

Simulatiemodellen als hulpmiddel bij veredeling en rassenkeuze van de aardappel

A.J. Haverkort, P.L. Kooman & M. van Oijen

ab-dlo

Het DLO-Instituut voor Agrobiologisch en Bodemvruchtbaarheidsonderzoek (AB-DLO) is onderdeel van de Dienst Landbouwkundig Onderzoek (DLO) van het Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij.

Het instituut is opgericht op 1 november 1993 en is ontstaan door de samenvoeging van het Wageningse Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO-DLO) en het in Haren gevestigde Instituut voor Bodemvruchtbaarheid (IB-DLO).

DLO heeft tot taak het genereren van kennis en het ontwikkelen van expertise ten behoeve van de beleidsvoorbereiding en -uitvoering van het Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, het bevorderen van de primaire landbouw en de agrarische industrie, het inrichten en beheren van het landelijk gebied, en het beschermen van natuur en milieu.

AB-DLO heeft tot taak het verrichten van zowel fundamenteel-strategisch als toepassingsgericht onderzoek en is gepositioneerd tussen het fundamentele basisonderzoek van de universiteiten en het praktijkgerichte onderzoek op proefstations. De verkregen onderzoeksresultaten dragen bij aan de bevordering van:

- de bodemkwaliteit;
- duurzame plantaardige productiesystemen;
- de kwaliteit van landbouwproducten.

Kernexpertises van het AB-DLO zijn: plantenfysiologie, bodembioïologie, bodemchemie en -fysica, nutriëntenbeheer, gewas- en onkruidecologie, graslandkunde en agrosysteemkunde.

Adres

Vestiging Wageningen:

Postbus 14, 6700 AA Wageningen

tel. 08370-75700

fax 08370-23110

e-mail postkamer@ab.agro.nl

Vestiging Haren:

Postbus 129, 9750 AC Haren

tel. 050-337777

fax 050-337291

e-mail postkamer@ab.agro.nl

Inhoudsopgave

	pagina
Samenvatting	1
1 Wat is een gewasgroeimodel en wat kun je ermee? <i>door A.J. Haverkort</i>	3
1.1 Inleiding	3
1.2 Onderdelen van gewasgroeimodellen	4
1.3 Inputparameters voor modellen	8
1.4 Teeltbegeleidingsmodel als voorbeeld	9
1.5 Slotopmerking	10
2 Modellen in de veredeling op resistentie en tolerantie <i>door M. van Oijen</i>	11
2.1 Inleiding	11
2.2 Case-study 1: droogte	12
2.3 Case-study 2: <i>Phytophthora</i>	17
2.4 Case-study 3: aardappelmoetheid (AM)	21
2.5 Samenvatting en conclusies	25
3 Modellen in de veredeling van aardappelen voor gematigde en tropische omstandigheden <i>door Peter Kooman</i>	27
3.1 Inleiding	27
3.2 Het evalueren van lokaties	27
3.3 Evaluatie van rassen	33
3.4 Evaluatie van rassen op de verschillende lokaties	37
3.5 Het gebruik van een model als hulpmiddel bij selectie en veredeling	41
Appendix: Listing van het computerprogramma voor de simulatie van gewasgroei bij droogte	5 pp.

Samenvatting

Dit boekje bevat een weergave van drie inleidingen die als uitgangspunt hebben gediend voor een discussiemiddag over de mogelijkheden en beperkingen van gewasgroeisimulatie en het nut hiervan als hulpmiddel bij veredeling en selectie van aardappelrassen. De dag werd gehouden op 24 maart 1994 op het Instituut voor Agrobiologisch en Bodemvruchtbaarheidsonderzoek (AB-DLO).

Er zijn drie soorten factoren die de opbrengst van een aardappelgewas bepalen:

- *Opbrengstdefiniërende factoren* zoals temperatuur en daglengte, die een boer niet kan wijzigen, maar waarvan de gevoeligheid door verdelers wel gewijzigd kan worden;
- *Opbrengstbeperkende factoren* zoals water en voedingsstoffen, die de teler kan toedienen om de opbrengst te verhogen en waarvan de benutting door veredeling vergroot kan worden;
- *Opbrengstkortende factoren* zoals ziekten plagen, die de teler moet bestrijden om de opbrengsten te verhogen en die de verdelers kan tegengaan door een verhoogde resistentie en of tolerantie.

Met teeltmaatregelen kan een ras wel ten dele aan de omgeving worden aangepast (door het poottijdstip aan te passen bijvoorbeeld) maar door selectie op eigenschappen die belangrijk zijn voor aanpassing aan een bepaalde omgeving (daglengtegevoeligheid bijvoorbeeld) worden ook belangrijke vorderingen gemaakt.

Er zijn dus twee vragen:

- de verdelingsvraag luidt: welke raseigenschappen zijn belangrijk voor een gegeven omgeving?
- de distributievraag luidt: welke omgeving is geschikt voor een gegeven ras?

Bij beide vragen kunnen simulatiemodellen een belangrijk hulpmiddel zijn zoals mogelijk blijkt uit de inleidingen. De besproken simulatiemodellen zijn ontwikkeld bij AB-DLO en CPRO-DLO.

A.J. Haverkort:

Voor het maken van een model moet eerst systeemanalyse worden verricht. Hoe komt gewasgroei tot stand en hoe worden de verschillende processen door omgevingsfactoren beïnvloed? Als voorbeeld wordt getoond wat de lengte van de groeiseizoenen en de hoogte van de opbrengsten zijn in de verschillende klimaatszones van de wereld.

M. van Oijen:

Modellen in de veredeling op resistentie en tolerantie tegen abiotische en biotische stress. Aan de hand van drie voorbeelden (droogte, *Phytophthora* en aaltjes), wordt in deze presentatie getoond dat soms onverwachte eigenschappen van aardappelplanten het belangrijkste zijn ter voorkoming van opbrengstderving.

P.L. Kooman:

Modellen in de aanpassing van aardappel aan tropische omstandigheden. Hoe gedijen een aantal Nederlandse aardappelrassen onder uiteenlopende klimaatomstandigheden? Een simulatiemodel wordt toegepast om te verklaren waarom de rassen voorkeur geven aan de verschillende lokaties. Hoe dat model te gebruiken voor het kiezen van perspectiefrijke teeltgebieden wordt stap voor stap toegelicht.

1 Wat is een gewasgroeimodel en wat kun je ermee?

door A.J. Haverkort

1.1 Inleiding

In Fig. 1.1 staat een vergelijking (door dr. C. Grashoff gemaakt) tussen modellen die gebruikt zouden kunnen worden voor het wegvervoer en voor de aardappelteelt. Er blijken vele overeenkomsten: beide werken met snelheden en er moeten eerst waarnemingen gedaan worden waaruit getallen komen die verder gebruikt kunnen worden. In het wegvervoer kan de reistijd dan worden verkend en in de teelt de opbrengst. Perfect voorspellen lukt niet omdat je bij het reizen niet weet of je onderweg pech krijgt en in de teelt niet omdat je bijvoorbeeld nachtvorst of hagel niet kunt voorspellen.

Figuur 1.1 Vergelijking van modellen

Model in het dagelijks leven	Model in de aardappelteelt
Hoever kom ik met mijn auto in 2 uur tijds ?	Hoeveel opbrengst krijg ik in 5 maanden tijds ?
Afhankelijk van type auto: - 2 CV (70 km/u): 140 km - BMW (120 km/u): 240 km	Hangt af van het ras: - Mentor (120 kg/dag) 14,4 t/ha - Elles (160 kg/dag) 19,2 t/ha
'Model' Afstand = Tijd x rijsnelheid Rijsnelheid = f(automerk) In formules: $A = T \times V$ $V = f(m)$	'Model' Opbrengst = tijd x groeisnelheid Groeisnelheid = f(ras) $O = T \times G$ $G = f(\text{ras})$
Kan ik binnen een uur in Assen zijn rekening houdend met:	Kan ik 50 ton per ha halen rekening houdend met:
- automerk: (2CV, BMW) - snelheidsbeperkingen - weersomstandigheden - laag brandstofverbruik - wegomleidingen	- ras (tolerant of niet) - ontsmettingsbeperkingen - weersomstandigheden - lage N-bemesting - bouwplan
Veelzijdiger model $V_{\text{auto}} = f(\text{merk, weer, benzine, ...})$	Veelzijdiger model $G_{\text{gewas}} = f(\text{ras, weer, stikstof})$

Modellen zijn afgeleid van de werkelijkheid, maar een model maken met teveel stappen is zinloos omdat elke waarneming die gedaan wordt altijd een kleine fout in zich herbergt. Bij het gebruik van het model zullen al die fouten zich optellen en vermenigvuldigen waardoor er uiteindelijk iets uitkomt waar je niets meer aan hebt. Het is dus zaak om binnen één of twee systemen te blijven met hun bijbehorende tijdstappen. De verschillende modelniveaus zijn in Fig. 1.2 weergegeven.

Figuur 1.2 Verschillende modelniveaus

Tijdstappen	Niveau	Wat er bijvoorbeeld bestudeerd wordt:
seconden	Cel	fotosynthese, ademhaling
uren	Orgaan	aantalsdynamiek van bladeren, knollen
dagen	Plant	verdeling van de drogestof over organen
weken	Gewas	opbrengsten, kwaliteit
maanden	Bedrijf	gebruik van water, stikstof; bodemziekten
jaren	Gebied	ecosystemen
decennia	Wereld	klimaatsveranderingen, voedselzekerheid

Om een model te bouwen moet er eerst **systemanalyse** verricht worden. Het aardappelgewas in een bepaald klimaat is zo'n systeem. Het bestuderen van het systeem levert allelei **parameters** op (bijvoorbeeld de efficiëntie waarmee het zonlicht in drogestof wordt omgezet) die gemeten kunnen worden en zo de **data** voor het systeem opleveren. In ons aardappelgewas betekent dat voor verschillende rassen bij bijvoorbeeld verschillende poottijden getrapte oogsten worden verricht waarbij **gewasanalyse** plaatsvindt voor de **biologische data** (gewicht van blad, stengel, knol, drogestofgehalte en bladoppervlak). Tevens worden **fysische data** verzameld zoals weers- (temperatuur, zonnestraling) en bodemgegevens (watergehalte, bodemtemperatuur). De **modellenbouwer** zet vervolgens de juiste gemeten relaties in een serie formules en laat dit **simulatieprogramma** (software) op een **computer** draaien.

In de gewasgroeimodellenbouw onderscheiden we drie opbrengstniveaus. Het eerste is de **potentiële** opbrengst, die niet beperkt wordt en slechts afhangt van opbrengstbepalende factoren die naast de rassenkeuze niet door de boer kunnen worden beïnvloed, zoals zonnestraling, temperatuur, daglengte en de koolzuurconcentratie van de lucht. Het tweede opbrengstniveau is dat van de **haalbare** opbrengsten die gehaald worden indien alle groei-verminderende factoren (droogte en mineralengebrek) en groeikortende factoren (ziekten, onkruiden) met de best beschikbare middelen worden tegengegaan. De haalbare opbrengst (bijv. 100 t/ha) is meestal niet economisch rendabel. De gehaalde of **actuele** opbrengst is dat wel, dit is de opbrengst die een boer meestal in de praktijk haalt (bijvoorbeeld 50 t/ha).

1.2 Onderdelen van gewasgroeimodellen

Een eenvoudig gewasgroeimodel (Fig. 1.3) bestaat uit verschillende stappen (**modules**). In het voorbeeld dat hier gegeven wordt zijn dat de volgende stappen:

- de tijd tussen poten en opkomst;
- de bladgroeisnelheid en de snelheid waarmee de bodem wordt bedekt met groen blad zodat dat het zonlicht kan onderscheppen;
- de lengte van de groei (begin en eind van het verouderen van het blad);
- de drogestofproductie die volgt uit de omzetting van opgevangen zonlicht in drogestof;
- de verdeling van de drogestof naar bovengrondse delen en de knol.

Figuur 1.3 Basisformule van het opbrengstmodel

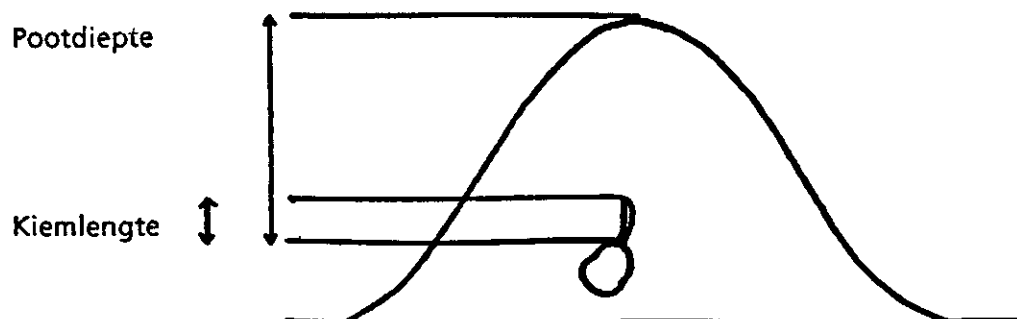
Opbrengst is:	Opgevangen straling x Stralingsbenutting x Oogstindex / Drogestofgehalte
Ofwel:	$Y = OS \times SB \times OI / DSG$

Voor de ontwikkelingsstadia wordt gebruik gemaakt van de temperatuursom met een basistemperatuur van 2 °C. Voor het bepalen van de tijd tussen het poten en opkomst (Fig. 1.4) moeten we weten wat de grondtemperatuur is (zeg 10 °C (de effectieve temperatuur is dan 8 °C), na 12 dagen is dan een temperatuursom bereikt van $(10-8) \times 12 = 96$ graaddagen. Nu groeit een kiem 0,80 mm per graaddag dus zal de kiemlengte in die 12 dagen met 76,8 mm zijn toegenomen. Fig. 1.4 laat zien hoe het opkomsttijdstip in het simulatiemodel wordt berekend afhankelijk van de bodemtemperatuur

Figuur 1.4 Berekening van begin van de groei

Kiemgroeisnelheid = effectieve bodemtemperatuur x 0,8 mm

Opkomsttijd = $\frac{\text{Pootdiepte} - \text{Kiemlengte}}{\text{Kiemgroeisnelheid}}$

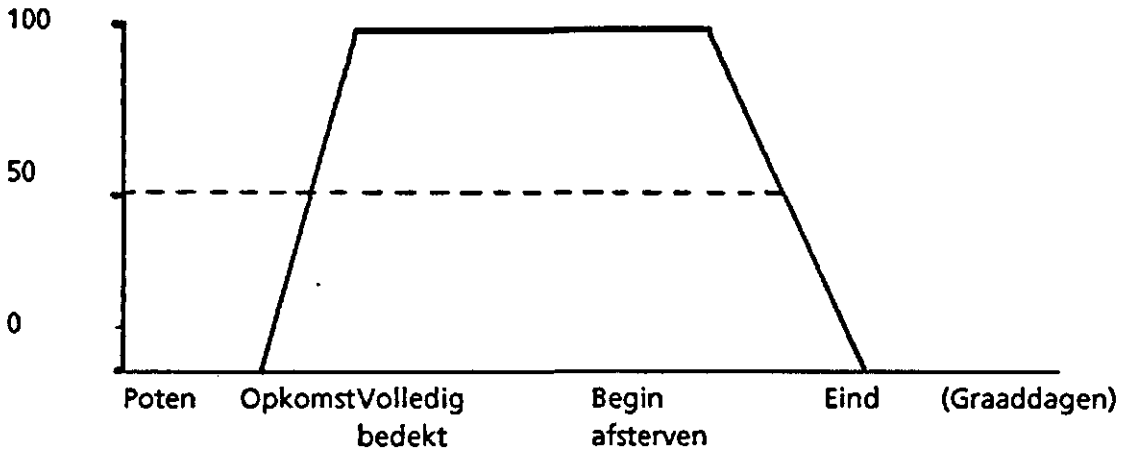


Als het gewas eenmaal is opgekomen (bij 50% opkomst er 25 cm² groen blad aanwezig per plant, per vierkante meter moet dit dus met de plantdichtheid worden vermeerderd) kan het bladoppervlak zich ontwikkelen. Dat is aanvankelijk geheel afhankelijk van de temperatuur. De uitbreiding van het bladoppervlak is 0,0013 m² blad per m² blad die er al is, per graaddag. Als we de plantdichtheid, en het temperatuursverloop na opkomst kennen kan dus berekend worden wat op elk moment de bladindex (hoeveel m² blad per m²) grond is en omdat bij benadering de bodembedekking 1/3 van de bladindex is weten we wat de bodembedekking is. Het aandeel van de totale zonnestraling die door het gewas wordt opgevangen komt ongeveer overeen met de bodembedekking. Zodoende kan de lichtonderschepping (Fig. 1.5) worden berekend. Het 50% punt hangt of van de laathed van het ras.

Figuur 1.5 Berekening van de lichtonderschepping

Bladgroei	=	0,0013 m ² /m ² /Graaddag
% bodembedekking	=	bladoppervlak/3
% bodembedekking	=	% lichtonderschepping

Bodembedekking (%)

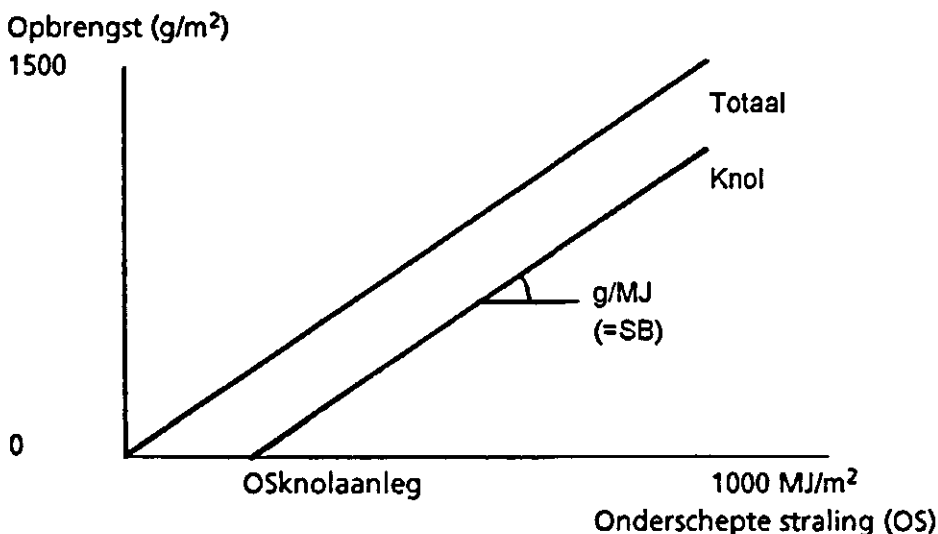


Nu we het verloop van de de lichtonderschepping gedurende het seizoen hebben berekend kunnen we de gewasgroei (drogestofaanwas) berekenen. Daarvoor moet de straling bekend zijn want we weten dat de stralingsbenutting ongeveer 2,5 g drogestof per MJ opgevangen fotosynthetisch actieve straling (PAR=0,5 globale straling) is. Dat is de hellingshoek in Fig. 1.5 die uit proeven is verkregen.

De hellingshoeken voor totale opbrengst en knolopbrengst schelen elkaar niet veel zodat, wanneer de hoeveelheid straling die het gewas heeft opgevangen op het moment van knol-aanleg (OSknolaanleg) bekend is, er een goede berekening van de knolopbrengst gemaakt kan worden.

Figuur 1.6 Berekening van de gewasgroei

Groei = Stralingsbenutting x onderschepte straling
Stralingsbenutting is ongeveer 2,5 g/MJ



De knolopbrengst kan dus op twee manieren worden berekend: via de OSknolaanleg en via de drogestofverdeling naar de knol, de oogstindex: het aandeel van alle drogestof die geproduceerd is die zich in de knol bevindt. Dat is ook weer een ontwikkelingstraject dat afhangt van de temperatuursom. De OI is 0 op het moment van knolaanleg en is Ongeveer 0,75 als bij gewasrijpheid wordt geoogst. Fig. 1.7 toont in een formule hoe de verse knolopbrengst wordt berekend.

Figuur 1.7 Berekening van de verse knolopbrengst

Opbrengst is: Opgevangen straling x Stralingsbenutting x Oogstindex : Drogestofgehalte
 Ofwel: $Y = OS \times SB \times OI : DSG$

Hoe de wiskundige vergelijkingen er in het computermodel uitzien laat Fig. 1.8 zien. Slechts ter illustratie; het is belangrijk te weten dat het uitvoeren van een goede systeemanalyse en het verkrijgen van goede data moeilijker is en meer wetenschappelijkheid vraagt dan het achter elkaar zetten van een rijtje formules.

Figuur 1.8 Een stukje computerprogramma

```

*****
** BEREKENING VAN BODEMBEDEKKING VANAF OPKOMST **
*****
TSUMEM = INTGRL(0.,TEMEFF * PUSHEM)
LAI    = INTGRL(LAIEME, RLAGDB
LAIEME = LAPLEM * PLDENS
RLAGDB = RLAGTB * TEMEFF
PARAMETER RLAGTB = 0.012
TEMEFF = TEMP - TEMBAS
PGC    = INSW(LAI-3. (LAI/3.)*PUSHEM, PGC2)
PARAMETER LAPLEM = 0.00136
PARAMETER PLDENS = 4.0
*****

```

1.3 Inputparameters voor modellen

In ons eenvoudige model hebben we een aantal parameters gebruikt die verschillende waarden kunnen aannemen als het gewas aan verschillende omstandigheden wordt blootgesteld. De stralingsbenuttingsefficiëntie hangt bijvoorbeeld af van de temperatuur (is laag bij hele lage temperaturen omdat de fotosynthese dan niet optimaal verloopt) en is ook weer laag bij hele hoge temperaturen omdat de ademhaling (verbranding) dan erg hoog is. Fig. 1.9 geeft als voorbeeld voor een aantal omgevingsvariabelen weer wat hun invloed is op de parameters van het model.

Figuur 1.9 Welke factoren beïnvloeden nu de opbrengst Y via OS, SB, OI en DSG?

Hogere temperatuur:	SB, OI en DSG kleiner
Droogte, aaltjes, hogere pH:	Vooral minder OS en hoger DSG
Bladziekten, Nachtvorst:	Minder OS (soms ook lagere OI en DS)
Betere bemesting:	Vooral meer OS, beetje betere SB, DSG variabel
Langere dag:	Meer OS, lagere OI

Eenzelfde verhaal als voor lichtonderschepping en benutting is gehouden, valt ook voor water-opname en benutting te houden (of ook voor nutriënten). Fig. 1.10 toont aan welke berekeningen dan een rol spelen.

Figuur 1.10 De rol van water

Opbrengst	=	Opgenomen water x waterbenutting x OI : DSG
-----------	---	---

Waarbij:

Opgenomen water	=	600 mm per groeiseizoen
Waterbenutting	=	8 gram drogestof per liter
Watervoorraad in de bodem	=	f (grondsoort, worteldiepte)

1.4 Teeltbegeleidingsmodel als voorbeeld

Als we nu op basis van de vele proeven die overal zijn uitgevoerd goede benaderingen krijgen van de kwantitative invloed van omgevingsfactoren op de parameterwaarden, dan is het mogelijk opbrengsverkenningen uit te voeren voor omstandigheden waarbij nog nooit een proef is uitgevoerd. Fig. 1.11 laat zien hoe een teeltbegeleidingsmodel voor de Veenkoloniën zou werken.

Figuur 1.11 Een teeltbegeleidingsmodel voor de Veenkoloniën

GEGEVEN zaken die niet door de teler kunnen worden gestuurd:

- het weer (30-jarig gemiddelde zon, regen verdamping)
- grondsoort (organische stof, stikstofmineralisatie, pH)
- bewortelingsdiepte (watervoorraad)
- aaltjesdichtheden

GEGEVEN de beperkingen die de teler zijn opgelegd:

- beregeningsverbod voor/na bepaalde tijd, hoeveelheid beperkt
- ontsmettingsverboden
- nitraatuitspoelingsverboden
- energiegebruik

Hoe kan de boer de teelt dan het beste inrichten (optimaliseren)?

Door resultaten van teeltinterventies van te voren te berekenen met behulp van het model:

- ras (laatheid, tolerantieniveau, droogtegevoeligheid)
- tactische berekening
- kunstmestgiften (bodembemonstering), bijbemesting, plaatsing
- teeltvervroeging/verlating, voorkiemen ed.

Van deze factoren kennen we immers de invloed op stralingsonderschepping, benutting van straling, oogstindex en drogestofgehalte.

Eveneens is het mogelijk verkenningen uit te voeren waar in de wereld aardappelen geteeld kunnen worden als de randvoorwaarden bekend zijn (gemiddelde dag/nacht-temperaturen niet lager dan 5 graden en niet hoger dan 25 graden. Als dan van meteostations ook nog bekend is hoeveel straling er is kan de potentiële opbrengst worden berekend en indien neerslag-, verdampings- en bodemgegevens bekend zijn kan ook een goede verkenning van de haalbare opbrengsten worden verkregen. Deze studies zijn van belang om te kijken of de aardappelteelt wel plaats vindt onder de beste omstandigheden, om te zien wat het effect van bepaalde veredelingsdoelen zou zijn (wat gebeurt er met de opbrengst als het ras tegen een graad extra vorst kan, of wanneer het minder sterk op korte dag reageert e.d.) en uit oogpunt van voedselzekerheid kan gekeken worden welk gewas een 'ecologische niche' het best benut. Een dergelijke studie is in 1991 door het AB-DLO uitgevoerd in opdracht van het CIP in Peru.

1.5 Slotopmerking

Modellen worden in de gewaskunde al zo'n 25 jaar ontwikkeld en vinden steeds meer toepassingen, binnen de wetenschap, maar gaandeweg ook steeds meer daarbuiten. Modellen van gewasgroei en -ontwikkeling worden al toegepast in teeltbegeleidingssystemen, bij verkenningen rond klimaatsveranderingen en dergelijke. In de veredeling bieden gewasgroei-modellen eveneens perspectief: waarop berust tolerantie, welke gewaseigenschappen kunnen vooral tolerantie beïnvloeden, als mijn ras twee graden meer vorst kan verdragen op welke schaal zou het dan uitgebreider geteeld kunnen worden? Deze en dergelijke vragen kunnen worden beantwoord, niet op de kilogram of dag nauwkeurig, maar de meest perspectiefvolle opties kunnen prima met modellen worden verkend alvorens men zich in een veredelingsprogramma ergens op richt.

2 Modellen in de veredeling op resistentie en tolerantie

door M. van Oijen

2.1 Inleiding

Sheet 1:

OMGEVING -> DAGELIJKE GROEI <- RASEIGENSCHAPPEN



Rol van simulatiemodellen in de veredeling:

Vaststellen van de mate waarin verschillende raseigenschappen resistentie en tolerantie bevorderen, met als doel selectiecriteria te helpen ontwikkelen

Drie case-studies (droogte, *Phytophthora*, AM):

- driemaal hetzelfde basismodel
- verschillende stress-specifieke uitbreidingen
- gevoeligheidsanalyse op raseigenschappen

TOELICHTING BIJ BOVENSTAANDE SHEET

Simulatiemodellen van gewasgroei rekenen niet in één keer de knolopbrengst uit, als functie van ras en pootdatum, maar doen dat via vele tussenstappen. Voor elke dag van het groeiseizoen wordt de groeisnelheid op die dag uitgerekend als functie van de omgeving (bijvoorbeeld temperatuur en lichtintensiteit) en de raseigenschappen (bijvoorbeeld laatheid), én als functie van de afmetingen die het gewas dan al bereikt heeft. Die afmetingen worden dan vergroot met de berekende gewasgroeisnelheid en voor de volgende dag wordt de procedure herhaald. In dit hoofdstuk zal de nadruk liggen op de keuze van de raseigenschappen die in de modellen moeten worden ingebracht. Daarnaast zal toegelicht worden hoe de modellen gebruikt kunnen worden voor het testen van het belang van verschillende raseigenschappen voor resistentie en tolerantie tegen abiotische stress (droogte) en pathogenen (*Phytophthora*, aaltjes). De modelmatige evaluatie van eigenschappen kan een bijdrage leveren aan het ontwikkelen van selectiecriteria.

In alle drie voorbeelden wordt gebruik gemaakt van hetzelfde basismodel dat in het vorige hoofdstuk is toegelicht. Daarbij moeten telkens andere regels aan het model worden toegevoegd om de specifieke interactie tussen de stress-factor en de plant te modelleren. In een gevoeligheidsanalyse kan getest worden hoe sterk de eindopbrengst afhangt van de modelparameters, oftewel de raseigenschappen.

2.2 Case-study 1: droogte

Sheet 2: Case-study 1: droogte

Uitbreiding van het standaardmodel

A Milieuvariabelen:

1. Diepte bewortelbare bodemlaag
2. Bodemwaterbalans:
 - pF-curve
 - Regenval
 - Percolatie
 - Evaporatie

B Fysiologische veranderingen door droogte:

1. Verdamping en LUE kleiner
2. Assimilatenverdeling: minder naar spruit
3. Bladeren dikker (SLA kleiner)
4. Bladsterfte sneller

TOELICHTING BIJ BOVENSTAANDE SHEET

Voor simulatie van gewasgroei bij droogte moet het basismodel op twee manieren worden uitgebreid. Op de eerste plaats moet een boekhouding worden bijgehouden van de hoeveelheid bodemwater die het gewas gedurende het seizoen ter beschikking staat. Dat vereist modelleren van de processen die het water doen afnemen (gewas- en bodemverdamping, percolatie naar diepere lagen) dan wel toenemen (neerslag). Op de tweede plaats moet de fysiologische reactie van het gewas op droogte worden gemodelleerd. Dat vereist modelleren van veranderingen in lichtbenuttingsefficiëntie (LUE), blad dikte, bladsterfte en de verdeling van assimilaten over spruit, knol en wortel.

Sheet 3: Case-study 1: droogte

Aanpassing van het computerprogramma

A Milieuvariabelen, bijvoorbeeld:

$$\text{SMRTZ} = \text{INTGRL}(\text{SMRTZI}, \text{RAIN} - \text{EVAP} - \text{TRAN} - \text{PERC})$$

B Fysiologische veranderingen, bijvoorbeeld:

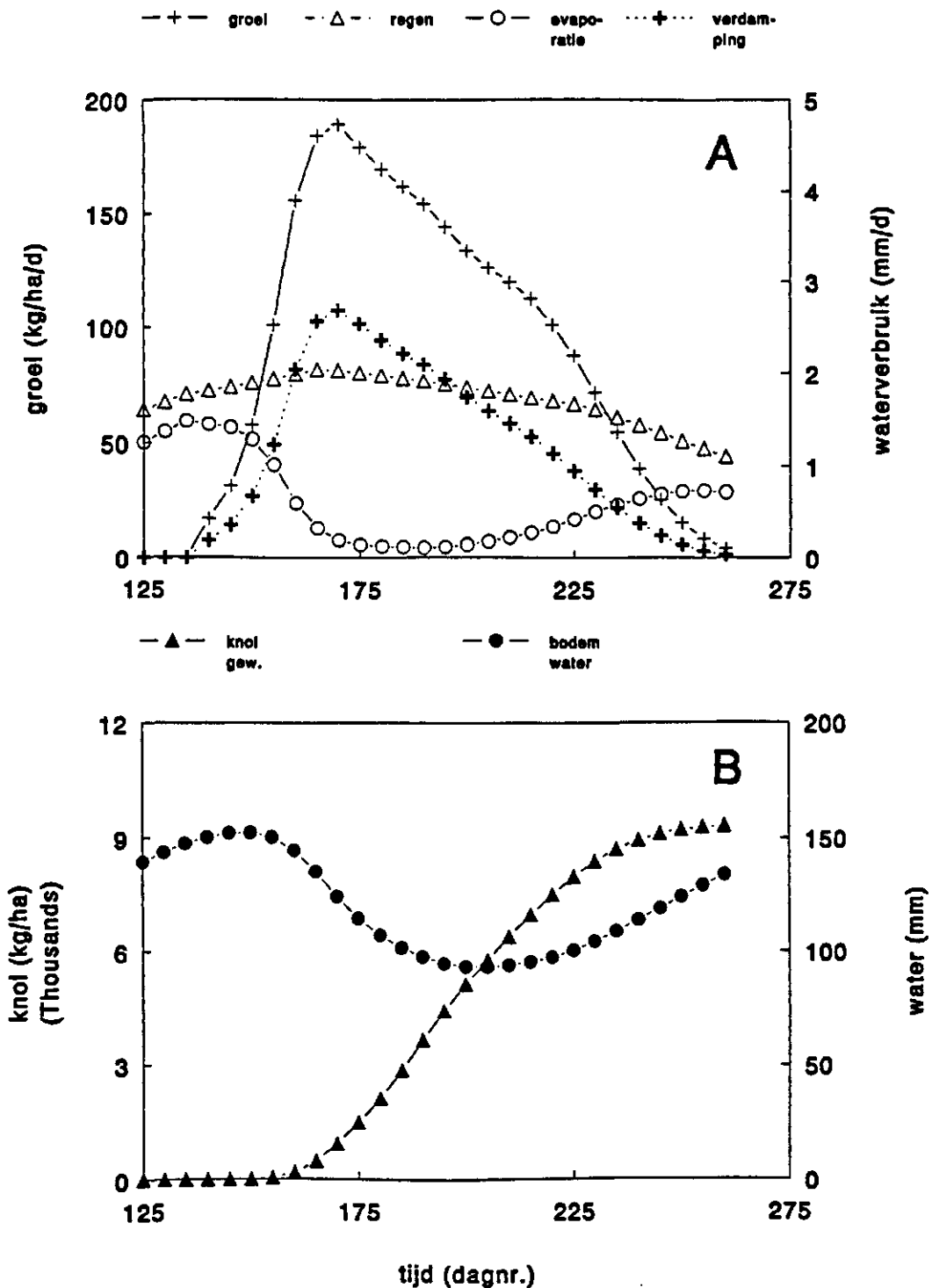
$$\text{TRAN} = \text{EPENM} * \text{CRPF} * (1. - \text{EXP}(-0.7 * \text{KDF} * \text{LAI})) * \text{TRANRF}$$

$$\text{TRANRF} = \text{LIMIT}(0., 1., (\text{SMSWP} - \text{SMS}) / (\text{SMSWP} - \text{SMSCR}))$$

TOELICHTING BIJ BOVENSTAANDE SHEET

Het computerprogramma van het basismodel bevat 67 regels. Voor de modellering van droogte-effecten komen er 32 bij (zie Appendix). Ongeveer de helft van de toegevoegde regels betreft het milieu. Als voorbeeld wordt in deze sheet gegeven de programmaregel waarin de hoeveelheid bodemwatervocht (SMRTZ) wordt bijgehouden als de integraal van toename door regen (RAIN) en afname door bodemevaporatie, gewasverdamping en percolatie (respectievelijk EVAP, TRAN en PERC). De overige toegevoegde regels betreffen de gewasrespons op droogte. De sheet geeft daarvan het voorbeeld van de berekening van de gewasverdamping (TRAN) als functie van verdamping van vrije wateroppervlakken (EPENM), gewaseigenschappen (CRPF, KDF), bladoppervlak (LAI) en huidmondjessluiting (TRANRF). Verder wordt de regel gegeven waarin de huidmondjessluiting wordt uitgerekend als functie van bodemwaterpotentiaal (SMS) en enkele gewasspecifieke parameters.

Sheet 4 (Figuur 2.1A en 2.1B): Case-study 1: droogte

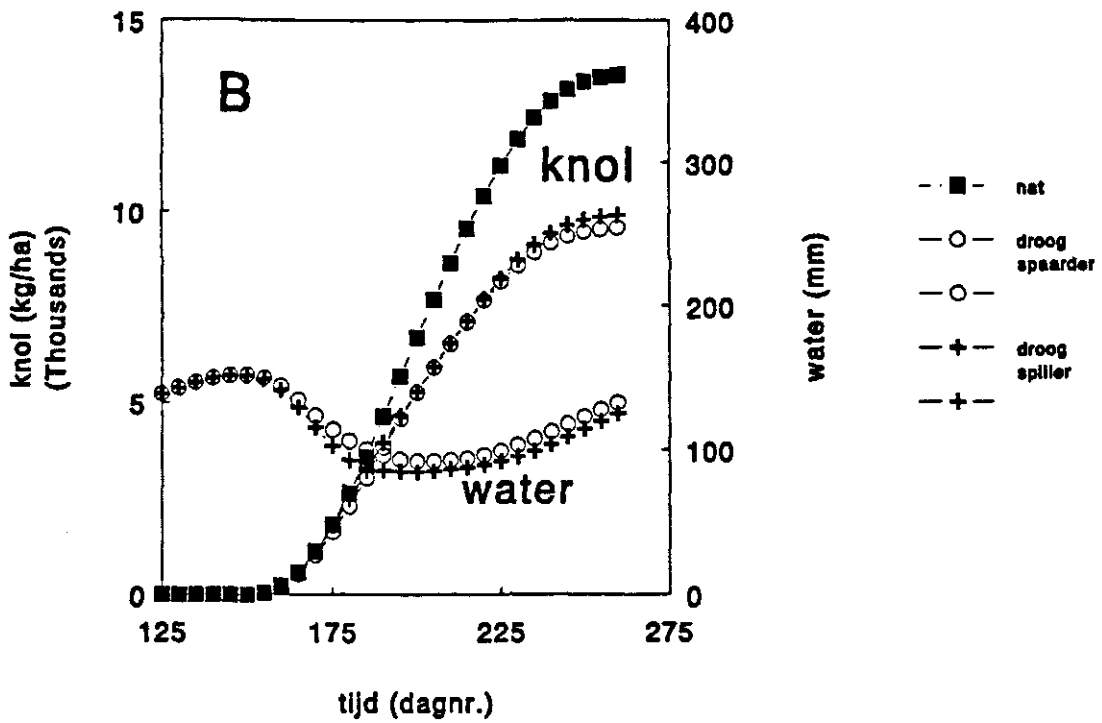
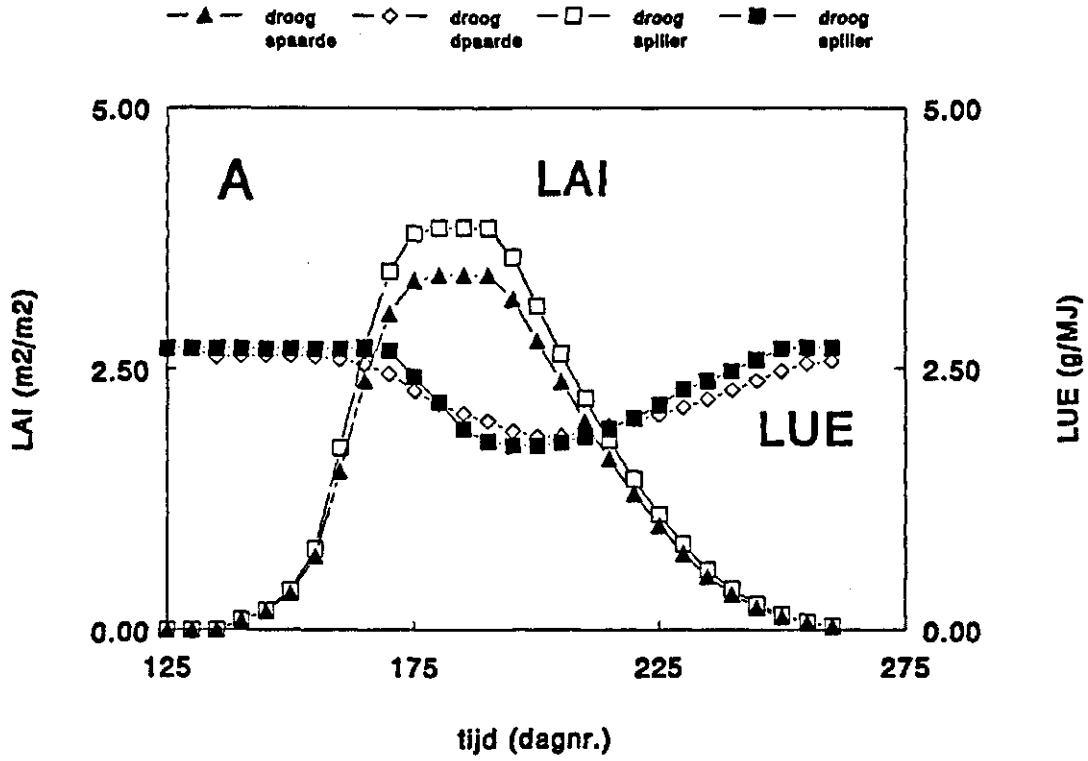


TOELICHTING BIJ BOVENSTAANDE SHEET

Figuur 2.1A en 2.1B geven output van dezelfde modelrun. Het betreft een willekeurig voorbeeld ter illustratie van enkele typische outputs van het model voor droogte.

Figuur 2.1A toont seizoensverlopen van drie waterhuishoudingsprocessen (regenval, evaporatie van water vanaf het bodemoppervlak en gewasverdamping) en van de gewasgroeisnelheid op basis van drogestof.

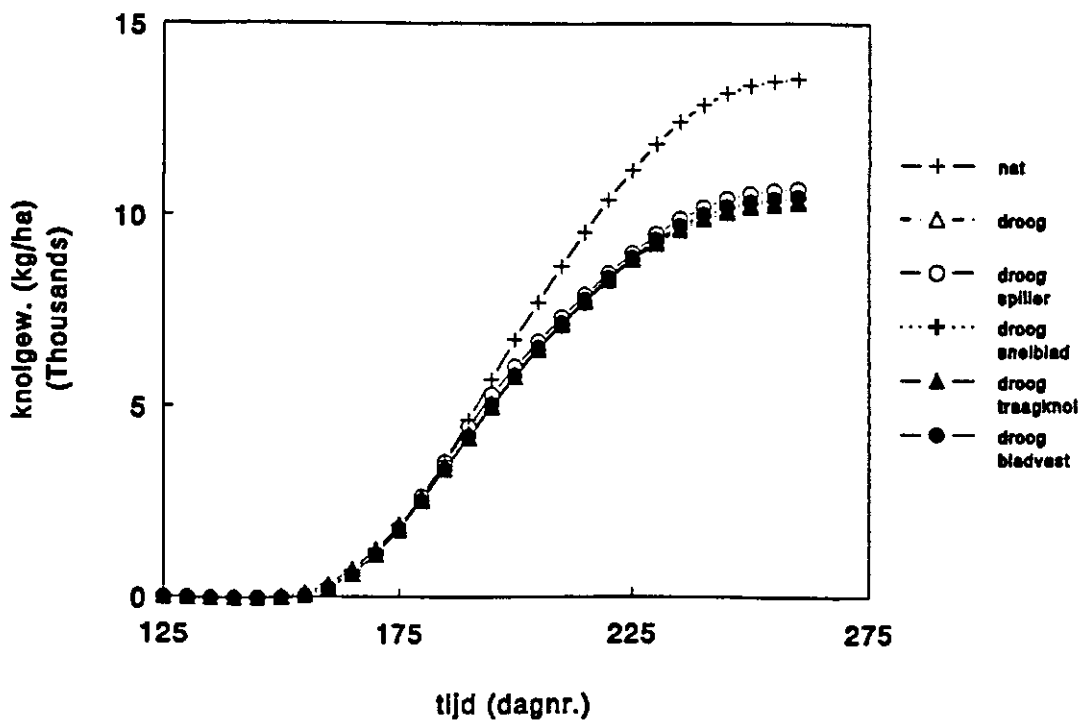
Figuur 2.1B toont de consequentie van, onder andere, de processen van 2.1A voor het seizoensverloop van het bodemwatergehalte en de gewichtstoename van de knollen.



TOELICHTING BIJ BOVENSTAANDE SHEET

Fig. 2.2 illustreert het gebruik van het droogte-model voor het evalueren van één specifieke raseigenschap: de snelheid waarmee huidmondjes gaan sluiten als het bodemvocht opdraakt. We onderscheiden gemakshalve twee typen aardappels: een waterspaarder (huidmondjes gaan dicht als de bodemwaterpotentiala lager wordt dan -0,5 bar) en een waterspiller (huidmondjes pas dicht bij -1,5 bar). Het is niet bij voorbaat duidelijk of sparen dan wel verspillen de beste strategie is: enerzijds leidt sparen al vroeg tot geremde groei, zodat minder licht-onderscheppend blad wordt geproduceerd, anderzijds blijft dan water over voor de knolvullingsperiode. Fig. 2.2A laat zien dat de spaarder inderdaad een lager bladoppervlak (LAI) bereikt en tussen dag 180 en 210 dankzij het gespaarde water een hogere lichtbenuttings-efficiëntie (LUE) heeft. Fig. 2.2B laat zien dat het effect op het bladoppervlak het zwaarste weegt: de spiller bereikt een (ietsje) hogere eindopbrengst. Dat beide strategieën qua opbrengstderiving weinig verschillen wordt duidelijk door vergelijking met de bovenste lijn in 2.2B die de knolgroei van een volledig geïrrigeerd gewas voorstelt.

Sheet 6 (Figuur 2.3 en Tabel 2.1): Case-study 1: droogte



Tabel 2.1 Invloeden op eindopbrengst

Fysiologische verandering	Effect op opbrengst bij droogte (% toename)	
	vroeg ras	laat ras
1. tragere huidmondjessluiting (waterspiller)	0,7	0,2
2. snellere bladgroei	0,3	-1,2
3. tragere knolsink-toename	-1,4	4,0
4. ongevoeliger bladval	0,9	0,8

TOELICHTING BIJ BOVENSTAANDE SHEET

In Fig. 2.3 wordt modelmatig geanalyseerd in welke mate enkele raseigenschappen droogte-tolerantie beïnvloeden. De figuur toont het seizoensverloop van knolgewicht voor een geïrrigeerd gewas, een gewas met droogte, en vier hypothetische rassen met telkens één veranderde eigenschap. De verschillen zijn te klein om goed waar te nemen, maar de effecten op de eindopbrengst staan tevens in Tabel 2.1, uitgesplitst voor een vroeg ras (als in Fig. 2.2) en een laat ras.

De volgende veranderingen van raseigenschappen zijn getest:

- 1 latere huidmondjessluiting (als in Fig. 2.2);
- 2 snellere bladoppervlaktetoename in het begin van het seizoen;
- 3 vroegere knolinitiatie gevolgd door tragere toename van knolsinksterkte;
- 4 grotere ongevoeligheid van bladval voor droogte.

De laatste eigenschap verbeteren lijkt het nuttigst voor zowel vroege als late rassen, maar de verschillen zijn marginaal. Verder valt op dat eigenschappen (zoals snellere bladgroei) die nuttig zijn voor vroege rassen, averechts kunnen werken in late rassen. Een uitgebreidere versie van deze tabel, met meer toelichting, wordt gegeven door Spitters & Schapendonk (Plant and Soil 123 (1990): 193-203).

2.3 Case-study 2: *Phytophthora*

Uitbreiding van het standaardmodel

- A Variabelen voor de levenscyclus van de schimmel:
1. Infectie-efficiëntie
 2. Latente periode
 3. Lesiegroeisnelheid
 4. Sporulatie-intensiteit
 5. Sporulatie-duur
- B Fysiologische veranderingen door *Phytophthora*:
1. Bladverlies door lesies
 2. Versnelling bladveroudering naast lesies

TOELICHTING BIJ BOVENSTAANDE SHEET

Voor de simulatie van epidemieën van *Phytophthora*, en als aanknopingspunt voor resistentiemechanismen, moeten de verschillende stappen in de levenscyclus van de schimmel in het model worden opgenomen (A). Het effect van de schimmel op de plant is eenvoudig te modelleren. Het belangrijkste schademechanisme is verlies van actief bladoppervlak door de uitbreiding van zieke plekken (lesies) en door bladvergeling rondom de lesies (B).

Case-study 2: *Phytophthora*

Aanpassing van het computerprogramma

A Variabelen voor de schimmel, bijvoorbeeld:

$$\text{NEWLAT} = I * IF * \text{DPSEFF} * IE * S$$

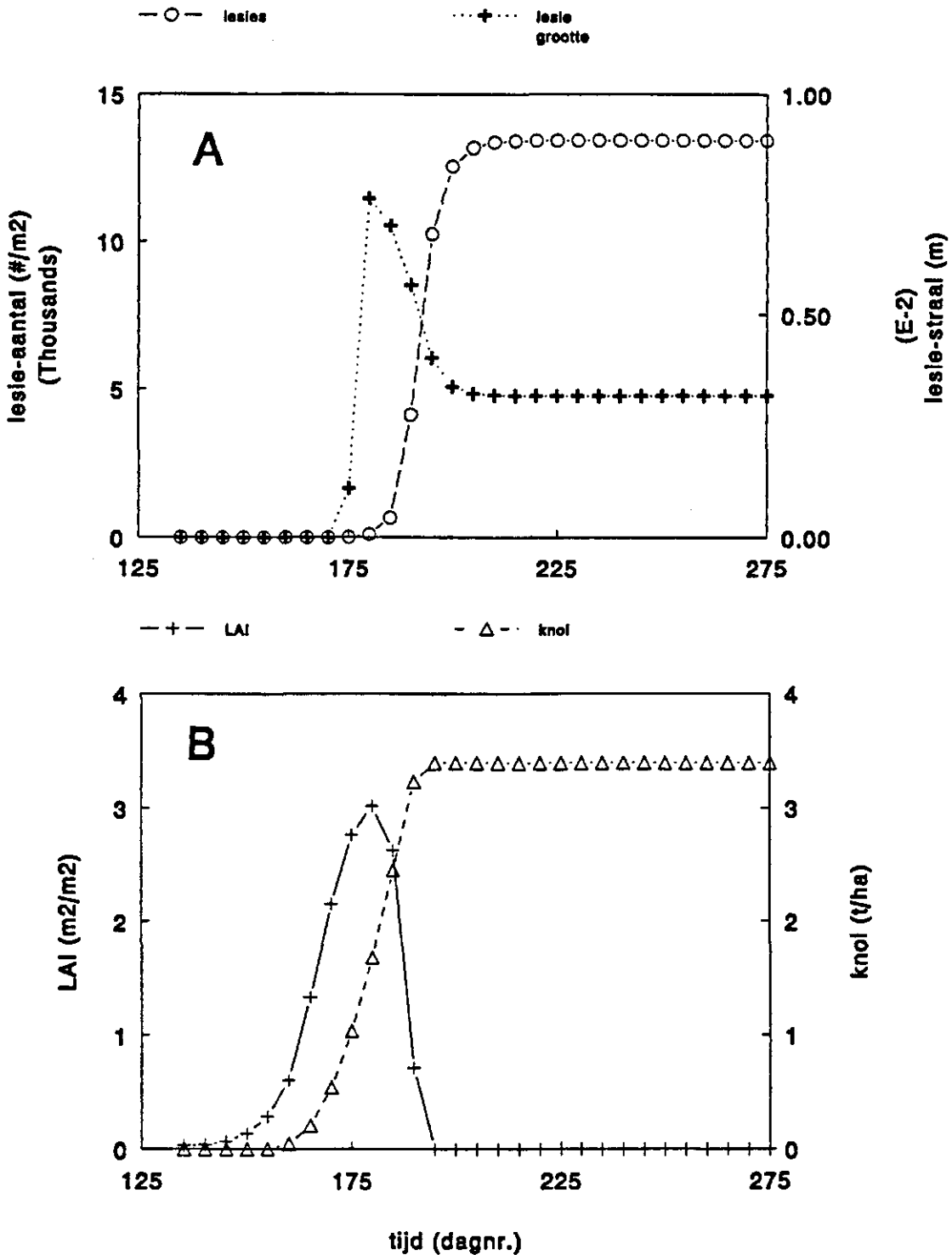
B Fysiologische veranderingen, bijvoorbeeld:

$$\text{LAI} = \text{LAI}_{\text{TOT}} - I - R$$

TOELICHTING BIJ BOVENSTAANDE SHEET

Evenals voor droogte, moeten ook voor de simulatie van epidemieën van *P. infestans*, en de gevolgen daarvan voor gewasgroei, enkele regels aan het basiscomputerprogramma worden toegevoegd. Uit de 39 toegevoegde regels geven we weer twee voorbeelden.

- A: de snelheid waarmee nieuwe lesies gevormd worden (NEWLAT) hangt af van de oppervlakten sporulerend en vatbaar blad (respectievelijk I en S), en van de efficiëntie waarmee sporen nieuw blad bereiken (DPSEFF) en penetreren (IE).
- B: de hoeveelheid groen blad (LAI) wordt verminderd met geïnfecteerd blad dat nog sporuleert (I) of al dood is (R).

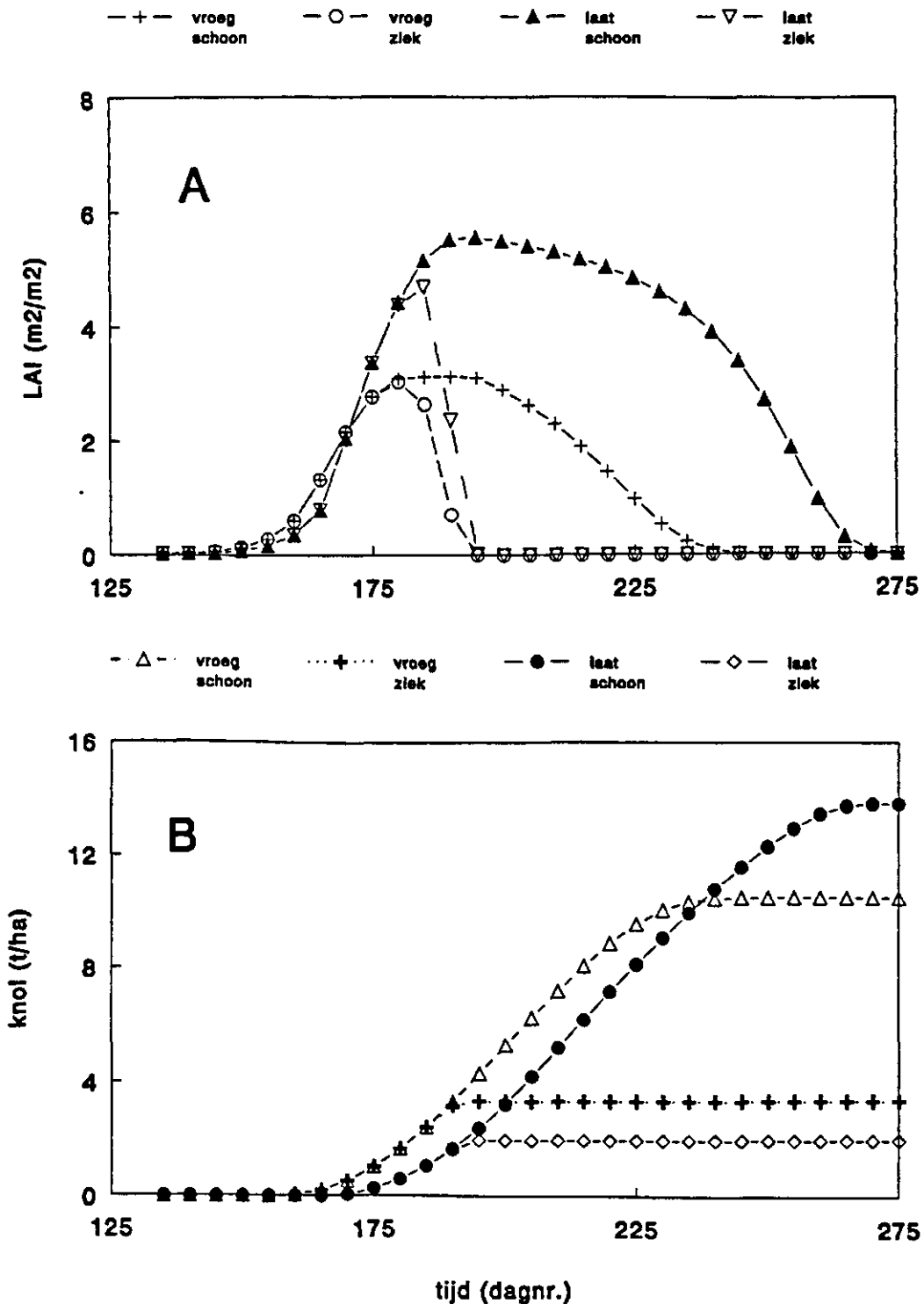
Case-study 2: *Phytophthora*

TOELICHTING BIJ BOVENSTAANDE SHEET

Figuur 2.4A en 2.4B geven output van dezelfde modelrun. Het betreft een willekeurig voorbeeld ter illustratie van enkele typische outputs van het model voor *Phytophthora*.

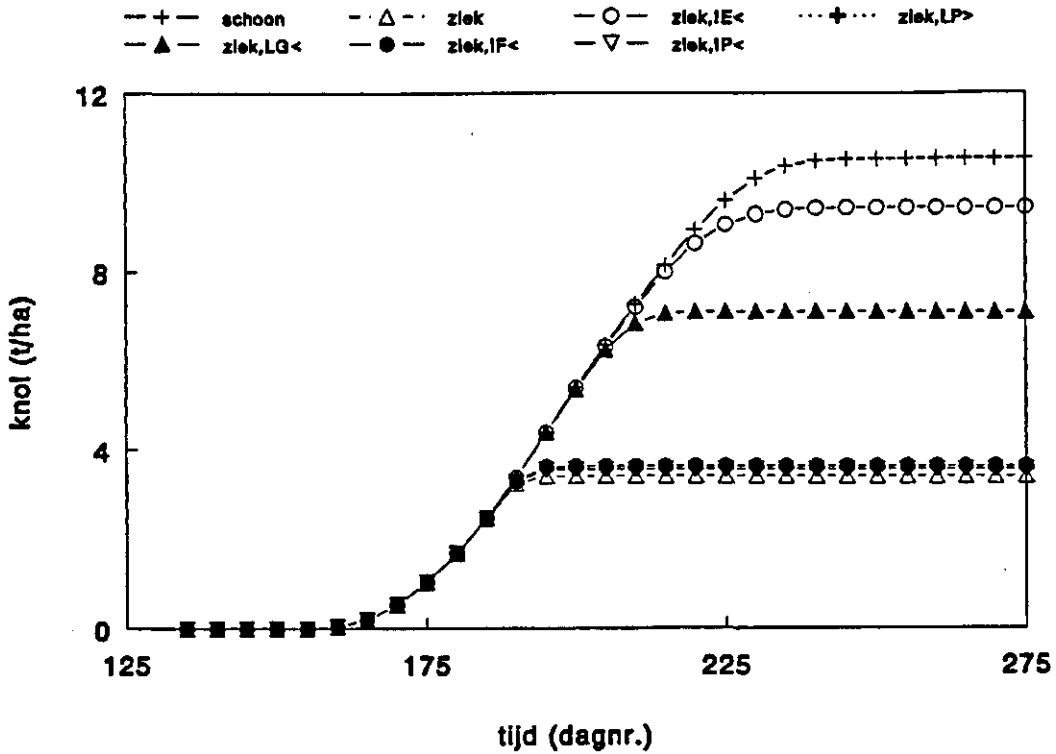
Figuur 2.4A toont een epidemie waarin het aantal zieke plekken (lesies) op het gewas snel toeneemt tot een maximum, maar waarbij de lesies alleen in de beginfase van de epidemie grote diameters bereiken.

Figuur 4B toont de consequentie van, onder andere, de processen van 2.4A voor het seizoensverloop van het bladoppervlak (LAI) en de gewichtstoeename van de knollen.

Case-study 2: *Phytophthora*

TOELICHTING BIJ BOVENSTAANDE SHEET

Figuur 2.5 illustreert het gebruik van het *Phytophthora*-model voor het evalueren van de rol van ras-laatheid bij epidemieën. We onderscheiden een middenvroeg en een middenlaat ras. Figuur 2.5A laat zien dat het late ras zowel met als zonder epidemie meer bladoppervlak maakt dan het vroege ras. Figuur 2.5B laat echter zien dat het vroege ras in geval van een *Phytophthora*-epidemie een hogere opbrengst haalt, doordat het al verder op weg was met de knolvulling toen de schimmel het groeiseizoen beëindigde.

Case-study 2: *Phytophthora*

Tabel 2.2 Resistentiecomponenten bij vatbare en resistente rassen

Resistentie-component		genetische variatie tussen rassen	
		vatbaar	resistent
IE:	Infectie-efficiëntie (%)	2,4	0,26
LP:	latente periode (d)	4	5
LG:	lesiegroeisnelheid (mm/d)	3	1
IF:	sporulatie-intensiteit ($\# \cdot 10^8/m^2/d$)	8,5	6,4
IP:	infectieuze periode (d)	1	0,75

TOELICHTING BIJ BOVENSTAANDE SHEET

Figuur 2.6 toont het belang van de verschillende resistentiecomponenten (corresponderend met de verschillende stadia in de levenscyclus van *P. infestans*) voor het waarborgen van de knolgroei als het gewas wordt geïnfecteerd door de schimmel. De figuur toont berekeningen voor een vatbaar vroeg ras, dat zonder infectie 10,5 t/ha haalt, maar met infectie onder de 4 t/ha blijft. De tussenliggende lijnen zijn berekend door telkens precies één resistentiecomponent op het niveau te brengen van de meest resistente rassen. De gevoeligheidsanalyse wordt dus uitgevoerd op basis van de beschikbare genetische variatie voor de verschillende componenten, hetgeen de veredelaar het meest realistische perspectief voor rasverbetering geeft. De doorgerekende waarden van de resistentiecomponenten staan in Tabel 2.2. De figuur laat zien dat veredeling op verlaging van de infectie-efficiëntie (IE) en de lesiegroeisnelheid (LG) de meeste schade kan voorkomen.

2.4 Case-study 3: aardappelmoetheid (AM)

Case-study 3: AM

Uitbreiding van het standaardmodel

A Variabelen voor het aaltje:

1. Aaltjesdichtheid in de bodem
2. Rhizosfeer-volume
3. Snelheid van lokking en wortelpenetratie

B Fysiologische veranderingen door AM:

1. Wortelsterfte
2. LUE
3. Bladeren dikker (SLA kleiner)
4. Bladsterfte sneller

TOELICHTING BIJ BOVENSTAANDE SHEET

Het standaardmodel moet voor aardappelmoetheid worden uitgebreid met regels die de veranderingen van aaltjesdichtheid in grond en wortels nabootsen (A). Bovendien moeten de effecten die aaltjesinfectie op planten heeft worden berekend (B), te weten vergroting van wortelsterfte, verlaging van lichtbenuttingsefficiëntie (LUE), dikkere bladeren en snellere bladafsterving.

Case-study 3: AM

Aanpassing van het computerprogramma

A Variabelen voor het aaltje, bijvoorbeeld:

$$P = \text{INTGRL}(PI, \text{PDENS} * \text{VRHIGR} - \text{PINFGR} - \text{PDEATH})$$

B Fysiologische veranderingen, bijvoorbeeld:

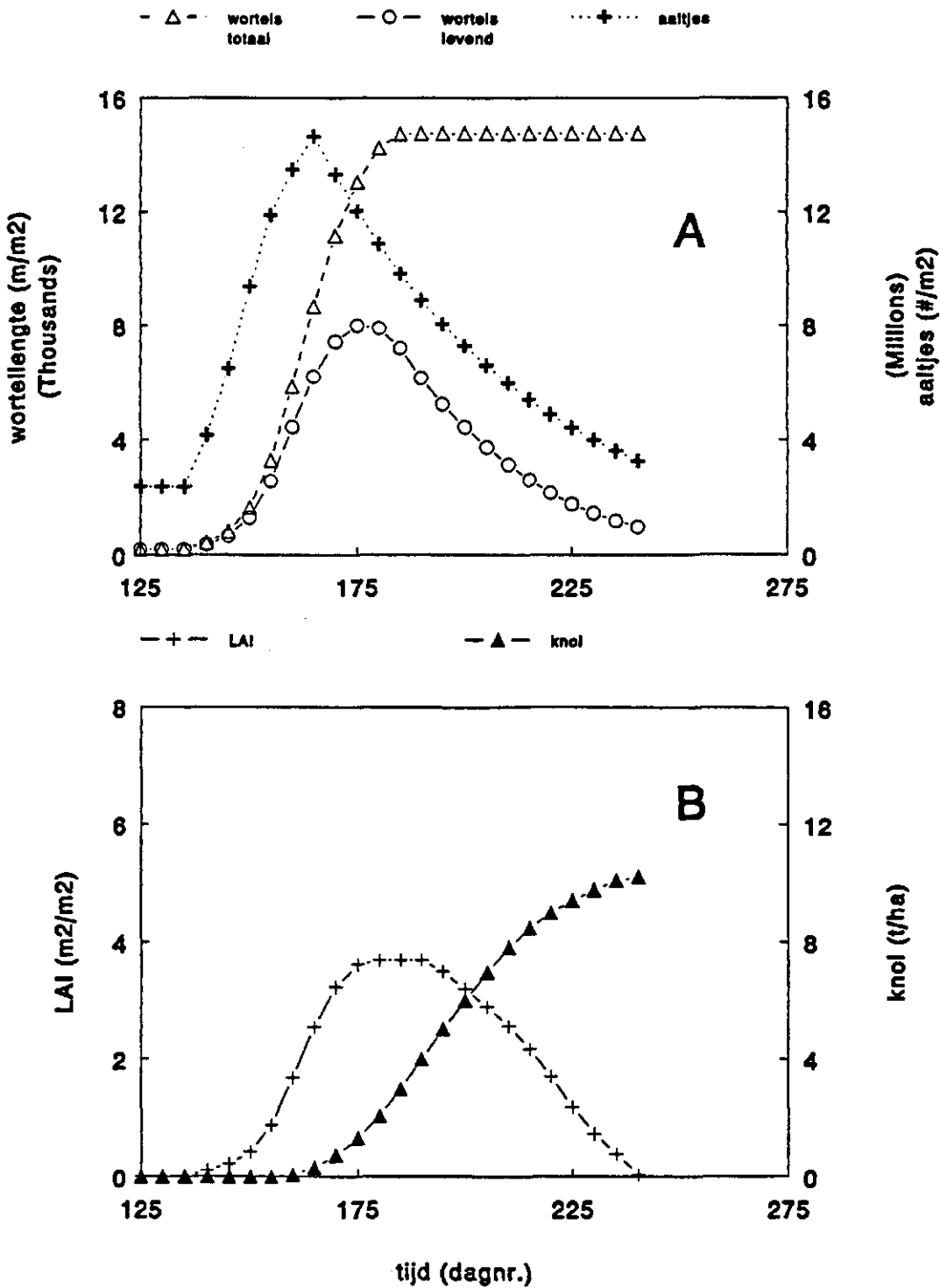
$$L = \text{INTGRL}(\text{LTOTI}, \text{SRL} * \text{GTW} * \text{FRT} - K1 * L - K2 * L * \text{PINFRT})$$

TOELICHTING BIJ BOVENSTAANDE SHEET

Ook voor aardappelmoetheid geven we twee voorbeelden van programmaregels voor de interactie van het gewas met de aaltjespopulatie.

- A: De dichtheid van nog niet gepenetreerde aaltjes rondom de wortels (P), neemt toe met de vergroting van het totale rhizosfeervolume door wortelgroei (PDENS*VRHIGR), maar vermindert doordat aaltjes gelokt worden en wortels penetreren (PINF) en doordat sommige aaltjes sterven (PDEATH).
- B: De totale lengte van wortels onder een vierkante meter bodemoppervlak (L) neemt toe met de gewichtsgroei van het gewas (GTW) vermenigvuldigd met de fractie daarvan die in wortels terecht komt (FRT) en een omrekeningsfactor van wortelgewicht naar wortellengte (SRL). Daarnaast sterven wortels af door natuurlijke turn-over (K1*L) en in afhankelijkheid van de aaltjesdichtheid in de wortels (K2*L*PINFRT).

Case-study 3: AM



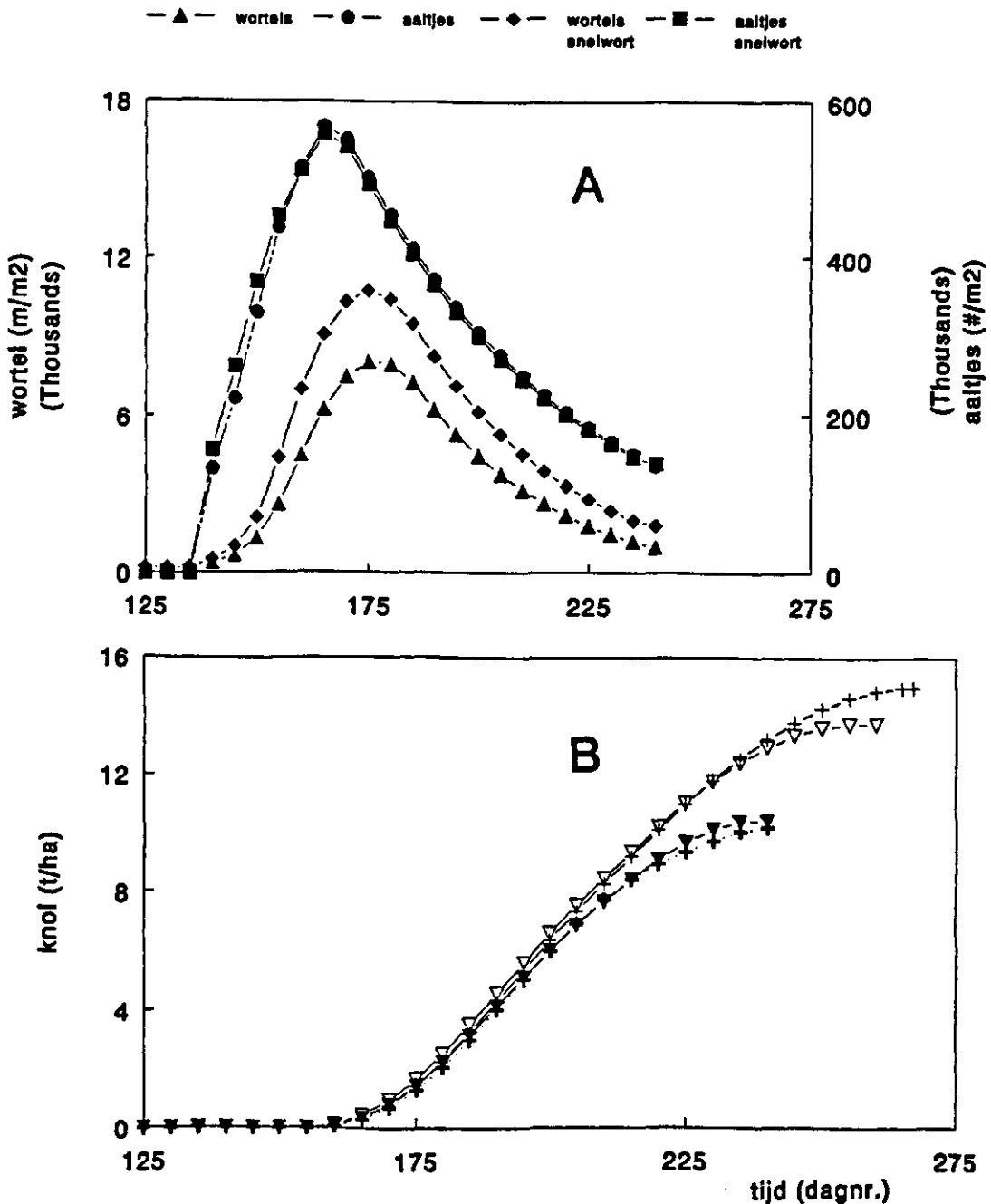
TOELICHTING BIJ BOVENSTAANDE SHEET

Figuur 2.7A en 2.7B geven output van dezelfde modelrun. Het betreft een willekeurig voorbeeld ter illustratie van enkele typische outputs van het model voor aardappelmoeheid.

Figuur 2.7A toont seizoensverlopen van twee plantvariabelen (totaal aan gevormde wortellengte en lengte van nog levende wortels) alsmede de dichtheid van levende maar nog niet gelokte aaltjes in de nabijheid van de levende wortels.

Figuur 2.7B toont het seizoensverloop van bladoppervlak (LAI) en de gewichtstoename van de knollen.

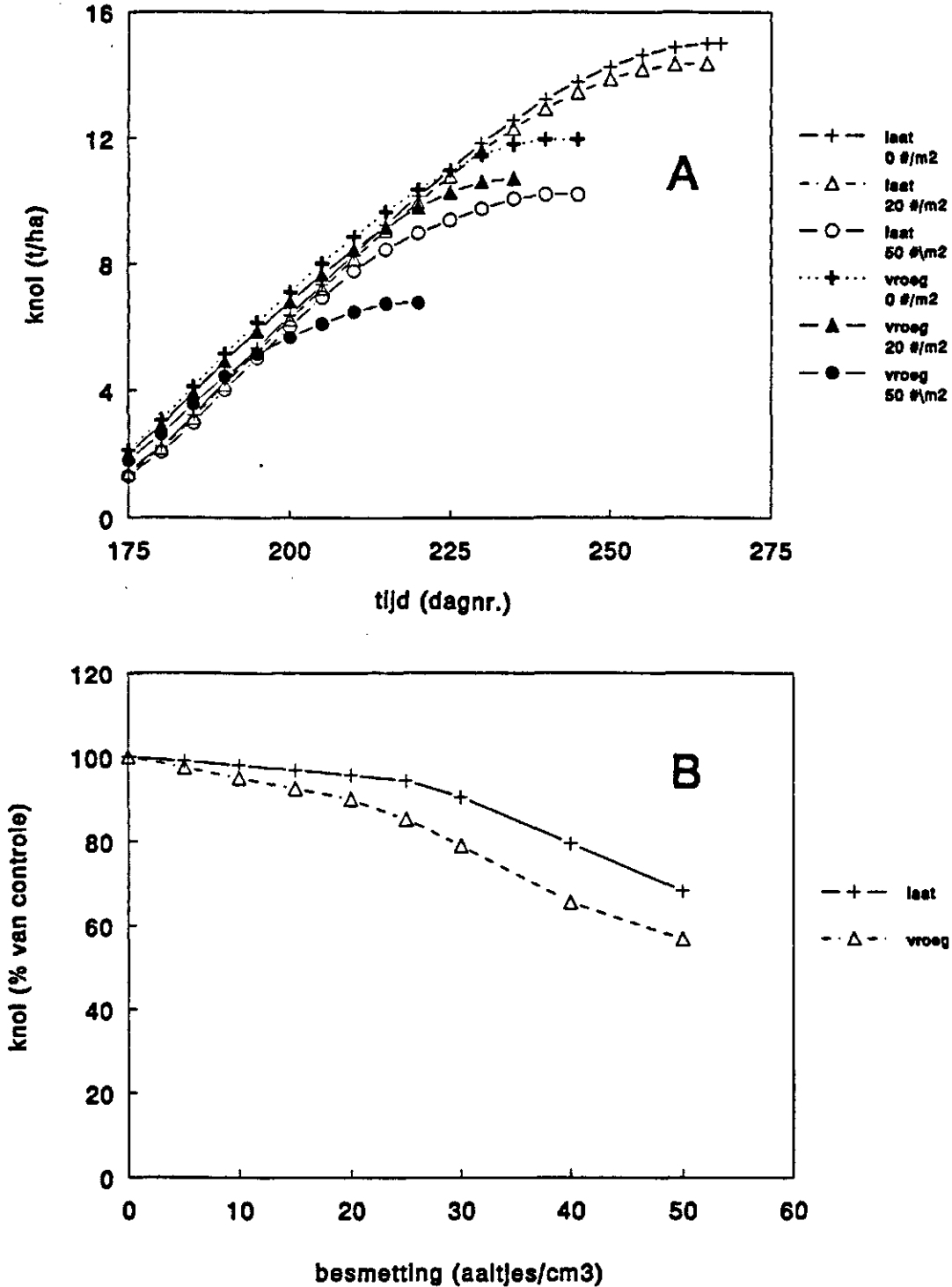
Case-study 3: AM



TOELICHTING BIJ BOVENSTAANDE SHEET

Figuur 2.8 illustreert het gebruik van het aardappelmoedeis-model voor het evalueren van één specifieke raseigenschap: de snelheid van wortelgroei. We onderscheiden weer twee typen aardappels: een normale groeier en een snelwortelaar. Het is niet bij voorbaat duidelijk of snel wortelen voordelig of nadelig is, op met aaltjes besmette grond. Enerzijds leidt snel wortelen tot een groot wortelstelsel, zodat zelfs na aantasting door aaltjes een flink wortelstelsel overblijft. Anderzijds zorgt de snelle beworteling er zelf voor dat de aaltjespopulatie snel tot wortelinfectie wordt gestimuleerd. Figuur 2.8A bevestigt beide effecten: de snelwortelaar heeft voortdurend een grotere lengte aan levende wortels, maar het aantal aaltjes bij de wortels is tevens groter. Figuur 2.8B toont dat het wortellengte-effect het zwaarste weegt: op besmette grond haalt de snelwortelaar een iets hogere opbrengst. Op onbesmette, schone grond daarentegen is de opbrengst van het normale ras het hoogst omdat het niet onnodig in wortels heeft geïnvesteerd.

Case-study 3: AM



TOELICHTING BIJ BOVENSTAANDE SHEET

Figuur 2.9 toont voor twee rassen, vroeg en laat, seizoensverlopen (A) en eindopbrengsten (B) van knolgewicht bij verschillende aaltjesdichtheden in de grond. Laatheid blijkt tolerantie met zich mee te brengen door het voordeel van grotere wortelstelsels (vergelijk Figuur 2.8).

2.5 Samenvatting en conclusies

Samenvatting van de case-studies

Gevolgde procedure in alle drie gevallen:

1. Analyse van de interactie van de aardappel met de stress-factor.
2. Beslissen met welke schademechanismen het standaardmodel moet worden uitgebreid.
3. Mechanismen programmeren.
4. Gevoeligheidsanalyse op raseigenschappen.

N.B. tussen stap 3 en 4 hoort in de praktijk nog modelvalidatie: experimentele toetsing van de modelcorrectheid

TOELICHTING BIJ BOVENSTAANDE SHEET

De belangrijke tussenstap van modelvalidatie, waarbij in onafhankelijke proeven wordt nagegaan of het model de werkelijkheid goed nabootst, valt buiten het bestek van dit hoofdstuk.

Discussie

Beperkingen aan de modelmatige ontwikkeling van selectiecriteria

A Zwakke punten in model zelf:

1. Modelstructuur onvolledig of onjuist (bijvoorbeeld een respons op de stress overzien, of een modelrelatie verkeerd gekwantificeerd)
2. Parameters op verkeerde waarde gezet

B Zwakke punten buiten het model:

1. Genetische variatie voor een of meer parameters onvoldoende bekend
2. Omgevingsvariabelen onnauwkeurig gemeten

C Zwakke punten bij modelgebruik:

1. Te weinig milieus en raseigenschap-combinaties getest (waarde van eigenschap hangt immers af van milieu)

TOELICHTING BIJ BOVENSTAANDE SHEET

Modellering vereist zorgvuldigheid. De valkuilen omvatten: structurele fouten (A1), slechte parameterschattingen (A2), onjuiste of onvolledige invoerdata (B) en te haastig afsluiten van de modelstudie (C1).

Voordelen van de modelmatige ontwikkeling van selectiecriteria

1. Evalueren van individuele eigenschappen.
2. Beoordelen of raseigenschappen hun waarde zullen behouden na inkruising in andere genotypen.
3. Ideotype-bepaling.

TOELICHTING BIJ BOVENSTAANDE SHEET

1. Modellen bieden de mogelijkheid tot zuiver testen van raseigenschappen: "modelrassen" verschillen, desgewenst, in precies één eigenschap. Experimenteel testen van de waarde van individuele eigenschappen is moeilijk. De daarvoor benodigde isogene lijnen kunnen vaak niet verkregen worden. Bovendien is elk toetsmilieu variabel, behalve dat in de computer.
2. Bij genotypen van aardappel zijn talloze eigenschappen onderling verstrengeld. Veel voorkomend zijn correlaties van raseigenschappen met laatheid. Met computermodellen kan men specifieke eigenschappen, die bijvoorbeeld alleen nog in late rassen zijn gevonden, op hun mogelijke betekenis in vroege rassen alvast testen.
3. Modelmatig kan verkend worden welke hypothetische verzameling van eigenschappen (ideotype) een ras het meest geschikt maken voor een specifiek doelmilieu. Op dit thema wordt nader ingegaan in het volgende hoofdstuk.

3 Modellen in de veredeling van aard-appelen voor gematigde en tropische omstandigheden

door Peter Kooman

3.1 Inleiding

Aardappelrassen verschillen in opbrengst. Dit verschil is per lokatie anders. De vraag waarom dit zo is staat centraal in het volgende verhaal. Het zoeken naar het antwoord kan vanuit twee gezichtspunten gebeuren. Vanuit de lokatie: wat zijn de bepalende factoren voor de teelt van een succesvol aardappelgewas? En vanuit het aardappelras: wat zijn de potenties van een bepaald ras en hoe worden die beïnvloed door de omgevingsfactoren?

De interactie van een aardappelgewas en het groeimilieu is een complex geheel van factoren die elkaar beïnvloeden. Om zo'n systeem goed te kunnen bestuderen moet het versimpeld worden. Deze versimpeling kan vervolgens samengevat worden in een wiskundig model waarin relaties en onderliggende aannames op een eenduidige manier weergegeven moeten worden. In dit verhaal wordt een systeem behandeld waar potentiële groei verondersteld wordt. Dit wil zeggen dat het gewas geen tekort heeft aan water en nutriënten en wordt beschermd tegen ziekten en plagen. In de gegeven situatie kan de boer de teelt alleen beïnvloeden door de keuze van het ras, plantdichtheid en poottijdstip. De gewasgroei wordt daarna volledig bepaald door de hoeveelheid straling, de temperatuur en de daglengte. Nu het systeem gedefinieerd is kunnen de bovengenoemde vragen voor deze situatie beantwoord worden. Eerst wordt de potentie van een aantal lokaties bekeken, vervolgens het effect van milieufactoren op rassen en in het laatste deel van het verhaal worden deze gecombineerd door het gedrag van twee groepen rassen op de gegeven lokaties te bestuderen.

3.2 Het evalueren van lokaties

Nodig:

- Model voor schatting totale groei.
- Meteodata als input voor model.

Voor het bestuderen van de lokaties hebben we twee dingen nodig. Ten eerste een eenvoudig model om een schatting te maken van de potentiële opbrengst. Ten tweede meteorologische gegevens zoals minimumtemperatuur, maximumtemperatuur en straling om het model te laten rekenen.

Figuur 3.1 Modelaannames en formule voor potentiële produktie van een aardappelgewas

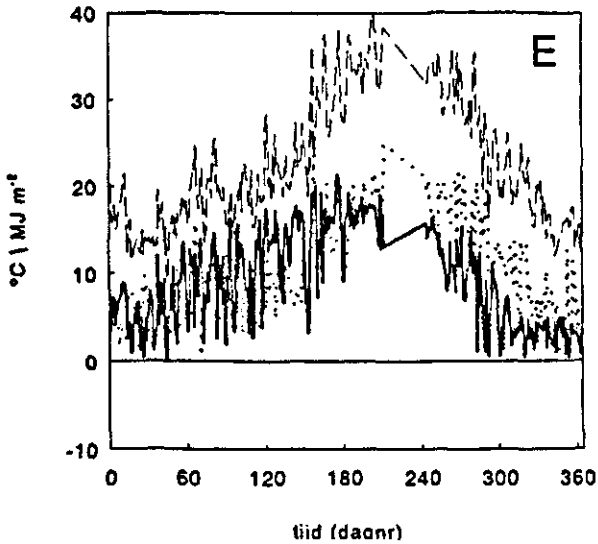
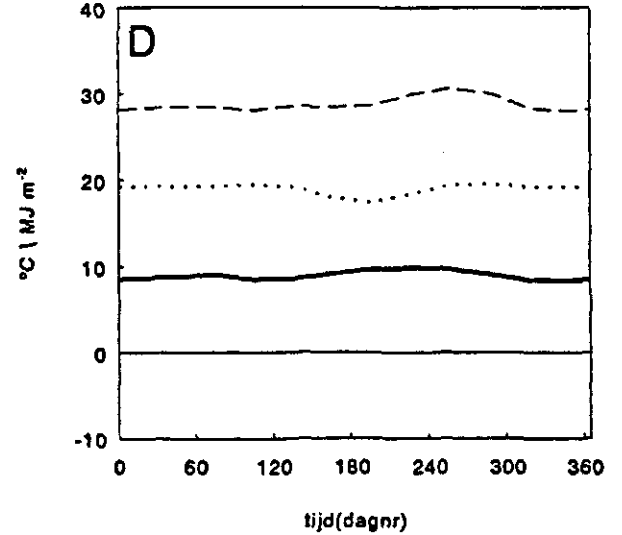
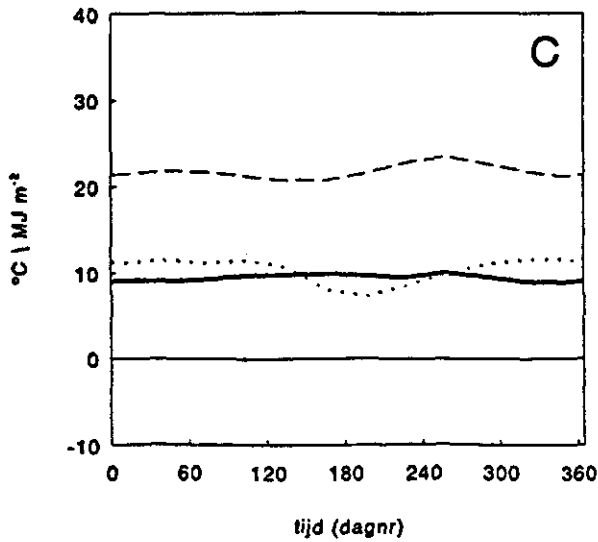
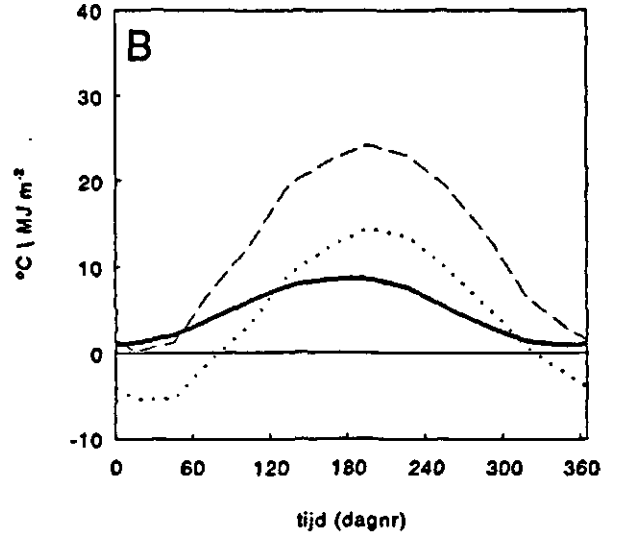
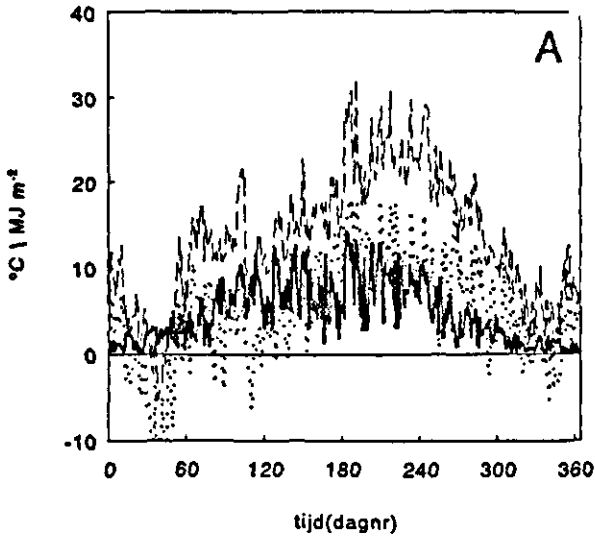
-	Temperatuur bepaalt lengte groeiseizoen.
	Voorbeeld Minimumtemperatuur 2°C
	Maximumtemperatuur 30°C
-	Straling bepaalt de maximale groei op deze dagen.
In formulevorm: $dY/dt = 2.5 * PAR \text{ (g m}^{-2} \text{ d}^{-1}\text{)}$ $T > 2^\circ\text{C}$ en $T < 30^\circ\text{C}$	

In Fig. 3.1 is een simpel model gegeven om de maximale drogestofproduktie op een bepaalde lokatie uit te rekenen. Het model gaat er van uit dat de minimumtemperatuur gemeten op 1,5 m 2°C moet zijn en dat de maximumtemperatuur niet boven de 30°C mag uitkomen. Wordt aan deze condities voldaan dan wordt per MJ straling 2,5 gram drogestof gevormd. Hierbij wordt verondersteld dat op groeibare dagen een volledig gesloten gewas aanwezig is.

Tabel 3.1 Bestudeerde lokaties

Plaats	Land	Karakterisering	Type meteodata
Wageningen	Nederland	Gematigd zeeklimaat	Dagelijks 1991
Krakow	Polen	Gematigd landklimaat	Maandelijks klimaatgegevens
Kigozi	Burundi	Tropisch hoogland	Maandelijks klimaatgegevens
Bujumburra	Burundi	Tropisch laagland	Maandelijks klimaatgegevens
Tunis	Tunesië	Subtropisch klimaat	Dagelijks 1991

In Tabel 3.1 zijn de 5 lokaties uit deze studie weergegeven. De lokaties zijn uitgekozen op basis van hun klimatologische eigenschappen. Van niet elke lokatie zijn de gegevens in dezelfde mate van detail beschikbaar. Voor Tunesië en Nederland zijn dagelijkse gegevens van het jaar 1991 beschikbaar. Voor de drie andere lokaties zijn alleen maandelijkse gemiddelden over een periode van dertig jaar beschikbaar. Het verloop van de minimumtemperatuur (°C), de maximumtemperatuur (°C) en de stralingsintensiteit ($\text{MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) over het jaar zijn weergegeven in Fig. 3.2.



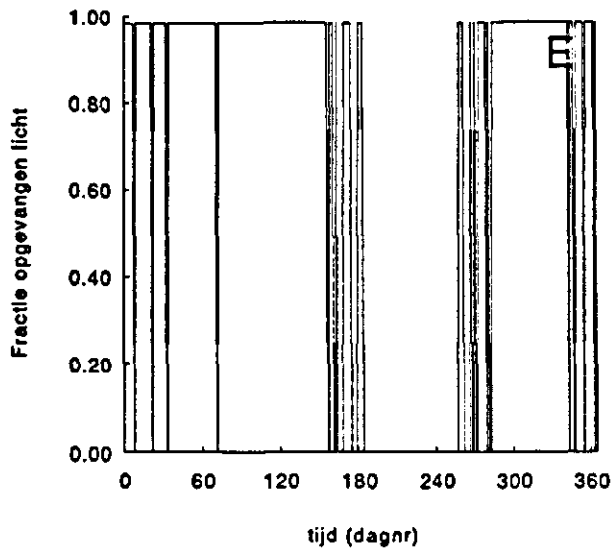
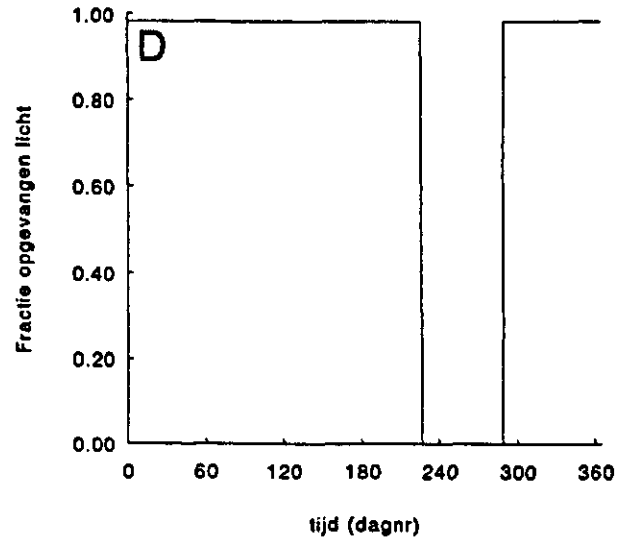
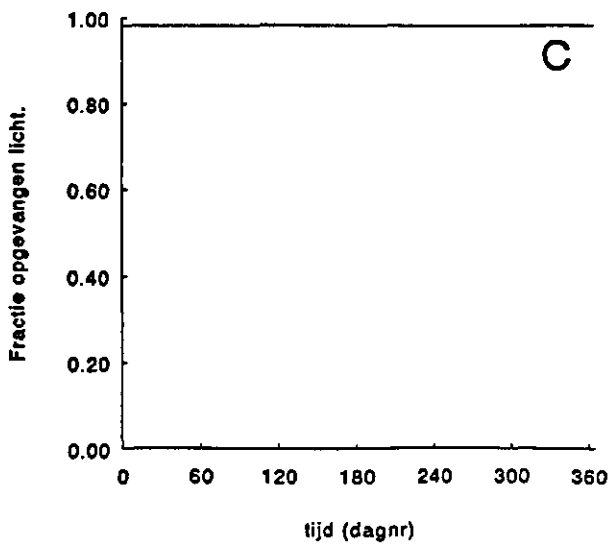
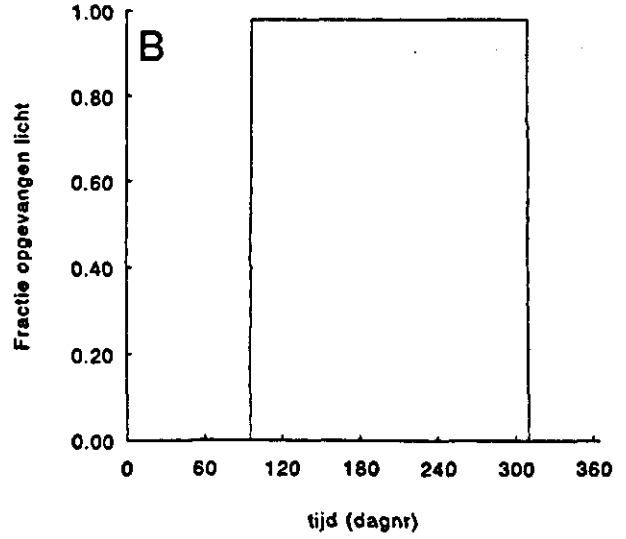
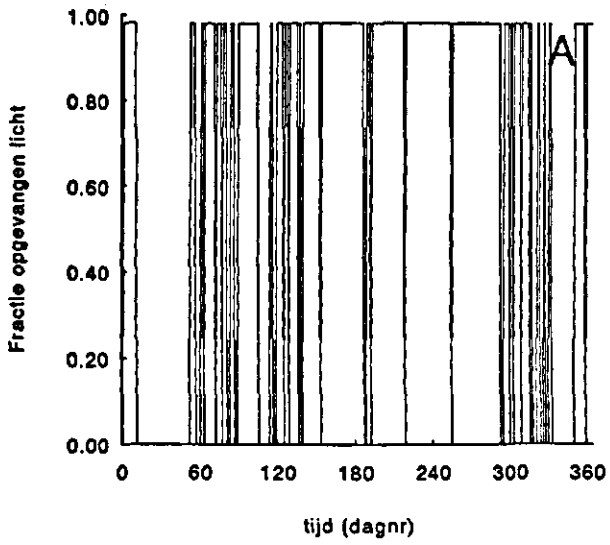
Figuur 3.2 Verloop van Minimumtemperatuur (—), Maximumtemperatuur (- - -) en stralingsintensiteit (· · ·) over het jaar voor Nederland (A), Polen (B), Burundi hoogland (C), Burundi laagland (D) en in Tunesië (E)

Van de bestudeerde lokaties heeft Wageningen de laagste gemiddelde temperatuur en is de Tunesische zomer het warmst. Verder valt op dat de beide lokaties in Burundi een gelijkmatig temperatuurverloop over het hele jaar hebben waarbij zowel de minimum als de maximum temperatuur in Kigozi ongeveer 10°C lager is dan in Bujumburra.

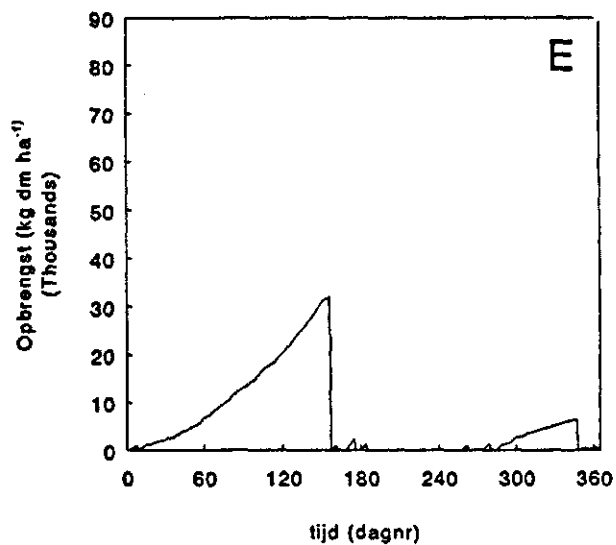
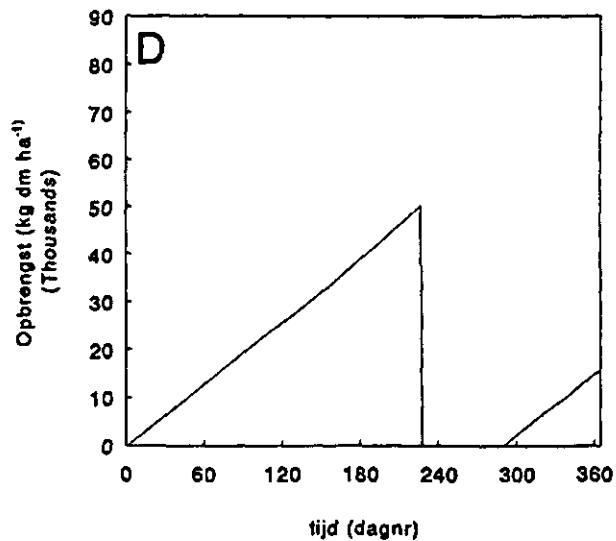
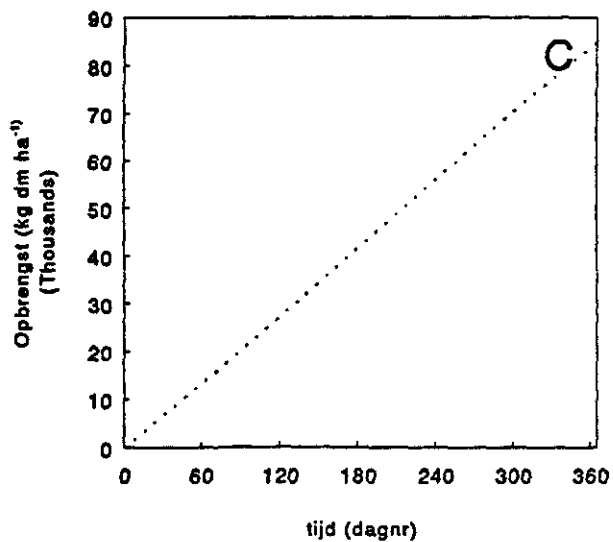
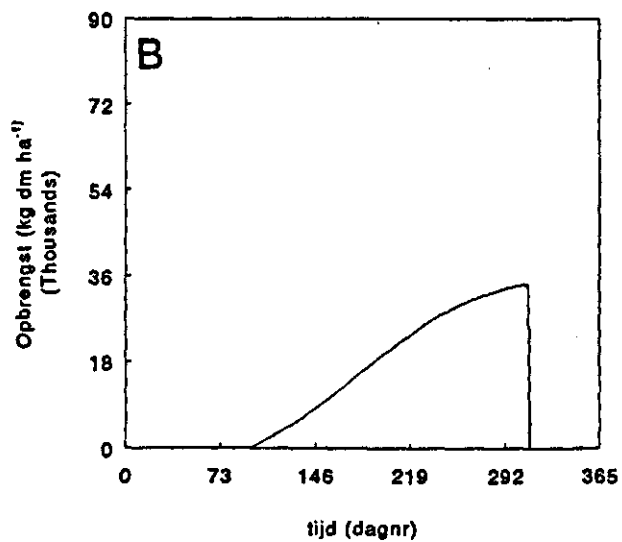
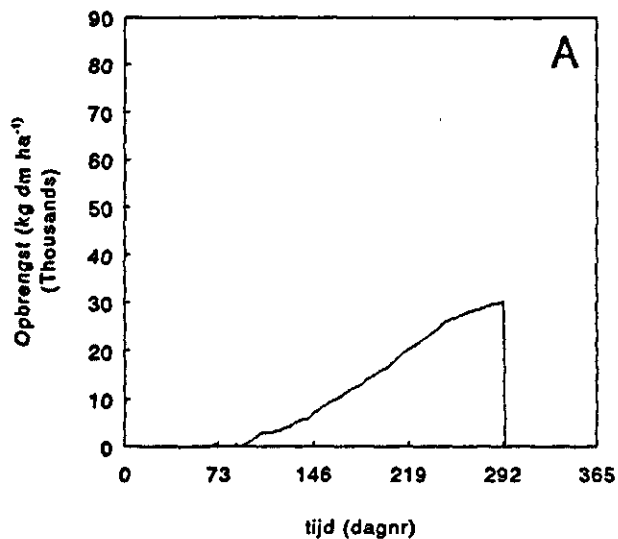
Het is duidelijk dat de dagelijkse waarden een veel grilliger verloop vertonen dan de maandelijkse, de maandelijkse waarden suggereren een gelijkmatiger verloop dan zich in de werkelijke situatie voordoet. Hierbij moet rekening gehouden worden bij de interpretatie van de berekeningen.

In Fig. 3.3 zijn per lokatie de periodes gegeven waarin aardappelgroei mogelijk is. Als de lijn een waarde van 1 heeft is er aardappelgroei mogelijk en wanneer de lijn een waarde van 0 heeft is de temperatuur te hoog of te laag. Hierbij is duidelijk een verschil te zien tussen Tunesië en Nederland enerzijds en de andere drie lokaties anderzijds. Door het gebruik van dagelijkse weerdata wisselen de momenten waarop wel en niet geteeld zou kunnen worden elkaar snel op. Met maandelijkse gegevens is het temperatuurverloop veel geleidelijker en tekenen er zich duidelijke seizoenen af, met uitzondering van het tropisch hoogland waar aardappelteelt het gehele jaar mogelijk is. Om nu ook opbrengsten voor groeiseizoenen met dagelijkse weersgegevens te kunnen berekenen wordt aangenomen dat een aardappelgewas drie dagen met onvoordelige temperatuurcondities kan overleven. Hierdoor ontstaan ook aaneengesloten groeiperiodes in Nederland en Tunesië.

Voor de periodes waarin aardappelgroei mogelijk is, zijn de opbrengsten gegeven in Fig. 3.4. De hoogste opbrengst wordt verkregen in het tropische hoogland. Omdat hier gedurende het gehele jaar aardappels geteeld kunnen worden is een potentiële drogestofproductie van ongeveer 80 ton per hectare mogelijk. In het tropisch laagland en in Tunesië kan de productie in twee seizoenen plaats vinden. Het tweede seizoen heeft in beide gevallen door zijn geringere lengte en in het geval van Tunesië door de lagere stralingsintensiteit een veel lagere opbrengst. Nederland heeft een iets lagere opbrengstpotentie dan Polen. Dit komt gedeeltelijk door de lagere lichtintensiteit in Nederland. Daarnaast speelt het verschil in detail van de meteodata hier een rol. In Nederland wordt het seizoen aan het begin en eind afgekapt door nachtvorst. Wanneer er een paar koude nachten zijn wordt de groei beëindigd. In Polen worden dit soort nachten uitgemiddeld. Hierdoor wordt het groeiseizoen zowel aan het begin als aan het eind iets uitgebreid.



Figuur 3.3 Periodes wanneer aardappelgroei mogelijk is in Nederland (A), Polen (B), Burundi hoogland (C), Burundi laagland (D) en in Tunesië (E)



Figuur 3.4 Potentiële totale drogestof-opbrengst in Nederland (A), Polen (B), Burundi hoogland (C), Burundi laagland (D) en in Tunesië (E)

3.3 Evaluatie van rassen

Model: Standaard-gewassimulatiemodel

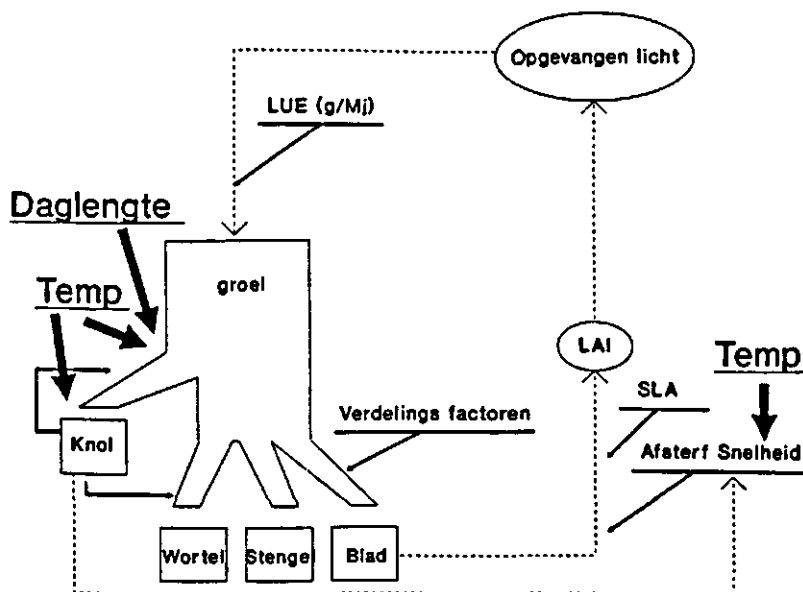
Belangrijkste componenten:

- LAI = $f(\text{bladgewicht})$
- Lichtinterceptie (LI) = $f(\text{LAI})$
- Toename van totaalgewicht = $\text{LI} * \text{LUE}$
- Orgaangewicht = $f(\text{WT}, \text{W organen})$

Belangrijkste aannames:

- LUE is constant over groeiseizoen.
- Na knolaanleg is knolgroei dominant.
- Knolaanleg is temperatuur- en daglengtegestuurd.
- Knolgroei is temperatuurgestuurd.
- Bladafsterving is temperatuurgestuurd.
- Bladafsterving wordt door knolgroei versneld.

Om verschillende rassen te kunnen evalueren moet het simulatiemodel gedetailleerder worden gemaakt. De basis van het model is gelijk aan de eerder besproken modellen. Per dag wordt het opgevangen licht omgezet in een hoeveelheid drogestof (Fig. 3.5) Vervolgens wordt deze drogestof verdeeld over de vier verschillende organen: Knol, wortel, stengel en blad. Na knolaanleg zijn de knollen dominant. Dit betekent dat van de gevormde drogestof eerst de voor knolgroei benodigde drogestof naar de knollen verdeeld wordt. Deze hoeveelheid is afhankelijk van twee factoren: de aanwezige hoeveelheid knollen en de temperatuur. Het optimum voor knolgroei is voor deze studie op 16°C gezet. In het verloop van het groeiseizoen wordt dus een steeds groter deel van de drogestofproductie, en uiteindelijk alles naar de knollen gestuurd. Op dit moment stopt ook de vorming van nieuw blad. Vanuit het nieuw gevormde blad en de afstervingsnelheid wordt het bladoppervlak en de fractie opgevangen straling berekend. De lengte van het groeiseizoen is zo het resultaat van bladgroei en bladafsterving. De snelheid van bladafsterving wordt versneld bij hogere temperaturen en bij een grotere sinksterkte van de knol.



Figuur 3.5

Modellschema

Uit een serie veldexperimenten met Nederlandse aardappelrassen in Tunesië, Rwanda en Nederland zijn twee rastypen afgeleid. Deze rassen verschillen alleen in knolaanlegkarakteristieken. Beide types worden beïnvloed door zowel daglengte als temperatuur. Type één wordt meer beïnvloed door temperatuur en type twee is gevoeliger voor daglengteverandering.

Rastypen:

- 1: Temperatuurgevoelig
- 2: Daglengtegevoelig

Om nu de potenties van beide types nader te bestuderen wordt voor beide een serie van daglengte- en temperatuurcombinaties doorgerekend. Voor deze berekeningen is de hoeveelheid ingekomen straling op $15 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ gezet.

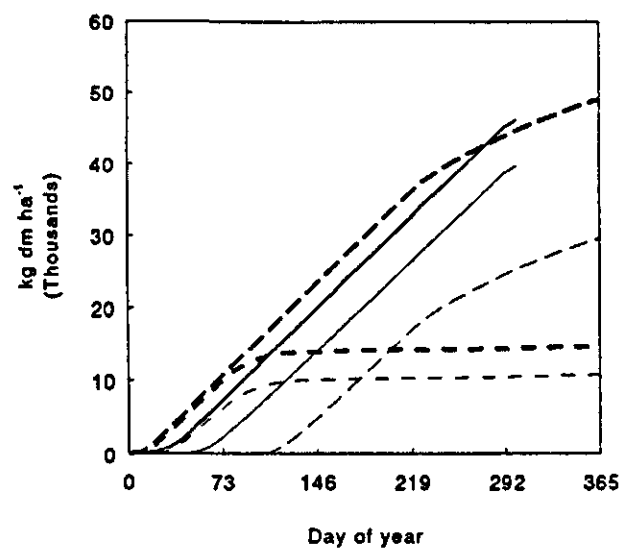
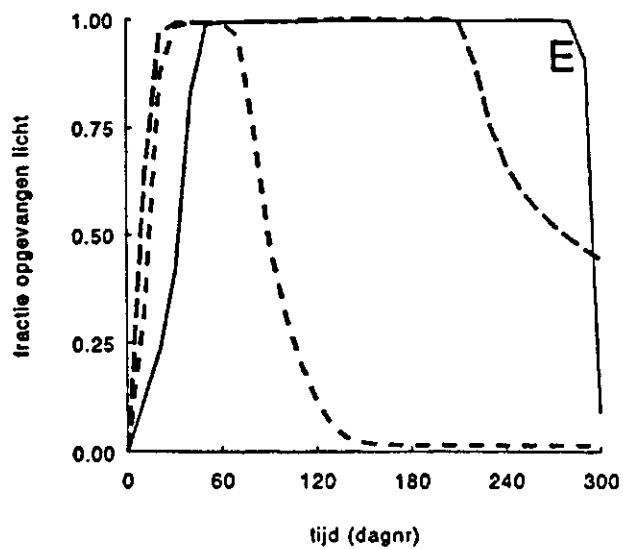
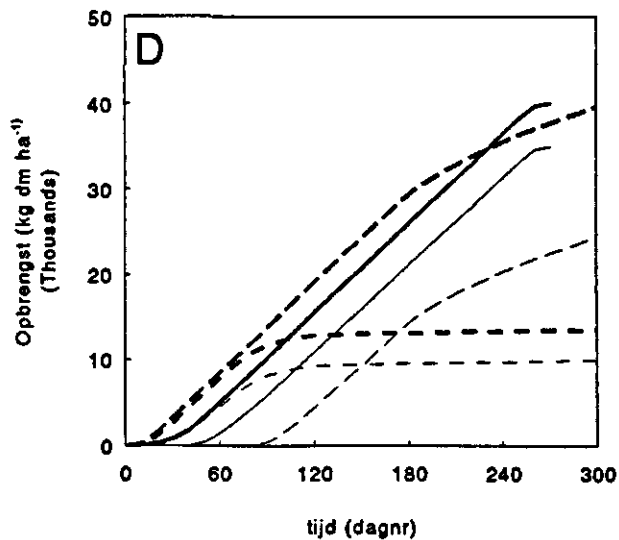
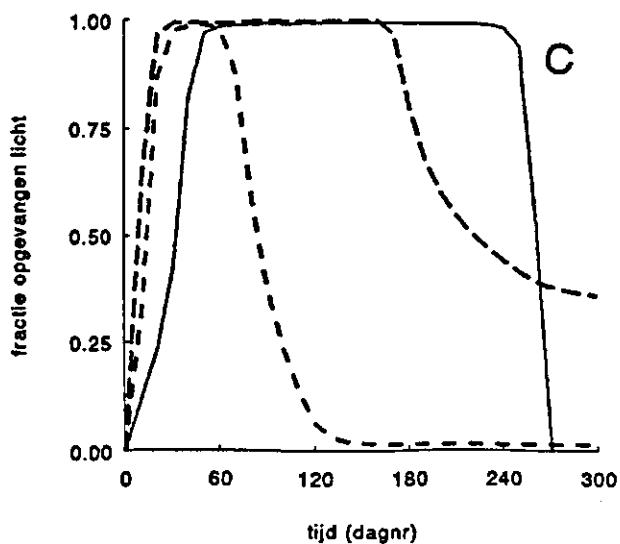
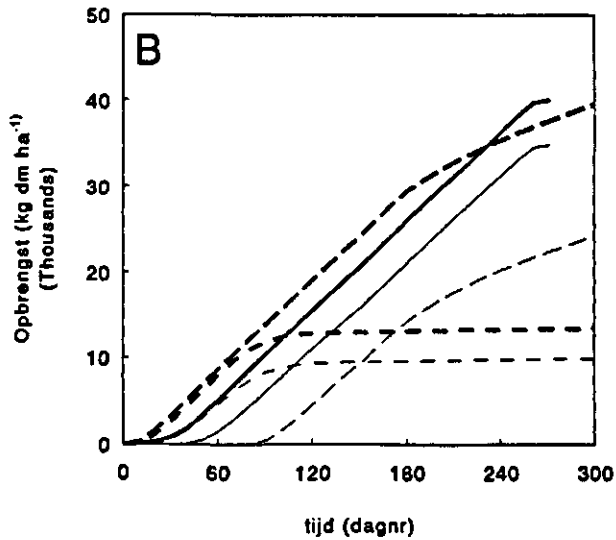
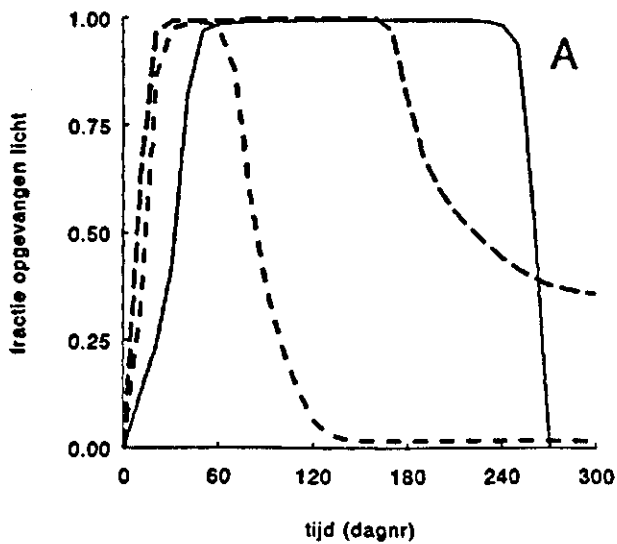
Negen combinaties Daglengte * Temperatuur:

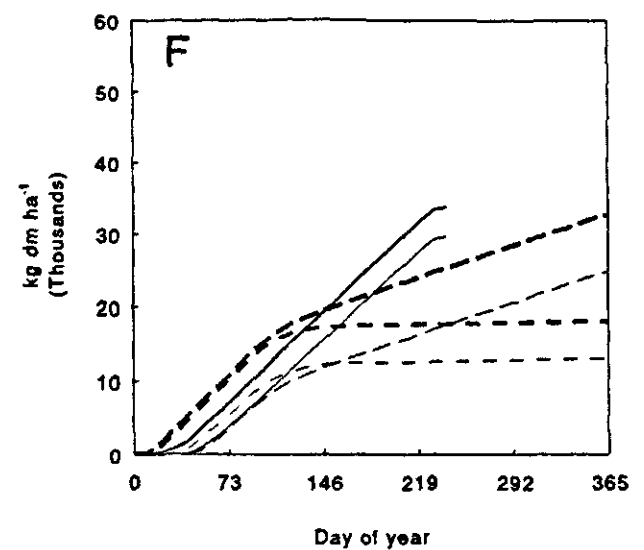
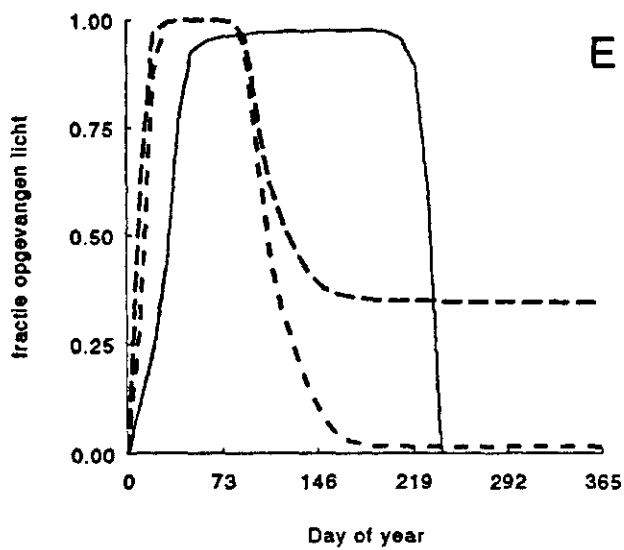
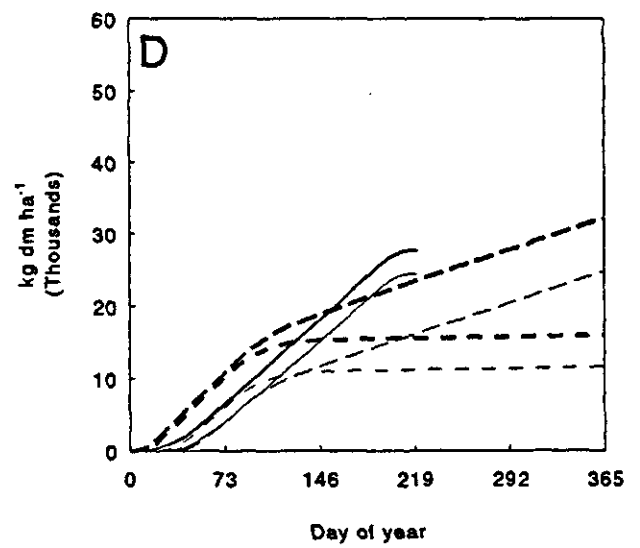
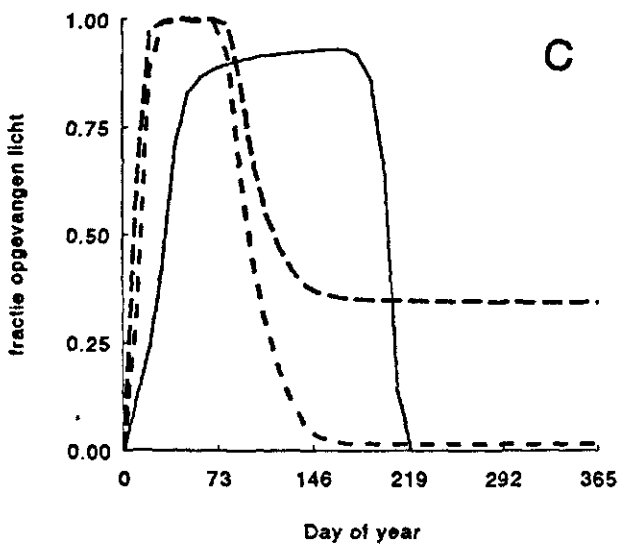
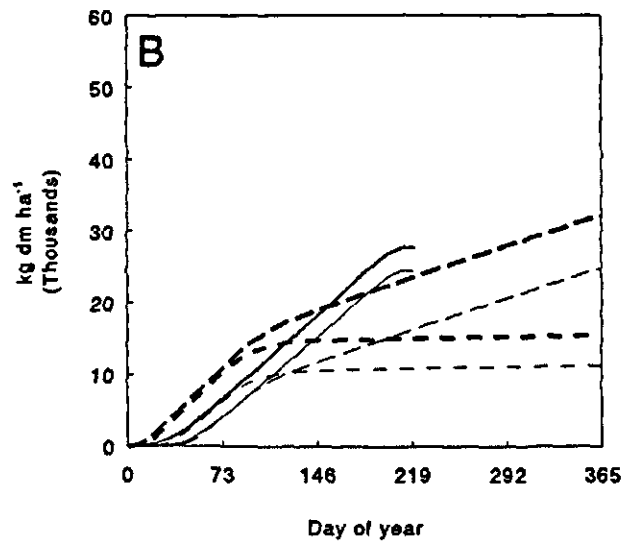
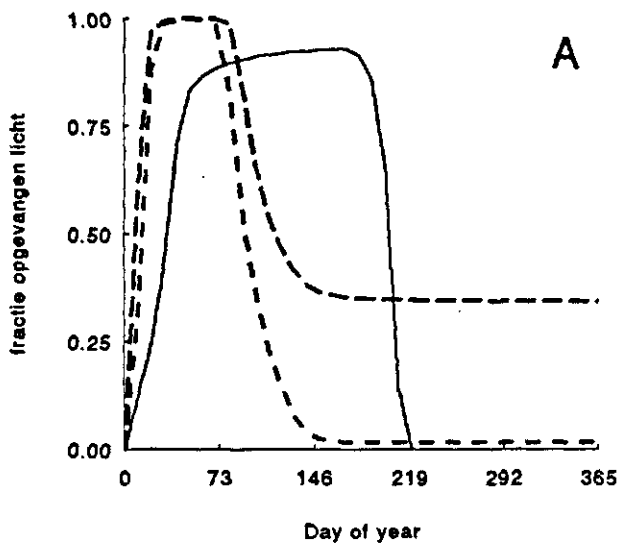
- Temperatuur: 8, 18 en 28°C
- Daglengtes: 11, 14 en 17 uur

Zoals verwacht zien we bij type 1 geen sterke reactie op daglengte. De reactie beperkt zich tot een verlenging van het groeiseizoen van ongeveer 20 dagen wanneer een daglengte van 11 uur vergeleken wordt met een daglengte van 17 uur. Deze verlenging resulteert in een geringe verhoging van totale- en knolopbrengst. De temperatuur daarentegen heeft een veel grotere invloed. Het kortste groeiseizoen wordt gevonden bij 18°C . Bij deze temperatuur wordt het groeiseizoen op twee manieren verkort. Ten eerste is de temperatuur voor knolgroei optimaal waardoor de bladgroei vroeg stopt. Daarnaast wordt de bladafsterving door de hogere temperatuur versneld ten opzichte van de 8°C behandeling. De snelle knolgroei zorgt wel dat vroeg in het groeiseizoen meer knollen gevormd worden dan bij de andere temperatuursbehandelingen, maar de uiteindelijke knolopbrengst is door het korte seizoen laag. De hoogste knolopbrengst wordt gevonden bij de 8°C behandeling. Deze temperatuur is nog redelijk gunstig voor knolgroei en de bladafsterving verloopt traag. Wel moet opgemerkt worden dat voor deze hoge opbrengsten bijna 300 dagen nodig zijn. De 28°C -behandeling bereikt ook een seizoenlengte van meer dan 200 dagen ondanks de hoge bladafstervingssnelheid. De langzame knolgroei bij deze temperatuur verlengt de periode waarover blad gevormd wordt ten koste van de knolgroei.

Bij het daglengtegevoelige type zien we twee belangrijke verschillen in vergelijking met het temperatuurgevoelige type. Het totale groeiseizoen is bij alle daglengtes korter en bij 28°C graden wordt het vertragende effect van hoge temperaturen bijna volledig door het daglengte effect gecompenseerd. Bij 18°C graden is er vrijwel geen verschil in seizoenlengte en opbrengst tussen de beide aardappeltypen. Dit komt waarschijnlijk doordat de gegevens afgeleid zijn van in Nederland veredelde rassen. Uiteindelijk bereikt het daglengtegevoelige type een lagere opbrengst maar de eerste honderd dagen ligt de knolopbrengst in alle situaties boven die van het tweede type.

Figuur 3.6 Reactie van een temperatuursgevoelig ras (type 1) op verandering in temperatuur en daglengte. Figuren A, C en E geven het verloop van de lichtinterceptie bij een daglengte van 11, 14 en 17 uur. De figuren B, D en F de totale opbrengst (dikke lijnen) en de knolopbrengst (dunne lijnen) bij 11, 14 en 17 uur. Per figuur geven de verschillende lijntypes de verschillende temperatuursbehandelingen aan: (—) 8°C , (---) 18°C en (- - -) 28°C .





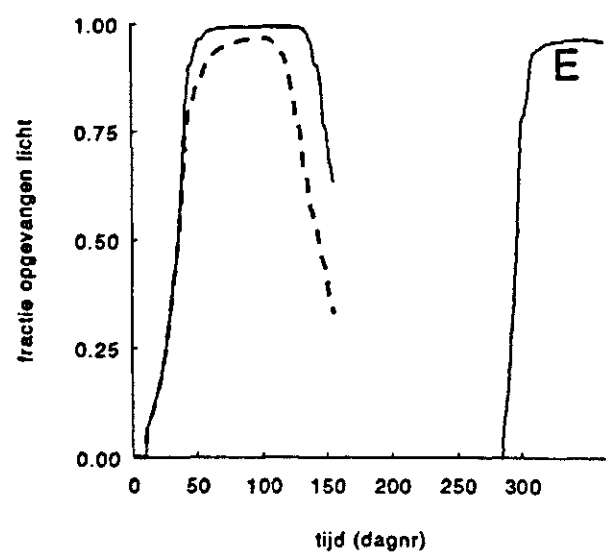
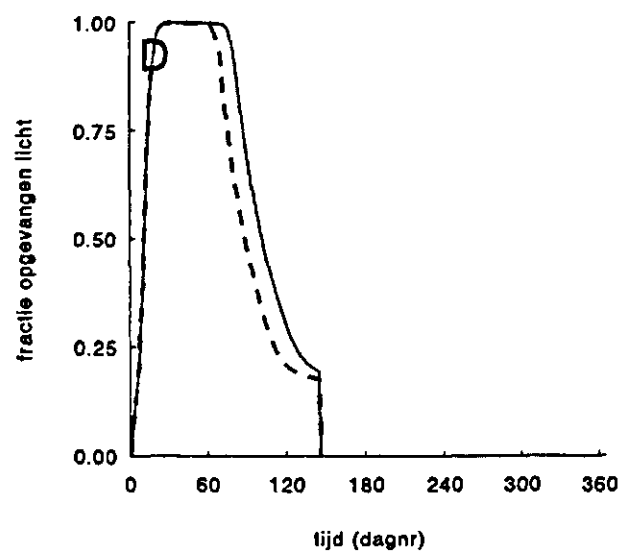
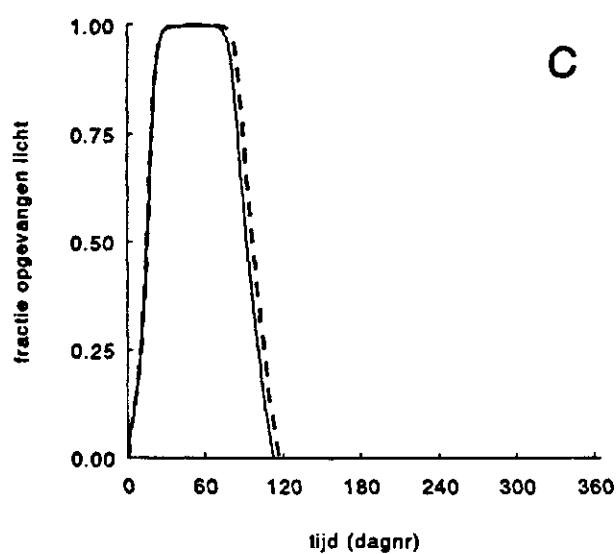
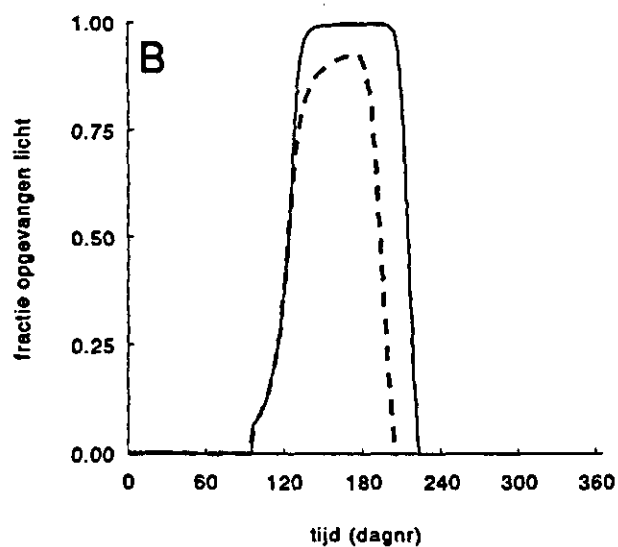
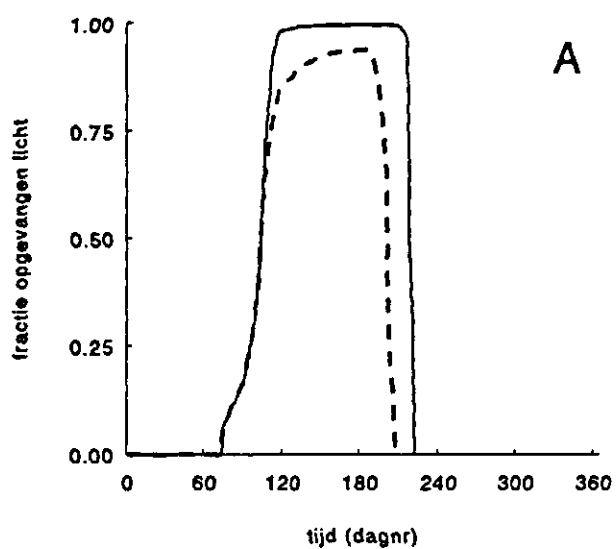
Figuur 3.7 Reactie van een daglengtegevoelig ras (type 2) op verandering in temperatuur en daglengte. Figuren A, C en E geven het verloop van de lichtinterceptie bij een daglengte van 11, 14 en 17 uur. De figuren B, D en F de totale opbrengst (dikke lijnen) en de knolopbrengst (dunne lijnen) bij 11, 14 en 17 uur. Per figuur geven de verschillende lijntypes de verschillende temperatuursbehandelingen aa (—) 8°C, (- - -) 18°C en (- - -) 28°C.

3.4 Evaluatie van rassen op de verschillende lokaties

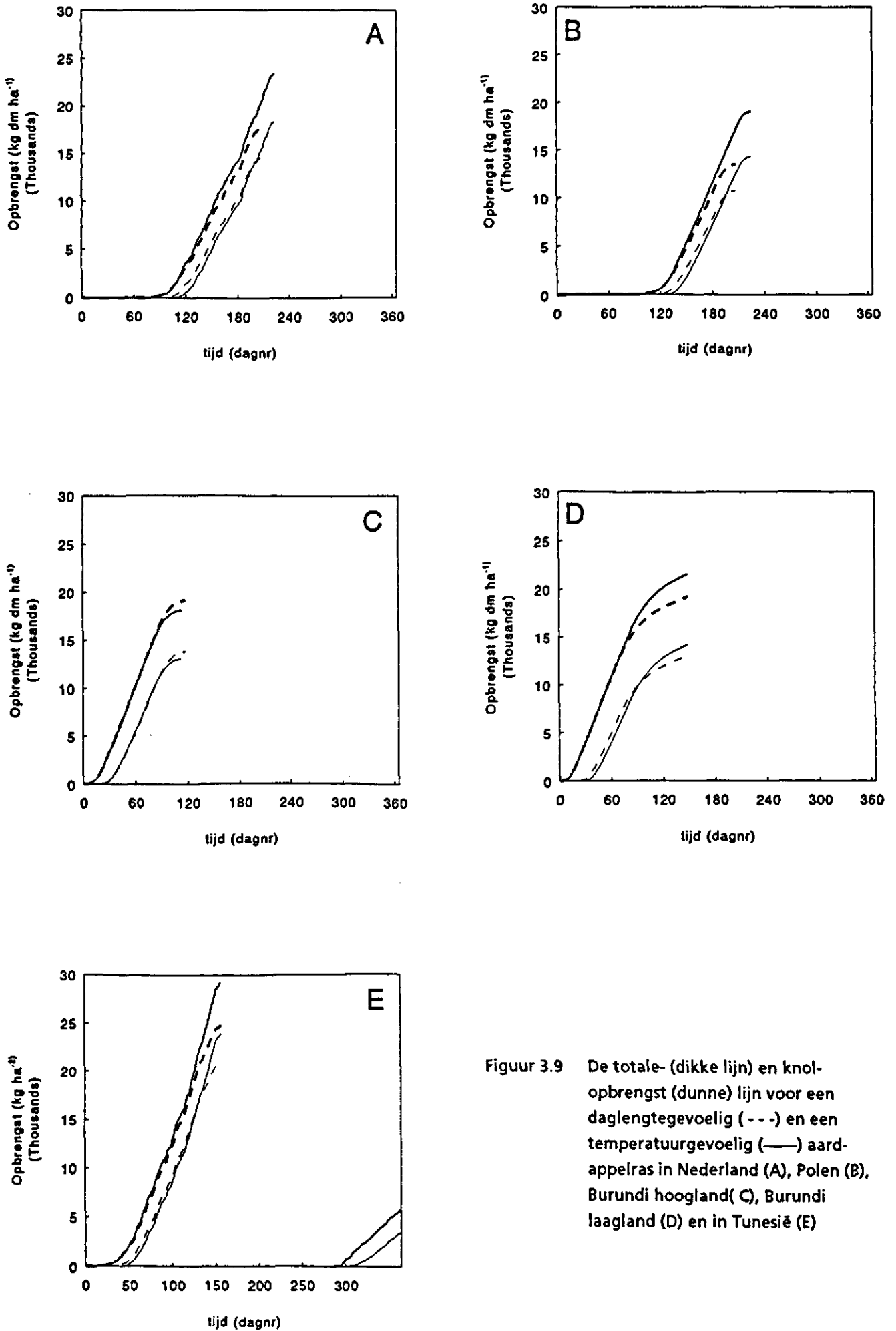
- Model
- 5 lokaties
 - Tunesië 2 seizoenen dus 6 situaties.
 - Opkomst op eerste dag boven de temperatuurgrens.
- 2 typen rassen

Tot nu toe zijn de mogelijkheden van de lokaties en de mogelijkheden van twee type rassen onder uiteenlopende omstandigheden vergeleken. Om nu na te gaan hoe de rassen op de gegeven lokaties zouden presteren gaat men met het model voor de twee gegeven aardappelrassen en de weersgegevens het groeiseizoen doorberekend. De resultaten voor lichtinterceptie en productie worden in de Figuren 3.8 en 3.9 gegeven.

De combinaties van rassen en lokaties geven andere verhoudingen dan verwacht mocht worden wanneer de potentiële opbrengsten van rassen en lokaties gescheiden bekeken worden. Eerst worden Nederland en Polen met elkaar vergeleken. Potentieel was in Polen een hogere opbrengst mogelijk. Door de gemiddeld hogere temperaturen wordt vooral de bladafsterving hier versneld resulterend in achterblijvende opbrengsten. Beide rassen vertonen dezelfde versnelling van bladafsterving waarbij type 2 iets vroeger is. In Tunesië zijn twee groeiseizoenen. Voor beide seizoenen geldt dat de levenscyclus niet volledig afgemaakt wordt. Dit geldt sterker voor het najaar dan voor het voorjaar. Doordat het daglengtegevoelige ras in het voorjaar niet genoeg blad aanmaakt om de bodem volledig te bedekken heeft het een iets lagere opbrengst dan het temperatuurgevoelige ras. In het najaar wordt slechts een heel klein deel van de groeicyclus doorlopen wat tot lage opbrengsten voor beide rassen leidt. In Burundi zijn de groeiseizoenen ongeveer even lang voor hoogland en laagland gewassen. De versnelling van de bladsterfte bij hogere temperaturen in het laagland wordt teniet gedaan door een langere periode van bladgroei op deze lokatie. Hoewel de totale opbrengst in het laagland wat hoger is, is de knolopbrengst lager door de warmere condities. Het temperatuurgevoelige ras doet het in het laagland iets beter door een lagere knolinitiatie onder de hogere temperaturen.



Figuur 3.8 De lichtinterceptie voor een dag-
lengtegevoelig (---) en een
temperatuurgevoelig (—) aard-
appelras in Nederland (A), Polen (B),
Burundi hoogland (C), Burundi
laagland (D) en in Tunesië (E)

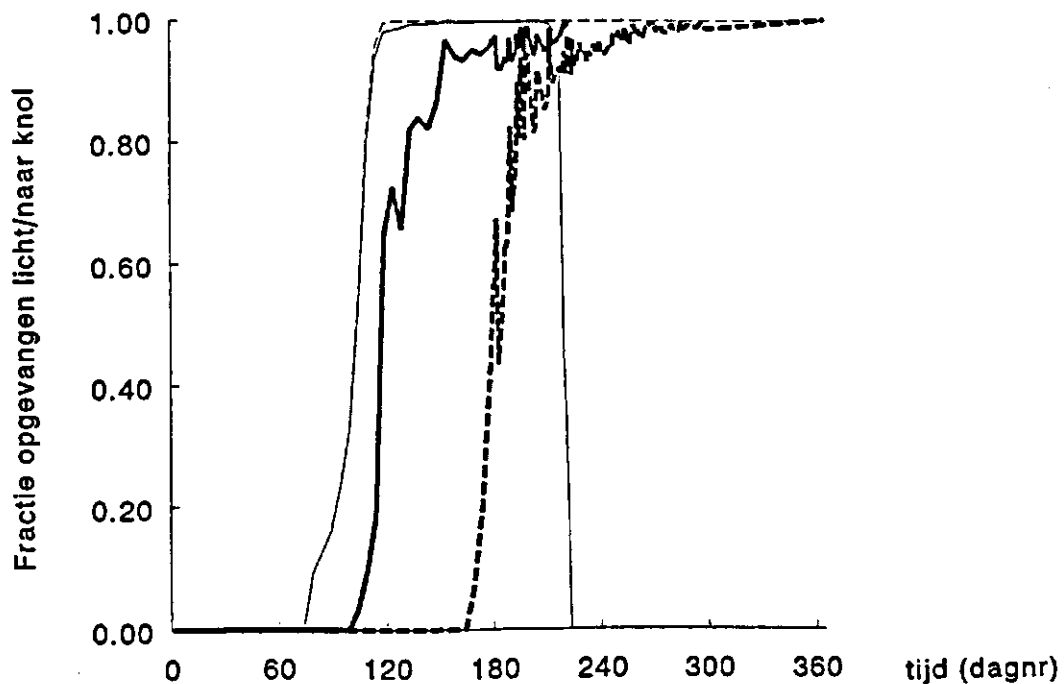


Figuur 3.9 De totale- (dikke lijn) en knol-opbrengst (dunne) lijn voor een daglengtegevoelig (- - -) en een temperatuurgevoelig (—) aardappelras in Nederland (A), Polen (B), Burundi hoogland (C), Burundi laagland (D) en in Tunesië (E)

3.5 Het gebruik van een model als hulpmiddel bij selectie en veredeling

- 1 Ideotypebepaling
- 2 Als standaard-variëteit

Wanneer de actuele opbrengsten met de potentiëlen van de lokaties vergeleken worden dan blijkt dat beide rassen in het Tunesisch voorjaar het dichtst bij de potentiële opbrengst van deze lokatie komen, gevolgd door de Nederland en Polen. In de tropen blijven de opbrengsten onder de Nederlandse opbrengsten en omdat de potentiële opbrengsten op deze lokaties erg hoog liggen, ver onder de potentiële opbrengsten. De aangepastheid van de gebruikte rassen is gering en er is ruimte om in deze situaties de opbrengst te verhogen. Om nu zo dicht mogelijk bij de potentiële opbrengst te komen is het mogelijk om voor iedere lokatie een ideotype te specificeren. In rassenproeven kan dan een ras geselecteerd worden dat dit ideotype het meest benadert. Bovendien kan dit ras met teeltmaatregelen beïnvloed worden om het ideotype dichter te benaderen. Met behulp van Fig. 3.10 zal ik nu pogen om uit te leggen hoe een ideotype er uit zou moeten zien.

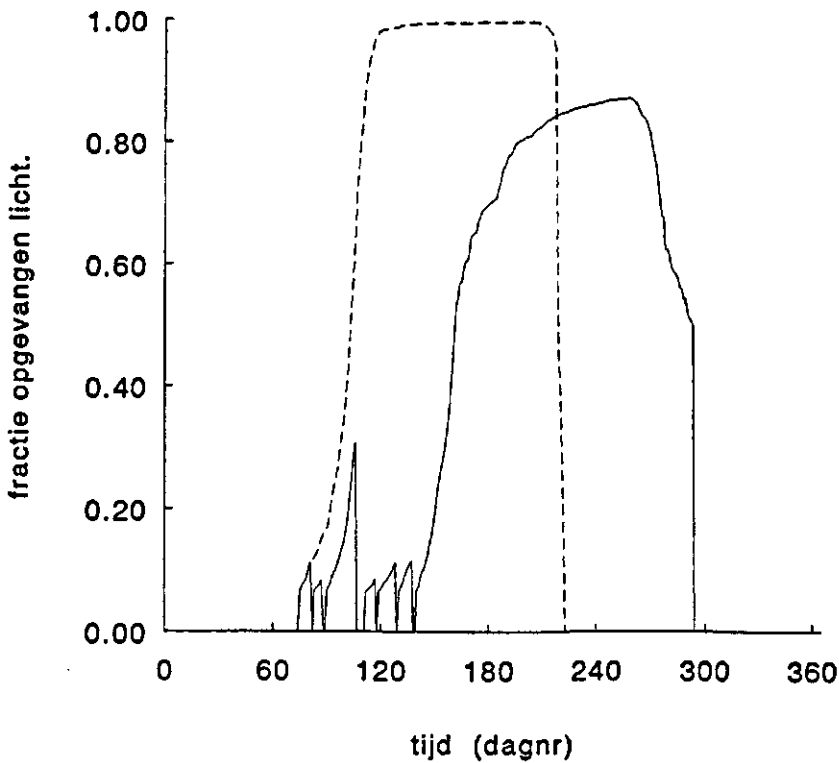


Figuur 3.10 Lichtinterceptie (dunne lijn) en verdeling van drogestof naar de knol (dunne lijn) in een vroeg (—) en een laat (- - -) ras

In Fig. 3.10 staat een schematische weergave van een vroeg en een laat ras. Het eerste ras zet vrij snel na opkomst knollen en het tweede ras zet pas 60 dagen na opkomst knollen. Wanneer het seizoen nu tot dag 250 zou duren verliest het vroege ras doordat het niet het gehele groeiseizoen benut. Het late ras haalt ook niet de maximale knolopbrengst doordat het teveel drogestof in het loof investeert ten koste van de knolgroei. Voor iedere lokatie is nu te berekenen hoe dit schema er uit moet zien. Wanneer in deze situatie het seizoen op

dag 220 geëindigd was dan was het vroege ras in dit schema het ideotype voor de betreffende situatie geweest.

In het volgende voorbeeld wordt het model gebruikt als standaard-variëteit. In Fig. 3.11 is de lichtinterceptie over het groeiseizoen gegeven voor twee aardappelrassen die slechts in één eigenschap verschillen. Het 1e ras is ongevoelig voor nachtvorst en het tweede ras verliest al zijn blad bij nachtvorst. De beoordeling van het tweede ras is volledig afhankelijk van het wel of niet voorkomen van nachtvorst. Zonder nachtvorst zou bij waarneming op dag 220 het ras beoordeeld worden als een vroeg goedopbrengend ras, is er wel nachtvorst dan zou hetzelfde ras beoordeeld kunnen worden als een laat matig opbrengend ras. Met behulp van wat rasspecifieke relaties en goede meteorologische data is het mogelijk om meer inzicht te krijgen in de aard van de verschillen die in rassenproeven gevonden worden.



Figuur 3.11 Lichtinterceptie van een vorstbestendige (- - -) en een vorstgevoelige (—) variant van hetzelfde ras

Appendix:

Listing van het computerprogramma voor de simulatie van gewasgroei bij droogte

TITLE LIPOWA (LINTUL_POTATO_WATER)

* LIPOWA is a simulation model for potato crop growth,
* with a simple water balance for studying effects of drought.
* Author: C.J.T. Spitters (CPRO-DLO), with simplifications by
* M. Van Oijen (AB-DLO).
* Model version: march 8, 1994.
* Reference: Spitters, C.J.T. & A.H.C.M. Schapendonk, 1990.
* Evaluation of breeding strategies for drought tolerance in potato
* by means of crop growth simulation. Plant and Soil 123: 193-203.
* Note: this simplified version reproduces the simulated data in
* the reference article with less than 1% difference.

* CROP GROWTH PARAMETERS

* Crop factor (CRPF) to compute crop transpiration from open water
* evaporation.

PARAM MATR=7., LUEMAX=2.7, LA0=0.0155, TBASE=2.

PARAM NPL=3.8, DOYEM=135., DOYPL=115., RGRPL=0.012

PARAM SLAP=0.003, KDF=1.0, LAICR=4., CRPF=0.9

* CONSTANTS OF TRANSPIRATION PHYSICS

PARAM LABDA=2.454, GAMMA=0.658

* SOIL PARAMETERS

* Volumetric soil moisture contents (kgH₂O/m³; 10 kgH₂O/m³ = 1 vol%)
* at field capacity (VSMFC) and air dryness (VSMAD); maximum rooting
* depth (RTD: m). Soil moisture suction in relation to volumetric
* soil moisture content (table SMST), for topsoil B2 (Staringreeks:
* zwak lemig, zeer tot matig fijn zand).

PARAM VSMFC=234., VSMAD=18., RTD=0.40

PARAM SMSCRH=400., SMSCLR=600., SMSWP=8000.

FUNCTION SMST = 0.,20000., 53.,16000., 60.,10000., 75.,5000., ...
95.,2500., 127.,1000., 166.,500., 216.,250., 286.,100., ...
354.,50., 382.,31., 403.,10.

* PARAMETERS FOR MIMICKING WATER AVAILABILITY DYNAMICS
 * Transient drought: AA=0.2, IF(DOY.GE.DOYB).AND.(DOY.LT.DOYB+14)
 PARAM AA=0.2, DOYB=135., POT=0., TMPDRO=0.

* WEATHER DATA WAGENINGEN 1951-1980
 * Daily global radiation (DTRT: MJ/m²/d), daily maximum and minimum
 * temperature (TMAXT, TMINT: 'C).
 FUNCTION DTRT = 15,2.1, 46,4.4, 74,7.8, 105,13.0, 135,16.3, ...
 166,17.5, 196,15.6, 227,13.8, 258,10.0, 288,5.8, 319,2.7, 349,1.7
 FUNCTION TMAXT = 15,4.3, 46,5.4, 74,8.9, 105,12.4, 135,17.3, ...
 166,20.5, 196,21.4, 227,21.5, 258,18.9, 288,14.3, 319,8.6, 349,5.5
 FUNCTION TMINT = 15,-0.7, 46,-0.6, 74,1.2, 105,3.3, 135,7.3, ...
 166,10.3, 196,12.2, 227,12.0, 258,9.7, 288,6.5, 319,2.9, 349,0.6

INITIAL

* RUN CONTROL
 TIMER TIME=110., FINTIM=260., DELT=1., PRDEL=5.
 METHOD RECT
 PRINT GTW,RAIN,EVAP,TRAN,WSO,VSM
 PREPARE GTW,RAIN,EVAP,TRAN,WSO,VSM
 * INITIALIZATION
 * Leaf area index at emergence (LAI: m²/m²), temperature sum for start
 * of tuber growth (TSUMTI: d*degree), initial soil moisture (SMRTZI:
 * kg H₂O/m²).
 LAI = NPL*LAO
 TSUMTI = 1. / (0.0015 + 0.00079 * MATR)
 INCON SMRTZI = 50.

DYNAMIC

* WEATHER VARIABLES
 * Global radiation (DTR: MJ/m²/d), daily average temperature (DAVTMP:
 * 'C), temperature sums for development of leaves and tubers (TSUML,
 * TSUMT: d*degree).
 DOY = AMOD(TIME,365.)
 DTR = AFGEN(DTRT,DOY)
 DAVTMP = 0.5 * (AFGEN(TMINT,DOY) + AFGEN(TMAXT,DOY))
 DTEFFL = AMAX1(0.,DAVTMP-2.)
 DTEFFT = LIMIT(0., 11., AMIN1(DAVTMP-2., 29.-DAVTMP))
 EMERG = INSW(DOY-DOYEM, 0., 1.)
 TSUML = INTGRL(0., DTEFFL*EMERG)
 TSUMT = INTGRL(0., DTEFFT*EMERG)

* LEAF GROWTH AND SENESCENCE

* Minimum value of SLA=0.6* potential value (Ng&Loomis,1984,Fig.11)
 * Relative death rate of green leaf area (RDR: 1/d), as caused by
 * developmental ageing (RDRDV: 1/d), stress conditions (RDRS: 1/d),
 * self-shading at high LAI (RDRSH: 1/d), water stress (RDRSM: 1/d).
 * Leaf senescence starts at 725 'Cd (Tbase=2'C) after emergence and
 * is affected by temperature and maturity class (MATR) of the cultivar.

SLA = SLAP * (1. - 0.4 * (1.-TRANRF))

RGRL = RGRLP * SLA/SLAP * TRANRF

GLAI = ...

GLA(DOY,DOYEM,DTEFFL,TSUML,LAI, RGRL, DELT, SLA, LAI, FLV*GTW)

RDR = RDRDV + RDRS

RDRDV = INSW(TSSNC, 0., AMAX1(8., DAVTMP - 2.) ...

* EXP(-11.7+0.68*MATR) * EXP(TSSNC * (0.0068 - 0.00060*MATR)))

RDRS = AMAX1(RDRSH, RDRSM)

RDRSH = LIMIT(0., 0.03, 0.03 * (LAI-LAICR) / LAICR)

RDRSM = INSW(TSSNC, 0., 0.03) * (1. - TRANRF)

TSSNC = TSUML - 725.

DLAI = LAI * (1. - EXP(-RDR * DELT))

DLV = WLVG * DLAI/(LAI+NOT(LAI))

LAI = INTGRL(0.,GLAI-DLAI)

* LIGHT INTERCEPTION AND CROP GROWTH

* Total intercepted photosynthetically active radiation (PARINT: MJ/m2
 * ground/d), light use efficiency (LUE: g/MJ), total growth rate (GTW:
 * kg DM/ha/d).

PARINT = 0.5 * DTR * (1. - EXP(-KDF*LAI))

LUE = LUEMAX * (FSO + (1.-FSO) * (0.68/0.78))

GTW = LUE * PARINT * 10. * TRANRF

* DRY MATTER PARTITIONING, WITH EFFECT OF DROUGHT

FAMST = AFGEN (FAMSTT, TRANRF)

FUNCTION FAMSTT = 0.,0.50, 0.25,0.60, 0.60,1.00, 1.00,1.00

FSOWET = LIMIT (0.,1., (TSUMT-TSUMTI)/430.)

FRTWET = 0.2 - 0.2 * FSOWET

FLV = AMAX1(0. , 0.6-0.8*FSOWET) * FAMST

FST = AMIN1(0.2, 0.8-0.8*FSOWET) * FAMST

FSO = (1.-FLV-FST) * FSOWET/(FSOWET+FRTWET)

FRT = (1.-FLV-FST) * FRTWET/(FSOWET+FRTWET)

* DRY WEIGHTS of leaves (green and dead), stems (incl. stolons),
 * storage organs (tubers) and roots (kgDM/ha).

WLVG = INTGRL(0.,GTW*FLV-DLV)

WLVD = INTGRL(0.,DLV)

WLV = WLVG + WLVD

WST = INTGRL(0.,GTW*FST)

WSO = INTGRL(0.,GTW*FSO)

WRT = INTGRL(0.,GTW*FRT)


```

* SOIL MOISTURE BALANCE
* Soil moisture in the root zone (SMRTZ: kg H2O/m2 = mm), Soil moisture
* suction (SMS), volumetric soil moisture content of root zone (VSM),
* rainfall, soil evaporation and percolation (RAIN, EVAP, PERC:
* kgH2O/m2/d).
SMRTZ = INTGRL(SMRTZI, RAIN - EVAP - TRAN - PERC)
SMS    = AFGEN(SMST, VSMR)
VSMR   = AMAX1( 0., VSM)
VSM    = SMRTZ / RTD
RAIN   = 0.7 * EREF
EVAP   = 0.75 * EPENM * EXP(-0.7 * KDF * LAI) * ...
        LIMIT(0.,1., (VSM-VSMAD)/(VSMFC-VSMAD))
PERC   = AMAX1(0., SMRTZ + RAIN - EVAP - TRAN - RTD*VSMFC)

* POTENTIAL AND ACTUAL TRANSPIRATION (PTRAN, TRAN: mm/d).
PTRAN  = EPENM * CRPF * (1. - EXP(-0.7 * KDF * LAI))
TRAN   = PTRAN * TRANRF
SMSRED = LIMIT(0.,1., (SMSWP-SMS)/(SMSWP-SMSCR))
TRANRF = INSW (POT-0.5, ...
              INSW(TMPDRO-0.5, SMSRED, TMPRED), ...
              1.)
SMSCR  = SMSCRH + (SMSCRL-SMSCRH) * LIMIT(0.,1.,1.25-0.25*CRPF*EPENM)

* Reference Makkink EVAPOTRANSPIRATION (mm/d) for short grass in the
* Netherlands (EREF) and estimated Penman EVAPORATION for open water
* (EPENM). (The ratio EPENM/EREF is based on a regression for data of
* the Netherlands; on average EPENM/EREF = 1./0.8)
EREF   = 0.65 * (SLOPE/(SLOPE+GAMMA)) * DTR / LABDA
SLOPE  = 4158.6 * SVP / (DAVTMP+239.)**2
SVP    = 6.11 * EXP(17.4*DAVTMP/(DAVTMP+239.))
EPENM  = EREF * AFGEN(EPERT, DOY)
FUNCTION EPERT = 74,1.35, 105,1.30, 135,1.30, 166,1.31, ...
              196,1.27, 227,1.19, 258,1.17, 288,1.00

PROCEDURE TMPRED = P1(DOY,DOYB,AA)
IF((DOY.GE.DOYB) .AND. (DOY.LT.DOYB+14)) THEN
  TMPRED = 1. - AA * SQRT(DOY-DOYB)
ELSE
  TMPRED = 1.
ENDIF
ENDPRO

*****
* ADDITIONAL OUTPUT VARIABLES
CINT   = INTGRL(0., PARINT)
LUECUM = (WLW+WST+WSO+WRT) / (CINT +NOT(CINT ))

END
STOP
*****

```

```
*      Function GLA computes daily increase of leaf area index (m2/m2/d)
FUNCTION GLA(DOY,DOYEM,DTEFFL,TSUML,LAI, RGRL, DELT, SLA,
$           LAI, GLV)
IMPLICIT REAL (A-Z)
*      during mature plant growth:
GLA = SLA * GLV
*      during juvenile growth:
IF ((TSUML.LT.450.).AND.(LAI.LT.0.75)) THEN
    GLA = LAI * (EXP(RGRL * DTEFFL * DELT) - 1.) / DELT
ENDIF
*      at day of seedling emergence:
IF ((DOY.GE.DOYEM).AND.(LAI.EQ.0.)) GLA = LAI / DELT
*      before seedling emergence:
IF (DOY.LT.DOYEM) GLA = 0.
RETURN
END

ENDJOB
```