



Ideotypering voor zetmeelaardappels

Deel I: methodiek ontwikkeling - toepassing voor productie onder niet-limiterende condities (potentiële productie)

Vertrouwelijk

Klaas Metselaar & Rob van Haren



Nota 6



Ideotypering voor zetmeelaardappels

Deel I: methodiek ontwikkeling - toepassing voor productie onder niet-limiterende condities (potentiële productie)

Vertrouwelijk

Klaas Metselaar & Rob van Haren

Plant Research International

Adres : Droevendaalsesteeg 1, Wageningen
: Postbus 16, 6700 AA Wageningen
Tel. : 0317-477700
Fax : 0317-418094
E-mail : post@plant.wag-ur.nl
Internet : <http://www.plant.wageningen-ur.nl>

Samenvatting

In dit rapport worden drie methodieken gepresenteerd, die toegepast worden voor ideotypering van aardappelproductie in de Veenkoloniën. Twee van de drie methodieken worden voor het eerst voor dit doel toegepast. Ideotypering is het zoeken naar belangrijke factoren, die selectie op de doelvariabele zelf kunnen vervangen, en die tijdsinstaat voor de veredelaars opleveren. In dit rapport wordt de ideotypering uitgevoerd met een simulatiemodel. De factoren die naar voren komen zijn 1) fotosynthese, en de temperatuurgevoeligheid van de fotosynthese; 2) de toestand van het loof, in termen van een efficiënte bodembedekking. Mogelijkheden voor tijdsinstaat in de veredeling is met name de temperatuurgevoeligheid in het begin van het seizoen, en een snelle, maar efficiënte loofontwikkeling.

Abstract

In this report three methods are presented which are applied in ideotyping of potato production in the dutch region 'de Veenkoloniën' Two of these three methods are applied here for the first time. Ideotyping is regarded as searching for important factors, which can replace breeding for the target variable itself, and which allow breeders to gain time. In this report ideotyping is executed with a simulation model. The factors identified are 1) photosynthesis, and its temperature sensitivity, 2) de state of the aboveground matter, in terms of soil cover and its dry matter weight. Possibilities for time gains in breeding are temperature sensitivity in the early growing season, and fast, but efficient aboveground development.

Inhoudsopgave

	pagina
1. Inleiding	1
2. Ideotypering	3
2.1 Ideotypering in veldproeven	3
2.2 Ideotypering met een gewasgroeimodel	3
3. Ontwikkeling methodieken	5
3.1 Individuele gevoeligheidsanalyse	5
3.2 Globale gevoeligheidsanalyse	5
3.3 Optimalisatie	6
3.4 Uitgangspunten	7
4. Resultaten	9
4.1 Ideotypering door individuele gevoeligheidsanalyse	9
4.2 Ideotypering door globale gevoeligheidsanalyse	9
4.3 Ideotypering door optimalisatie	11
4.4 Vergelijking met bestaande cultivars	13
5. Discussie	17
5.1 Individuele gevoeligheidsanalyse	17
5.2 Globale gevoeligheidsanalyse	18
5.3 Optimalisatie	18
5.4 Synthese	19
5.5 Toepassing van inzichten.	20
5.6 Uitbreidingen van de hier gepresenteerde methodieken	20
5.7 Perspectieven voor de hier gepresenteerde procedures	21
5.8 Verdere toepassingsmogelijkheden van gewasgroeimodellen in de veredeling	21
Literatuur	23
Appendix I Potential potato development and tuber production	9 pp

1. Inleiding

Dit rapport beschrijft een studie naar een ecofysiologische ideotypering van de zetmeelaardappel voor het noordoostelijk zand- en veengebied. Een ideotype is een (nog)-niet bestaande aardappelvariëteit, die gegeven de groeibepalende en groeikortende factoren bepaalde opgelegde idealen vervult.

Door het voormalig AB, nu Plant Research International, zijn reeds een aantal ideotypings-studies voor de zetmeelaardappel uitgevoerd (Haverkort en Grashoff, 1996 en Grashoff en Haverkort, 1996). De nadruk van deze studie ligt op ontwikkeling van methodieken waarmee ideotypen bij meerdere simultaan opererende 'beperkende factoren' gevonden kunnen worden. Deze technieken worden getest en toegepast op situaties rond potentiële productie. Deze eerste studie richt zich op een ideotype in een situatie waarbij alleen temperatuur en straling beperkend zijn (potentiële productie) en is bedoeld om:

1. methodieken te ontwikkelen,
2. de ontwikkelde methodieken te verduidelijken en
3. ideotypes voor potentiële productie te onderzoeken.

Vervolgstudies waarbij water en stikstof als verdere beperkende factoren geïntroduceerd worden, zijn gepland.

Dit onderzoek wordt uitgevoerd in kader van het AGROBIOKON deelproject 'Innovatie zetmeelaardappelteelt: Ontwikkeling en gebruik van gewasgroeimodellen in de aardappelteelt'.

Dit rapport bevat de volgende onderdelen:

1. Ideotypering, hierin wordt kort de verschillende wijzen van ideotypering aangeduid zoals deze in de literatuur te vinden zijn.
2. Ontwikkeling van methodieken en hun toepassing, hierin worden de procedures beschreven waarmee de ideotypering met behulp van gewasgroeimodellen uitgevoerd kunnen worden
3. Beschrijving model en invoer gegevens
4. Resultaten, hier worden de resultaten van de verschillende procedures besproken.
5. Aanbevelingen en conclusies

2. Ideotypering

2.1 Ideotypering in veldproeven

In veldproeven wordt de basiskennis voor ideotypering verzameld door zoveel mogelijk aan het gewas te meten en te proberen verbanden aan te tonen tussen de metingen aan en in het gewas en een gewenste eigenschap, een doelvariabele. Voorbeelden van doelvariabelen zijn opbrengst of uitbetalingsgewicht, maar ook benuttingsefficiëntie van water of stikstof. Bij metingen kan worden gedacht aan standaard agronomische bepalingen, observaties en tellingen.

Vervolgens wordt het gewas geselecteerd, niet op de gewenste eigenschap, maar op de aan de gewenste eigenschap gerelateerde bepaling, die dan ideaal gezien vroeg in het seizoen bepaald kunnen worden. Een voordeel ligt dus in tijdswinst: in plaats van het selecteren op opbrengst, wordt geselecteerd op een eigenschap die bijvoorbeeld vlak na de opkomst relatief eenvoudig bepaald kan worden.

In een volgende stap kan deze bepaling weer aan genetische markers worden gekoppeld (zie bijvoorbeeld Vos, 1997). Deze stap levert ook tijdswinst op. Ideotypering kan dus gezien worden als het zoeken naar belangrijke factoren, die selectie op de doelvariabele zelf kunnen vervangen, en die tijdswinst opleveren.

2.2 Ideotypering met een gewasgroeimodel

Wanneer we uitgaan van een gewasgroeimodel, dat zo goed mogelijk de stand van onze kennis van de aardappelgroei weergeeft en de groei voldoende realistisch beschrijft, kunnen we zeggen dat we het gewas 'in de computer' kunnen telen.

Getallen in het model (modelparameters) bepalen dan het gedrag van het gewas, en veranderingen in (combinaties van) modelparameters resulteren in veranderingen in doelvariabelen, b.v. opbrengst of uitbetalingsgewicht. Wanneer we zien dat een bepaalde verandering in waarden van modelparameters het mogelijk maakt een gesteld doel dichter te benaderen, kunnen veredelaars proberen deze eigenschap gericht te verwezenlijken.

Ideotypering met een gewasgroeimodel moet op dezelfde manier gezien worden als ideotypering in veldexperimenten. Ook hier is een belangrijk voordeel tijdswinst: een model maakt het mogelijk verschillende criteria voor ideotypes af te leiden.

3. Ontwikkeling methodieken

De meest gehanteerde procedure voor ideotypering van een gewas met behulp van een simulatiemodel is die van een individuele gevoeligheidsanalyse: door experts geselecteerde parameters worden één voor één gevarieerd rond de waarde voor een bestaande variëteit / cultivar en hun effect op de doelvariabele geanalyseerd (zie bijvoorbeeld Haverkort en Grashoff (1996) Grashoff en Haverkort (1996) voor zetmeelaardappels, Habekotté (1996) voor winterkoolzaad). Andere voorbeelden voor ideotypering zijn Bindraban (1997) voor tarwe en Dingkuhn *et al.* (1993) voor rijst.

Een uitbreiding van een dergelijke procedure is dat *alle* parameters in het model *tegelijk* gevarieerd worden, het liefst binnen de grenzen van hun natuurlijke variabiliteit. Voor een voorbeeld (voor snijmaïs) van een analyse met bekende natuurlijke variabiliteit van de parameters, zie Metselaar (1999). De parameters worden vervolgens gerangschikt op basis van de grootte van hun effect op de doelvariabele. Wanneer de natuurlijke variatie onbekend is, kan deze procedure een globale gevoeligheidsanalyse worden genoemd. Op het gebied van de ideotypering is deze insteek nieuw en wordt hier voor het eerst gepresenteerd.

Een derde benadering is de omgekeerde: je legt aan het model het gewenste doel op en zoekt binnen een bij voorkeur door de natuurlijke parametervariatie gedefinieerd gebied bij welke parameterwaarden of combinaties van parameterwaarden dit doel gehaald, of het best benaderd wordt. Wiskundig gezien is dit een optimalisatieprobleem. Ook deze insteek is nieuw.

3.1 Individuele gevoeligheidsanalyse

Voor de individuele gevoeligheidsanalyse werden de parameters in het model één voor één gevarieerd tussen 0.5x de nominale waarde en 1.5x de nominale waarde. De parameterwaarde loopt hierbij op in een groot aantal discrete stappen. Meestal is hierbij een aantal van 500 of 1000 stappen per parameterwaarde aangehouden. Daarbij zijn de nominale waarden gedefinieerd als de gemiddelde waarde over de parameterwaarden voor een aantal variëteiten, die geschat waren door de modeluitkomsten met de hand aan metingen aan te passen. De opgelegde variatie (0.5x tot 1.5x de nominale waarde) hoeft niet overeen te komen met de natuurlijke variatie van parameterwaarden zoals deze bij bestaande cultivars voorkomen. De effecten op knolopbrengst (als droge stof) is voor een bepaald groeiseizoen (1974) op deze wijze geanalyseerd.

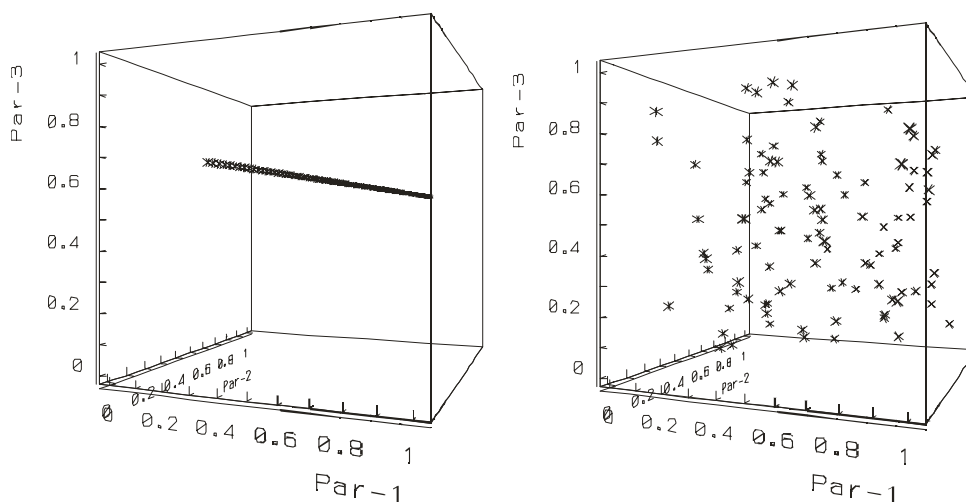
3.2 Globale gevoeligheidsanalyse

Terwijl de individuele gevoeligheidsanalyse duidelijke inzichten in de reacties van het gewas geeft, heeft ze als nadeel dat alle andere parameters een constante waarde hebben. Daarmee worden de uitspraken afhankelijk van het gekozen instelpunt, de nominale parameterwaarden. Dit kan worden ondervangen door alle parameters tegelijkertijd binnen (idealiter natuurlijke) grenzen te variëren, zodat het effect van een parameter als het ware over ‘meerdere instelpunten’ gemiddeld kan worden. Vanwege de vele combinaties die mogelijk zijn wordt bij de globale gevoeligheidsanalyse niet meer uitgegaan van een groot aantal discrete stappen per parameter maar worden nu ‘at random’ (volgens het toeval) trekkingen gedaan uit het bereik van alle parameterwaarden. Daarbij vertegenwoordigt één trekking één unieke combinatie van verschillende parameterwaarden. Een benadering over trekkingen is nodig omdat een systematische analyse al gauw een te groot aantal simulaties nodig zou maken. Immers, om systematisch alle combinaties van 10 waarden van 12 parameters door te rekenen zouden $12^{10} = 62$ miljard simulaties nodig zijn. Met een toenemend aantal trekkingen wordt met toenemende waarschijnlijkheid de complete parameter-ruimte bestreken. Het verschil tussen de individuele en de globale gevoeligheids-

analyse is dat de individuele gevoeligheidsanalyse gedetailleerd één dimensie uit de multi-dimensionele parameter ruimte bestrijkt terwijl de globale gevoeligheidsanalyse -met een grofheid die afhangt van het aantal trekkingen- alle dimensies van de parameter ruimte tegelijkertijd bestrijkt. Figuur 1 toont de verschillen tussen de twee benaderingen in een drie-dimensionele parameter ruimte.

Bij de globale gevoeligheidsanalyse zijn de uitspraken algemener geldig, maar de interpretatie wordt lastiger: het effect van een individuele parameter moet uit het totale effect geïsoleerd worden. Na isolatie van het individuele effect worden parameters gerangschikt op basis van hun bijdrage aan de variatie in de knolopbrengst. De gebruikte maat voor de rangschikking is de top marginal variance, de verwachte reductie in de variantie van de doelvariabele wanneer de parameter als eerste volledig vastgelegd zou worden (Jansen *et al.*, 1994). Grofweg komt de analyse er op neer dat parameters hoger scoren, naarmate hun effect op de eindopbrengst duidelijker uitkomt boven de effecten op de opbrengst die door de andere parameters veroorzaakt worden.

Voor een bepaald groeiseizoen (1974) werd het effect op de knolopbrengst (als droge stof) op deze wijze geanalyseerd. Er is gekozen voor een aantal van 1000 trekkingen per analyse.



Figuur 1. Individuele (links) en globale (rechts): gevoeligheidsanalyse in een drie-dimensionele parameter ruimte van parameters Par-1, Par-2 en Par-3. Iedere analyse bestaat uit 100 trekkingen. Bij de individuele gevoeligheidsanalyse van Par-2 in 100 discrete stappen van 0.04 olopend van 0.2 tot 0.6 terwijl Par-1 en Par-3 de nominale waarde hebben. Bij de globale gevoeligheidsanalyse zijn er 1000 random trekkingen gedaan uit de totale parameter-ruimte.

3.3 Optimalisatie

Naast ideotypering door een individuele en een globale gevoeligheidsanalyse werd ook een ideotypering via een optimalisatie-procedure uitgevoerd. Er werd voor een reeks van historische experimenten met een gegeven pootdatum, een gegeven eindogstdatum en het bijbehorende weer gedaan alsof die experimenten in elk jaar een onhaalbaar hoge knolopbrengst (100 ton droge stof) hadden opgeleverd. Deze opbrengst werd vervolgens als 'observatie' aan het model opgelegd. Via een optimalisatieroutine werd vervolgens gezocht naar parameterwaarden die zo goed mogelijk dit gestelde doel benaderen. Deze optimalisatie werd uitgevoerd voor dezelfde parameters als in de gevoeligheidsanalyses. De optimale parameterwaarden werden ook in hetzelfde interval (+/- 50%) gezocht. Deze optimalisatie werd uitgevoerd voor 23 groeiseizoenen (1974, 1976-1997).

De optimalisatieprocedure verloopt hetzelfde als de globale gevoeligheidsanalyse. Er wordt een groot aantal random trekkingen gedaan van verschillende parametercombinaties (vectoren). Al deze combinaties worden individueel gesimuleerd. Het simulatie resultaat ten aanzien van de doelvariabele (knolopbrengst in termen van droge stof) wordt vergeleken met de opgelegde waarde volgens een bepaald criterium. Het criterium dat hier is toegepast is de kleinste kwadratenmethode. De parametervector die de beste score heeft met dit criterium is de 'optimale' parameter-vector.

Voor het uitsluiten van toevallige effecten die veroorzaakt worden door bijvoorbeeld een slecht weerjaar, worden deze analyses voor meerdere weerjaren uitgevoerd. In de optimaliseringsprocedure wordt voor elk jaar een relatief beste combinatie van parameterwaarden gevonden. Als we kijken naar de range van beste waarden krijgen we een idee welke parameters onder de opgelegde omstandigheden (weer, pootdatum, plantdichtheid, datum eindogst) vast komen te liggen, wanneer de opbrengst maximaal zou moeten zijn. Is die range over de jaren klein, dan komen de parameters relatief vast te liggen; is die range over alle jaren groot maakt het minder uit. We drukken deze range uit als een relatieve krimp, de relatieve verandering in de range van de beste parameterwaarden gegeven de beginrange. Voor de doelstelling belangrijke parameters zullen een grote relatieve krimp laten zien, onbelangrijke parameters een relatief kleinere. Dit criterium wordt gebruikt om het effect van de individuele parameters te isoleren en zo tot een rangschikking van de verschillende parameters te komen.

3.4 Uitgangspunten

Het is op dit moment nog niet opportuun om absolute effecten op de opbrengst te presenteren, zowel in termen van het effect van kleine veranderingen, als in termen van maximaal haalbare veranderingen gegeven de natuurlijke variatie. Om het eerste te kunnen doen moet de voorspelkwaliteit van het model bij de uitgangswaarden van de parameters goed bekend zijn. Om dat laatste te kunnen doen moeten parameters binnen de grenzen van hun natuurlijke waarden gevarieerd kunnen worden. Aan beide voorwaarden was bij deze studie niet voldaan.

De voorspelkwaliteit van het model onder potentiële omstandigheden voor een bepaalde variëteit is nog niet bekend. Voor dit doel worden gewasgroei gegevens verzameld uit de literatuur, en worden speciaal voor dit doel opgezette veldexperimenten uitgevoerd. In een volgende studie kan hiermee de voorspelkwaliteit gekwantificeerd worden. Voor het vaststellen van de natuurlijke variatie van parameters zijn eveneens literatuur en veldexperimenten noodzakelijk. In een volgende studie is er over de natuurlijke variatie van parameterwaarden meer bekend.

Het belangrijkste uitgangspunt van elke ideotyperingsstudie is het gebruikte model. Dit model is in Appendix I beschreven. Het belangrijkste verschil ten opzichte van modellen gebruikt in de eerder uitgevoerde ideotyperingsstudies (zie boven) is een andere beschrijving van de verdeling van de totale drogestof-productie over knol, stengel en blad.

Uitgangsmateriaal voor deze studie waren teeltgegevens van proeven op de proefboerderijen Kompas en Kooyenburg, en ook de AGM-Mulderhoeve (1974) zoals weergegeven in de reeks 'Onderzoek' (PAV-NNO, lopende reeks), over de jaren 1974, 1976-1997. De pootdatum en de datum van de eindogst van het proefjaar werden opgelegd; het is zinvol om de regionale beperkingen ten aanzien van plant- en eindogstdatum op te leggen. De plantdichtheid was constant (4 planten per m²). Het gebruikte weer is dat van Eelde voor de relevante jaren.

De simulatieomgeving waarin de verschillende procedures geprogrammeerd zijn en waarin het gewasgroei model functioneert, is FSE 3.3 (Fortran Simulation Environment). De programmeertaal is Digital Visual Fortran, version 6.0.

4. Resultaten

4.1 Ideotypering door individuele gevoeligheidsanalyse

De parameters werden gerangschikt op basis van hun maximale positieve effect op de opbrengst in vergelijking met de opbrengst bij de nominale parameterwaarde. Daarbij werd het grootste effect op 100 gesteld. Het is *essentieel* om hierbij op te merken dat de natuurlijke variatie in de parameterwaarden veel kleiner of groter kan zijn dan de in deze analyse opgelegde variatie van 50%, en dat deze natuurlijke variatie tussen de verschillende parameters sterk kan verschillen.

Tabel 1. *Het relatieve effect van de modelparameters op de knolopbrengst (in termen van droge stof) voor het jaar 1974. Het effect van LUE is op 100 gesteld.*

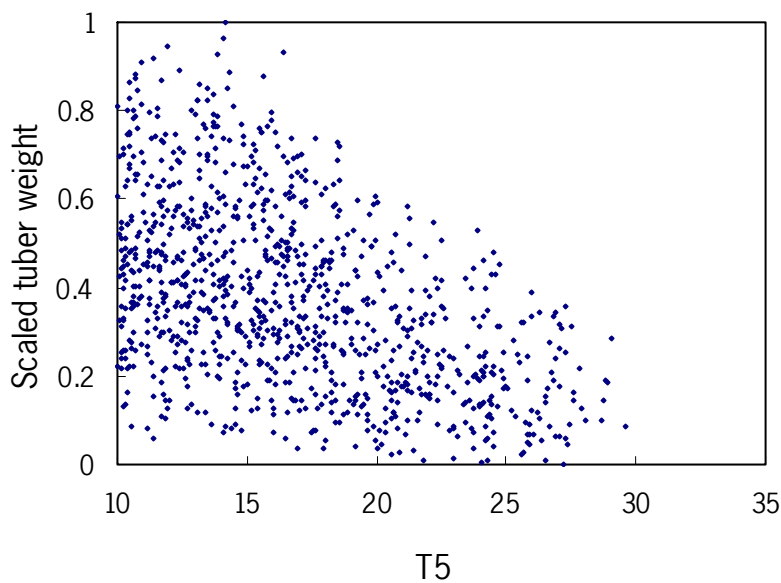
Parameter	Beschrijving	Maximale positieve effect t.o.v. de nominale waarde
LUE	Lichtbenuttingsefficiëntie	100
T5/T7	Parameters in de functie die het temperatureffect op de lichtbenuttingsefficiëntie beschrijven	25
LEAFAGEMX	Som van de effectieve temperaturen, waarboven een blad doodgaat	20
ECPDF	Extinctiecoëfficiënt voor diffuus licht in het gewas	9
SLA	Bijgroei bladoppervlak per kg toename bladgewicht	8
LEAFSTEMRATIO	Toename stengelgewicht per toename bladgewicht	4
TMEEMER	Som van de effectieve temperatuur, waarboven het gewas opgekomen is	3
RGRL	Relatieve groeisnelheid van het bladoppervlak.	1
TMSUMLEAFGROWTH	Som van de effectieve temperaturen, waarboven een blad doodgaat	0
LEAFARGROWTHREF	De initiële snelheid waarmee het bladoppervlak begint te groeien.	0
LEAFPAR	Parameter die het effect van TMSUMLEAFGROWTH niet-lineair maakt (bij positieve waarden verschillend van 1).	0
TUBERFRESHDRYRATIO	Drogestofgehalte knol als verhouding vers/droog.	0

4.2 Ideotypering door globale gevoeligheidsanalyse

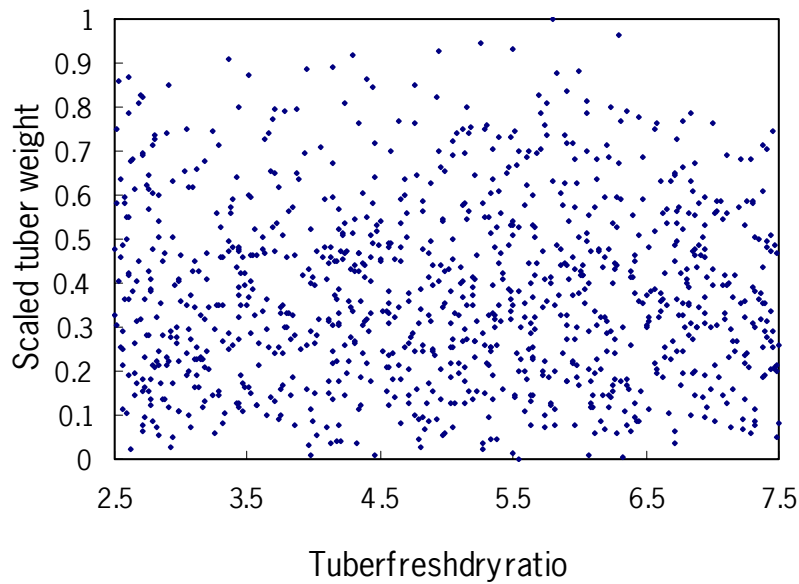
De parameters zijn in Tabel 2 gerangschikt in termen van hun effect op de knolopbrengst (droge stof) voor 1974. Zonder in te gaan op de details van de analyse kunnen de Figuren 2 en 3 een indruk geven hoe een dergelijke rangschikking tot stand komt. Parameter 1 (T5, Figuur 2) komt hoog op de ranglijst; parameter 2 (TUBERFRESHDRYRATIO, Figuur 3), die per definitie geen effect op de drogestof-opbrengst heeft, komt als allerlaagste.

Tabel 2. De modelparameters gerangschikt volgens hun bijdrage aan de variatie in de knolopbrengst in termen van droge stof. Het effect van LUE is op 100 gesteld; het effect van TUBERFRESHDRYRATIO is per definitie 0. Voor beschrijving zie Tabel 1.

Parameter	Maat voor effect op variatie in uitvoer
LUE	100
T5	54
LEAFAGEMX	21
T7	13
RGRL	10
TMSUMLEAFGROWTH	10
ECPDF	10
SLA	4
LEAFARGROWTHREF	1
LEAFPAR	1
TMEEMER	1
LEAFSTEMRATIO	0
TUBERFRESHDRYRATIO	0



Figuur 2. Voorbeeld van de resultaten van een globale gevoeligheidsanalyse, waaruit de rangschikking van de parameters wordt afgeleid: de relatie tussen de parameter T5 en de relatieve knolopbrengst bij gelijktijdige variatie van alle andere parameters. De variatie in de relatieve knolopbrengst als gevolg van parameter T5 is relatief groot t.o.v. het simultane effect van alle andere parameters.



Figuur 3. Een voorbeeld van een globale gevoeligheidsanalyse, waaruit de rangschikking van de parameters wordt afgeleid: de relatie tussen de parameter TUBERFRESHDRYRATIO en de relatieve knolopbrengst bij gelijktijdige variatie van alle andere parameters. De variatie in de relatieve knolopbrengst als gevolg van parameter TUBERFRESHDRYRATIO is verwaarloosbaar t.o.v. het simultane effect van alle andere parameters.

4.3 Ideotypering door optimalisatie

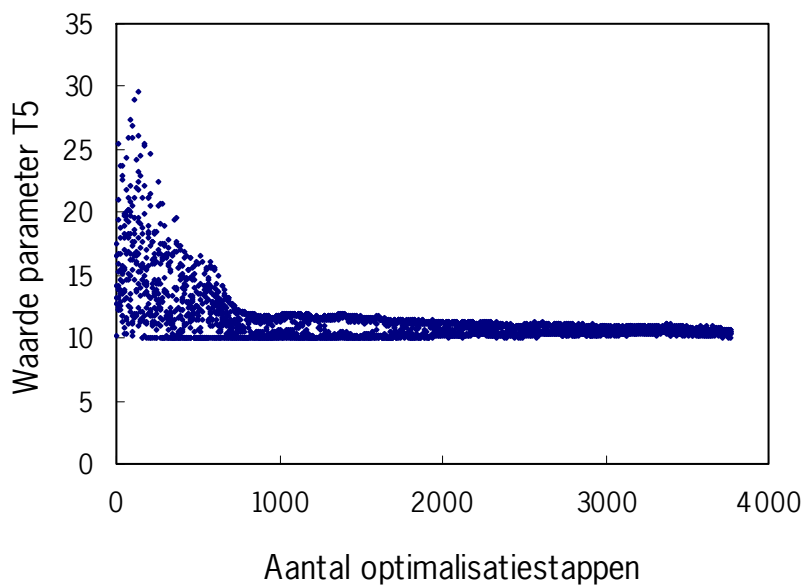
De parameters worden in Tabel 3 gerangschikt op basis van de mate waarin zij vastliggen wanneer de drogestofopbrengst maximaal is. In tegenstelling tot de voorgaande tabellen is dit geen voorbeeld voor 1974, maar de rangschikking op basis van de resultaten voor alle jaren van de in de uitgangspunten vermelde reeks (1974, en 1976-1997).

Het verloop van een optimaliseringsprocedure voor de parameter T5 voor een bepaald jaar staat in Figuur 4. Deze figuur laat de convergentie van de procedure naar een bepaalde parameterwaarde zien. Om de gedachten te bepalen: als de parameterwaarden verschillende rassen karakteriseren, dan beschrijft deze figuur het effect van een groot aantal veredelingsstappen op een specifieke parameter.

De scherpe onderrand van T5 bij 10°C wordt veroorzaakt door de opgelegde range van +/- 50% van de parameterwaarde; T5 loopt naar de uiterste rand van zijn opgelegde range.

Tabel 3. De rangschikking van modelparameters in termen van de mate waarin zij onder Nederlandse omstandigheden vastgelegd worden, wanneer de opbrengst optimaal zou moeten zijn. Resultaten voor de jaren 1974 en 1976 tot 1997. De krimp van T5 is op 100 gesteld, de krimp van TUBERFRESHDRYRATIO is per definitie 0.

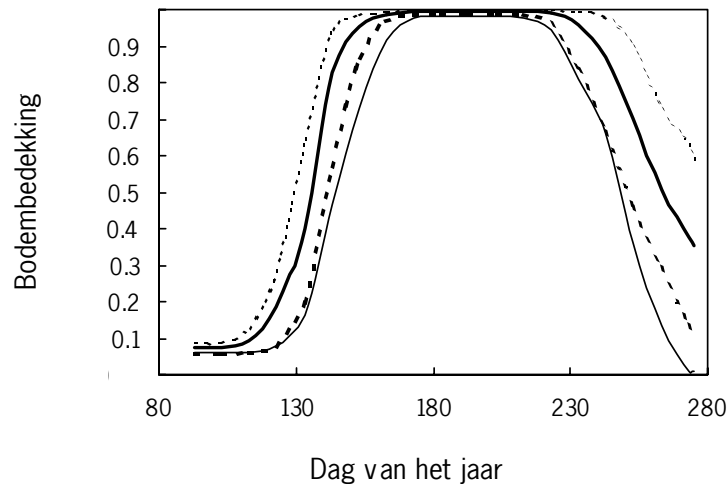
Parameter	Relatieve krimp
T5	100
LUE	99
T7	71
RGRL	62
LEAFAGEMX	58
ECPDF	49
TMEEMER	46
SLA	43
TMSUMLEAFGROWTH	38
LEAFARGROWTHREF	27
LEAFSTEMRATIO	4
LEAFPAR	0
TUBERFRESHDRYRATIO	0



Figuur 4. Voorbeeld van de resultaten van ideotypering door optimalisatie; de convergentie van de parameterwaarden van parameter T5, gegeven dat de knolopbrengst in 1974 gemaximaliseerd zou moeten worden.

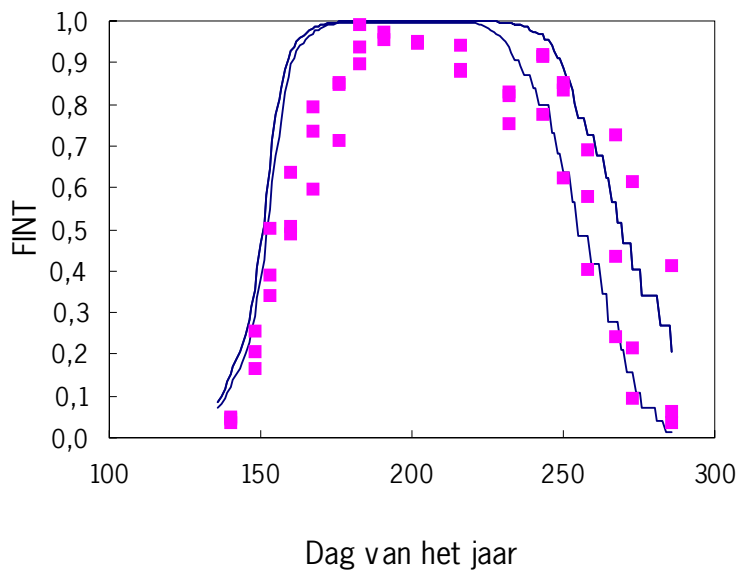
4.4 Vergelijking met bestaande cultivars

Op basis van de optimalisatieresultaten kan het gezamenlijke effect van de geoptimaliseerde parameterwaarden op de modeluitvoer gemakkelijk bestudeerd worden. De bodembedekking bij maximale opbrengst wordt in Figuur 5 vergeleken met de bodembedekking gevonden voor de nominale parameterwaarden. We zien hier duidelijk het effect van vervroeging *en* verlenging van de periode waarin het blad licht onderscheept. Daarnaast zien we dat in het optimale verloop variatie van jaar tot jaar optreedt, terwijl de opbrengst dan toch nog zo hoog mogelijk is.

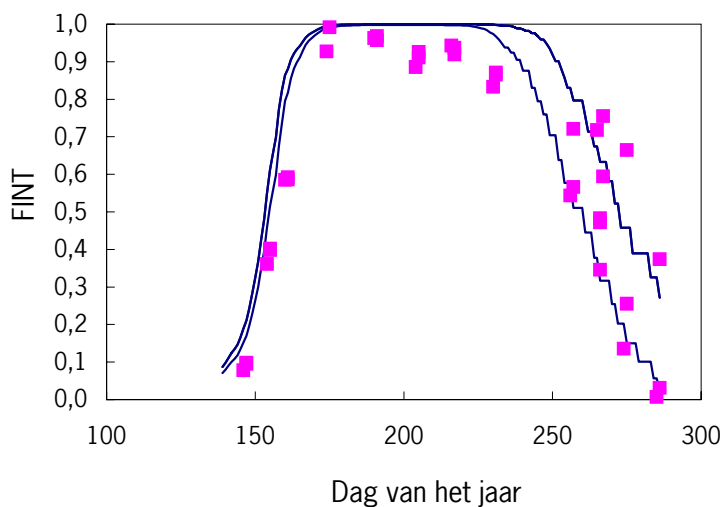


Figuur 5. Het eindresultaat van de optimalisatie: het verloop van de bodembedekking van de verschillende optimale oplossingen (over 23 jaar, dikke ononderbroken lijn) vergeleken met het verloop van de bodembedekking in 1974 voor de nominale parameterwaarden, (dunne ononderbroken lijn). De spreiding (minimum en maximum (onderbroken lijnen)) geeft aan dat er niet 1 ideotype is.

De bovenstaande figuur kan ook worden vergeleken met experimenten waarin de lichtonderschepping en het loofgewicht gemeten is. In de Figuren 6 en 7 wordt voor de bodembedekking van een aantal cultivars in Rolde en Valthermond (Groecurve proeven Agrobiokon in 1998, Steenhuizen *et al.*, 1999) gekeken, waarin zij van het voor dat jaar gesimuleerde optimale verloop verschillen. Daarbij is niet voor één optimaal verloop gekozen, maar zijn die optimale oplossingen gepresenteerd die het meest in bodembedekking verschillen.



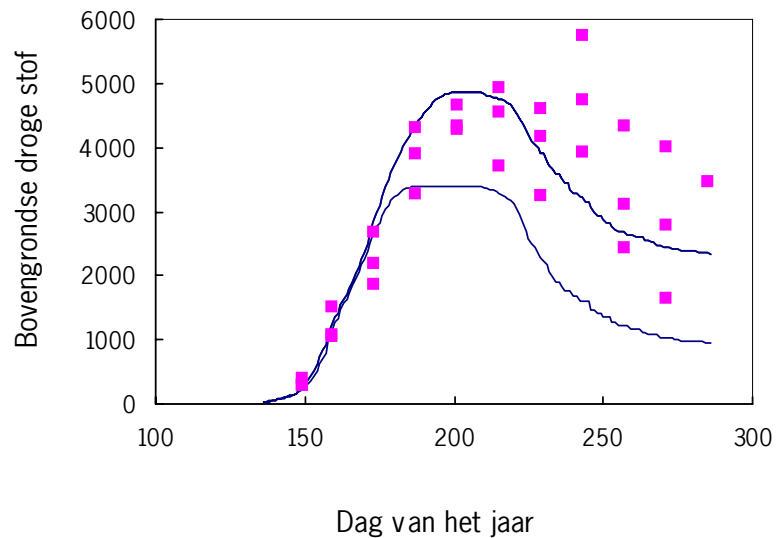
Figuur 6. Het gemeten verloop van de bodembedekking in het jaar 1998 op de Proefboerderij Valthiermond, en het gesimuleerde verloop (doorgetrokken lijn) van de bodembedekking voor de in dat opzicht meest verschillende ideotypes.



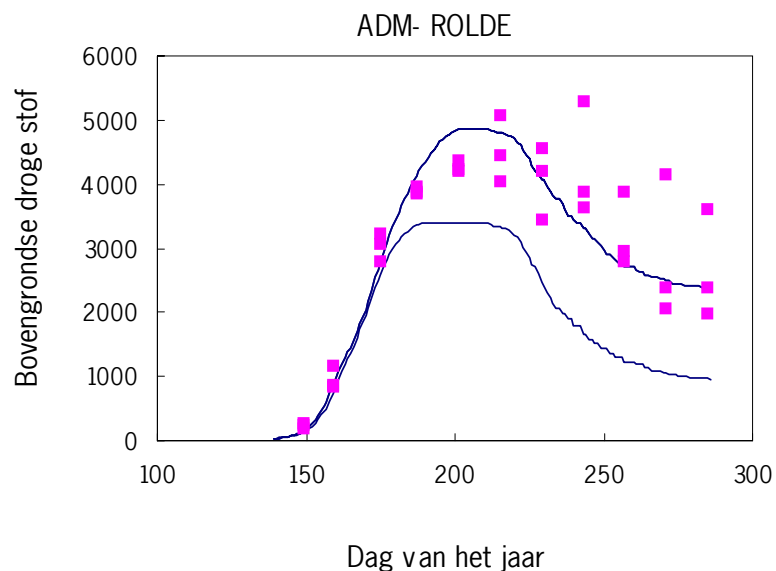
Figuur 7. Het gemeten verloop van de bodembedekking in het jaar 1998 op de Proefboerderij Rolde, en het gesimuleerde verloop (doorgetrokken lijn) van de bodembedekking voor de in dat opzicht meest verschillende ideotypes.

We zien dat in Rolde de bodembedekking zich langzamer ontwikkelt en de afsterving eerder begint. In Valthiermond is met name de langzamere begingroei goed te zien. De vergelijking van variëteiten kan gelet op deze figuur het best gebaseerd worden op bereiken van maximale bodembedekking en het beginnen van de afsterving.

Dezelfde vergelijking kan gemaakt worden voor de loofproductie. Hiervoor zijn de bij de simulaties met de meest verschillende bodembedekking horende loofgewichten gekozen. De resultaten worden gepresenteerd in Figuur 8 en 9. Met name de begingroei in Valthermond is iets trager. Het loofmaximum in Valthermond lijkt voor al drie de variëteiten wat aan de late kant. In Rolde is de begingroei bijna optimaal. Verder is in Rolde het tijdstip van het loofmaximum voor 2 van de 3 cultivars optimaal; voor de één variëteit is het loofmaximum aan de late kant en wat te hoog.



Figuur 8. Het gemeten verloop van de bovengronde hoeveelheid droge stof in het jaar 1998 op de Proefboerderij Valthermond, en het gesimuleerde verloop (doorgetrokken lijn) voor de in de bodembedekking meest verschillende ideotypes.



Figuur 9. Het gemeten verloop van de bovengronde hoeveelheid droge stof in het jaar 1998 op de Proefboerderij Rolde, en het gesimuleerde verloop (doorgetrokken lijn) voor de in bodembedekking meest verschillende ideotypes.

5. Discussie

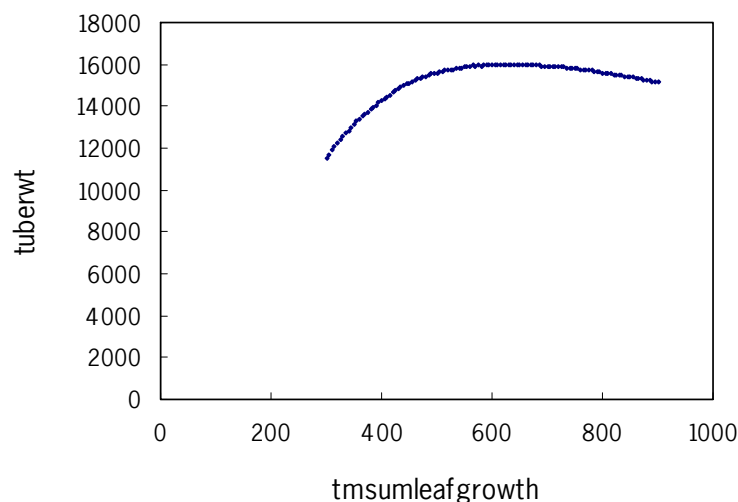
5.1 Individuele gevoeligheidsanalyse

Bij een analyse van opbrengsten blijkt dat veranderingen in de lichtbenuttingsefficiëntie (LUE) relatief het grootste effect hebben. Dit is niet verrassend omdat deze parameter de randvoorwaarde voor de gewasproductie stelt: de eindproductie is recht evenredig met deze waarde.

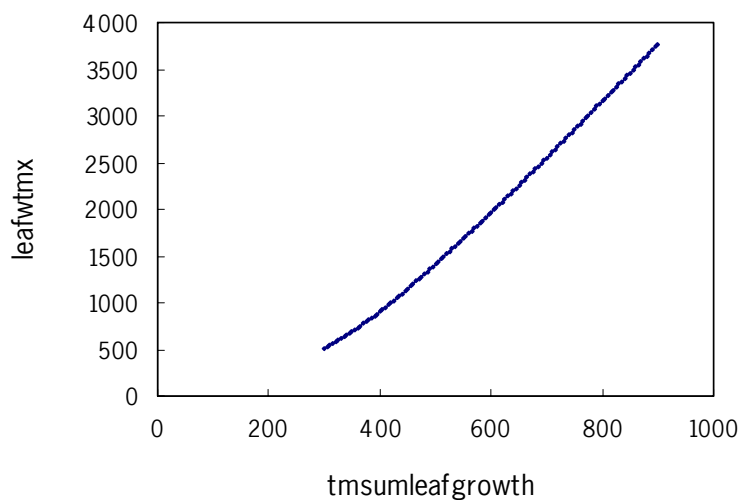
Verrassend is wel dat de nominale waarden van het model zodanig zijn ingesteld, dat vermindering van de temperatuurgevoeligheid van de lichtbenutting ($T5$, $T7$) een belangrijk opbrengstverhogend effect heeft. Een eis aan een ideotype is dan een maximale lichtgebruiksefficiëntie met een minimale temperatuurgevoeligheid.

Het verlengen van de bladgroenperiode door uitblijven of vertragen van de bladveroudering (LEAFAGEMX) heeft een belangrijk opbrengstverhogend effect. Een kleine opbrengstverhoging wordt nog bereikt door een eerdere opkomst (TMEEMER).

Andere effecten wijzen in de richting van een efficiënter bladsysteem: Meer bladoppervlak en minder stengel bij dezelfde hoeveelheid droge stof in het blad (SLA, en LEAFSTEMRATIO) verhogen de knolproductie. Daarnaast levert een verandering in de transmissie van het gewas een effectief hogere lichtonderschepping en daarmee een hogere productie op (ECPDF). Een snellere bodembedekking (RGRL) heeft ook een opbrengstverhogend effect. Een dergelijk proces kan niet onbeperkt doorgaan: extra bladgroei via toegenomen lichtonderschepping levert extra assimilaten, maar het blad heeft zelf ook extra assimilaten nodig. Daarbij geldt de wet van de afnemende meeropbrengst, doordat de lichtonderschepping asymptotisch maximaal wordt. Op een bepaald moment gaat extra blad ten koste van de knolopbrengst. Dit blijkt uit het feit dat de relatie tussen knolopbrengst en bijvoorbeeld de parameter TMSUMLEAFGROWTH, die de bladgroei beïnvloedt, een maximale waarde bereikt, terwijl de maximaal aanwezige hoeveelheid blad als functie van TMSUMLEAFGROWTH blijft toenemen (zie Figuur 10a en Figuur 10b).



Figuur 10a. De relatie tussen relatieve knolopbrengst en de model parameter TMSUMLEAFGROWTH.



Figuur 10b. De relatie tussen de bladgewicht bij loofmaximum en de model parameter TMSUMLEAFGROWTH. De combinatie van deze beide figuren laat zien dat vanaf een bepaald punt bladgroei ten koste van de knolopbrengst gaat.

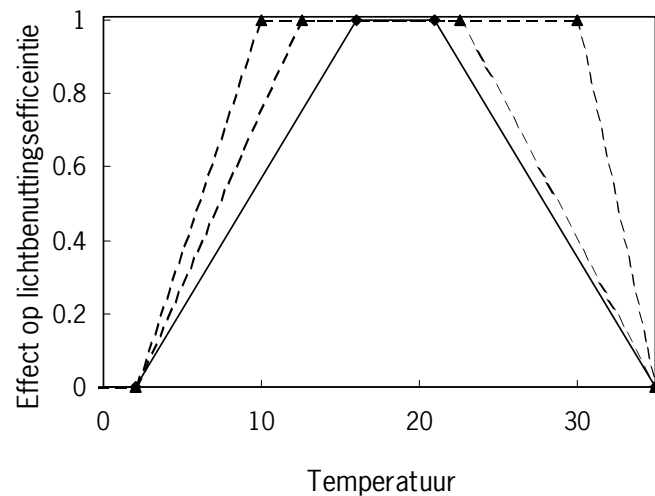
5.2 Globale gevoeligheidsanalyse

Bij de rangschikking van de parameters op basis van de grootte van hun bijdrage aan de totale variatie in de knolopbrengst (droge stof) vallen 3 parameters op door een relatief grote bijdrage: de lichtbenuttingsefficiëntie LUE, de gevoeligheid van de lichtbenuttingsefficiëntie voor lage temperaturen (T5) en de maximale bladleeftijd (LEAFAGEMX). Deze resultaten ondersteunen de inzichten gewonnen uit de individuele gevoeligheidsanalyse. Tegelijkertijd laten ze zien dat de rangschikking van parameters in de globale gevoeligheidsanalyse in vergelijking met die in de individuele gevoeligheidsanalyse sterk verandert.

5.3 Optimalisatie

De resultaten worden uitgedrukt in de mate waarin de parameterwaarden onder de gesimuleerde omstandigheden vast komen te liggen. De gebruikte maat is de krimp in de parameter ruimte, de verhouding tussen de range die na optimalisatie overblijft t.o.v. de range waarin in het begin gezocht wordt. Alle parameters werden simultaan geoptimaliseerd. In Tabel 3 zien we wel dat veranderingen in de fotosynthese en de temperatuurgevoeligheid (LUE, T5, en T7) onder Nederlandse omstandigheden tamelijk vast komen te liggen. Met name verminderen van de gevoeligheid van de fotosynthese voor relatief lage temperaturen lijkt belangrijk te zijn. De parameterwaarden voor LUE, T5 en T7 bereiken de grenzen die als uiterste waarden opgegeven waren. Dit onderstreept het belang van deze parameters binnen dit model. Onder condities van potentiële productie maakt de eenvoud van het in het model gebruikte concept de formulering van een vuistregel mogelijk: de fotosynthese moet optimaal zijn in het temperatuurtraject dat ligt tussen de laagste en de hoogste etmaalgemiddelde temperatuur in het groeiseizoen. De verandering in deze temperatuurgevoeligheid in vergelijking met de nominale waarde is aangegeven in Figuur 11.

Bladveroudering (LEAFAGEMX) en begingroei van het blad (RGRL) blijven belangrijk. Daarnaast zien we dat de meeste parameters een bijdrage leveren aan de knolopbrengst. Er treedt geen uitgesproken schifting in parameters op.



Figuur 11. De temperatuurgevoeligheid van de lichtbenuttingsefficiëntie na optimalisering vergeleken met de uitgangsfunctie.

Een belangrijk inzicht is dat er niet één optimaal verloop van de bodembedekking of van het loofgewicht in de tijd is, maar dat er voor elk jaar een oplossing gevonden wordt. (zie Figuur 4). De uitgevoerde optimalisatie levert geen oplossing, maar een oplossingsrichting.

5.4 Synthese

De optimaliseringsprocedure maakt het mogelijk de gecombineerde effecten van de verschillende parameters op de modeluitvoer te laten zien. Omdat dezelfde hoge opbrengst in verschillende jaren op verschillende manieren bereikt kan worden, kunnen we de synthese niet formuleren in termen van de individuele parameterwaarden. De resultaten van de twee typen gevoeligheidsanalyse ondersteunen deze conclusie; de rangschikking van individuele parameters hangt af van de gevolgde methodiek.

Wel hebben we gezien dat karakteristieken van het ideotype kunnen worden beschreven in termen van:

1. randvoorwaarden binnen het loof, m.n. temperatuurgevoeligheid (parameters T5 en T7) en absolute waarde van de lichtbenuttingsefficiëntie (LUE),
2. gedrag van het loof in de tijd, m.n. verloop van de bodembedekking en de bovengrondse biomassa, en hun onderlinge relatie.

ad 1) Het is niet verrassend dat de productie van assimilaten de knolproductie beperkt en daarom belangrijk is. Verrassend is wel het relatief grote effect van de temperatuurafhankelijkheid van de fotosynthese. Dit levert, gegeven het modelconcept, als vuistregel op dat de fotosynthese optimaal moet zijn in het temperatuurtraject dat ligt tussen de laagste en de hoogste gemiddelde etmaaltemperatuur in het groeiseizoen. Ook moet de speelruimte in de lichtbenuttingsefficiëntie optimaal benut worden. Deze conclusie lijkt relatief onafhankelijk van de gevolgde methode. De temperatuur gevoeligheid van de fotosynthese is in deze versie van het model op een *ad hoc* wijze gemodelleerd. In de literatuur zijn hiervoor procesbeschrijvingen aanwezig. Als er voldoende gegevens omtrent de temperatuur gevoeligheid van de fotosynthese bij de aardappel in de literatuur te vinden zijn, dan wordt het proces in een volgende versie van het model opgenomen.

ad 2) De resultaten van de optimalisatie suggereren dat zowel de begingroei, als ook de bladveroudering ('slijtage') een belangrijke eigenschap van een ideotype is. De variatie in het optimale verloop tussen jaren is echter relatief groot. Dit benadrukt het belang om via teeltmaatregelen en in veredeling en onderzoek bladveroudering en -ontwikkeling te sturen resp. te bestuderen. Gebaseerd op de ideeën in het gebruikte model is studie van de groei van het loof gebaseerd op alleen bodembedekking (LAI) of alleen loofgewicht niet zinvol, omdat het samenspel tussen beide knolgroei bepaalt. Daarbij geldt binnen het model globaal: hoe minder droge stof een variëteit nodig heeft om dezelfde bodembedekking (of LAI) te bereiken, hoe meer er voor de knol overblijft. Dit suggereert dat het omrekenen van het bovengrondse gewicht naar dezelfde bodembedekking (of LAI) na dezelfde tijd, bij hetzelfde weer, een maat zou kunnen zijn hoeveel er voor de knol overgebleven is: hoe lager dit equivalente gewicht, hoe hoger de knolopbrengst. Of en vanaf wanneer een dergelijke relatie bestaat lijkt in ieder geval een interessante onderzoeksvraag te zijn, die door analyse van historische gegevens beantwoord zou kunnen worden.

5.5 Toepassing van inzichten.

In de inleiding werd aangegeven dat tijdswinst een mogelijk voordeel voor veredelaars zou kunnen zijn.

De lichtbenuttingsefficiëntie (LUE) is een parameter die op seizoensbasis bepaald wordt, en daarmee geen tijdswinst oplevert. Tijdswinst is mogelijk wel te halen uit 1) analyses van de opkomst en 2) analyses van de temperatuurgevoeligheid van de fotosynthese. Gelet op het relatieve belang van het effect is met name temperatuurgevoeligheid van de fotosynthese bij relatief lage temperaturen interessant voor veredelaars. Hierbij moet opgemerkt worden dat deze temperatuurgevoeligheid van het gewas gedurende het groeiseizoen constant verondersteld is.

Daarnaast zijn de effecten van een snelle begingroei, en een langzame bladveroudering (stay-green) teruggevonden, die uit de geciteerde literatuur al bekend zijn. Hiervoor kunnen niet eenduidig parameters aangewezen worden. De resultaten suggereren als werkhypothese dat bodembedekking alleen geen goed criterium voor de knolopbrengst is: de hoeveelheid drogestof die in het loof geïnvesteerd wordt, moet worden meegenomen in de analyse. Indien deze hypothese bevestigd wordt, zouden bodembedekkingmetingen die relatief eenvoudig uit te voeren zijn, aangevuld moeten worden met methoden om niet-destructief de bovengrondse biomassa te schatten.

In de verdere ontwikkeling van het model moet met name aandacht worden geschonken aan deze aspecten en de onderbouwing van de voorspel-kwaliteit van het model t.a.v. deze aspecten.

5.6 Uitbreidingen van de hier gepresenteerde methodieken

De afwijkingen tussen metingen en karakteristieken van de ideotypes moeten worden samengevat, bijvoorbeeld in termen van tijdstip van volledige bodembedekking en begin afsterving, via reproduceerbare schattingen.

Wanneer de doelvariabele ook over alle beschikbare jaren en alle parameters geoptimaliseerd kan worden, kan aanvullend, naast de ideotypen die nu per jaar gevonden worden, één 'gemiddeld' ideotype gepresenteerd worden.

5.7 **Perspectieven voor de hier gepresenteerde procedures**

De hier gepresenteerde ideotyperingsprocedures zijn geschikt voor andere modellen of voor de uitgebreide versie van het hier gebruikte model, waarin stikstof en water limiterende factoren zijn. Het is voor de individuele gevoeligheidsanalyse belangrijk dat het vertrouwen in de nominale parameterwaarden wordt onderbouwd door een analyse van de voorspelkwaliteit van het model m.n. voor de doelvariabele. Voor de globale gevoeligheidsanalyse en de optimalisatie is het belangrijk dat er inzicht komt in de natuurlijke variatie van de in het model gebruikte parameters, zodat de 'speelruimte' bekend wordt. Dit betekent dat er moet worden gewerkt aan het samenstellen van ras-specifieke waarden voor de modelparameters. De veldexperimenten die in het kader van Agrobiokon in 1998 en 1999 zijn uitgevoerd, kunnen voor dit doel gebruikt worden.

5.8 **Verdere toepassingsmogelijkheden van gewasgroeimodellen in de veredeling**

Een interessante mogelijkheid is het kunstmatig uitbreiden van het aantal proefjaren voor de rassenlijst. Als op basis van de rassenlijstproeven de modelparameters die een variëteit karakteriseren zo bepaald kunnen worden dat het model ook niet voor de aanpassing gebruikte proeven goed beschrijft, kan vervolgens historisch weer gebruikt worden, om de verschillen tussen variëteiten ook in ander weer te analyseren. Dit vereist minimaal dat de rangschikking van rassen goed voorspeld wordt. In het ideale geval is de voorspelfout van dezelfde orde als de variatie tussen herhalingen in de veldproeven; in dat geval zijn ook voorspellingen van absolute waarden mogelijk. Daarnaast moeten de factoren, die in de veldproeven beperkend zijn, gesimuleerd kunnen worden. Dit lijkt pas bij een uitbreiding van het gebruikte model aan de orde te zijn. Voor een voorbeeld van het met behulp van simulatiemodellen verlengen van experimentele reeksen in de rijstteelt, zie Palanisamy *et al.* (1993); voor een discussie rond het gebruik van modellen in de veredeling zie Hunt (1993). Hunt ziet naast de verlenging van rassenproeven ook mogelijkheden tot het extrapoleren van potproeven naar veldproeven, en verwacht met name een toename van de relevantie van simulatiemodellen voor de veredeling wanneer het verloop van een ziekte goed gesimuleerd kan worden.

Literatuur

- Bindraban, P.S., 1997.
Bridging the gap between plant physiology and breeding. Identifying traits to increase wheat yield potential using systems approach. Wageningen: proefschrift.
- Dingkuhn, M., F.W.T. Penning de Vries & K.M. Miezán., 1993
Improvement of rice plant type concepts; systems research enables interaction of physiology and breeding. Pages 19-36 in: F.W.T. Penning de Vries, P.S.Teng, K. Metselaar (Eds.), Systems approaches for sustainable development. Dordrecht; Kluwer.
- Grashoff, C. & A.J. Haverkort, 1996.
Optimalisering van de knolopbrengsten bij vroege oogst. Vertrouwelijk supplement voor AVEBE bij het rapport 'Ideotypering van de zetmeelaardappel voor Noordoost-Nederland'.
- Habekotte, B., 1996.
Winter oilseed rape: analysis of yield formation and crop type design for higher yield potential. Wageningen: proefschrift.
- Haverkort, A.J. & C. Grashoff, 1996.
Ideotypering van de zetmeelaardappel voor Noordoost-Nederland. Vertrouwelijk rapport voor de AVEBE, september 1996.
- Hunt, L.A., 1993.
Designing improved plant types: a breeder's viewpoint. Pages 3-18 in: F.W.T. Penning de Vries, P.S. Teng & K. Metselaar (Eds.). Systems approaches for sustainable development. Dordrecht; Kluwer.
- Jansen, M.J.W., W.A.H. Rossing & R.A. Daamen, 1994.
Monte Carlo estimation of uncertainty contribution from several independent multivariate sources. Pages 334-343 in: J. Grasman & G. van Straten (Eds.). Predictability and non-linear modelling in natural sciences and economics. Dordrecht: Kluwer.
- Kropff, M.J., A.J. Haverkort, P.K. Aggarwal & P.L. Kooman, 1995.
Using systems approaches to design and evaluate ideotypes for specific environments. Pages 417-425 in: J. Bouma *et al.* (Eds.). Eco-regional approaches for sustainable land use and food production.
- Metselaar, K., 1999.
Auditing predictive models: a case study in crop growth. Wageningen :proefschrift.
- P.A.V.-NNO, 19**.
Onderzoek, Stichting Praktijkonderzoek voor de Akkerbouw en Vollegrondsgroenteteelt in Noord- en Noordoost-Nederland (PAV-NNO). Lopende reeks.
- Palanisamy, S., F.W.T. Penning de Vries, S. Mohandass, T.M. Thiyagarajan & A.A. Kareem, 1993.
Simulation in pre-testing of ricegenotypes in Tamil Nadu. Pages 63-76 in F.W.T. Penning de Vries, P.S.Teng, K. Metselaar (Eds.). Systems approaches for sustainable development. Dordrecht; Kluwer.
- Steenhuizen, Metselaar, Wijnholds en van Haren, 1999.
in bewerking.
- Vos, M.A., 1997.
Opbrengstverhoging in de zetmeelaardappelteelt. Mogelijkheden voor moleculaire genetica. Vertrouwelijk rapport AVEBE BIO97-013.

Appendix I

Potential potato development and tuber production

Introduction

Potential growth of a crop is the dry matter accumulation under ample supply of water and nutrients in pest- disease and weed free environment, under the prevailing weather conditions. The potential production is a hypothetical growth realised only when the water and nutrients supply is optimal. The rate of dry matter accumulation under potential growth conditions is a function of irradiation, temperature and crop characteristics. The potential growth model makes use of the common observation that the crop growth under favourable conditions is proportional to the amount of intercepted light see e.g. Sands (1996), Haxeltine and Prentice (1996), Dewar *et al* (1998). This relation has been shown to be valid for agricultural and forest systems. The ratio of net primary production and the absorbed photosynthetically active radiation has been called the PAR utilisation efficiency or Light Use Efficiency. Dry matter production is therefore modelled as the product of light interception and a constant light use efficiency in the LINTUL-type of models, (Spitters and Schapendonk, 1989). The dry matter produced is partitioned among the various plant organs, using partitioning rules, which depend upon phenological development stage of the crop. The dry weights of the plant organs are obtained by integration of their growth rates over time. LINTUL-potential growth requires as input physiological properties of the crop and the actual weather conditions at the site, characterised by its geographical latitude, i.e. daily maximum and minimum temperatures and irradiation for each day of the year during the cropping season.

Modification of the Light Use Efficiency by environmental factors such as water and nitrogen supply will be discussed in future work about water and nitrogen limitation respectively. Figure I-1 gives an outline of the major relations within LINTUL-potato and an overview of relations at process level.

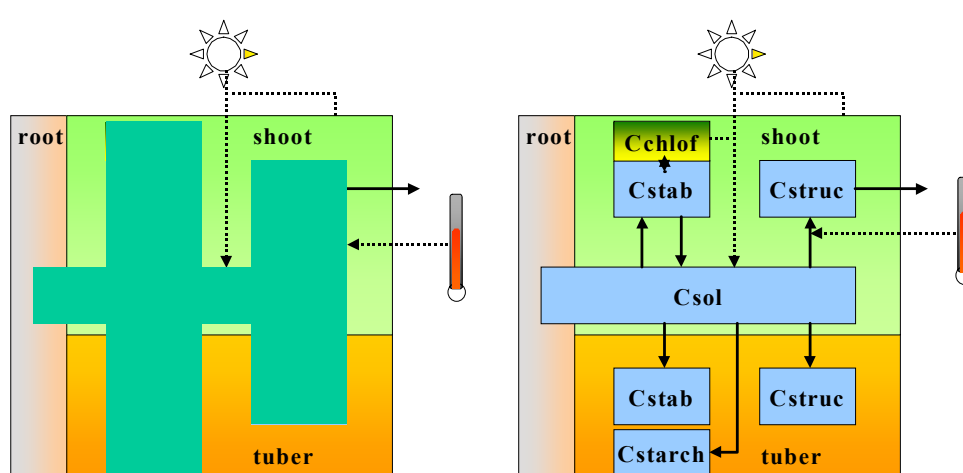


Figure I-1. Outline of major relations in LINTUL potato model and an overview of underlying relations at process level.

Model description

Dry matter production

The dry matter production is proportional to the amount of intercepted radiation. The ratio of dry matter production and the absorbed photosynthetically active radiation has been shown to be constant in several environments and with different conditions. The potential carbon production, SourcePot, ($\text{weight.area}^{-1}.\text{time}^{-1}$) is proportional to the amount of radiation, PAR, ($\text{energy.area}^{-1}.\text{time}^{-1}$) and the groundcover FINT, ($\text{area}_{\text{leaf}}.\text{area}_{\text{soil}}^{-1}$):

$$\text{SourcePot} = \text{PAR FINT LUE TmEffGrowth}$$

with

$$\begin{aligned} \text{PAR} &= \text{PARFraction RDD} \\ \text{FINT} &= 1.- \exp \{-\text{ECPDF LAI}\} \end{aligned}$$

Where LUE, is the Light Use Efficiency ($\text{weight.energy}^{-1}$), TmEffGrowth a function describing the temperature dependence of the photosynthesis (dimensionless), PARFraction is the fraction photosynthetically active radiation (dimensionless), RDD is the daily radiation ($\text{energy.area}^{-1}.\text{time}^{-1}$), LAI is the green leaf area index ($\text{area}_{\text{leaf}}.\text{area}_{\text{soil}}^{-1}$) and ECPDF is the light extinction coefficient in the canopy ($\text{area}_{\text{soil}} \text{area}_{\text{leaf}}^{-1}$).

The carbon production is first used for leaf, and stem root growth. Carbon is partitioned according to fixed ratios between leaf and stem. Root growth is in this model version only modelled as increase of rooting depth. When the amount of produced carbon is more then necessary for maintaining leaf and stem growth, the surplus is partitioned to the tubers.

Leaf area dynamics

The leaf area dynamics is based upon temperature sum rules of leaf development. Leaf area is still growing when the temperature sum, TMSum, ($\text{temperature.time}^{-1}$) is lower then the maximum temperature sum for leaf development of the specific potato cultivar, TMSumLeafGrowth, ($\text{temperature.time}^{-1}$). The daily effective temperature for leaf growth, TMEff (temperature) is determined as the positive difference of the daily average temperature, TMDA, (temperature) and a specific base temperature below which leaf growth has stopped, (temperature).

$$\text{TMEff} = \text{TMDA} - \text{TmBase} |_{\text{TMEff} > 0}$$

The temperature sum, TMSum is consequently the total sum of daily effective temperatures:

$$\text{TmSum} = \sum_{t_0}^t \text{TMEff}$$

Where t_0 is the day of emergence and t the current day.

Leaf area growth is now described by two growth processes for exponential and linear growth respectively:

$$\text{LeafArGrowthPl1} = \text{LeafArPl} (\exp (\text{RGRL TmEff Delt}) - 1)$$

Or

$$\text{LeafArGrowthPl2} = \text{LeafArGrowthRef Tmeff} \\ (1 - (\text{TMSum} / \text{TMSumLeafGrowth})^{\text{LeafPar}})$$

where LeafArGrowthPl1 is the exponential leaf area growth ($\text{area}_{\text{leaf}} \cdot \text{plant}^{-1} \cdot \text{time}^{-1}$), LeafArGrowthPl2 is the linear leaf area growth ($\text{area}_{\text{leaf}} \cdot \text{plant}^{-1} \cdot \text{time}^{-1}$), LeafArPl is the total leaf area per individual plant ($\text{area}_{\text{leaf}} \cdot \text{plant}^{-1} \cdot \text{time}^{-1}$), RGRL is the relative leaf growth rate during exponential growth ($(\text{temperature} \cdot \text{time}^{-1})^{-1}$), Delt is the integration time step (time), LeafArGrowthRef is the linear leaf area growth rate ($\text{area}_{\text{leaf}} \cdot \text{plant}^{-1} \cdot \text{temperature}^{-1} \cdot \text{time}^{-1}$) and LeafPar is shape factor determining the relative decrease of leaf growth during the linear leaf growth phase (dimensionless). Leaf area growth per plant LeafArGrowthPl ($\text{area}_{\text{leaf}} \cdot \text{plant}^{-1} \cdot \text{time}^{-1}$), is now the minimum value of either exponential or either linear leaf growth. Leaf area growth per plant is converted into the total leaf area growth of the canopy, LeafArGrowth, ($\text{area}_{\text{leaf}} \cdot \text{area}_{\text{soil}}^{-1} \cdot \text{time}^{-1}$), by multiplication with the planting density, NPL, ($\text{number plants} \cdot \text{area}_{\text{soil}}^{-1}$). Leaf weight growth per area, LeafWtGrowth, ($\text{weight} \cdot \text{area}_{\text{soil}}^{-1} \cdot \text{time}^{-1}$) is now obtained by dividing the LeafArGrowth with the specific leaf area, SLA, ($\text{area}_{\text{leaf}} \cdot \text{weight}_{\text{leaf}}^{-1}$). Stem weight growth is taken as a fixed fraction, LeafStemRatio, (dimensionless) of the leaf weight growth, LeafWtGrowth. The total growth of the above ground part of the plant, AboveDryWtGrowth, ($\text{weight} \cdot \text{area}_{\text{soil}}^{-1} \cdot \text{time}^{-1}$) is now the sum leaf and stem weight growth.

However, the AboveDryWtGrowth has to be equal or less then the calculated total dry matter production, SourcePot. If SourcePot is lower then the AboveDryWtGrowth then the leaf area growth per plant, LeafArGrowthPl, is reduced in order to match the total dry matter production:

```

if (SourcePot < AboveDryWtGrowth) then
  LeafArGrowthPl      = LeafArGrowthPl SourcePot / AboveDryWtGrowth
  LeafArGrowth        = LeafArGrowthPl NPL
  LeafWtGrowth        = (LeafArGrowth/10000.)/SLA
  StemWtGrowth        = LeafWtGrowth (1.-LeafStemRatio)
  AboveDryWtGrowth    = SourcePot
end if

```

Leaf Age cohorts

Leaves on a potato stem are discrete units. A typical potato main stem can have 15 - 20 leaves at normal Dutch conditions with sufficient water and nitrogen. Most crop growth models do not distinguish between different leaf classes of leaf cohorts in a canopy. This version of the LINTUL-potato model applies leaf age cohort modelling for several reasons. It is assumed that leaf age cohort modelling give a better description of:

1. leaf developmental ageing
2. leaf accelerated ageing due to light damage accumulation
3. leaf senescence due to self-shading
4. leaf nitrogen (re)distribution due to leaf self-shading (optimal leaf-N content for leaf intercepted radiation)
5. fungicide spraying scheduling due to weathering of fungicides on leaves and the formation of unsprayed new leaf layers.

Leaf layers are formed from emergence to the end of the growing period. Each time step a new leaf layer is formed. The lowest leaf layer has cohort number 1, while the newest formed leaf layer has the greatest cohort number, see Figure I-2. Each leaf cohort is characterised by five attributes:

1. Leaf class number
2. Leaf area
3. Leaf weight
4. Leaf age
5. Leaf class is alive or leaf class is death

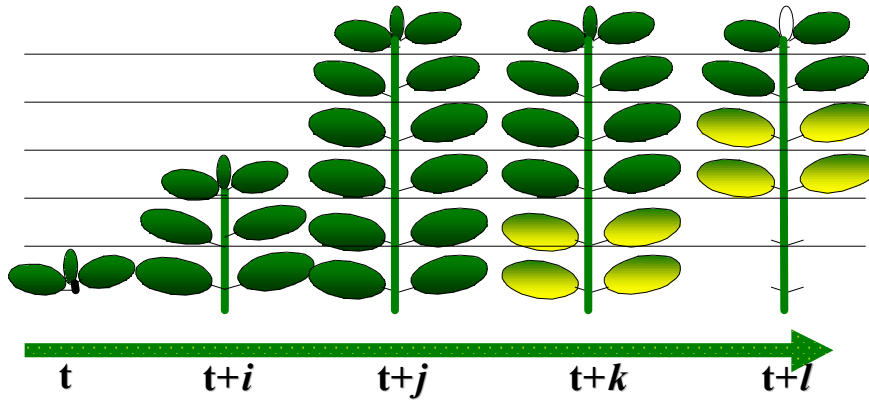


Figure I-2. Leaf cohorts, each time step a new leaf layer is formed.

Each time step a new leaf layer is formed. The attributes of the new leaf layer are determined during the particular time step Δt . So the attributes of the newest leaf class formed at time interval Δt are :

$$\begin{aligned} \text{LeafArCl}(\text{LeafClCnt}) &= \text{LeafArGrowthDelt} \\ \text{LeafWtCl}(\text{LeafClCnt}) &= \text{LeafWtGrowthDelt} \\ \text{LeafAgeCl}(\text{LeafClCnt}) &= 0. \\ \text{LeafAliveCl}(\text{LeafClCnt}) &= \text{true}. \end{aligned}$$

With LeafClCnt is the leafclasscounter, the leaf area (LeafArCl , $\text{area}_{\text{leaf}} \cdot \text{area}_{\text{soil}}^{-1}$) and leaf weight (LeafWtCl , $\text{weight} \cdot \text{area}_{\text{soil}}^{-1}$) of the newest leaf class and leaf class weight are the growth rates of leaf area and leaf weight respectively during time interval Δt . LeafAgeCL is the leaf age of the leaf class expressed as degree days (temperature.time).

Leaves age due to the developmental ageing as function of temperature. It is also assumed that leaf age due to an accumulation of light damage on leaf tissue. Leaf senescence due to self- shading is not considered in this model version.

Leaves age as function of temperature. It is assumed that leaves have a maximum leaf age, LeafAgeMx , (temperature.time). Leaf age increase daily with the daily effective temperature, TMEff , and the amount of intercepted radiation. The rationale behind is that metabolic damage, like free radicals, damaged DNA etc., accumulates relative faster when metabolic rates increase. Metabolic rates increase with increasing temperatures and with increasing light intensity which speeds up photosynthesis. So the leaf age increase is:

$$\text{LeafAgeCl}(i, t+dt) = \text{LeafAgeCl}(i, t) + (3 \cdot -2 \cdot \text{PARTrans}(i) / 15 \cdot e6) \text{TmEffDelt}$$

Where

$$\text{PARTrans}(i) = \text{PARFractionRDDexp}(-\text{ECPDFLAI}_{\text{above}})$$

And

$$\text{LAI}_{\text{above}} = \sum_{i+1}^n \text{LeafAr}(k)$$

The amount of transmitted radiation inside the canopy $\text{PARTrans}(i)$ at depth (i) inside the canopy is calculated by summing the leaf area index $\text{LAI}_{\text{above}}$, above leaf layer (i) , from $(i+1)$ to (n) , and substitute this in Lamberts-Beer law.

Leaf senescence

It is assumed that leaves senesce when they exceed the maximum leaf age, LeafAgeMx. So, leaf age of leaf class (i), LeafAgeCl(i) (temperature. time) is each time step compared with the maximum age a leaf can attain. When the leaf age is larger than the maximum leaf age, it is determined that the whole leaf layer is dead.

The total leaf area, LeafAr, leaf weight, LeafWt, and leaf dead weight, LeafDeadWt, is now recalculated as:

$$\text{LeafAr} = \sum_1^n \text{LeafArCl}(i) |_{\text{alive}}$$

$$\text{LeafWt} = \sum_1^n \text{LeafWtCl}(i) |_{\text{alive}}$$

$$\text{LeafDeadWt} = \sum_1^n \text{LeafDeadWtCl}(i) |_{\text{death}}$$

Root growth

Root growth is modelled as rooting depth. The rooting depth is an important feature for the soil water and soil nitrogen and organic matter model. The rooting depth determines the access to water and nitrogen resources. It is assumed that rooting depth of potato does not exceed the maximum rooting depth of potato, RootDepthCropMx (length), or the maximum rooting depth the potato can attain due to soil profile characteristics RootDepthSoilMx, (length). When the volumetric soil water content in a specific soil layer(i), wclqt(i) ($\text{volume}_{\text{water}} \cdot \text{volume}_{\text{soil}}^{-1}$) is lower than the volumetric water content at wilting point, wcwp(i) ($\text{volume}_{\text{water}} \cdot \text{volume}_{\text{soil}}^{-1}$), in that soil layer, then root growth is stopped. Root growth only occurs when there is leaf growth. Roots are assumed to have a maximum daily growth rate, RootDepthGrowthPar, (length.time⁻¹). The daily increase in rooting depth is minimised between the maximum daily root growth rate and the difference between actual root depth and the maximum root depth:

$$\text{RootDepthChange} = \begin{matrix} \min (\text{RootDepthGrowthPar}, \\ \max (\text{RootDepthMx} - \text{RootDepth}, 0.)) \end{matrix}$$

Tuber growth

The tuber weight growth, TuberWtGrowth, ($\text{weight} \cdot \text{area}_{\text{soil}}^{-1} \cdot \text{time}^{-1}$) is now the surplus of the total dry matter production, SourcePot, and the AboveDryWtGrowth:

$$\text{TuberWtGrowth} = \text{SourcePot} - \text{AboveDryWtGrowth} |_{>0}$$

Tuber initiation is at the moment when the first assimilates are allocated to the tuber.

Table I-1. Variables and parameters of the LINTUL-potato model.

Name	Type	Description	Units	Min. value	Max. value
AboveDryWt	R	Leaf and stem weight together	kg.ha ⁻¹		
AboveDry-WtGrowth	R	Rate of change of AboveDryWt	kg DM.d ⁻¹		
CNames	R	Array with cultivar names			
DELTA	R	Time interval of integration	D	0	
Doy	R	Day of year	D	1	366
ECPDF	R	Extinction coefficient of leaves for diffuse PAR	ha ground.ha ⁻¹ leaf		
ETAET	R	Dryness driven part of potential evapotranspiration	mm.d ⁻¹		
ETRD	R	Radiation driven part of potential evapotranspiration	mm.d ⁻¹		
FINT	R	Intercepted fraction of photosynthetically active radiation	-		
HarvestIndex	R	Harvest index	kg.kg ⁻¹		
I	R	Do loop counter	-		
KDF	R	Extinction coefficient	-	0.5	1.2
LAI	R	Green leaf area index	m ² leaf.m ⁻² ground		
LAIMx	R	Maximum LAI obtained during simulation	m ² leaf.m ² ground ⁻¹		
LeafAgeCl	R	Array with temperature sum ages for different leaf classes	degrees C.d		
LeafAgeMx	R	Required maximum effective temperature sum for a leaf to die	degrees C.d		
LeafAgeMxs	R	Cultivar array with LeafAgeMx values	-		
LeafAliveCl	R	Flag whether leaf class is alive or not	-		
LeafAr	R	Total leaf area of canopy per hectare	m ² leaf.ha ⁻¹ ground		
LeafArCl	R	Array with leaf areas for different leaf classes	m ² .ha ⁻¹		
LeafArGrowth	R	Rate of change in LeafAr	m ² leaf.ha ⁻¹ ground.d ⁻¹		
LeafArGrowthPl	R	Rate of change of LeafArPl	m ² leaf.plant ⁻¹ .d ⁻¹		
LeafArGrowthPl1	R	Change in leaf area per plant following exponential growth	m ² leaf.plant ⁻¹ .d ⁻¹		
LeafArGrowthPl2	R	Change in leaf area per plant following linear growth	m ² leaf.plant ⁻¹ .d ⁻¹		
LeafArGrowthRef	R	Reference leaf area increase per plant	m ² .plant ⁻¹ .degree C		
LeafArGrowthRefs	R	Cultivar array with leaf area growths of individual plant	m ² .plant ⁻¹ .degree Celsius.d ⁻¹		
LeafArPl	R	Total leaf area of individual plant	m ² .plant ⁻¹		
LeafArPlI	R	Initial value of LeafArPl	m ² .plant ⁻¹		
LeafClCnt	I	Number of used leaf classes	-		
LeafDeadWt	R	Dry weight of dead leaves	kg DM.ha ⁻¹		
LeafPar	R	Shape factor leaf dry matter growth	-		
LeafStemRatio	R	Ratio between new leaf and stem dry matter	-		
LeafWt	R	Dry weight of green leaves	kg leaf DM.ha ⁻¹		
LeafWtCl	R	Array with leaf weights for different leaf classes	kg DM.ha ⁻¹		

Continued

Name	Type	Description	Units	Min. value	Max. value
LeafWtGrowth	R	Rate of change of LeafWt	kg leaf DM.ha ⁻¹ .d ⁻¹		
LogFileUnit	R	Open unit for log file output	-		
LUE	R	Light Use Efficiency	g DM.MJ ⁻¹	2	3.3
Module	R	Name of model	-		
NewTask	R	Task that the model should carry out	-		
Nl	R	Number of layers used in soil water balance	-		
NPL	R	Planting density	#plants.ha ⁻¹		
OldTask	R	Previous task that the model carried out	-		
PAR	R	Photosynthetically active radiation	J.m ⁻² .d ⁻¹		
PARFraction	R	Fraction of RDD that is photosynthetically active	-		
PARTrans	R	Level of PAR at a particular depth in the canopy	J.m ⁻² .d ⁻¹		
Rain	R	Amount of rainfall	mm rain.d ⁻¹		
RainInt	R	Amount of rainfall that is intercepted by the crop	mm rain.d ⁻¹		
RainIntPar	R	Amount of rainfall intercepted per unit of leaf area index	mm rain.ha leaf ⁻¹ .ha leaf ⁻¹		
RDD	R	Daily short-wave radiation	J.m ⁻² .d		
RGRL	R	Relative growth rate of leaf area during exponential growth	(degrees C d) ⁻¹		
RootDepth	R	Rooted depth	m		
RootDepthChange	R	Rate of root elongation	mm.d ⁻¹		
RootDepthCropMx	R	Maximum rooting depth of the crop	m	0.2	1.2
RootDepthGrowthPar	R	Maximum daily increase in rooting depth	m.d ⁻¹		
RootDepthI	R	Initial rooting depth	m	0.05	0.25
RootDepthMx	R	Maximum value for rooted depth	m		
RootDepthSoilMx	R	Maximum value for rooted depth as soil characteristic	m		
RootGrowthFlag	R	Flag that indicates whether conditions at the tip of the root are suitable for growth	-		
RootLayerNo	R	Water balance layer number where root tips are growing	-		
SLA	R	Specific leaf area	ha leaf.kg leaf ⁻¹	0.0015	0.003
SourcePot	R	Available dry matter for growth	kg DM.ha ⁻¹ .d ⁻¹		
StemWt	R	Dry weight of the stems	kg DM.ha ⁻¹		
StemWtGrowth	R	Rate of change of StemWt	kg DM.ha ⁻¹ .d ⁻¹		
StemWtI	R	Initial dry weight of stems	kg DM.ha ⁻¹		
TKL	R	Thicknesses of soil compartments	m		
TMBase	R	Base temperature below which leaf area growth does not take place	degrees C		
TMDA	R	24 hour average temperature	degrees C		

Continued

Name	Type	Description	Units	Min. value	Max. value
TMEff	R	Daily effective temperature for leaf growth	degrees C		
TMEffGrowth	R	Effect of temperature on leaf growth	-		
TmEffGrowthTb	R	Table with effect of temperature on light use efficiency			
TMEffGrowthTBL	I	Length of array TMEffGrowthTB	-		
tmp1	I	Temporary integer	-		
TMSum	R	Temperature sum of TMEff	degree C.d		
TMSumLeafGrowth	R	Temperature sum during which leaf growth takes place	degree C.d		
TmSumLeafGrowth	R	Cultivar array with temperature sums during which leaf growth takes place	degree Celsius.d ⁻¹		
TotalAboveDryWt	R	Total aboveground dry weight (including dead leaves)	kg.ha ⁻¹		
TotalDryWt	R	Total dry weight (including dead leaves)	kg.ha ⁻¹		
TransAct	R	Total actual transpiration rate of the canopy	mm.d ⁻¹		
TransPot	R	Potential transpiration rate	mm.d ⁻¹		
TRWL	R	Array with transpiration rates per soil compartment	mm.d ⁻¹		
TuberFreshDryRatio	R	Tuber dry matter content as a fresh/dry ratio	-		
TuberFreshWt	R	Fresh weight of tubers	kg fresh.ha ⁻¹		
TuberWt	R	Dry weight of tubers	kg DM.ha ⁻¹		
TuberWtGrowth	R	Rate of change of TuberWt	kg DM.ha ⁻¹ .d ⁻¹		
TuberWtI	R	Initial value for dry weight of tubers	kg DM.ha ⁻¹		
WaterExtrPar	R	Amount of water that the plant can potentially transpire	d ⁻¹		
WaterStressIndex	R	Degree of water stress on a particular day	-		
WCAD	R	Volumetric water content at air dryness in each soil layer	cm ³ H ₂ O.cm ⁻³ soil		
WCFC	R	Volumetric water content at field capacity in each soil layer	cm ³ H ₂ O.cm ⁻³ soil		
WCLQT	R	Volumetric water content in soil compartments	cm ³ H ₂ O.cm ⁻³ soil		
WCREL	R	Relative water content, between field capacity and and wilting point	-		
WCST	R	Volumetric water content at saturation	cm ³ H ₂ O.cm ⁻³ soil		
WCWP	R	Volumetric water content at wilting point	cm ³ H ₂ O.cm ⁻³ soil		

References

- Dewar, R.C, B.E. Medlyn & R.E. McMurtrie, 1998.
A mechanistic analysis of light and carbon use efficiencies. *Plant Cell and Environment*, 21: 573-588.
- Haxeltine, A. & I.C. Prentice, 1996.
A general model for the light use efficiency of primary production. *Functional Ecology*, 10: 551-561.
- Sands, P.J., 1996.
Modelling canopy Production. III. Canopy Light Utilisation Efficiency and its sensitivity to physiological and environmental variables. *Aust. J. Plant Physiology*, 23: 103-114.
- Spitters, C.J.T & A.H.C.M. Schapendonk., 1989.
Evaluation of breeding strategies for drought tolerance in potato by means of crop growth simulation. *Plant and Soil*, 123: 193-203.