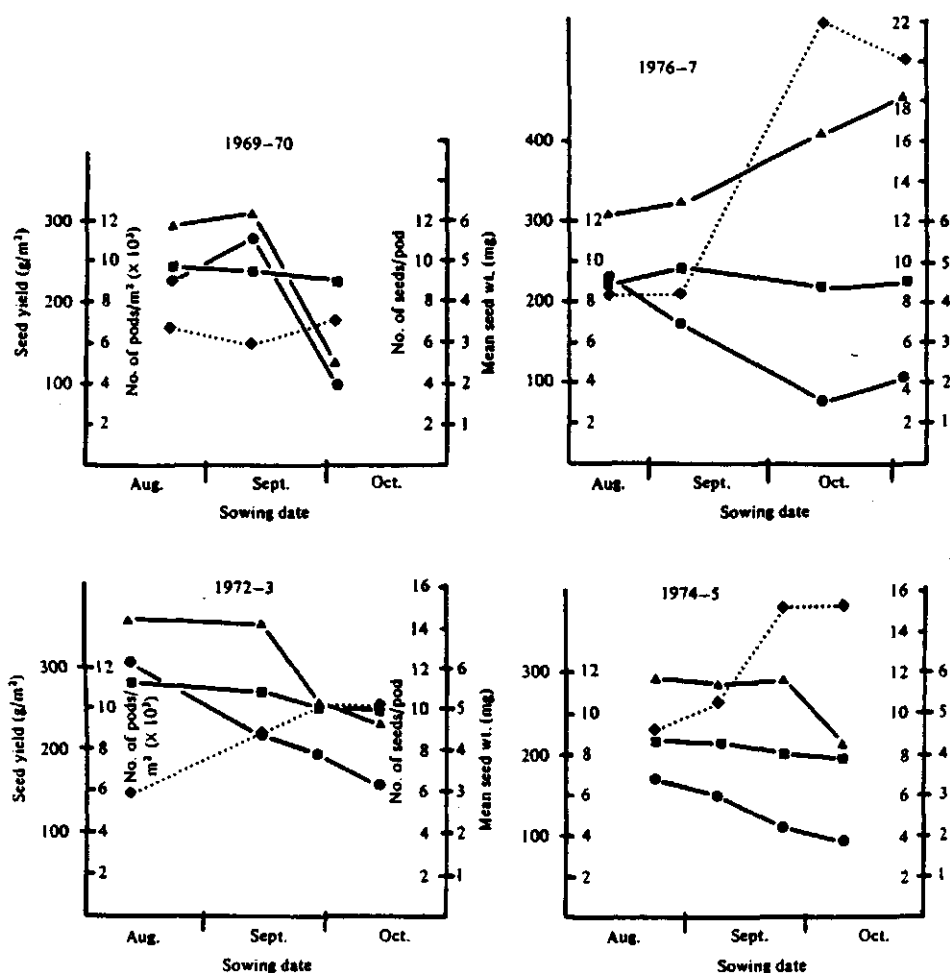


Fig. 26: Het effect van zaaidatum in vier seizoenen op ▲ : zaadopbrengst (g/m²), ● : aantal houwen (*10E3 houwen/m²), ◆ : aantal zaden per houw, ■ : gemiddeld duizendkorrelgewicht.
(Mendham et al, 1981-a)

in opbrengst wordt bereikt met opvallend weinig hauwen per m² (3000-4000 hauwen/m²). Bij gunstige weersomstandigheden (een vroeg en een relatief lang, koel voorjaar met late bloei) worden de hoogste zaadopbrengsten bereikt (tot 4.5 ton/ha). Bij dergelijke groeiomstandigheden vormt het gewas voldoende bladoppervlak (LAI > 3) voor een goede assimilaten voorziening van de hauwen in de periode van zaadzetting. Het resultaat is, een groot aantal zaden per hauw en een hoge opbrengst.

6.3.2.2. Opbrengst, oogstindex en biomassa

In tabel 15 zijn weergegeven de zaadopbrengst, de oogstindex en de totale drogestof hoeveelheid bij de eindoogst (gemiddelde en spreiding) van verschillende zaaidata (naar Mendham et al, 1981-a). De gemiddelde oogstindex neemt toe met verlating van de zaaidatum, hetgeen duidt op een gunstiger drogestofverdeling voor de opbrengstvorming. Toch neemt de gemiddelde opbrengst niet toe, maar zelfs iets af bij de laatste zaaidatum. Blijkbaar wordt er bij latere zaai gemiddeld niet voldoende biomassa gevormd om een hoge opbrengst mogelijk te maken.

Tabel 15: Gemiddelde en spreiding van de zaadopbrengst, oogstindex en biomassa (drogestof) bij de eindoogst bij verschillende zaaidata van winterkoolzaad. De resultaten zijn gebaseerd op experimentele data van zeven achtereenvolgende seizoenen (1969-1977) (naar Mendham et al, 1981-a).

zaaidatum	zaadopbrengst (ton/ha)		oogstindex (%)		biomassa (ton/ha)	
	gem.	spreiding	gem.	spreiding	gem.	spreiding
12-8 t/m 25-8	3,0	2,2 - 3,6	21	14 - 28	13,3	10,0 - 19,9
4-9 t/m 11-9	3,0	2,0 - 3,6	23	20 - 26	13,0	9,2 - 16,9
17-9 t/m 28-9	3,0	1,7 - 4,1	29	17 - 45	10,9	7,8 - 15,0
1-10 t/m 3-11	2,6	1,2 - 4,5	26	19 - 38	9,7	5,8 - 12,1

Bij een nadere beschouwing van de opbrengsten van de individuele behandelingen blijkt, dat de hoge opbrengsten (zaadopbrengst > 4 ton/ha) bij de late zaai alleen bereikt zijn in combinatie met een oogstindex \geq 33 %. De behandelingen met een oogstindex \geq 33 % zijn weergegeven in tabel 16. Bij de behandeling 1974/75, 3e zaai wordt ondanks de hoge oogstindex geen hoge opbrengst bereikt. Dit lijkt een gevolg van een te geringe totale biomassa (drogestof) produktie (7,8 ton/ha). Bij de vroege zaai wordt in alle gevallen voldoende biomassa gevormd om een hoge opbrengst te kunnen bereiken (de gemeten biomassa is minstens 9,2 ton/ha, zie tabel 15). Echter door de ongunstige verdeling van drogestof worden geen hoge opbrengsten bereikt.

De relatie tussen gevormde biomassa en uiteindelijke zaadopbrengst is al zichtbaar rond volle bloei (zie fig.27). Bij de late zaai (vanaf 17 september) worden alleen hoge opbrengsten bereikt bij een biomassa (drogestof) vanaf ca. 400 g/m² (vooral blad) rond volle bloei. Bij de vroege zaai wordt ondanks de vrijwel steeds grote hoeveelheden biomassa rond volle bloei, geen hoge opbrengsten bereikt. Opvallend is verder, dat bij de laat gezaaide gewassen de toename van bovengrondse gewicht in het voorjaar, vanaf een datum met gemiddelde dagtemperaturen \geq 5 °C tot volle bloei, een

sterke relatie vertoont met de hoeveelheid opgevangen straling in deze periode (zie fig. 28). De opgevangen straling (totale hoeveelheid) is hierbij geschat op basis van het verloop van het bladoppervlak in het voorjaar, de gemeten globale straling en een extinctie-coëfficiënt van 0,6. Bij de vroege zaai (tot 17 september) daarentegen, is relatief weinig variatie in opgevangen straling en in toename van bovengrondsgewicht in genoemde periode te zien.

Deze gegevens tonen, dat bij de laat gezaaide gewassen de weersomstandigheden en daarmee de ontwikkeling en groei van het gewas in het voorjaar voor de bloei bepalend zijn voor de mogelijke produktie van bovengrondse delen (vooral blad). Bij voldoende biomassa produktie en een gunstige drogestof-verdeling kunnen hoge opbrengsten verkregen worden. Bij de vroege zaai is het gewas, vooral dankzij het hogere begingewicht in het voorjaar, meestal wel in staat een behoorlijke biomassa rond volle bloei te bereiken. Echter door de ongunstige drogestof-verdeling, waarschijnlijk veroorzaakt door een enorme bloem-, houw- en mogelijk ook stengelproduktie (zie ook H.6.3.2.1), worden geen hoge opbrengsten bereikt.

Tabel 16: Zaadopbrengst, oogstindex ($\geq 33\%$) en biomassa (drogestof) bij de eind oogst bij verschillende behandelingen (seizoen en zaaidatum) van winterkoolzaai (naar Mendham et al, 1981-a).

seizoen, zaaidatum	zaadopbrengst (ton/ha)	oogstindex (%)	biomassa (ton/ha)
1973/74, 17-9 t/m 28-9	4,1	33	12,5
1974/75, ,,	2,9	37	7,8
1976/77, ,,	4,1	45	9,1
1976/77, 1-10 t/m 3-11	4,5	38	12,0

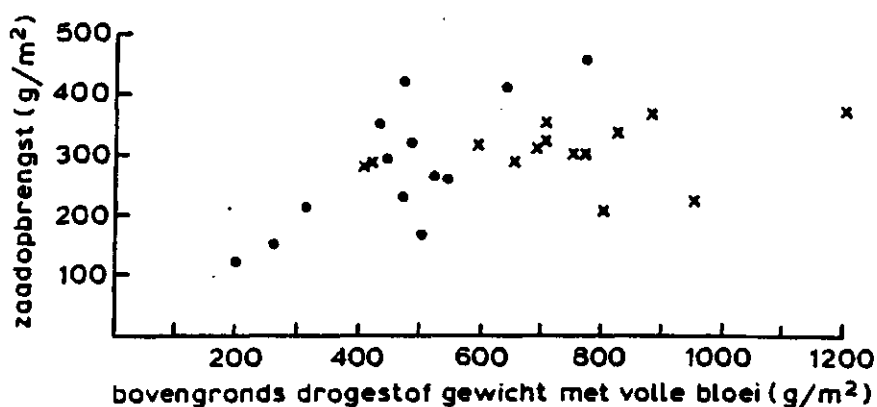


Fig. 27: De relatie tussen biomassa met volle bloei (50% bloei + zeven dagen) en de zaadopbrengst bij vroege zaai (12-8 t/m 11-9 : x) en late zaai (17-9 t/m 3-11 : ●). Gebaseerd op experimentele data van zeven achtereenvolgende seizoenen (1969-1977). (naar Mendham et al, 1981-a)

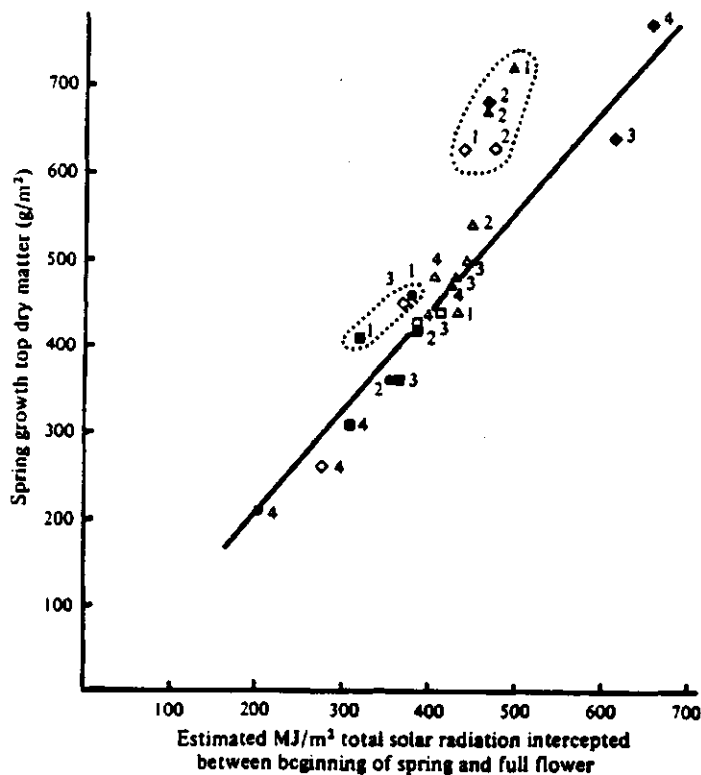


Fig.28: De relatie tussen de geschatte hoeveelheid opgevangen zonne-straling en het bovengrondse gewicht bij volle bloei (g/m²). De regressie-lijn is getrokken door punten van late zaai (na 17-9) $y = 1.16 x - 28.2$, $r^2 = 0.91$ (Mendham et al, 1981-a).
 : 69/70, : 71/72, : 72/73, : 73/74, : 74/75, : 75/76,
 : 76/77. (zaaidata: 1:12-8 t/m 25-8, 2:4-9 t/m 11-9,
 3:17-9 t/m 28-9, 4:1-10 t/m 3-11).

6.3.3. Opbrengststabiliteit

Sierts et al (1987) onderzochten de opbrengststabiliteit van winterkoolzaad (variëteit Garant) en gebruikten hiervoor oogstresultaten van zes veldexperimenten met verschillende plantdichtheden en rijafstand, uitgevoerd in de jaren 1978 t/m 1984 in Noord-Duitsland.

Voor quantificering van de stabiliteit van de gemiddelde opbrengsten in de verschillende jaren gebruikten ze de "ecovalence-parameter", ontwikkeld door Wricke (1962). Stabiele behandelingen tonen een lage en niet-stabiele behandelingen tonen een hoge ecovalence-parameterwaarde.

Resultaten van opbrengst per plant en houw tonen, dat de laagste stabiliteit van de verschillende opbrengstcomponenten (zaden/houw, houw /plant en duizend korrelgewicht) gevonden worden bij een lage plantdichtheid (32 pl/m² in het voorjaar). Bij hogere plantdichtheden (ca. 53, 80 en 103 pl/m²) worden meer stabiele opbrengsten van de verschillende opbrengstcomponenten gevonden. Deze resultaten sluiten aan bij de resultaten van Brune

et al (1987, zie H.6.2.), waaruit blijkt, dat de opbrengsten van de eerste orde vertakkingen en de hoofdas minder variabel zijn dan de opbrengsten van de vertakkingen van hogere orde. Juist bij de lage dichtheden spelen de vertakkingen van hogere orde een grotere rol bij de opbrengstvorming. Een mogelijke oorzaak voor de geringere stabiliteit wordt niet gegeven.

De resultaten van het onderzoek naar opbrengstvorming bij verschillende zaaidata (zie H.6.3.2.) tonen, dat de meest stabiele opbrengsten bij zaaidata tot half september verkregen worden (bij zaai vanaf 12 augustus tot begin november). Geconcludeerd kan worden, dat bij tijdige zaai (tot half september) en bij plantdichtheden vanaf ca. 50 pl/m² (in het voorjaar) de meest stabiele opbrengsten verkregen worden.

6.3.4. Stikstofvoorziening

6.3.4.1. Stikstof-opname

Vreeke (1987) onderzocht de stikstofopname van winterkoolzaad (Jet Neuf) in de loop van het groeiseizoen (zie fig 5), bij een stikstofgift van 35 kg/ha in de herfst en 135 kg/ha in het voorjaar. De gevonden resultaten sluiten aan bij bevindingen in het buitenland. De stikstofopname in de herfst ligt tussen de 25 en 50 kg/ha, de drogestofproduktie is dan slechts ongeveer 10 % van de totale drogestofproduktie over het groeiseizoen. Na de winter, direct na de hergroei, maakt koolzaad een zeer snelle groei door. De stikstofvraag van de plant is dan zeer hoog (60 tot 80 % van de totale hoeveelheid). De stikstoflevering door de bodem verloopt op dat moment nog traag, waardoor de vraag vrijwel geheel moet worden gedekt door de stikstofbemesting. De drogestofproduktie loopt in die periode wat achter, maar neemt sterk toe in de periode van knopstadium tot de volle bloei. In de periode van de bloei en de vruchtzetting wordt 10 tot 20 % van de stikstof opgenomen; rond de bloei wordt het maximum bereikt.

Tijdens de afrijping heeft een snelle verplaatsing van stikstof naar de zaden plaats. In het onderzoek kwam dit neer op ongeveer 100 kg/ha. De opname is in de periode gering. Uiteindelijk wordt ongeveer 50 tot 70 % van de opgenomen stikstof met het zaad afgevoerd.

(Zie voor stikstof-translocatie H. 5.5.2.)

6.3.4.2. Stikstofgift en opbrengst

Uit verschillende onderzoeken blijkt, dat een verhoging van de totale stikstofgift tot een maximum van ca. 180-285 kg/ha een toename van de zaadopbrengst tot gevolg heeft (Vreeke, 1987; Franck & Becker, 1982; Holmes & Ainsly, 1979; Delhaye, 1980; Scott et al, 1973).

Deze opbrengst verhoging lijkt voornamelijk tot stand te komen door een toename van aantal hauwen per plant, de produktie van meer bladoppervlak en een vertraagde bladafsterving. Het aantal zaden per hauw en het zaadgewicht blijven vrijwel gelijk.

Allen & Morgan (1972) vonden bij zomerkoolzaad bij verhoging van de stikstofgift (van 0 tot 211 kg/ha) een verlenging van de plant, een groter aantal bloemdragende en bloeiende zijtakken, een hoger stengel- en wortelgewicht en totale drogestof-opbrengst.

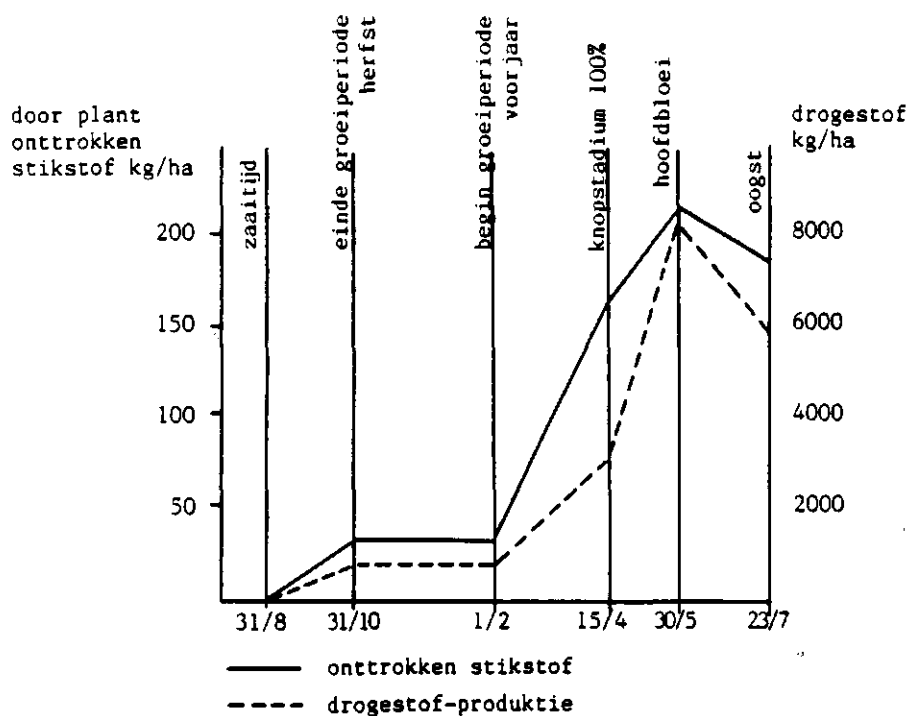


Fig.29: De bovengrondse drogestofproduktie en de daarin aangetoonde stikstofhoeveelheid in de loop van het groeiseizoen bij winterkoolzaad, bij een stikstofgift van 30 kg/ha in de herfst en 135 kg/ha in het voorjaar (Vreeke, 1987).

6.3.4.3. Deling van de stikstofgift (herfst en voorjaar)

Een deling van de stikstofgift in een herfst- en voorjaarsgift kan nodig zijn om voldoende ontwikkelde planten direct na de winter te krijgen, zodat de voorjaarsgroei een goede startpositie heeft. Deze herfstgift (≤ 60 kg/ha) kan dan in mindering worden gebracht van de voorjaarsgift (Delhaye, 1980; Vreeke, 1987).

Vreeke (1987) vond bij een voorjaars-stikstofgift van 80 - 135 kg/ha een positief effect van een herfststikstofgift van 30 tot 60 kg/ha op de opbrengst. Daarbij was de N-bodemvoorraad in de herfst hoog (140 kg/ha in 1 - 100 cm diepte). Bij hoge voorjaarsgift (≥ 180 kg/ha) is weinig effect te zien van de herfstgift. Bovendien neemt bij een hoge voorjaarsgift de kans op legering en daarmee op opbrengstverlies toe.

Mendham et al (1981-b) en Frack & Becker (1982) vonden op basis van hun proefresultaten geen positief effect van een herfst-stikstofgift. Deze onderzoekers gaven echter naast de herfstgift (40 - 100 kg/ha) een voorjaarsgift van ca. 200 kg/ha, zodat het resultaat niet verwonderlijk is. De stikstofgift is steeds ruim voldoende.

6.3.4.4. Deling van de voorjaars-stikstofgift

Indien een gewas te licht blijft in het voorjaar, kan een overbemesting worden toegepast. Het beste tijdstip hiervoor is volgens Vreeke (1987) vlak voor of na begin bloei. Vooral bij een (duidelijk) stikstofgebrek, optredend bij voorjaars-stikstofgiften van < 135 kg/ha kan een overbemesting van ca. 45 kg/ha de opbrengst positief beïnvloeden (ten opzichte van een controle zonder overbemesting).

Holmes & Ainsley (1979) vonden geen positieve invloed op de opbrengst bij een deling van de voorjaarsgift (ten opzichte van een controle met totale gift in een keer). Toediening na eind maart resulteerde in een lagere opbrengst. Dit lijkt een gevolg te zijn van minder vegetatieve groei in het vroege voorjaar en veel minder uitgegroeide bloeiwijzen.

6.3.4.5. Stikstofgift en opbrengstkwiteit

Verschillende onderzoekers (Franck & Becker, 1982; Vreeke, 1987; Allen & Morgan, 1972; Holmes & Ainsley, 1979; Nordestgaard, Augustinussen & Flengmark, 1984) geven aan, dat bij toename van de stikstof-gift het oliegehalte van het zaad iets afneemt. Veelal is de toename van het zaadgewicht relatief groter, zodat toch een hogere olie-opbrengst per hectare verkregen wordt bij toename van de stikstof-gift. Bij een stikstof-gift toename van 0 tot 270 kg/ha neemt het olie-gehalte maximaal 5 % af. De afname van het olie-gehalte lijkt gepaard te gaan met een relatief gelijke toename (in %) van het stikstof-gehalte van het zaad (Holmes en Ainsley, 1979).

Bij variërende stikstofgiften (0 - 300 kg/ha) wordt de samenstelling van vetzuren en aminozuren van het zaad in zeer geringe mate beïnvloed. Geen invloed werd waargenomen op het glucosinulaat-gehalte (Nordestgaard, Augustinussen en Flengmark, 1984). In een potproef met verschillende winterkoolzaadvariëteiten (Diamant, Rapora, Quinta, Leiseia) werd daarentegen een toename van het glucosinulaat-gehalte gevonden (bij Diamant, Rapora en Quinta) bij een optimale stikstof-gift in vergelijking met een groeibepurende gift (Forster, 1978)

7. OPBRENGSTVORMING EN VERVOLGONDERZOEK

7.1. Opbrengstvorming

Op basis van de bestudeerde literatuur is duidelijk geworden, dat bij niet beperkende nutriënten- en vochtvoorziening de variatie in opbrengst van winterkoolzaad (in zaadgewicht/ha) veel samenhang vertoont met het gemiddeld aantal zaden per hauw en het aantal hauwen per oppervlakte-eenheid (zie H.6.1. en 6.3.). Bij de opbrengstvorming spelen de fotosynthese van blad, stengel en hauwen, mogelijk de vorming en reallocatie van reservestoffen (zie H.2.), de mate van vertakking van de planten (zie H.6.3.1.) en de bloem- en hauwproductie (zie H.6.3.2.) een rol. Hoge opbrengsten worden bereikt bij een behoorlijke biomassa productie (H.6.3.2.2.) en een gunstige assimilatenverdeling voor de zaden, resulterend in een relatief hoge oogstindex ($\geq 33\%$).

Bij vergelijking van de productie-componenten van winterkoolzaad in verschillende seizoenen en bij verschillende zaaitijden, blijkt dat het potentiële aantal hauwen (= bloemen en hauwen in aanleg) niet beperkend is voor het uiteindelijke aantal hauwen bij de eind oogst (zie H.5.3.1.2.).

De hauw- en zaadzetting worden bepaald in de fase van begingroei van de hauwen (ca. 300 °C.dagen vanaf begin bloei) en lijken sterk samen te hangen met de assimilaten beschikbaarheid voor de hauwen (zie H. 5.3.2.1. en 5.3.2.2.). Niet duidelijk is, in hoeverre ook andere factoren en planthormonen een rol spelen bij de hauw- en zaadzetting (zie H.5.3.1. en H.5.3.2.).

Op basis van de bestudeerde literatuur wordt verondersteld, dat bij voldoende nutriënten- en watervoorziening, de assimilatenvoorziening in de fase van begingroei van de hauwen in sterke mate bepalend is voor de hauw- en zaadzetting en daarmee voor de mogelijke eindopbrengst. Bepalend voor de assimilatenvoorziening van hauwen zijn:

- De aanwezigheid van aantallen hauwen en overige groeiende plantorganen als blad, stengel en bloemen (per oppervlakte- en tijdseenheid) en de concurrentie van deze plantorganen om assimilaten.
- De assimilatenbeschikbaarheid voor onderhoud en groei door lichtinterceptie en fotosynthese van blad, stengel en hauwwanden en de reallocatie van reservestoffen.

7.2. Vervolgonderzoek

Voor de interpretatie van literatuurgegevens en experimentele gegevens en voor de evaluatie van factoren die bepalend zijn voor de opbrengstvorming zal een reeds bestaand gewasgroei-simulatiemodel (Sucros, Van Keulen et al, 1982) van winterkoolzaad verder ontwikkeld worden. In eerste instantie zal aandacht besteed worden aan de simulatie van de groei en ontwikkeling van winterkoolzaad onder optimale groei-condities met voldoende nutriënten- en watervoorziening en afwezigheid van ziekten en plagen. Tevens zal de modelontwikkeling gericht worden op de groei en ontwikkeling vanaf begin stengelstrekking. De invloed van de groei en ontwikkeling voor de stengelstrekking kan vervolgens nagegaan worden door simulaties met verschillen in initiele toestanden van het gewas.

Voor een beter begrip van de opbrengstbepalende factoren en voor de modelontwikkeling is aanvullend onderzoek noodzakelijk. Voor het vervolg onderzoek (experimenteel) komen de volgende onderwerpen in aanmerking :

- Morfologische-ontwikkeling van winterkoolzaad, m.n.:
 - + Vorming van aantallen hauwdragende vertakkingen per plant en oppervlakte-eenheid bij verschillende dichtheden.
 - + Vorming van hauwen aan de verschillende vertakkingen per tijds- en oppervlakte-eenheid.
 - + De ontwikkeling van de hauwen en hauwoppervlak aan de verschillende vertakkingen.
 - + Vorming van aantallen bladeren en bladoppervlak.
 - + De vorming van stengeloppervlak.

- Assimilatenproduktie:
 - + Fotosynthese van blad, stengel en hauwwanden in verschillende fasen van de ontwikkeling van het gewas en van de afzonderlijke plantorganen.
 - + Lichtverdeling en -absorptie in het gewas in verschillende fasen van ontwikkeling in relatie tot blad-, stengel- en hauwoppervlak.

- Assimilatenverdeling voor onderhoudsprocessen.

- Assimilatenverdeling voor de groei.
 - + Drogestofverdeling naar de verschillende plantorganen.
 - + Hauw- en zaadzetting en verdeling van assimilaten over de hauwwanden en zaden.
 - + Bladafsterving.
 - + Reservestofvorming en -reallocatie.

LITERATUUR

- Addo-Quaye, A.A., R.W. Daniels & D.H. Scarisbrick, 1985.
The influence of paclobutrazol on the distribution of ^{14}C -labelled assimilate fixed at anthesis in oil-seed rape (*Brassica napus* L.).
Journal of agricultural Science, Cambridge 105, 365-373.
- Allen E.J. & D.G. Morgan, 1972.
A quantitative analysis of the effects of nitrogen on the growth, development and yield of oilseed rape. *Journal of Agricultural Science, UK* 78 (2), 315-324.
- Backx, M. & J. Duivenvoorden, 1984.
Simulatie van het produktiepatroon van koolzaad aan de hand van een veldproef bij de Rijksdienst Ysselmeerpolders te Lelystad. doctoraal verslag, Landbouw Universiteit Wageningen, 39 pp.
- Boer, D.J. de & Langenhuysen, L., 1985.
Toetsing en detaillering van een simulatiemodel van het productiepatroon van winterkoolzaad (*Brassica napus* L., ras Jet Neuf). doctoraal verslag, Landbouw Universiteit Wageningen, 75 pp.
- Borm, G.E.L., 1987.
Verslag van het 7e Internationale Koolzaadcongres te Poznan (Polen).
PAGV verslag, 14 pp
- Brar, G & W. Thies, 1977.
Contribution of leaves, stem, siliques and seeds to dry matter accumulation in ripening seeds of rapeseed, *Brassica napus* L.
Zeitschrift fur Pflanzenphysiologie 82 (1), 1-13.
- Brouwer, R., 1983.
Kwantitatieve aspecten van de groei. In: A. Quispel & D. Stegwee (Eds.), *Plantenfysiologie, Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht/Antwerpen*, 395-406.
- Bruinsma, J., 1983.
Morfogenese in de tijd. In: A. Quispel & D. Stegwee (Eds.), *Plantenfysiologie, Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht/Antwerpen*, 313-337.
- Brune, U., S. Pleines & R. Marquard, 1987.
Innerpflanzliche Variabilität von Ertragskomponenten und Qualitätsmerkmalen beim winterriaps (*Brassica napus*). *Vortr. Planzenzüchtung* 12, 190-201.
- Chapman, J.F., D.W. Daniels & D.H. Scarisbrick, 1984.
Field studies on ^{14}C assimilate fixation and movement in oil-seed rape (*B. napus*). *Journal of Agricultural Science, UK* 102 (1) 23-31.
- Clarke, J.M. & G.M. Simpson, 1978.
Growth analysis of *Brassica napus* cv. Tower. *Canadian Journal of Plant Science* 58, 287-595.
- Dale, J.E., 1982.
The Growth of Leaves The Institute of Biology's Studies in Biology 137, Edward Arnold, London, 57 pp.
- Daniels, R.W., D.H. Scarisbrick & L.J. Smith, 1986.
Oilseed rape physiology. In: D.H. Scarisbrick & R.W. Daniels (Eds.), *Oilseed rape, Collins, Londen*, 309 pp.
- Delhaye, R., 1980.
Fractionnement de la fumure azotée dans des cultures de colza d'hiver en Hesbaye. *Revue de l'Agriculture* 33 (1), 69-77.
- Diepenbrock, W. & G. Geisler, 1979.
Compositional changes in developing pods and seeds of oilseed rape (*Brassica napus* L.) as affected by pod position on the plant. *Canadian Journal of Plant Science* 59 (3), 819-830.

- Diepenbrock, W. & G. Geisler, 1985.
Die Ertragsstruktur von Raps. I. Ertragsbildungsprozesse. Kali-briefe (Buntehof) 17 (8), 585-603
- Dobben, W.H. van, 1977.
Aanpassingen bij het milieu. In: T.H. Alberda (Ed.), De groene aarde. Biologie en ecologie van de plant, Het spectrum, Utrecht/Antwerpen, 313-349.
- Erickson, E.R. & F.J. Michelini, 1957.
The plastochron index. American Journal of Botany 44, 297-305.
- European and mediterranean plant protection organization, 1987.
EPPO crop growth stage keys. Bulletin EPPO/OEPP Bulletin 17, 503-523.
- Evans, E.J. & F. Ludeke, 1987.
Effect of sowing date on the flower and development of four winter oilseed rape cultivars. Tests of Agrochemicals and cultivars 8, Ann. appl. Biol. 110 (Supplement).
- Forster, H., 1978.
Einfluss der Stickstoff- und Kaliumnahrung auf lqualitat und Kornertrag bei alten und neuen Rapssorten (*Brassica napus*, ssp. *oleifera*). Kali-briefe (Buntehof) 14 (4), 249-254
- Franck E. & F.A. Becker, 1982.
Ergebnisse mehrjahriges Feldversuche zur Optimierung der N-Dungung von Winterraps. Landwirtschaftliche Forschung 35, 109-118.
- Geisler, G., 1982.
Ursachen der Ertragsschwankungen bei Raps. DLG-Mitteilungen 97 (13) 787-788.
- Geisler, G. & K. Henning, 1981.
Untersuchungen zur Ertragsstruktur von Raps (*Brassica napus* L. var. *napus*). II. Die generative Entwicklung der Rapspflanze in Abhangigkeit von der Bestandesdichte. Landwirtschaftliches Jahrbuch 58 (3), 322-332.
- Geisler, G. & K. Henning, 1981.
Untersuchungen zur Ertragsstruktur von Raps (*Brassica napus* L. var. *napus*). I. Die vegetative Entwicklung der Rapspflanze in Abhangigkeit von der Bestandesdichte. Bayerisches Landwirtschaftliches Jahrbuch 58 (2), 203-211.
- Geisler, G., 1981.
Grundlagen der Ertragsanalyse bei Raps. Schriftenreihe der Agrarwissenschaftlichen Fakultat der Universitat Kiel 62, 47-59.
- Goudriaan, J., 1988.
College diktaat, Vakgroep Theoretische Produktie Ecologie, Landbouw Universiteit Wageningen (in voorbereiding).
- Grosse, F., W. Diepenbrock & G. Geisler., 1987.
Ertragbildung bei Winterraps. Raps 5 (3).
- Habekotte, A., 1978.
Schaal voor morfologische ontwikkeling (groeistadia) van winterkoolzaad. RIJP-rapport, Lelystad, 15 pp.
- Harper, F.R. & B. Berkenkamp, 1975.
Revised growth-stage key for *Brassica campestris* and *B. napus*. Canadian Journal of Plant Science 55 (2), 657-658.
- Hiddema, J. & H. Koster, 1976.
Factoren die de bloei van koolzaadrassen beinvloeden. Zaadbelangen 30 (1), 12-14.
- Hodgson, A.S., 1978.
Rapeseed adaptation in northern New South Wales. II. Predicting plant development of *Brassica campestris* L. and *Brassica napus* L. and its implications for planting time, designed to avoid water deficit and frost. Australian Journal of Agricultural Research 29 (4), 711-726.

- Hofstra, G, J.D. Hesketh & D.L. Myhre, 1977.
A Plastochron model for soybean leaf and stem growth. *Can. J. of Plant Science* 57, 167-175.
- Holmes, M.R.J. & A.M. Ainsley, 1979.
Nitrogen top-dressing requirements of winter oilseed rape. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 30 (2), 119-128.
- Horie, T., C.T. de Wit, J. Goudriaan & J. Bensink, 1979.
A formal template for the development of cucumber in its vegetative stage. *Proc. of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series C*, 82(4), 433-479.
- Keulen, H. van, F.W.T. Penning de Vries & E.M. Drees, 1982.
A summary model for crop growth. In: In: F.W.T. Penning de Vries & H.H. van Laar (Eds.), *Simulation of plant growth and crop production*, Pudoc, Wageningen.
- Keulen, H. van & N.G. Seligman, 1987.
Simulation of water use, nitrogen and growth of a spring wheat crop. *Simulation Monographs*, Pudoc, Wageningen.
- Keurentjes, G., 1988.
Een eenvoudig beschrijvend model voor de begingroei van het gewas suikerbiet en het onkruid melganzevoet. Doctoraal verslag, Landbouw Universiteit Wageningen, 32 pp.
- Kullmann, A. & G. Geisler, 1986.
Translocation of labelled nitrogen in oilseed rape. In: H. Lambers, J.J. Neeteson & I. Stulen (Eds.), *Fundamental, ecological and agricultural aspects of nitrogen metabolism in higher plants*, Martinus Nijhoff, Dordrecht, 127-129.
- Leterme, P., 1983.
Analyse de la croissance et du développement des siliques du colza d'hiver (*Brassica napus* L.). 6th International rapeseed conference 13.
- Major, D.J., 1980.
Photoperiod response characteristics controlling flowering of nine crop species. *Canadian Journal of Plant Science* 60 (3), 777-784.
- Major, D.J., 1975.
Stomatal frequency and distribution in rape. *Canadian Journal of Plant Science* 55, 1077-1078.
- Makowski, N., 1979.
Entwicklungsstadien des Winterrapses. *Archiv für Acker- und Pflanzenbau und Bodenkunde* 23 (4), 265-269.
- McGregor, D.I., 1987.
Effect of plant density on development and yield of rapeseed and its significance to recovery from hail injury. *Canadian Journal of Plant Science* 67 (1), 43-51.
- Mendham N.J., P.A. Shipway & R.K. Scott, 1981-a.
The effects of delayed sowing and weather on growth, development and yield of winter oil-seed rape (*Brassica napus*). *Journal of Agricultural Science, UK* 96 (2), 389-416.
- Mendham N.J., P.A. Shipway & R.K. Scott, 1981-b.
The effects of seed size, autumn nitrogen and plant population density on the response to delayed sowing in winter oil-seed rape (*Brassica napus*). *Journal of Agricultural Science, UK* 96 (2), 417-428.
- Mendham, N.J. & R.K. Scott, 1975.
The limiting effect of plant size at inflorescence initiation on subsequent growth and yield of oilseed rape (*Brassica napus*) *Journal of Agricultural Science, Camb.*
- Milthorpe, F.L. & J. Moorby, 1974.
An Introduction to Crop Physiology. Cambridge University Press, 193 pp.

- Myers, L.F., K.R. Christian & R.J. Kirchner, 1982.
Flowering responses of 48 lines of oilseed rape (*Brassica* spp.) to vernalization and daylength. *Australian Journal of Agricultural Research* 33 (6), 927-936.
- Nitsch, A., 1976.
Genetische und physiologische Untersuchungen an Polyenfettsäure-Mutanten van Raps. II. Entwicklung und Polyenfettsäuregehalt von reifenden Samen. *Angew. Botanik* 50, 31-42.
- Nordestgaard, A., E. Augustinussen & P. Flengmark, 1984.
Influence of nitrogen and potassium fertilizing on seed quality of winter oilseed rape. *Tidsskr. Planteavl* 88, 327-341.
- Norton, G. & J.F. Harris, 1975.
Compositional changes in developing rape seed. *Planta (Berl.)* 123, 163-174.
- Pechan P.M. & D.G. Morgan, 1983.
The use of radiography in studies of plant development in vivo. *Planta* 159 (5), 476-481.
- Penning de Vries, F.W.T. & H.H. van Laar., 1982.
Simulation of growth processes and the model BACROS. In: F.W.T. Penning de Vries & H.H. van Laar (Eds.), *Simulation of plant growth and crop production*, Pudoc, Wageningen, 114-131.
- Rommelzwaal, A.J. & A. Habekotté, 1986.
Simulatie van de fenologische ontwikkeling van winterkoolzaad in de ijsselmeerpolders. RIJP-rapport, Lelystad, 21 pp.
- Rood S.B., D.J. Major & W.A. Charnetski, 1984.
Seasonal changes in $^{14}\text{CO}_2$ assimilation and ^{14}C translocation in oilseed rape. *Field Crops Research* 8 (5), 341-348.
- Scarbrick D.H., R.W. Daniels, J. Chapman & M. Parr, 1980.
Effect of nitrogen on the development of spring oilseed rape. *Experimental Husbandry* 37, 63-73.
- Schutte, F., J. Steinberger & U. Meier, 1982.
Entwicklungsstadien des Raps. *BBA Merkblatt* 27 (7), 10 pp.
- Scott R.K., E.A. Ogunremi, J.D. Ivins & N.J. Mendham, 1973.
The effect of sowing date and season on growth and yield of oilseed rape (*Brassica napus*). *Journal of Agricultural Science, UK* 81 (2), 277-285.
- Scott, R.K., E.A. Ogunremi, J.D. Ivins & N.J. Mendham, 1973.
The effect of fertilizers and harvest date on growth and yield of oilseed rape sown in autumn and spring. *Journal of agricultural Science* 81, 287-293.
- Shinobu I. & A. Kumura, 1987.
Internal factors affecting seed set of rapeseed. *Proceedings of the 7th international rapeseed congress, Poland, 11-14 May, 1987 (abstracts)*.
- Sierts, H.P., G. Geisler, J. Leon & W. Diepenbrock, 1987.
Stability of Yield Components from Winter Oil-Seed Rape (*Brassica napus* L.) *J. Agronomy & Crop Science* 158, 107-113.
- Sinclair, T.R., 1984.
Leaf area development in fieldgrown soybeans. *Agron. Journal* 76, 141-146.
- Spiertz, J.H.J., 1982.
Ear development, assimilate supply and grain growth of wheat. In: F.W.T. Penning de Vries & H.H. van Laar (Eds), *Simulation of plant growth and crop production*, Pudoc, Wageningen, 136-143.
- Sylvester-Bradley, R., 1984.
A code for stages of development in oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Aspects of Applied Biology* 6, 399-420.

Tayo, T.O. & D.G. Morgan, 1979.

Factors influencing flower and pod development in oil-seed rape (Brassica napus L.). Journal of Agricultural Science, UK 92 (2), 363-373.

Tayo T.O. & D.G. Morgan, 1975.

Quantitative analysis of the growth, development and distribution of flowers and pods in oil seed rape (Brassica napus L.). Journal of Agricultural Science, UK 85 (1), 103-110.

Vendeland, J.S., T.R. Sinclair, S.C. Spaeth & P.M. Cortes, 1982.

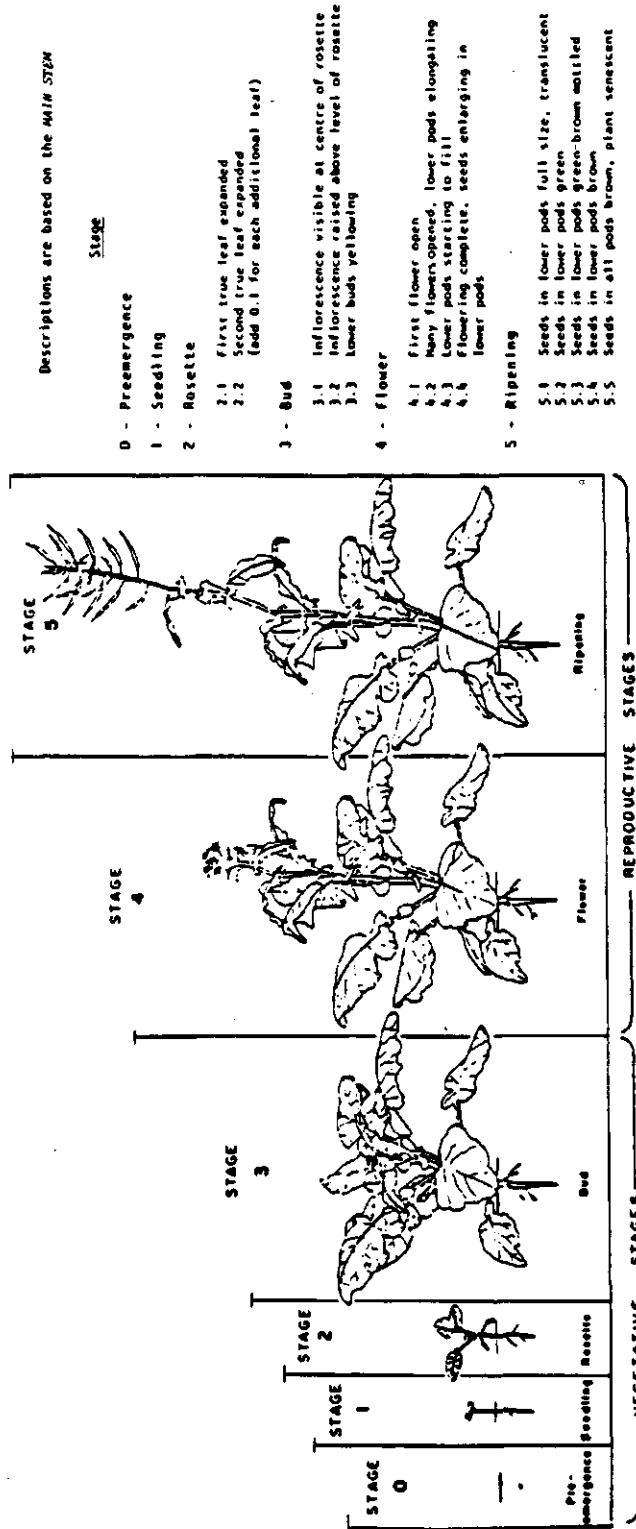
Assumptions of plastochron index: Evaluation with soya bean under field drought conditions. Annals of Botany 50, 673-680.

Vreeke, S., 1987.

De invloed van teeltmaatregelen bij winterkoolzaad op de zaadproduktie in Noord-Nederland. PAGV verslag 63, 36 pp.

Zadoks, J.C., 1981.

Een decimale code voor de ontwikkelingsstadia van granen. Gewasbescherming 12 (6), 219-229.



ONTWIKKELINGSSCHAAL VAN KOOLZAAD (Harper & Berkenkamp, 1975, Canada)

ONTWIKKELINGSSCHAAL VAN KOOLZAAD (Habekotte, 1978)

- stadium 0 De periode van zaai tot opkomst. De zaai vindt in de IJsselmeerpolders eind augustus - begin september plaats, de plantjes komen hier gemiddeld na 7 à 8 dagen op.
- stadium 1 Kiemplantstadium, de plantjes hebben 2 kiemblaadjes, maar nog geen gewone bladeren.
- stadium 2 Plantje met 2-5 gewone bladeren.
- stadium 3 Rozetstadium, het rozet wordt gevormd door 6 of meer gewone bladeren. In dit stadium is de plant het best bestand tegen vorst.
- stadium 4 Begin stengelstrekking. Afhankelijk van zaaidatum, weer en bodemvruchtbaarheid kan, voorafgaande aan het schieten in het voorjaar, in herfst of winter enige stengelstrekking plaatsvinden; de vorstgevoeligheid van de planten neemt toe. Indien in de winter geen stengelstrekking plaatsvindt is het moeilijk in het voorjaar stadium 4 van stadium 5 te onderscheiden.
- stadium 5 Begin van het schieten, eindigt met het zichtbaar worden van de eerste bloemknoppen.
- stadium 6 Snelle voortzetting van het schieten, steeds meer bloemknoppen worden zichtbaar.
- stadium 7 Voortzetting van het schieten, ook de zijstengels beginnen uit te groeien.
- stadium 8 Begin bloei, minstens 50% van de planten heeft minimaal 1 geopende bloem.
- stadium 9 Volle bloei, er openen zich evenveel nieuwe bloemen als er oude afvallen.
- stadium 10 Einde bloei, minstens 50% van de planten geheel uitgebloeid.
- stadium 11 De hauwen zijn aan het uitgroeien, de korrels in de hauwen zijn zichtbaar en zijn gevuld met een waterige substantie.
- stadium 12 De meeste hauwen zijn uitgegroeid, de onderste bladeren sterven af. De korrels zijn groen en nog erg zacht.
- stadium 13 De meeste bladeren zijn afgevallen, het gewas begint te verkleuren, de korrels worden steviger; de zaadlobben zijn van elkaar te wrijven.

ONTWIKKELINGSSCHAAL VAN KOOLZAAD (Habekotte, 1978) - vervolg

stadium 14 De korrels zijn stevig en beginnen blauw/zwart te verkleuren.

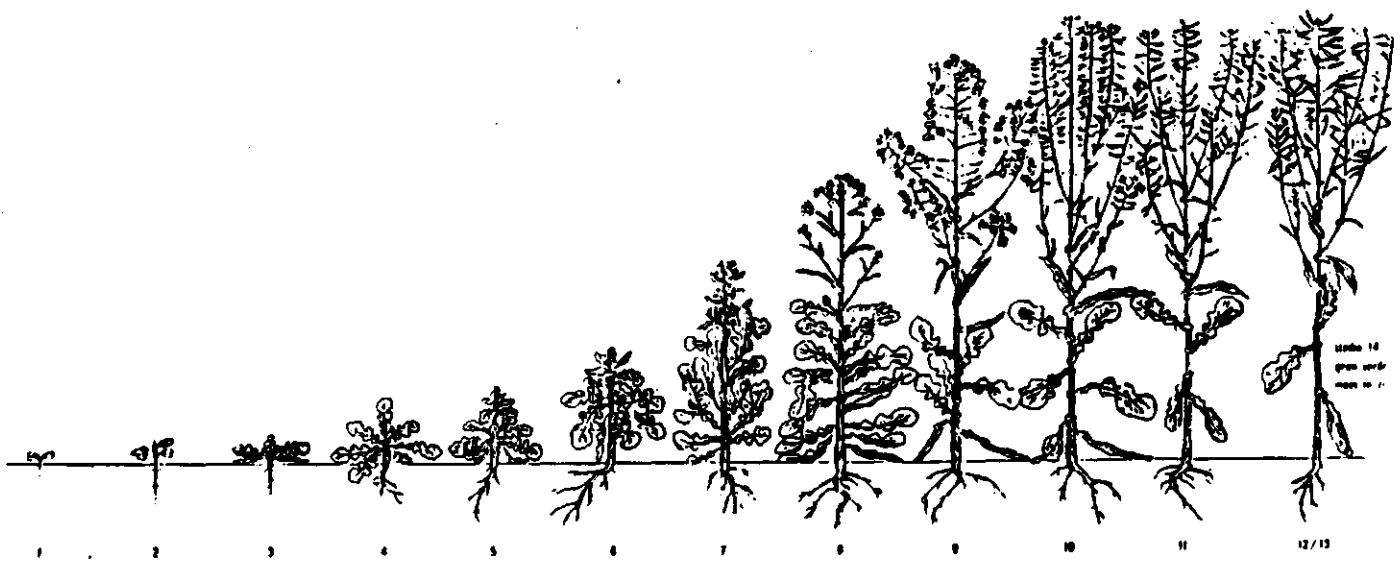
stadium 15 Zwadmaairijp. Het vrijwel bladloze gewas is sterk verkleurd, de meeste korrels zijn blauw/zwart gekleurd, stevig maar niet echt hard.

stadium 16 Maaidorsrijp. De hauwen beginnen open te springen, de korrels zijn vrij hard.

In Figuur 2 zijn de ontwikkelingsstadia afgebeeld. Tabel 1 geeft het verloop van de ontwikkeling in de tijd aan, gemiddeld over 4 jaren en over meerdere rassen. In Bijlage 1 zijn gegevens over de ontwikkeling van het ras Jet Neuf, bij verschillende zaaidata, geteeld als ontginningsgewas, te vinden. Deze gegevens vormden de basis voor het model. Bijlage 2 geeft de gewasontwikkeling bij verschillende zaaidata na voorvrucht zomergerst.

Tabel 1. Ontwikkeling van winterkoolzaad in Zuidelijk Flevoland bij zaai op 25 augustus, na voorvrucht zomergerst. Gemiddeld over de jaren 1981 t/m 1984 en over meerdere rassen (naar Habekotté, 1985)

stadium	datum	stadium	datum
(zaai) 0	25 aug.	8	4 mei
1	1 sept.	9	16 mei
2	16 sept.	10	2 juni
3	30 sept.	11	10 juni
4	18 maart	12	19 juni
5	3 april	13	29 juni
6	16 april	14	8 juli
7	24 april	15	14 juli



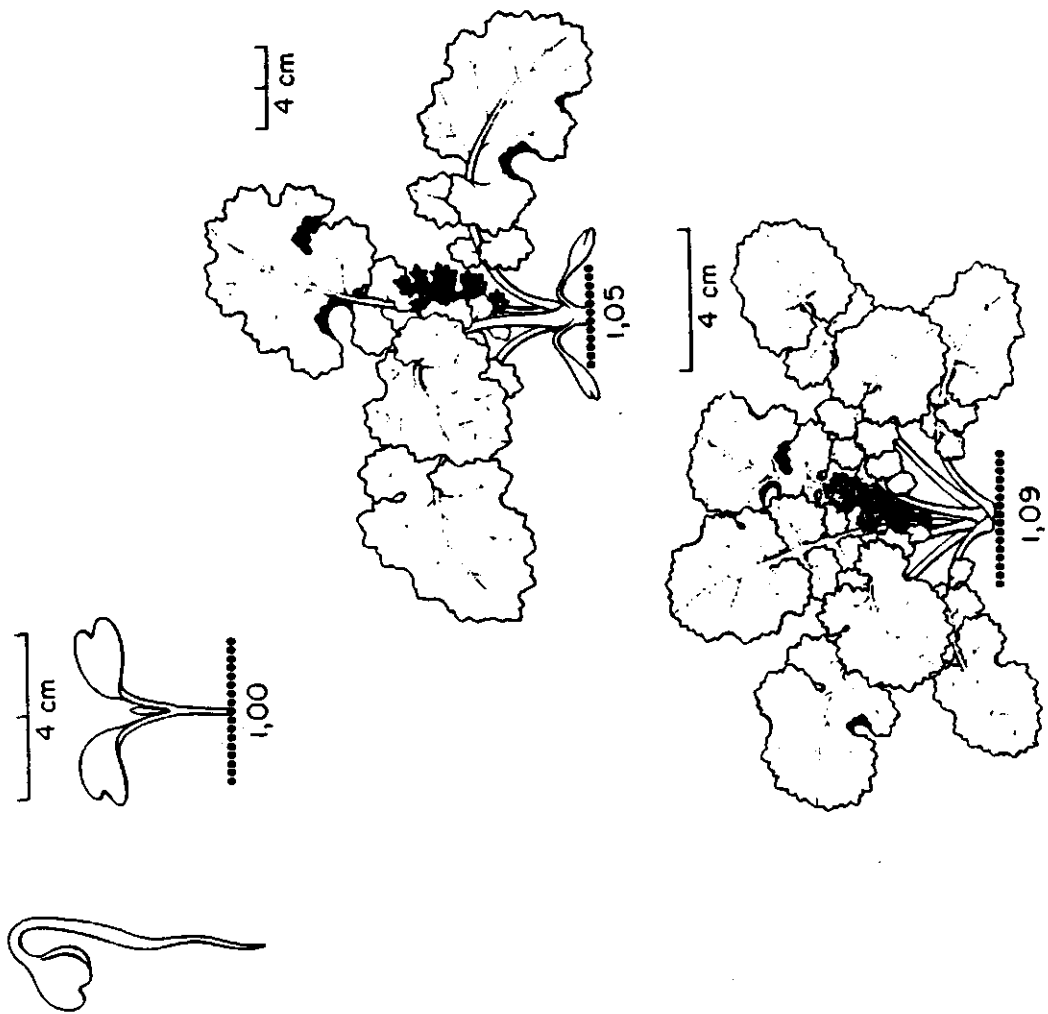
Figuur 2. Ontwikkelingsstadia van winterkoolzaad volgens Habekotté (uit Habekotté, 1978)

ONTWIKKELINGSSCHAAL VAN KOOLZAAD (Sylvester-Bradley, 1984; EPP0, 1987)

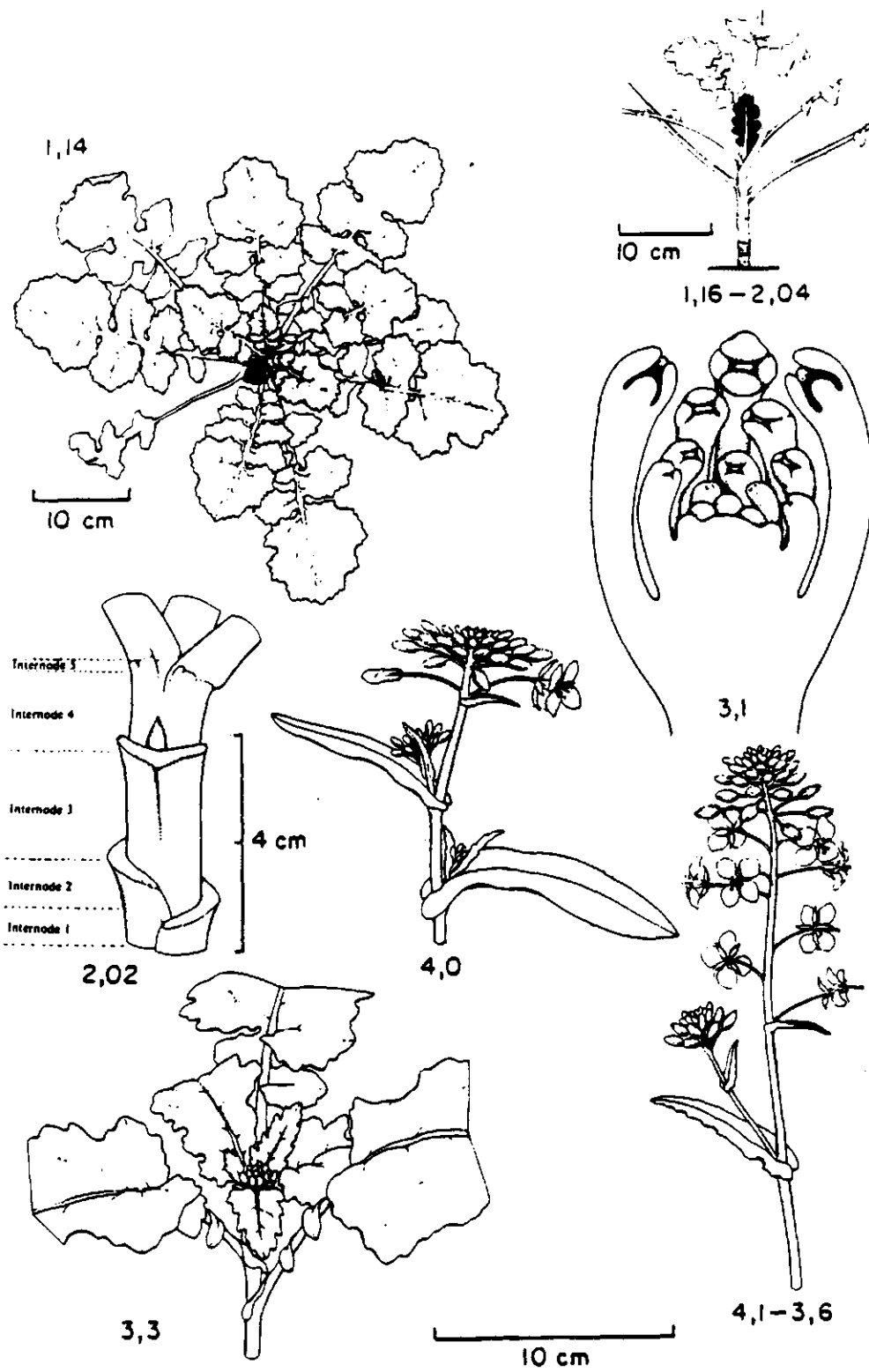
Definition	Code	Definition	Code
FLORER BUD DEVELOPMENT		GERMINATION AND EMERGENCE	
Note:-- The following descriptions should normally be applied to the raceme on the main stem. Otherwise, the raceme position should be stated.			
Only leaf buds present	3,0	Dry seed	0,0
Flower buds present but enclosed by leaves	3,1	Imbibed seed	0,2
Flower buds visible from above ("green bud")	3,3	Radicke emerged	0,4
Flower buds raised above leaves	3,5	Hypocotyl extending	0,6
First flower stalks extending	3,6	Cotyledons emerged	0,8
First flower buds yellow ("yellow bud")	3,7		
More than half flower buds on raceme yellow	3,9	LEAF PRODUCTION (lost leaves are counted by their scars)	
FLOWERING		Both cotyledons unfolded and green	1,00
First flowers opened	4,1	First true leaf exposed	1,01
20% all buds on raceme flowering or flowered	4,2	Second true leaf exposed	1,02
30% all buds on raceme flowering or flowered	4,3	Third true leaf exposed	1,03
40% all buds on raceme flowering or flowered	4,4	Fourth true leaf exposed	1,04
50% all buds on raceme flowering or flowered	4,5	Fifth true leaf exposed	1,05
60% all buds on raceme flowering or flowered	4,6	.	.
70% all buds on raceme flowering or flowered	4,7	.	.
80% all buds on raceme flowering or flowered	4,8	Tenth true leaf exposed	1,10
All viable buds on raceme finished flowering	4,9	.	.
POD DEVELOPMENT		Twentieth true leaf exposed	1,20
Lowest pods more than 2 cm long	5,1	.	.
20% potential pods on raceme more than 2 cm long	5,2	.	.
30% potential pods on raceme more than 2 cm long	5,3		
40% potential pods on raceme more than 2 cm long	5,4	STEM EXTENSION	
50% potential pods on raceme more than 2 cm long	5,5	No internodes detectable ("rosette")	2,00
60% potential pods on raceme more than 2 cm long	5,6	One internode detectable	2,01
70% potential pods on raceme more than 2 cm long	5,7	Two internodes detectable	2,02
80% potential pods on raceme more than 2 cm long	5,8	Three internodes detectable	2,03
All potential pods on raceme more than 2 cm long	5,9	Four internodes detectable	2,04
		Five internodes detectable	2,05
Note:-- The following descriptions should normally be applied to the lowest third of the raceme on the main stem. Otherwise, position on the raceme should be stated.		.	.
		Ten internodes detectable	2,10
SEED DEVELOPMENT		.	.
Seeds present	6,1	.	.
Most seeds translucent but full size	6,2	Twenty internodes detectable	2,20
Most seeds green	6,3	.	.
Most seeds green-brown mottled	6,4	.	.
Most seeds brown	6,5	.	.
Most seeds dark brown	6,6	.	.
Most seeds black but soft	6,7	.	.
Most seeds black and hard	6,8	.	.
All seeds black and hard	6,9	.	.

ONTWIKKELINGSSCHAAL VAN KOOLZAAD (Sylvester-Bradley, 1984; EPP0, 1987)

Code	Description
7	Leaf senescence Dessèchement des feuilles
8	Stem senescence Dessèchement des tiges
8.1	Most stem green Tige presque entièrement verte
8.5	Half stem green Moitié de la tige verte
8.9	Little stem green Peu de tige verte
9	Pod senescence/ Dessèchement des siliques
9.1	Most pods green La plupart des siliques sont vertes
9.5	Half pods green La moitié des siliques sont vertes
9.9	Few pods green Quelques siliques sont vertes



ONTWIKKELINGSSCHAAL VAN KOOLZAAD (Sylvester-Bradley, 1984; EPPO, 1987)



ONTWIKKELINGSSCHAAL VAN KOOLZAAD (Sylvester-Bradley, 1984; EPP0, 1987)

