

以生長分析和模式化評估結球萵苣的生長變異與氣候條件之關聯

陳柱中^{1,2} 李達源³ 莊愷璋^{4,*}

摘要

陳柱中、李達源、莊愷璋。2021。以生長分析和模式化評估結球萵苣的生長變異與氣候條件之關聯。台灣農業研究 70(4):253–269。

結球型萵苣 (*Lactuca sativa* L.) 是目前台灣秋冬至隔年晚春出口的指標蔬菜，尤其結球 (heading) 的表徵特性易受高溫限制，因此主要產期在當年10月至隔年4月間，若可經由分析不同期作氣候條件造成萵苣生長變異的關聯性，並導入模式化參數的管理指標，將可積極發展出萵苣田間生產的智慧管理系統。以結球萵苣的生產標的而言，有市場價值的部位在地上部葉球 (leafy head) (未展開內葉)，而已展開之外葉 (outer leaf) 則於採收與儲運過程具保護功能；但從植株成長過程的生理調節而言，外葉是光合產物的主要供源 (source)，而葉球是光合產物的標的積儲 (sink)，故外葉生長表現可謂主導葉球產量的首要栽培管理指標。本研究以2017–2018年於雲林縣二崙鄉兩處結球萵苣試驗田區 (427號和382號) 各3期作的植株生育調查與生長紀錄資料，分期作套配指數型的馬爾薩斯生長模式 (Malthusian growth model)，以推估結球萵苣生長的關鍵生理參數：相對生長率 (relative growth rate; RGR) 和相對葉生長率 (relative leaf-growth rate; RLR)，藉此探討不同期作結球萵苣的生長變異與氣候條件間之關聯性。結果顯示，不同期作生長模式的參數推估值確實與季節性氣候差異造成植株生長變異有關，生長期間的平均溫度較高或日照數較長有促進結球萵苣生物量累積和葉面積伸展之趨勢，而且平均溫度漸升或日照數漸增也較有利於植株生長。本研究再分別依總葉片和外葉為假設供源，以RGR和RLR推估值導入生長模式，計算淨同化率 (net assimilation rate; NAR)，由設定不同供源計算的NAR模擬曲線差異可推論得知，外葉為供源的光合產物大部分會轉移至地上部，以促進葉球內葉面積伸展及乾重累積，而葉球內葉並非主要供源。再者，依據不同供源計算的NAR曲線於生長初期之交會點，可用於回溯球心發育 (hearting) 的起始日期，並依平均生長積溫日數 (growing degree days; GDD = 735) 可推算最適採收日期。

關鍵詞：指數函數、相對生長率 (RGR)、葉面積比 (LAR)、淨同化率 (NAR)、結球。

前言

結球萵苣 (*Lactuca sativa* L.) 為全球性重要蔬菜，多作為生食或西餐佐菜，在溫帶地區最適生長溫度範圍為13–16°C (Borrelli *et al.* 2013)，日均溫18°C可達最佳的生長發育 (Lafta *et al.* 2021)。台灣秋冬季乾燥少雨，平

地氣候冷涼，中南部農民慣行於冬季裡作種植蔬菜，故結球型萵苣也是秋冬季節的重要葉菜類作物之一，同時目前也是台灣秋冬至隔年春季出口蔬菜的指標作物。雖然早期 (Brunini *et al.* 1976) 在對萵苣生長的基礎溫度研究中發現22°C時，萵苣有最大生長速率，但高溫亦

投稿日期：2021年5月20日；接受日期：2021年6月29日。

* 通訊作者：kwjuang@mail.ncyu.edu.tw

¹ 國立台灣大學農業化學系博士班研究生。台灣 台北市。

² 農委會農業試驗所農業化學組副研究員。台灣 台中市。

³ 國立台灣大學農業化學系教授。台灣 台北市。

⁴ 國立嘉義大學農藝學系教授。台灣 嘉義市。

會限制結球 (heading) 的表徵特性 (Nothmann 1977; Jenni & Yan 2009; Masarirambi *et al.* 2018), 而且高溫會導致提早抽薹 (bolting) 而影響收穫品質 (Silva *et al.* 1999), 台灣結球萵苣產期約在當年 10 月至隔年 4 月間, 之後夏季高溫則不利結球型萵苣的栽培生產。

行政院農業委員會自 2002 年開始辦理「外銷結球萵苣生產及採後處理技術示範輔導」計畫, 已建立有效的生產及運銷模式, 為拓展結球萵苣外銷, 農委會進而積極輔導農民團體設置結球萵苣外銷專區, 導入契作制度, 落實安全用藥管理。目前國內生產結球萵苣主要產區集中在雲林縣麥寮、崙背、二崙、褒忠等鄉, 每年 11 月至翌年 3 月為盛產期, 可藉冷藏保鮮達 30 d, 符合長途貯運需求, 並搭配穩定國際貿易商通路進行外銷, 主要外銷市場以鄰近日本為主, 占外銷市場 80%, 對其他國家如: 新加坡、韓國、馬來西亞等之出口量亦逐年成長; 依據農委會訂定 2020 年農業生產目標, 以外銷需求為考量的結球萵苣生產契作面積約 800 ha, 產量目標 24,000 Mg (DOP_TWCOA 2020)。為因應當前作物生產技術的智慧化管理趨勢, 必須積極建構各類作物之智能生產管理技術模組, 尤其台灣結球萵苣的季節性生產潛力已獲肯定且外銷市場前景可期, 若經由不同產期結球萵苣的生長分析並輔以模式化參數做為生產管理效能的評估指標, 將可積極發展出萵苣田間智能生產系統, 以穩定提升台灣結球萵苣的外銷產業發展。

作物植株在連續動態的生長發育過程, 最終產量表現乃基於其內在遺傳背景與外在環境條件的共同作用, 依據植物生理學的基礎原理進行生長分析 (growth analysis), 將生長過程之紀錄資料經數值解析與變異評估, 再依生長過程之定律 (deterministic) 和序律 (stochastic) 變化趨勢, 推估其模式化參數 (modeling parameters), 將可供智慧化作物生長管理的依據。有效的生長分析目的在獲得可靠的模式化參數, 必須先選定關鍵的生長指標 (growth indexes), 於生育期間連續記錄生長指標之變化來代表植株的生長過程, 再將紀錄資料導入植物生理學的理論模式, 以取得有效的模式化參

數, 這些模式化參數即可代表作物在遺傳背景與環境條件共同作用下的生長變化特性; 若作物種類或品種相同, 不同環境條件下模式化參數的差異即是評估環境條件造成作物生長變異的依據, 而且環境條件與模式化參數的聯動關係更是改善作物栽培管理程序最有用的工具。作物生長過程的基礎生理調節就是光合產物的生成、轉運和累積, 因此光合產物的供源和積儲器官組織都是生長分析的關鍵指標, 包括: 葉數、葉面積、株冠面積、植株各部位乾、鮮重等, 而主導生長指標變化的主要模式化參數包括: 相對生長率 (relative growth rate; RGR)、葉面積比 (leaf area ratio; LAR)、葉面積指數 (leaf area index; LAI)、淨同化率 (net assimilation rate; NAR) 與作物生長率 (crop growth rate; CGR) 等 (Chan *et al.* 1995; Chan *et al.* 1998)。

就結球萵苣的生產標的而言, 有經濟價值的部位是植株地上部的葉球 (leafy head), 亦即未展開的內葉, 而已展開的外葉則於採收與儲運過程具保護功能, 以確保葉球之品質與外觀完整, 可於包裝時截切去除。但從植株的生長過程而言, 已展開外葉是截取日照行光合作用的主要器官, 可視為光合產物的主要供源 (source), 而葉球是光合產物的目標積儲 (sink), 故外葉是植株生長過程主導最終葉球產量表現的重要栽培管理指標 (Liao *et al.* 1993), 經由精準監控外葉生長以達成收穫葉球的目標產量, 是提升結球萵苣生產效益的有效策略。因此, 欲優化國內結球萵苣在不同產期的生產管理, 可先經由生長分析建立結球萵苣生長模式, 利用模式化參數監測植株生長過程, 藉以管控不同產期環境條件差異造成之生產力與品質變異。目前, 國內田間葉菜作物的生長模式研究實例較少 (Chen & Lie 1997; Yang & Lin 2017), 既有之相關研究多針對優化設施栽培的環控條件 (Yang & Lin 2019), 而對結球型葉菜作物的生長分析和模式參數之探討有限 (Liao *et al.* 1993; Chang Chien & Hsu 2003)。國外已有較多萵苣生長模式之相關研究可依循參考 (van Holsteijn 1980; Glenn 1984; Wheeler *et al.* 1993b; van Henten 1994; Gallardo *et al.* 1996; Seginer 2003; Salomez &

Hofman 2007; Fraile-Robayo *et al.* 2017; Carini *et al.* 2020; Zhang *et al.* 2020), 然而國內相關研究實例不多 (Yang & Lin 2017; Chen *et al.* 2019), 符合國內主要產區環境和季節條件之模式化參數尚不夠完整, 且無可靠的參考基準供比對。由於既有萵苣生長模式之研究報告皆未考慮結球型萵苣之內、外葉形態差異與光合產物分配之生理調節, 故本研究假設展開外葉與包合形成葉球的內葉分別為植株的主要供源和積儲, 以建構結球萵苣的生長模式, 藉此探討不同期作結球萵苣內、外葉的生長差異及其模式化參數對應氣候條件的關聯性。

材料與方法

田間試驗與生育調查

本研究試驗區位於台灣雲林縣二崙鄉, 試驗田區地號分別為油車段 427 號和公館段 382 號; 油車段 427 號田區屬粘板岩老沖積土的二林系土壤, 耕作面積 0.45 ha; 公館段 382 號田區屬粘板岩老沖積土的員林系土壤, 耕作面積 0.30 ha。試驗區各期作栽種結球萵苣品種皆為「常利 6 號」, 種子來源為合歡農產有限公司。試驗期程包括: 2017 年第一期作 1 月底至 3 月底 (I/2017), 第二期作 2017 年 10 月初至 2018 年 1 月下旬 (II/2017), 2018 年第一期作自 2017 年 12 月初至 2018 年 4 月初 (I/2018)。對應各期作之氣象資料取自中央氣象局網站的觀測資料查詢系統 (<https://e-service.cwb.gov.tw/HistoryDataQuery/index.jsp>), 查閱下載雲林縣二崙測站 (經度 120°24'32"E, 緯度 23°46'22"N) 的月平均溫度和累積降雨量紀錄, 以及嘉義市嘉義測站 (經度 120°25'58"E, 緯度 23°29'45"N) 的日照時數紀錄, 彙整後如圖 1 所示。油車段 427 號田區第一期作栽培密度約 5.94 pl_t m⁻², 第二期作栽培密度約 5.77 pl_t m⁻², 第三期作栽培密度約 5.69 pl_t m⁻²。公館段 382 號田區第一期作栽培密度約 5.92 pl_t m⁻², 第二期作栽培密度約 5.73 pl_t m⁻², 第三期作栽培密度約 5.76 pl_t m⁻²。以上各期作試驗區萵苣栽培生長過程的田間和植株管理皆由同一農場負責操作, 且兩處試驗

田區土壤皆屬粘板岩老沖積土, 故本試驗過程之栽培管理與生長環境, 除不同期作的季節性氣候變化, 其他有關土壤背景、肥培管理、植物保護和栽培密度等外部條件, 皆極為相近。

本研究對試驗區萵苣植株的生育調查項目包括: 葉數、葉面積和植株各部位 (根、莖、葉) 之乾、鮮重, 於定植後約每 7–10 d 自田區隨機採集 5–6 pl_t, 量測記錄各調查項目, 自可明確分辨葉球之定植天數起分開記錄葉球內葉和展開外葉之面積, 大約都在定植後 30 d 以上才可量測到葉球內葉面積, 並於收穫時量測葉球之鮮重、徑寬和高, 採收日期的決定則依試驗區所屬農場的生產規劃及農民對葉球品質特徵的經驗判斷。本研究對結球萵苣的生長分析和模式化評估所使用之植株生育調查資料, 參考自行政院農業委員會農業試驗所執行 2017–2018 年科技計畫 (106 農科-18.1.6-農-C1、107 農科-14.2.6-農-C1) 已公開之研究報告。

作物生長模式

作物生長分析的主要目的是對作物產量

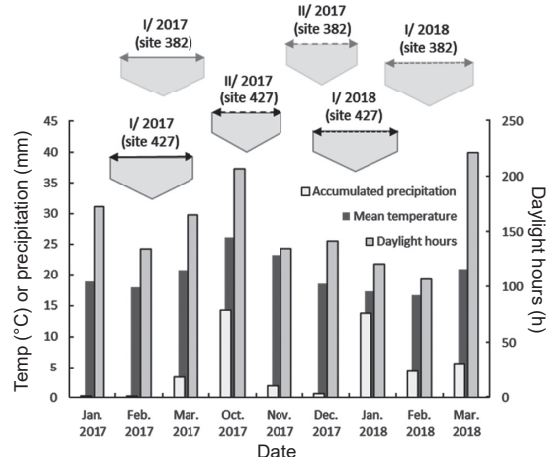


圖 1. 試驗區 (427 號和 382 號) 各期作 (I/2017、II/2017 和 I/2018) 試驗期間每月之平均溫度、日照時數和累積降雨量。

Fig. 1. Monthly average temperature, daylight hours and accumulated precipitation during the experiment periods for the sites no. 427 and 382 during 3 cropping seasons (I/2017, II/2017 and I/2018).

(yield; Y) 進行精確的評估模擬，以期能有效改善栽培管理技術提升其生產力 (productivity; P)，構成產量的基本要件為單株生物量 (biomass; w) 與栽培密度 (density; N_d)：

$$Y (\text{kg ha}^{-1}) = N_d (\text{plt ha}^{-1}) \times w (\text{kg plt}^{-1}) \quad (1)$$

而生產力則是單位時間的產量表現，或解釋為每日的平均產量：

$$P (\text{kg ha}^{-1} \text{ d}^{-1}) = Y (\text{kg ha}^{-1}) / T (\text{d}) \quad (2)$$

其中 T 為收穫植株的生長期，作物品種差異會直接影響收穫日期，但除品種的遺傳因素外，不同季節的氣候環境與栽培管理條件亦顯著影響收穫之日期。因此，氣候環境與栽培管理條件對特定作物品種的產量與生產力的影響，不僅表現在單株生物量，更直接影響收穫日期。

若以植物行光合作用產生碳水化合物所累積的生物量來代表生長表現，則生物量累積的快慢即為生長速率 (growth rate; GR)：

$$GR = dw/dt \quad (3)$$

然而， GR 會受植株大小、承載光照面積或光合產物的分布差異所影響，因此定義相對生長率 (relative growth rate; RGR)，可更精準表示植株累積光合產物的效率：

$$RGR = 1/w \times dw/dt \quad (4)$$

換言之，植株生物量 w 是與時間 t 有關的變量 (variate)，可試以 t 的函數 $y_w(t)$ 表示：

$$w = y_w(t) \quad (5)$$

再者，基於光合產物的生成與分配調節，光合作用的葉面積是供源量的指標，生物量的累積代表積儲的強弱，若考慮植株形態差異對葉片承載光照面積之影響，可能改變生物量累積的過程，則葉面積也會是監測植株生長的關鍵指標，而且葉面積的擴大速率可能是優先於生物量累積速率的

指標，導入單株葉面積的相對擴大率或稱為相對葉生長率 (relative leaf-growth rate; RLR)，可藉以說明對應供源和積儲的生長指標在植株生長過程的相互關係， RLR 定義如下：

$$RLR = 1/A \times dA/dt \quad (6)$$

而葉面積 A 也可被表示成 t 的函數 $y_A(t)$ ：

$$A = y_A(t) \quad (7)$$

上述式 (4) 和 式 (6) 代表植株生長過程的生理參數 RGR 與 RLR ，可進一步被導入作物生長模式的推演和計算 (Blackman 1919; Briggs *et al.* 1920; West *et al.* 1920)，式 (4) 經移項後積分可改寫如下：

$$\ln(w) = RGR \times t + c_w \quad (8)$$

或

$$w = \exp(RGR \times t + c_w) \quad (9)$$

同理，式 (6) 可被推演表示如下：

$$\ln(A) = RLR \times t + c_A \quad (10)$$

或

$$A = \exp(RLR \times t + c_A) \quad (11)$$

因此，結合式 (5) 和式 (9) 以及式 (7) 和式 (11)，即可推導出結合生理參數 RGR 與 RLR 的生物量和葉面積的生長模式：

$$y_w(t) = w_o \times \exp(RGR \times t) \quad (12)$$

和

$$y_A(t) = A_o \times \exp(RLR \times t) \quad (13)$$

其中 $w_o = \exp(c_w)$ 、 $A_o = \exp(c_A)$ 。式 (12) 和式

(13) 即所謂的馬爾薩斯生長模式 (Malthusian growth model)，在假設支撐族群成長資源不受限制的條件下，族群成長曲線會近似時間的指數函數 (Kögel & Prskawetz 2001; Weil & Wilde 2009; Lemmen 2014)，這是目前各種屬於指數型生長模式的基本型 (或稱退化型)。

若將相關重要生理參數：葉面積比 (LAR) 和淨同化率 (NAR)，依定義導入式 (12) 和式 (13)，即可進行模式化的評估分析。LAR 和 NAR 依定義如下 (West *et al.* 1920; Anten & Ackerly 2001)：

$$LAR = A/w = y_A(t)/y_w(t) \quad (14)$$

和

$$NAR = (1/A) \times dw/dt = RGR/LAR \quad (15)$$

若分別帶入式 (12) 和式 (13)，即可被改寫如下：

$$LAR = A_0/w_0 \times \exp[(RLR - RGR) \times t] \quad (16)$$

和

$$NAR = RGR \times (w_0/A_0) \times \exp[(RGR - RLR) \times t] \quad (17)$$

因此，若限定植株在特定生育期間，且 RGR 與 RLR 近似穩定常數時，LAR 和 NAR 也會是時間 t 的函數。

模式參數推估

本研究以不同期作結球萵苣的生物量 (植株乾重) 和葉面積生長紀錄資料進行分析，並套配生長模式估算出 RGR 與 RLR，藉由對應不同期作的 RGR 與 RLR 推估值和 $y_w(t)$ 、 $y_A(t)$ 模式，進一步評估說明不同期作植株生長變異與氣候條件間之關聯。依據式 (8) 和式 (10) 之直線關係，先將生質量 w 和葉面積 A 的紀錄資料取自然對數值，再對應定植天數 (days after transplanting; DAT)，以 SigmaPlot 12.5 軟體的迴歸分析功能，建立 $\ln(w)$ 和 $\ln(A)$ 對應 $t = DAT$ 的直線型模式：

$$\ln(w) = k_w \times t + c_w \quad (18)$$

和

$$\ln(A) = k_A \times t + c_A \quad (19)$$

其中斜率 k_w 和 k_A 即表示 RGR 和 RLR，截距 c_w 和 c_A 則表示植株定植時 ($t = 0$) 的起始生質量和葉面積之自然對數值。本研究分別將單株地上部、根部和外葉乾重之生長曲線套配式 (18)，而總葉片和葉面積的生長曲線套配式 (19)，可分別獲得地上部、根部和外葉乾重的模式參數推估值 (k_w 和 c_w)，以及總葉片和葉面積的模式參數推估值 (k_A 和 c_A)。

之後，上述參數推估值 k_w 、 k_A 、 c_w 和 c_A 可被代入式 (17)，將 NAR 表示如下：

$$NAR = k_w \times \exp[(k_w - k_A) \times t + (c_w - c_A)] \quad (20)$$

其中 $\exp[(k_w - k_A) \times t + (c_w - c_A)]$ 即為葉面積比 (LAR) 的倒數，故植株生長過程的 NAR 受 LAR 所影響，且會依不同生育期隨時間改變的指數曲線 (Potter & Jones 1977)。本研究依結球萵苣生育過程之形態發育特徵，分別設定總葉片 (葉球內葉與展開外葉的總和) 和展開外葉為光合產物供源的兩種生長分析策略，以地上部生物量累積的參數推估值 k_w 和 c_w 分別對應總葉片面積和展開外葉面積的 k_A 和 c_A ，代入式 (20)，模擬計算出依總葉片面積的 NAR_{all} 和依展開外葉面積的 NAR_{out} 兩種曲線。

再者，為更清楚的說明生物量累積和葉面積擴大影響淨同化率 (NAR) 之關聯性，可引用 RGR/RLR 的比值解釋光合產物在供源與積儲間的分配調節趨勢 (Jackson 1963; Potter & Jones 1977; Poorter & van der Werf 1998)，依據式 (4) 和式 (6) 可將 RGR/RLR 表示如下：

$$\begin{aligned} RGR/RLR &= (A/w) \times (dw/dA) \\ &= LAR \times (dw/dA) \end{aligned} \quad (21)$$

若 $RGR/RLR = 1$ ，則 $dA/dw = LAR$ ，新增生物量 dw 供給新生葉面積 dA 的比例不變，LAR 維持定值，也表示 NAR 固定不變 (West *et al.*

1920)。若 $RGR/RLR > 1$ ，則 $dA/dw < LAR$ ，新增生物量 dw 供給新生葉面積 dA 的比例小於既有 LAR ，之後 LAR 會遞減，表示 NAR 將上升；當 $RGR/RLR < 1$ ，則 $dA/dw > LAR$ ，新增生物量 dw 供給新生葉面積 dA 的比例大於既有 LAR ，之後 LAR 會遞增，而 NAR 也將下降。

生長分析步驟與模式化流程

本研究對結球萵苣生長所建構的作物模式與獲得之參數，是假設植株乾、鮮重間的水分含量比例趨近定值（本研究試驗資料的單株平均水分含量為 $95\% \pm 3\%$ ），以單株生物量（平均乾重）進行評估模擬和產期效應之比較說明。依據前述田間試驗、生育調查、生長分析原理和模式參數推估的步驟，將本研究提出之結球萵苣生長分析與模式化參數估算流程，彙整如圖 2，以利田間試驗結果的討論說明和模式化參數的推論應用。

結果

植株生物量的生長曲線模擬和模式參數推估

圖 3 和圖 4 為試驗區 427 號和 382 號各期作 (I/2017、II/2017 和 I/2018) 結球萵苣單株地上部、展開外葉和根部乾重之生長曲線。地上部和展開外葉乾重的生長紀錄包括 I/2017、II/2017 和 I/2018 共 3 期，但根部生長紀錄於試驗區 427 號僅有 2 期：I/2017 和 II/2017，於試驗區 382 號只有一期 (I/2017)，依式 (18) 的直線型關係套配模式估算出參數 k_w 和 c_w ，如表 1 所示。圖 3 和圖 4 中的決定係數 R^2 和顯著水準可供評估以生長曲線資料套配模式之效度和信度，其中試驗區 427 號在 I/2018 外葉乾重套配生長模式的決定係數較低 ($R^2 = 0.85$)，其餘各組資料套配模式 $R^2 > 0.9$ ，而且顯著水準皆達 $P < 0.05$ ，可提供表 1 所列模式參數

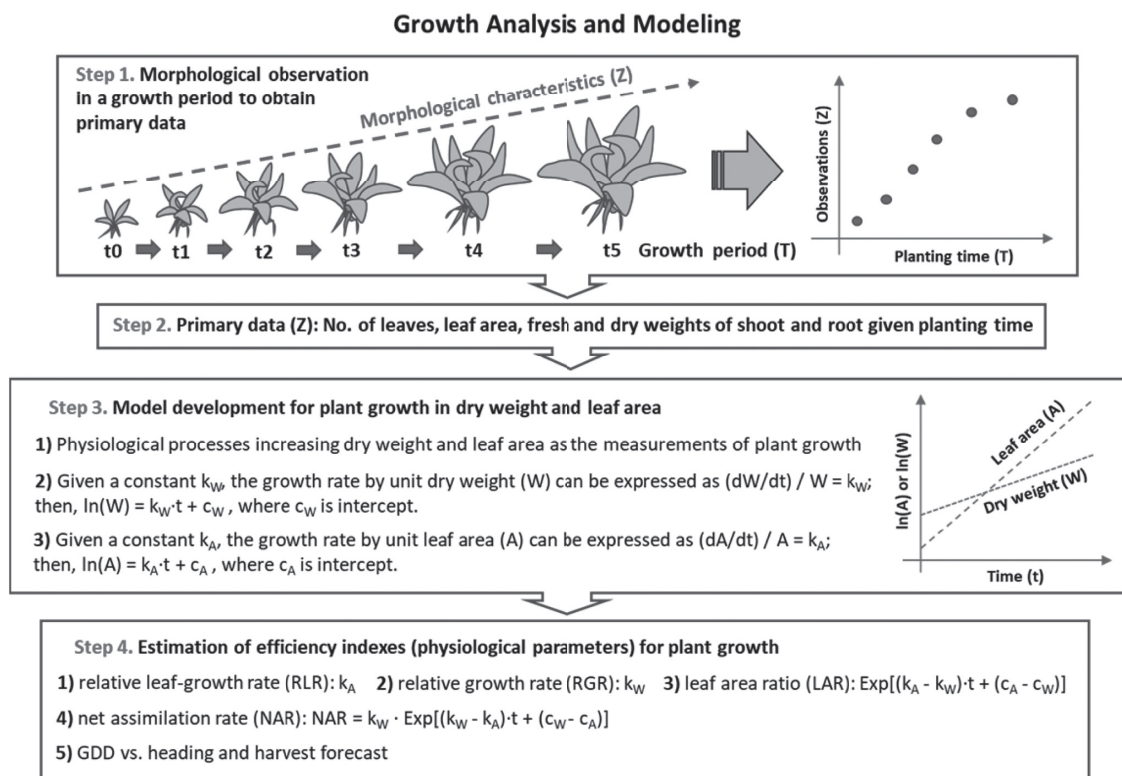


圖 2. 本研究對結球萵苣的生長分析與模式化步驟之流程。

Fig. 2. Flowchart of the procedures of growth analysis and modeling for crisphead lettuce in the study.

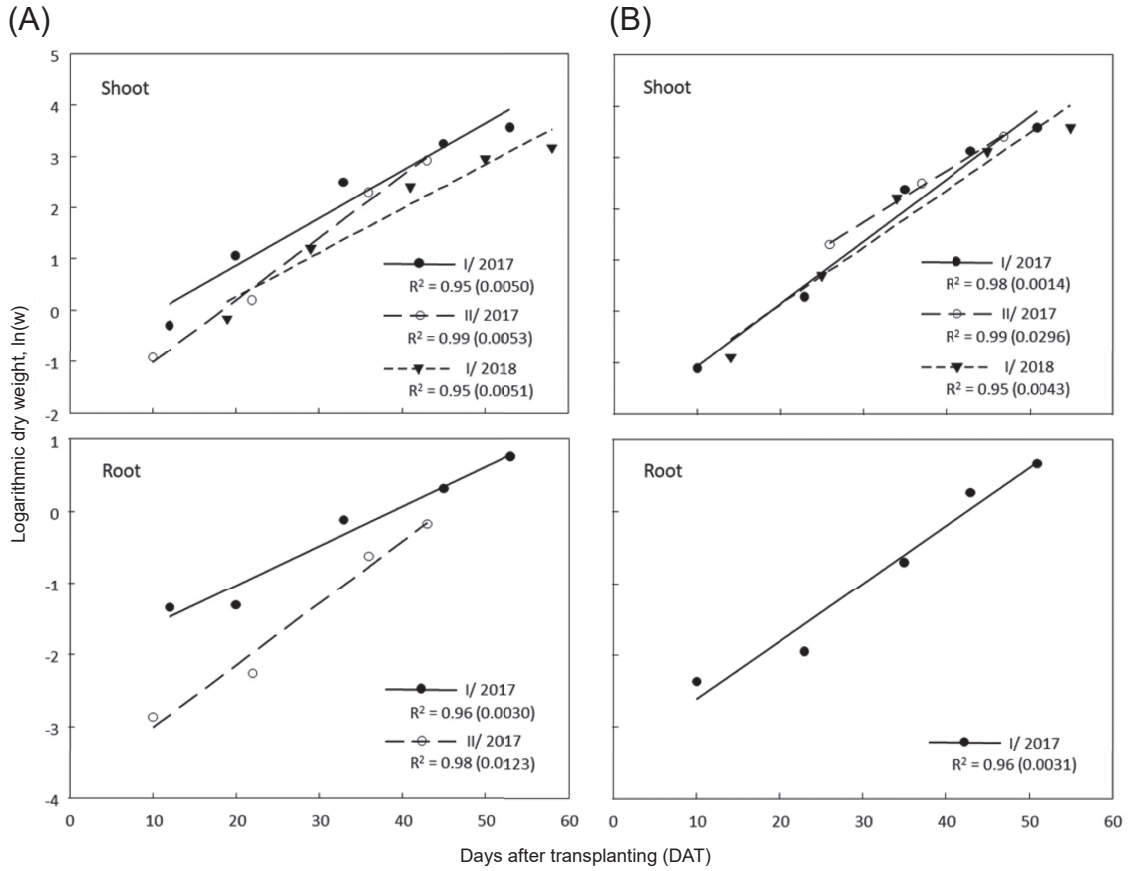


圖 3. 試驗區 (A) 427 號和 (B) 382 號各期作 (I/2017、II/2017 和 I/2018) 結球萵苣單株地上部與根部乾重 (w) (g plt^{-1}) 之對數化生長曲線。 R^2 表示決定係數，括弧內數值表示顯著水準。

Fig. 3. Logarithmic growth curves of dry weight (w) per plant (g plt^{-1}) for shoot and root of the crisphead lettuce plants grown in the sites (A) 427 and (B) 382 during 3 cropping seasons (I/2017, II/2017 and I/2018). R^2 denotes coefficient of determination and the significant level is denoted in parentheses.

推估值 k_w 和 c_w 的確效依據。也就是說，在圖 3 和圖 4 中生長曲線所呈現之模式化特徵皆可有效匯集於參數推估值 k_w 和 c_w ，不同試驗區各期作間參數推估值之差異，將可供討論結球萵苣植株生物量受氣候條件影響的生長變異。

圖 3A 顯示試驗區 427 號的地上部乾重在 I/2017 和 I/2018 兩期的直線斜率明顯低於 II/2017 的直線斜率，對應表 1 所示 I/2017 和 I/2018 的 k_w 分別為 0.0927 和 0.0861，而 II/2017 的 k_w 為 0.1213。根部乾重在 I/2017 的直線斜率也明顯低於 II/2017，對應表 1 中 I/2017 的 k_w 為 0.0551，而 II/2017 的 k_w 為 0.0865。再者，圖 4A 所示結果也有相同趨勢，試驗區 427 號的外葉乾重於 I/2017 和 I/2018 兩期的直線斜率較低，

對應表 1 中 I/2017 和 I/2018 的 k_w 分別為 0.0703 和 0.0559，而 II/2017 的 k_w 為 0.0860。

然而，圖 3B 卻顯示試驗區 382 號地上部乾重於 I/2017 和 I/2018 兩期的直線斜率高於 II/2017 的直線斜率，對應表 1 所示 I/2017 和 I/2018 的 k_w 分別為 0.1215 和 0.1114，而 II/2017 的 k_w 為 0.1006。圖 4B 也顯示試驗區 382 號外葉乾重於 I/2017 和 I/2018 的直線斜率較高，表 1 中 I/2017 和 I/2018 的 k_w 分別為 0.1101 和 0.0813，而 II/2017 的 k_w 為 0.0505。

植株葉面積的生長曲線模擬和模式參數推估

圖 5 所示為試驗區 427 號和 382 號各期作

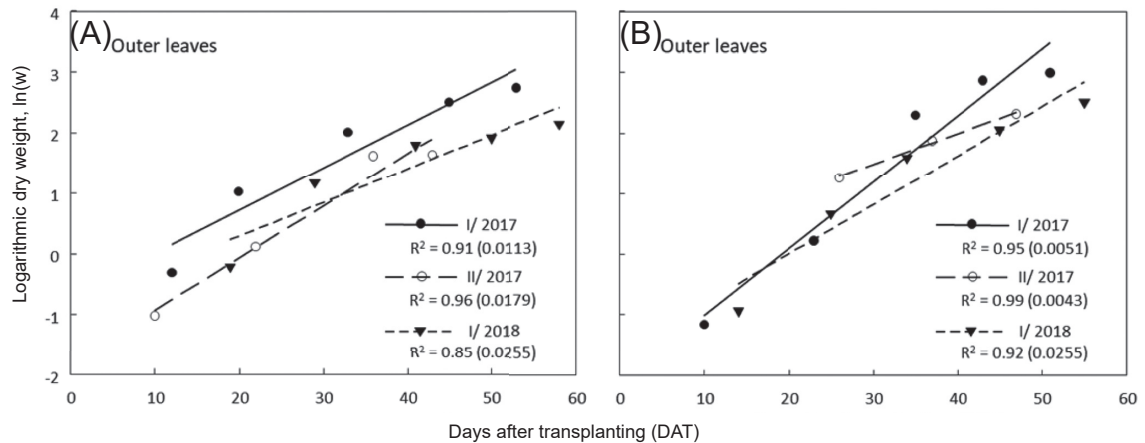


圖 4. 試驗區 (A) 427 號和 (B) 382 號各期作 (I/2017、II/2017 和 I/2018) 結球萵苣單株外葉乾重 (w) (g plt^{-1}) 之對數化生長曲線。 R^2 表示決定係數，括弧內數值表示顯著水準。

Fig. 4. Logarithmic growth curves of dry weight (w) per plant (g plt^{-1}) for outer leaves of the crisphead lettuce plants grown in the sites (A) 427 and (B) 382 during 3 cropping seasons (I/2017, II/2017 and I/2018). R^2 denotes coefficient of determination and the significant level is denoted in parentheses.

(I/2017、II/2017 和 I/2018) 結球萵苣單株總葉片和外葉面積的生長曲線，依式 (19) 的直線型關係套配模式求出參數推估值 k_A 和 c_A (表 1)。於圖 5A 的試驗區 427 號在 I/2018 外葉面積套配生長模式的決定係數較低 ($R^2 = 0.87$)，於圖 5B 的試驗區 382 號在 I/2018 外葉面積的生長套配模式也偏低 ($R^2 = 0.78$)，然而各組資料模式套配的 R^2 顯著水準皆達 $P < 0.05$ ，仍可供表 1 中參數推估值 k_A 和 c_A 的確效依據。因此，參數推估值 k_A 和 c_A 可有效代表葉面積生長曲線所呈現之模式化特徵，且不同試驗區各期作間參數推估值之差異，將可供討論結球萵苣植株葉面積受氣候條件影響的生長變異。

圖 5A 之上圖顯示試驗區 427 號的總葉片面積在 I/2017 和 I/2018 的直線斜率較低，對應表 1 所示 I/2017 和 I/2018 的 k_A 分別為 0.1011 和 0.0983，而 II/2017 的 k_A 為 0.1349；而圖 5A 之下圖顯示外葉面積也有相同趨勢，I/2017 和 I/2018 的直線斜率較低，表 1 中 I/2017 和 I/2018 的 k_A 分別為 0.0806 和 0.0691，II/2017 的 k_A 則為 0.0996。然而，圖 5B 之上圖顯示試驗區 382 號的總葉片面積在 I/2017 的直線斜率較高，對應表 1 所示 I/2017 的 k_A 為 0.1304，而 II/2017 和 I/2018 的 k_A 分別為 0.1085 和 0.1048；圖 5B 之下圖顯示外葉面積於 I/2017 的斜率明

顯較高，表 1 中 I/2017 的 k_A 為 0.1185，II/2017 和 I/2018 的 k_A 則分別為 0.0584 和 0.0762。

植株淨同化率的模擬

圖 6 所示為試驗區 427 號和 382 號各期作 (I/2017、II/2017 和 I/2018) 結球萵苣地上部的淨同化率 (NAR) 模擬曲線，其中分別以總葉片面積和外葉面積的 k_A 和 c_A 代入式 (20) 計算模擬出 NAR_{all} 和 NAR_{out} 隨 DAT 的變化曲線。圖 6A 顯示試驗區 427 號各期作的 NAR_{all} 曲線皆呈遞減趨勢，I/2017 和 I/2018 的遞減較 II/2017 平緩；但各期作的 NAR_{out} 曲線皆呈遞增趨勢，而且 I/2017 和 I/2018 的遞增較 II/2017 平緩。再者，圖 6B 顯示試驗區 382 號在 I/2017 和 II/2017 的 NAR_{all} 曲線亦明顯呈遞減趨勢，惟在 I/2018 維持穩定緩慢上升；相對各期作的 NAR_{out} 曲線皆呈遞增趨勢，而且 II/2017 和 I/2018 顯著加速遞增。

討論

季節性氣候差異影響結球萵苣生長的模式化評估

依據本研究模擬試驗區 427 號和 382 號各期作結球萵苣植株乾重和葉面積的生長曲

表1. 試驗區 (427號和382號) 各期作 (I/2017、II/2017和I/2018) 結球萵苣單株地上部、根部與外葉乾重 (w) (g plant^{-1}) 生長曲線以及葉片與外葉面積 (A) ($\text{cm}^2 \text{ plant}^{-1}$) 生長曲線，套配馬爾薩斯模式 (指數型函數) $f(t) = \exp(k \times t + c)$ 的推估參數。

Table 1. Estimated values of the parameters in Malthus model (i.e., exponential function) $f(t) = \exp(k \times t + c)$ fitting to leaf area growth curves of all leaves and outer leaves and dry weight growth curves of shoot, root and outer leaves for the head lettuce plants grown in sites no. 427 and 382 during the cropping seasons (I/2017, II/2017 and I/2018).

Site & cropping season	Dry weight (<i>w</i>)						Leaf area (<i>A</i>)					
	Shoot		Root		Outer leaves		All leaves		Outer leaves			
	<i>k_w</i>	<i>c_w</i>	<i>k_w</i>	<i>c_w</i>	<i>k_w</i>	<i>c_w</i>	<i>k_d</i>	<i>c_d</i>	<i>k_d</i>	<i>c_d</i>		
427												
I/2017	0.0927 (0.0124) ^z	-1.012 (0.447)	0.0551 (0.0062)	-2.139 (0.223)	0.0703 (0.0126)	-0.697 (0.453)	0.1011 (0.0109)	4.066 (0.392)	0.0806 (0.0108)	4.357 (0.388)		
II/2017	0.1213 (0.0088)	-2.247 (0.269)	0.0865 (0.0097)	-3.884 (0.296)	0.0860 (0.0117)	-1.799 (0.357)	0.1349 (0.0108)	2.906 (0.329)	0.0996 (0.0064)	3.440 (0.195)		
I/2018	0.0861 (0.0116)	-1.481 (0.487)	NA ^y	NA	0.0559 (0.0135)	-0.8355 (0.564)	0.0983 (0.0143)	3.489 (0.596)	0.0691 (0.0156)	4.146 (0.652)		
382												
I/2017	0.1215 (0.0106)	-2.292 (0.377)	0.0804 (0.0091)	-3.427 (0.325)	0.1101 (0.0148)	-2.124 (0.527)	0.1304 (0.0087)	2.765 (0.309)	0.1185 (0.0094)	2.927 (0.334)		
II/2017	0.1006 (0.0047)	-1.291 (0.176)	NA	NA	0.0505 (0.0034)	-0.0312 (0.1287)	0.1085 (0.0012)	3.860 (0.046)	0.0584 (0.0003)	5.156 (0.012)		
I/2018	0.1114 (0.0142)	-2.112 (0.534)	NA	NA	0.0813 (0.0138)	-1.628 (0.519)	0.1048 (0.0207)	3.779 (0.777)	0.0762 (0.0234)	4.270 (0.877)		

^z Standard error (SE).
^y NA: none available.

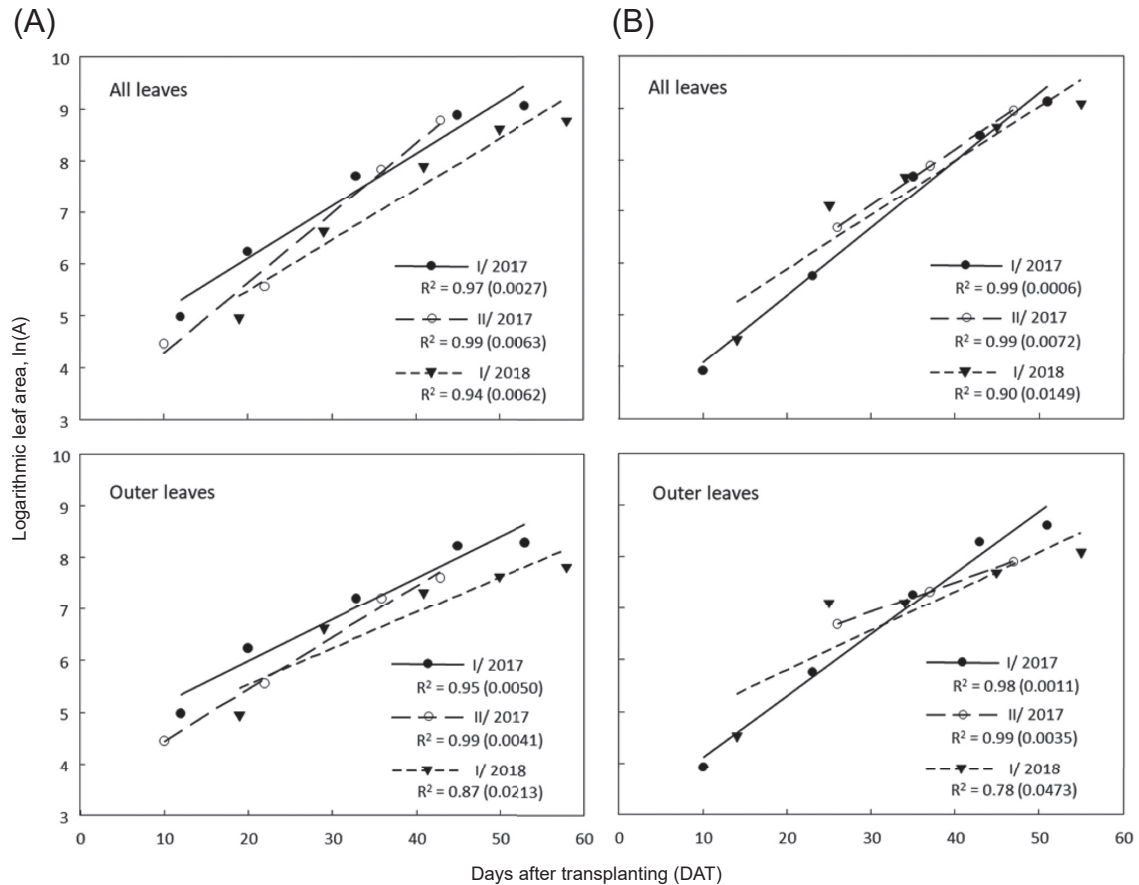


圖 5. 試驗區 (A) 427 號和 (B) 382 號各期作 (I/2017、II/2017 和 I/2018) 結球萵苣單株總葉片和 outer 葉面積 (A) ($\text{cm}^2 \text{plt}^{-1}$) 之對數化生長曲線。 R^2 表示決定係數，括弧內數值表示顯著水準。

Fig. 5. Logarithmic growth curves of leaf area (A) per plant ($\text{cm}^2 \text{plt}^{-1}$) for all leaves and outer leaves of the crisp-head lettuce plants grown in the sites (A) 427 and (B) 382 during 3 cropping seasons (I/2017, II/2017 and I/2018). R^2 denotes coefficient of determination and the significant level is denoted in parentheses.

線 (圖 3–5)，再對照表 1 中各期作間植株生物量累積和葉面積相對生長速率 (RGR 和 RLR) 的推估值 (k_w 和 k_A)，亦即直線型生長模式 [式 (18) 和式 (19)] 的斜率，可推論各期作 RGR 和 RLR 的差異即代表季節性氣候變化對植株生長變異的影響。由圖 3A 和圖 4A 的結果顯示，試驗區 427 號的 RGR 在 I/2017 和 I/2018 較小，而在 II/2017 較大，比對圖 1 中試驗區 427 號各期作氣候條件的差異，可發現 I/2017 和 I/2018 之月平均溫度 (18–20°C) 偏低，而且月累積日照時數僅 100–170 h，但 II/2017 的月平均溫度 (> 25°C) 明顯較高，月累積日照時數

(> 200 h) 也較長，如此的季節性氣候變化明顯地與不同期作間 RGR 的差異有關；對應圖 5(a) 顯示的結果，總葉片面積和 outer 葉面積的 RLR 都與上述 RGR 有一致的季節性變化趨勢，故推論月平均溫度較高或月累積日照數較長可提高結球萵苣在生物量和葉面積的相對生長速率。關於溫度與日照輻射影響萵苣生長的研究已有相當長的歷史 (Bierhuizen 1960; Bensink 1971)，Bierhuizen *et al.* (1973) 曾提出總輻射量比累積溫度對溫室葉菜的產量影響更大，近代 Dapoigny *et al.* (2000) 也指出總輻射量是決定萵苣採收期的關鍵指標，而且不斷有研究提

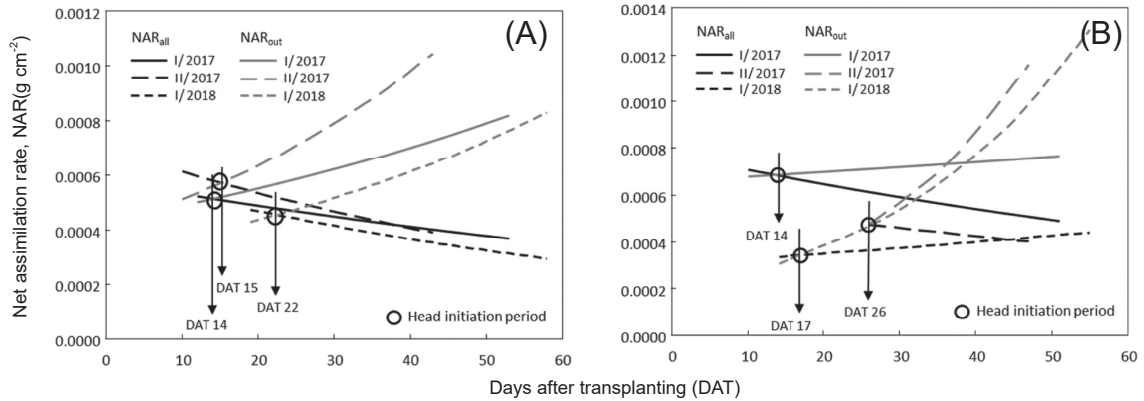


圖6. 試驗區 (A) 427 號與 (B) 382 號的各期作 (I/2017、II/2017 和 I/2018) 結球萵苣單株地上部淨同化率 (NAR) 的模擬曲線。黑色線表示以總葉片面積計算淨同化率 (NAR_{all})，灰色線表示以外葉面積計算淨同化率 (NAR_{out})。

Fig. 6. Simulated curves of net assimilation rate (NAR) partitioning into shoot for the crisphead lettuce plants grown in the sites (A) 427 and (B) 382 during 3 cropping seasons (I/2017, II/2017 and I/2018). Black lines indicate the NAR given by all leaves (NAR_{all}); gray lines indicate the NAR given by outer leaves (NAR_{out}).

出累積溫度及有效輻射對萵苣生長速率的影響 (Salomez & Hofman 2007; Lee *et al.* 2015)，Gent (2017) 在溫室水耕萵苣生長影響因子的研究中指出，溫度和日照是與 RGR 相關性較高的環控因子，Tei *et al.* (1996) 曾同時考慮溫度和輻射量對萵苣植株生長的影響，提出以有效積溫 (effective day-degree; EDD) 取代 DAT 的萵苣生長模式，相同概念的生長模式目前也被應用於評估不同栽培種萵苣的夏季生長差異 (Carini *et al.* 2020)。然而，多數研究已證實過度高溫不利萵苣生長 (Wheeler *et al.* 1993a; Dapoigny *et al.* 2000; Zarza-Silva *et al.* 2005)，在熱帶及亞熱帶地區，結球萵苣生物量累積的最佳溫度為 20–24°C (Thompson *et al.* 1998; Qin *et al.* 2002)，近 25°C 有最大的生長速率 (Knight & Mitchell 1983)；Fazlil Ilahi *et al.* (2017) 也提出結球萵苣生長的最適根溫約 19°C。

再者，檢視圖 3B、圖 4B 和圖 5B 有關試驗區 382 號各期作 RGR 與 RLR 的差異，卻可發現在 I/2017 和 I/2018 的 RGR 較大，而 II/2017 者較小，同時在 I/2017 的 RLR 也相對較大，由圖 1 得知試驗區 382 號於 I/2017 和 I/2018 的月平均溫度是初期較低 (< 20°C)、後期較高 (> 20°C)，月累積日照時數也是初期較短 (< 150 h)、後期較長 (~ 200 h)，但 II/2017 的

氣候變化卻相反，月平均溫度是初期較高 (~ 25°C)、後期較低 (< 20°C)，可推論生長期間平均溫度漸升或日照數漸增的季節性氣候變化有利結球萵苣的生物量累積和葉面積伸展。早期很多對萵苣產期受累積溫度影響的研究 (Noguchi *et al.* 1981; Wurr *et al.* 1987) 已發現，在當年晚冬定植至隔年早春收成的栽培期相較當年初秋定植至晚冬收成或隔年早春定植至入夏收成的栽培期長 (Madariaga & Knott 1951)；Wurr *et al.* (1988) 也曾研究指出，需考慮區域性輻射量之有效積溫，並配合田區土壤差異，才可精準預測最適採收期。由於不同季節的累積溫度和日照時數有所差異 (Madariaga & Knott 1951; Zink & Yamaguchi 1962)，不同期作植株符合市場價值的最適採收期也不盡相同 (Wurr & Fellows 1984)，若僅以長期紀錄的平均積溫或平均有效積溫將無法精準預測採收符合市場價值葉球的時間 (Kristensen *et al.* 1987)。故本研究於圖 3–5 及表 1 所提出之生長模式與生理參數 RGR 和 RLR 的推估值，確實可反映各期作不同季節性氣候變化造成植株生長變異的關聯性，若要精準預測結球萵苣的最適採收期，必須同時考慮品種、不同產期的氣候條件及生產區現地 (*in situ*) 土壤的管理 (Wurr *et al.* 1988)。

植株淨同化率的分配與葉球發育起始時間的關聯

經由上述討論得知，不同期作的季節性氣候差異顯著影響結球萵苣的 RGR 和 RLR，而且不同氣候條件對 RGR 和 RLR 的影響趨勢一致，若要更清楚地說明不同氣候條件改變 RGR 和 RLR 對 NAR 之影響，本研究依據式 (21) 之關係，以表 1 所示之 RGR 與 RLR 的推估值 k_w 和 k_A 進行計算，且分別以總葉片和外葉面積的 k_A 對應地上部乾重的 k_w ，結果以總葉片面積對應的比值 k_w/k_A 幾乎都小於 1，而展開外葉面積對應的 k_w/k_A 都大於 1，亦即如果葉球的內葉也被視為植株地上部生物量累積的供源，則總葉片面積對應的 NAR_{all} 將下降，若生物量累積的供源僅來自外葉，則對應的 NAR_{out} 會持續上升，由圖 6 所示之模擬結果得知，各期作的 NAR_{all} 和 NAR_{out} 模擬曲線皆與 RGR/RLR 的推論趨勢相符。以上結果表示，外葉為供源的光合產物大部分轉移至葉球，促其內葉成長、面積擴大及地上部乾重累積，此與 Liao *et al.* (1993) 對甘藍和結球白菜結球生理機制的說明一致，葉球所屬之內葉面積並非新增生物量之供源。

由於結球萵苣的結球生理反應受溫度與日照所影響，生長初期的高溫會抑制結球 (Jackson *et al.* 1996; Dufault *et al.* 2009)，而結球後期過度高溫 and 長日照易導致植株提早老化、抽薹、代謝產物增加 (Lee *et al.* 2015; Al-Said *et al.* 2018) 等不利市場價值的生理反應，為延長產期並維持收穫品質，季節性的氣候變化造成結球率或官能品評下降仍是目前亟待改善的技術瓶頸，因此依據不同期作氣候條件之差異，模擬球心發育的起始日期和預估葉球成長達收穫標準之採收日期，是監控結球萵苣栽培過程的關鍵依據，更是因應目前國內結球萵苣製作型計畫生產所需之決策資訊。依圖 5 中單株總葉片及外葉面積的生長觀測紀錄點，第一次和第二次採樣記錄點之總葉片及外葉面積相同，第三次採樣時 (約 DAT 30–40) 才有明確可分辨屬於葉球內葉面積的記錄值，葉球積儲的成長自球心發育開始，會持續受外葉供源在不同

氣候條件的光合作用差異所影響 (Liao *et al.* 1993)。本研究以圖 6 所示 NAR_{all} 和 NAR_{out} 之模擬曲線於生長初期的交會點，回溯球心發育的可能起始日期，該交會點約在可明確分辨記錄葉球內葉面積的定植天數前 1–2 wk，也就是植株定植後 2 wk 球心即開始發育；試驗區 427 號各期作回溯球心發育起始日期分別在 DAT 14、DAT 15 和 DAT 22；試驗區 382 號各期作回溯球心發育起始日分別在 DAT 14、DAT 26 和 DAT 17；最明顯的差異在試驗區 427 號的 I/2018 和試驗區 382 號的 II/2017，其回溯球心發育起始日期明顯延後，這兩期作的試驗期間都是定植初期高溫 (月均溫 $\sim 25^\circ\text{C}$) 且日照時數長 (月累積日照時數 ~ 150 h) (圖 1)，爾後溫度逐漸降低 (月均溫 $< 20^\circ\text{C}$) 並日照時數縮短 (< 120 h)，此結果與其他文獻推論趨勢一致，可能是結球萵苣的球心發育易受高溫 and 長日照干擾而遲緩 (Wurr *et al.* 1981; Maaswinkel & Welles 1987)。於田間的現地栽培過程，若球心發育受抑制可能降低整體結球率和產量，即使僅球心發育延遲仍易造成後續葉球成長期較短，若延後採收更會造成植株老化、開頭 (open head) 或抽薹等無效生產的生理反應。

氣候條件造成植株生長變異對葉球收穫產量和品質特徵的影響

依據本研究對不同試驗區各期作結球萵苣之生長分析，經由套配生長模式估算出生理參數 RGR 和 RLR (表 1)，並以葉球積儲和外葉供源的光合產物分配調節假設下，模擬出植株在各期作不同氣候條件下 NAR_{all} 和 NAR_{out} 的變化曲線 (圖 6)，並可藉此回溯模擬球心發育起始日期。為進一步供評估氣候條件對葉球收穫產量和品質特徵的影響，本研究將模擬球心發育的起始日期和採收日期 (DAT)，以基礎氣溫 4°C (Kristensen *et al.* 1987) 換算對應生長積溫日數 (growing degree days; GDD)，同時把各期作收穫葉球的平均單株球徑、球長和鮮重計算彙整如表 2，其中試驗區 427 號的 I/2017 葉球鮮重 (~ 660 g plt^{-1}) 明顯高於同區另外兩期作，而在試驗區 382 號的 I/2017 和 I/2018 葉

表 2. 試驗區 (427 號和 382 號) 各期作 (I/2017、II/2017 和 I/2018) 結球萵苣球心發育和收穫積溫日數，以及單株平均收穫葉球之球徑、軸長和鮮重等特徵。

Table 2. Growing degree days of hearting and harvest and the leafy head characteristics including averages of diameter, axis length and fresh weight per plant for head lettuce plants grown in sites no. 427 and 382 during cropping seasons I/2017, II/2017 and I/2018, respectively.

Site & cropping season	Growing degree days		Leafy head characteristics		
	Hearting (°C)	Harvest (°C)	Diameter (cm plt ⁻¹)	Length (cm plt ⁻¹)	Fresh weight (g plt ⁻¹)
427					
I/2017	192.9 (14) ^z	756.7 (53)	15.1 [0.28] ^y	14.0 [0.26]	661.0 [18.5]
II/2017	301.1 (15)	757.7 (43)	13.8 [0.30]	12.9 [0.23]	221.3 [18.7]
I/2018	301.0 (22)	764.7 (58)	13.8 [0.36]	14.2 [0.61]	421.8 [25.1]
382					
I/2017	183.5 (14)	739.5 (51)	14.4 [0.24]	12.9 [0.53]	458.1 [30.1]
II/2017	412.1 (26)	710.7 (47)	16.5 [0.62]	13.2 [0.43]	434.0 [45.9]
I/2018	192.1 (17)	741.9 (55)	15.3 [0.30]	14.5 [0.24]	493.3 [33.1]

^z Days after transplanting (DAT).

^y Standard error (SE).

球鮮重較高 (> 450 g plt⁻¹)，雖然葉球鮮重可能同時與球徑和球長有關，卻無明顯相關趨勢。再者，各期作以專業農民經驗所判定的採收日期 (DAT 43–58) 有明顯差異，對應換算成 GDD 約 710–760，如此以 GDD 判斷採收日期的變異範圍，若以當時日均溫為 25°C 回推估計僅 DAT 2–3 的時間差，表示設定 GDD (例如：平均 GDD = 735) 為供判斷採收日期的指標，可合理替代專業農民判斷的最適採收日期，此與很多文獻說明積溫日數可用於判斷萵苣成熟度及採收時間的建議相符 (Brunini *et al.* 1976; da Silva *et al.* 1999; Fraile-Robayo *et al.* 2017)。此外，表 2 中各期作模擬球心發育起始日期的 GDD 較少者，即是上述收穫葉球鮮重較高的期作，此結果不僅符合前一節討論中已說明定植初期溫度較低則球心發育較早，而且球心發育起始日期換算 GDD 值也會較少，可預期葉球會有較高產量的潛能，因為判斷採收日期的 GDD 值固定，則球心發育起始 GDD 較少者，葉球將有較長的 GDD 成長期。

結論

本研究提出結球萵苣的生長分析策略與模式化過程 (圖 2) 對植株生長變異與氣候條件之關聯性進行分析評估，由結果已說明平均溫度較高或日照數較長會促進結球萵苣的生物量和葉面積的相對生長速率，而且生長期間月平均溫度漸升或月累積日照數漸增的季節性氣候條件有利於生物量累積和葉面積生長。以本研究建構之結球萵苣生長模式推估生理參數 RGR 和 RLR，確實可供評估不同季節性氣候條件造成植株生長變異的指標，若能再考慮品種差異及生產區土壤特性以擴充模式之適用性，則這些推估參數將可用於建構國內結球萵苣的精準產銷系統。再者，本研究提出分別設定總葉片和展開外葉為光合產物供源的兩種生長分析策略，依總葉片面積計算地上部生物量的淨同化率 (NAR_{all}) 會隨植株生長而持續下降，但僅以展開外葉面積計算淨同化率 (NAR_{out}) 則隨植株生長持續上升，這表示外葉為供源的光合產

物大部分轉移至地上部，以促進葉球內葉面積伸展及乾重累積，但葉球內葉並非光合產物之主要供源。本研究並以 NAR_{all} 和 NAR_{out} 的模擬曲線於生長初期之交會點，回溯球心發育的可能起始日期，推論出植株約在定植後 2 wk 球心開始發育，若以本研究歸納建議之積溫日數 ($GDD = 735$) 推算最適採收日期，則氣候條件有利於球心開始發育之積溫日數愈低者，葉球將會有較長積溫日數的生長過程，推論其單株平均葉球產量也會較高。

引用文獻

- Al-Said, F., P. Hadley, S. Pearson, M. M. Khan, and Q. Iqbal. 2018. Effect of high temperature and exposure duration on stem elongation of iceberg lettuce. *Pak. J. Agri. Sci.* 55:95–101. doi:10.21162/PAK-JAS/18.6554
- Anten, N. P. R. and D. D. Ackerly. 2001. A new method of growth analysis for plants that experience periodic losses of leaf mass. *Funct. Ecol.* 15:804–811. doi:10.1046/j.0269-8463.2001.00582.x
- Bensink, J. 1971. On Morphogenesis of Lettuce Leaves in Relation to Light and Temperature. H. Veenman & Zonen N. V. Wageningen, The Netherlands. 93 pp.
- Bierhuizen, J. F. 1960. The relation between temperature, light and yield of various vegetables in a greenhouse. *Meded. Dir. Tuinb.* 23:822–831. (in Dutch with English abstract)
- Bierhuizen, J. F., J. L. Ebbens, and N. C. A. Koomen. 1973. Effects of temperature and radiation on lettuce growing. *Neth. J. Agr. Sci.* 21:110–116.
- Blackman, V. H. 1919. The compound interest law and plant growth. *Ann. Bot.* 33:353–360. doi:10.1093/oxfordjournals.aob.a089727
- Borrelli, K., R. T. Koenig, B. M. Jaekel, and C. A. Miles. 2013. Yield of leafy greens in high tunnel winter production in the Northwest United States. *HortScience*. 48:183–188. doi:10.21273/HORTSCI.48.2.183
- Briggs, G. E., F. Kidd, and C. West. 1920. A quantitative analysis of plant growth. Part I. *Ann. Appl. Biol.* 7:103–123. doi:10.1111/j.1744-7348.1920.tb05107.x
- Brunini, O., R. S. Lisboa, J. B. Bernar-DI, J. B. Fornasier, and M. J. Pedro Júnior. 1976. Base temperature for lettuce in a heat-unit system. *Bragantia* 35:213–219.
- Carini, F., A. C. Filho, R. V. Pezzini, J. M. de Souza, G. G. Chaves, and A. Procedi. 2020. Nonlinear models for describing lettuce growth in autumn-winter. *Ciência Rural*. 50:e20190534. doi:10.1590/0103-8478cr20190534
- Chan, L. F., H. Y. Lu, C. T. Lu, and C. H. Lai. 1995. Relationship between leaf area and dry biomass production in wetland Taro [*Colocasia esculenta* (L.) Schott]. *J. Agric. Res. China*. 44:59–71. (in Chinese with English abstract) doi:10.29951/JARC.199503.0007
- Chan, L. F., C. T. Lu, and H. Y. Lu. 1998. Growth analysis of wetland taro [*Colocasia esculenta* (L.) Schott] under various crops seasons. *J. Agric. Res. China* 47:220–241. (in Chinese with English abstract) doi:10.29951/JARC.199809.0003
- Chang Chien, H. J. and Y. P. Hsu. 2003. Effect of planting density on the growth and yield of loose head lettuce (*Lactuca sativa* var. capitata L.). *Res. Bull. Taoyuan Dist. Agric. Res. Ext. Sta.* 54:21–42. (in Chinese with English abstract)
- Chen, C. and P. K. Lie. 1997. Evaluation of the growth models for Packhoi. *J. Agric. Forest.* 46:65–83. (in Chinese with English abstract)
- Chen, H., M. H. Hsieh, and L. Y. D. Liu. 2019. Incorporation of solar radiation and temperature to estimate production of field growing iceberg lettuce. *Crop Environ. Bioinform.* 16:98–108. (in Chinese with English abstract) doi:10.30061/CEB.201906_16(2).0004
- Dapigny, L., S. de Tourdonnet, J. Roger-Estrade, M.-H. Jeuffroy, and A. Fleury. 2000. Effect of nitrogen nutrition on growth and nitrate accumulation in lettuce (*Lactuca sativa* L.), under various conditions of radiation and temperature. *Agronomie* 20:843–855. doi:10.1051/agro:2000162
- da Silva, E. L., L. F. Martinez, and M. Yitayew. 1999. Relationship between lettuce crop coefficient and growing degree days. *Hortic. Bras.* 17:134–142. doi:10.1590/S0102-05361999000200012
- DOP_TWCOA. 2020. The goals of agricultural production in 2020. *Agric. Pol. Rev.* 333:46–58. (in Chinese)
- Dufault, R. J., B. Ward, and R. L. Hassell. 2009. Dynamic relationships between field temperatures and romaine lettuce yield and head quality. *Sci. Hortic.* 120:452–459. doi:10.1016/j.scienta.2009.01.002
- Fazlil Ilahi, W. F., D. Ahmad, and M. C. Husain. 2017. Effects of root zone cooling on butterhead lettuce grown in tropical conditions in a coir-perlite mixture. *Hort. Environ. Biotechnol.* 58:1–4. doi:10.1007/s13580-017-0123-3
- Fraile-Robayo, R. D., J. G. Álvarez-Herrera, A. J. Reyes M., O. F. Álvarez-Herrera, and A. L. Fraile-Robayo.

2017. Evaluation of the growth and quality of lettuce (*Lactuca sativa* L.) in a closed recirculating hydroponic system. *Agron. Colomb.* 35:216–222. doi:10.15446/agron.colomb.v35n2.63439
- Gallardo, M., R. L. Snyder, K. Schulbach, and L. E. Jackson. 1996. Crop growth and water use model for lettuce. *J. Irrig. Drain. Eng.* 122:354–359.
- Gent, M. P. N. 2017. Factors affecting relative growth rate of lettuce and spinach in hydroponics in a greenhouse. *HortScience* 52:1742–1747. doi:10.21273/HORTSCI12477-17
- Glenn, E. P. 1984. Seasonal effects of radiation and temperature on growth of greenhouse lettuce in a high insolation desert environment. *Scientia Hort.* 22:9–21. doi:10.1016/0304-4238(84)90078-5
- Jackson, J. E. 1963. Relationship of relative leaf growth rate to net assimilation rate and its relevance to the physiological analysis of plant yield. *Nature.* 200:909. doi:10.1038/200909a0
- Jackson, L., K. Mayberry, F. Laemmlen, S. Koike, K. Schulbach, and W. Chaney. 1996. Iceberg Lettuce Production in California. University of California. Division of Agriculture and Natural Resources. Richmond, CA. 6 pp.
- Jenni, S. and W. Yan. 2009. Genotype by environment interactions of heat stress disorder resistance in crisphead lettuce. *Plant Breed.* 128:374–380. doi:10.1111/j.1439-0523.2009.01657.x
- Knight, S. L. and C. A. Mitchell. 1983. Stimulation of lettuce productivity by manipulation of diurnal temperature and light. *HortScience.* 18:462–463.
- Kögel, T. and A. Prskawetz. 2001. Agricultural productivity growth and escape from the Malthusian trap. *J. Econ. Growth.* 6:337–357.
- Kristensen, S., E. Friis, K. Henriksen, and S. A. Mikkelsen. 1987. Application of temperature sums in the timing of production of crisp lettuce. *Acta Hort.* 198:217–226. doi:10.17660/ActaHortic.1987.198.27
- Lafta, A., G. Sandoya, and B. Mou. 2021. Genetic variation and genotype by environment interaction for heat tolerance in crisphead lettuce. *HortScience* 56:126–135. doi:10.21273/HORTSCI15209-20
- Lee, A. C., F. S. Liao, and H. F. Lo. 2015. Temperature, daylength, and cultivar interact to affect the growth and yield of lettuce grown in high tunnels in subtropical regions. *HortScience* 50:1412–1418.
- Lemmen, C. 2014. Malthusian assumptions, Boserupian response in transition to agriculture models. p.87–97. *in: Ester Boserup's Legacy on Sustainability: Orientations for Contemporary Research. Human-Environm. Interact. Vol 4. (Fischer-Kowalski, M., A. Reenberg, A. Schaffartzik, and A. Mayer, eds.) Springer. Dordrecht, The Netherlands.* 267 pp.
- Liao, F. H., H. Huang, L. Hung. 1993. Physiology of head formation in cabbage and Chinese cabbage. p.181–192. *in: Proceedings of a Symposium on Vegetable Production and Development. April 11–12, 1991. Taichung, Taiwan. Taiwan Agric. Res. Inst. Taichung, Taiwan. (in Chinese with English abstract)*
- Maaswinkel, R. H. M. and G. W. H. Welles. 1987. Factors affecting head formation of iceberg lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Neth. J. Agric. Sci.* 35:37–42. doi:10.18174/njas.v35i1.16756
- Madariaga, F. J. and J. E. Knott. 1951. Temperature summation in relation to lettuce growth. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 58:147–152.
- Masarirambi, M. T., K. A. Nxumalo, P. J. Musi, and L. M. Rugube. 2018. Common physiological disorders of lettuce (*Lactuca sativa*) found in Swaziland: A review. *Am. Eurasian J. Agric. Environ. Sci.* 18:50–56. doi:10.5829/idosi.aejaes.2018.50.56
- Noguchi, M., K. Hoshino, and M. Kikkawa. 1981. Analysis of factors determining the vegetable crops yield. III. Effect of temperature on growth and dry matter production of lettuce at different growth stages. *Bulletin of the Vegetable and Ornamental Crops Research Station. Series A.* 9:47–62. (in Japanese with English abstract)
- Nothmann, J. 1977. Effects of soil temperature on head development of cos lettuce. *Scientia Hort.* 7:97–105.
- Poorter, H. and A. van der Werf. 1998. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. p.309–336. *in: Inherent Variation in Plant Growth. Physiological Mechanisms and Ecological Consequences. (Lambers, H., H. Poorter, and M. M. I. van Vuuren, eds.) Backhuys Publishers. Leiden, The Netherlands.* 592 pp.
- Potter, J. R. and J. W. Jones. 1977. Leaf area partitioning as an important factor in growth. *Plant Physiol.* 59:10–14. doi:10.1104/pp.59.1.10
- Qin, L., J. He, and S. K. Lee. 2002. Response of lettuce (*Lactuca sativa* L.) growth to reciprocal root-zone temperature (RZT) transfer at different growth stages. *J. Hort. Sci.* 77:683–690. doi:10.1080/14620316.2002.11511557
- Salomez, J. and G. Hofman. 2007. A soil temperature/short-wave radiation growth model for butterhead lettuce under protected cultivation in Flanders. *J. Plant Nutr.* 30:397–410. doi:10.1080/01904160601171629
- Seginer, I. 2003. A dynamic model for nitrogen-stressed lettuce. *Ann. Bot.* 91:623–635. doi:10.1093/aob/

- mcg069
- Silva, E. C., W. R. Maluf, N. R. Leal, and L. L. A. Gomes. 1999. Inheritance of bolting tendency in lettuce *Lactuca sativa* L. *Euphytica*. 109:1–7.
- Tei, F., D. P. Aikman, and A. Scaife. 1996. Growth of lettuce, onion and red beet. 2. Growth modelling. *Ann. Bot.* 78:645–652.
- Thompson, H. C., R. W. Langhans, A. J. Both, and L. D. Albright. 1998. Shoot and root temperature effects on lettuce growth in a floating hydroponic system. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 123:361–364. doi:10.21273/JASHS.123.3.361
- van Henten, E. J. 1994. Validation of a dynamic lettuce growth model for greenhouse climate control. *Agric. Syst.* 45:55–72. doi:10.1016/s0308-521x(94)90280-1
- van Holsteijn, H. M. C. 1980. Growth of lettuce II. Quantitative analysis of growth. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen*. 80(13):1–24.
- Weil, D. N. and J. Wilde. 2009. How relevant is Malthus for economic development today? *Amer. Econ. Rev.* 99:255–260. doi:10.1257/aer.99.2.255
- West, C., G. E. Briggs, and F. Kidd. 1920. Methods and significant relations in the quantitative analysis of plant growth. *New Phytol.* 19:200–207. doi:10.1111/j.1469-8137.1920.tb07327.x
- Wheeler, T. R., P. Hadley, R. H. Ellis, and J. I. L. Morison. 1993a. Changes in growth and radiation use by lettuce crops in relation to temperature and ontogeny. *Agric. For. Meteorol.* 66:173–186. doi:10.1016/0168-1923(93)90069-T
- Wheeler, T. R., P. Hadley, J. I. L. Morison, and R. H. Ellis. 1993b. Effects of temperature on the growth of lettuce (*Lactuca sativa* L.) and the implications for assessing the impacts of potential climate change. *Eur. J. Agron.* 2:305–311. doi:10.1016/S1161-0301(14)80178-0
- Wurr, D. C. E., J. R. Fellows, and G. E. L. Morris. 1981. Studies of the hearting of butterhead lettuce: Temperature effects. *J. Hort. Sci.* 56:211–218. doi:10.1080/00221589.1981.11514992
- Wurr, D. C. E. and J. R. Fellows. 1984. The growth of three crisp lettuce varieties from different sowing dates. *J. Agric. Sci. Camb.* 102:733–745. doi:10.1017/S0021859600042301
- Wurr, D. C. E., J. R. Fellows, and A. J. Pittam. 1987. The influence of plant raising conditions and transplant age on the growth and development of crisp lettuce. *J. Agric. Sci. Camb.* 109:573–581. doi:10.1017/S002185960008179X
- Wurr, D. C. E., J. R. Fellows, and R. F. Suckling. 1988. Crop continuity and prediction of maturity in the crisp lettuce variety Saladin. *J. Agric. Sci. Camb.* 111:481–486. doi:10.1017/S0021859600083672
- Yang, C. F. and T. C. Lin. 2017. Establishment of dynamic growth model of lettuce in subtropical region. *Res. Bull. Tainan Dist. Agric. Res. Ext. Sta.* 70:56–66. (in Chinese with English abstract)
- Yang, C. F. and T. C. Lin. 2019. Sensitivity analysis of growth mode of lettuce in subtropical greenhouse. *J. Taiwan Agric. Eng.* 65(2):23–33. (in Chinese with English abstract) doi:10.29974/JTAE.201906_65(2).0003
- Zarza-Silva, H. A., T. Maruo, M. Takagaki, M. Hohjo, and Y. Shinohara. 2005. Lettuce production using a commercial scale recirculated capillary hydroponic system. *Jpn. J. Trop. Agr.* 49:45–52. doi:10.11248/jsta1957.49.45
- Zhang, L., Z. Xu, D. Xu, J. Ma, Y. Chen, and Z. Fu. 2020. Growth monitoring of greenhouse lettuce based on a convolutional neural network. *Hortic. Res.* 7:124. doi:10.1038/s41438-020-00345-6
- Zink, F. W. and M. Yamaguchi. 1962. Studies on the growth rate and nutrient absorption of head lettuce. *Hilgardia*. 32:471–500.

Evaluation of the Relationship between Growth Variations of Crisphead Lettuce and Climate Conditions through Growth Analysis and Modeling

Chu-Chung Chen^{1,2}, Dar-Yuan Lee³, and Kai-Wei Juang^{4,*}

Abstract

Chen, C. C., D. Y. Lee, and K. W. Juang. 2021. Evaluation of the relationship between growth variations of crisphead lettuce and climate conditions through growth analysis and modeling. *J. Taiwan Agric. Res.* 70(4):253–269.

Crisphead lettuce (*Lactuca sativa* L.), which is often grown in cool-season region in Taiwan is the flagship vegetable for export. Because high temperature will cause bolting without head formation (i.e., heading), head lettuce is often cultivated from early autumn until the following spring. The relationship between lettuce growth variations and seasonal climate conditions was investigated by modeling parameters in plant physiology to positively develop a smart management system for lettuce production in the field. Only leafy head (i.e., curly inner leaves) of crisphead lettuce has a market value; outer leaves are mainly used for protection during harvest, storage and transportation. However, outer leaves play an important role in plant physiology by providing photosynthate (i.e., source) to support leafy head, which is the primary utilizer of photosynthate (i.e., sink) for growing inner leaves. Growth of outer leaves could be used as an index for the yield of leafy head during harvest and planting management. This study was conducted in two experimental sites no. 427 and 382 located at Erlun Township, Yunlin County during the period 2017–2018. Growth of lettuce plants was measured in three cropping seasons (I/2017, II/2017 and I/2018). In order to investigate the relationship between growth variations and climate conditions, the Malthusian growth model was used to estimate physiological parameters: relative growth rate (RGR) and relative leaf-growth rate (RLR). The results revealed that both RGR and RLR were related to the growth variations of lettuce in three cropping seasons, which would be due to the seasonal climate changes. Higher monthly average temperature and longer monthly daylight hours enhanced the biomass accumulation and leaf area expanding. Within cropping season, the gradual increases of average temperature and daylight hours were also beneficial for plant growth. In addition, the growth models for estimation of RGR and RLR were used to simulate net assimilation rates (NARs) in shoot, given that all leaves or outer leaves were the primary source of photosynthate. Based on the simulated curves of NAR, outer leaves provided most of photosynthates, which were transferred into shoots to promote area expanding and dry mass accumulation of curly inner leaves in leafy head. The intersection of both simulated curves of NAR derived from the outer leaves and all leaves indicated the date of hearting. Eventually, an average of growing degree days (GDD = 735) was suggested to be as an index of harvest date.

Key words: Exponential function, Relative growth rate (RGR), Leaf area ratio (LAR), Net assimilation rate (NAR), Heading.

Received: May 20, 2021; Accepted: June 29, 2021.

* Corresponding author, e-mail: kwjuang@mail.ncyu.edu.tw

¹ Doctoral Student, Department of Agricultural Chemistry, National Taiwan University, Taipei, Taiwan, ROC.

² Associate Research Fellow, Agricultural Chemistry Division, Taiwan Agricultural Research Institute, Taichung City, Taiwan, ROC.

³ Professor, Department of Agricultural Chemistry, National Taiwan University, Taipei, Taiwan, ROC.

⁴ Professor, Department of Agronomy, National Chiayi University, Chiayi, Taiwan, ROC.

