

een elementair model van gewasgroei

08

Bij de vakgroep Theoretische Teeltkunde en het Centrum voor Agrobiologisch onderzoek is gedurende een aantal jaren gewerkt aan de ontwikkeling van modellen voor de gewasgroei.

Er is veel aandacht besteed aan de simulatie van de potentiële groei, dat wil zeggen de groei onder omstandigheden waar de voorziening met water, mineralen en stikstof optimaal is en geen ziekten, plagen en onkruiden optreden. De groei van het gewas hangt dan vooral af van de straling en de temperatuur, de eigenschappen van de plantesoort en de teeltwijze. Daarnaast is om begrijpelijke redenen ook veel aandacht besteed aan situaties waar water in beperkte mate aanwezig is.

Simulatie van de gewasgroei onder deze omstandigheden is van groot belang, omdat de resultaten een referentiekader vormen dat aanleiding geeft tot het stellen van goed omschreven vragen. Bijvoorbeeld:

- Zijn de resultaten van de simulatie soms te veelbelovend, zodat meer onderzoek naar de fysiologische basis van het groeiproces nodig is?
- Of zijn de werkelijke opbrengsten onder veronderstelde optimale omstandigheden teleurstellend, doordat het gewas niet optimaal voorzien blijkt van water, mineralen en stikstof?
- Is er een of andere plaag of ziekte aan de aandacht ontsnapt?
- Wat is de invloed van de voornaamste weersfactoren op de groei en opbrengst?
- Kan de groei van het gewas beter beheerst worden door manipulatie van het microklimaat?
- Waardoor groeit een gewas als mais zo goed in gematigde streken?

De groei van een gewas kan ruwweg verdeeld worden in drie stadia: de kieming, de vegetatieve groei en de vorming van zaad, knol of ander opslag-orgaan. Tot nu toe is de meeste aandacht geschonken aan de groei in het vegetatieve stadium. In de eerste plaats, omdat dit stadium bij de weidebouw en de verbouw van groenvoedergewassen het belangrijkste is. Maar ook omdat meer en meer blijkt dat een goede vegetatieve ontwikkeling bij zaadgewassen niet gemist kan worden, al is het alleen maar voor de opslag van mineralen en stikstof, die bij de daarop volgende groei van zaad, knol of ander opslag-orgaan nodig zijn.

Naast de beperkingen ontleend aan de doeleinden van de modellen, zijn er beperkingen die voortvloeien uit de nog altijd gebrekkige kennis. Er is vrij veel bekend over transpiratie, CO₂-assimilatie en de kosten van omzetting van de fotosyntheseprodukten in eiwitten, vetten en wat dies meer zij. Over de processen die een rol spelen bij de ontwikke-

ling van vorm en functie, en die de verdeling bepalen van het organische materiaal over de verschillende organen van de plant, is veel minder bekend. Dit gebrek aan kennis blijkt in de modellen door het voorkomen van empirische relaties die ontleend zijn aan waarnemingen te velde en nauwelijks enige fysiologische achtergrond bezitten.

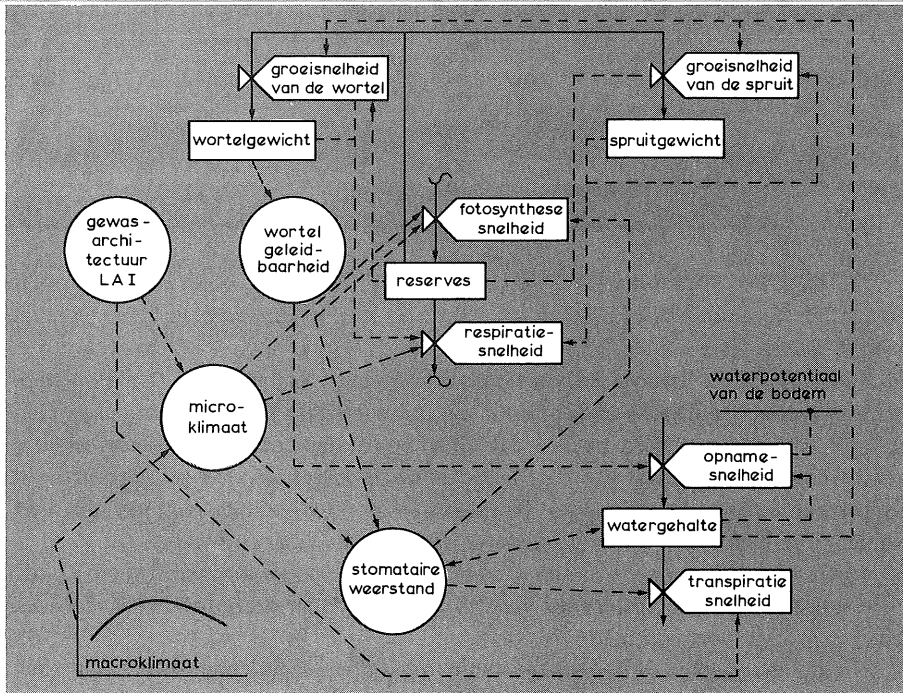
een korte modelbeschrijving

Een uitvoerige beschrijving van de basic crop simulator (BACROS) wordt gepubliceerd in de Simulation Monographs van het PUDOC(1). We volstaan hier met een korte, verbale beschrijving.

De simulatie betreft een gewas in het vegetatieve groeistadium, goed voorzien van water, mineralen en stikstof. De groei van het gewas is de toename in structureel drooggewicht, dat is het totale drooggewicht minus het gewicht van de organische verbindingen die beschouwd kunnen worden als reserves.

Het relatiediagram van het model is

weergegeven in figuur 08.1. De twee centrale toestandsvariabelen, die veel van de groeiprocessen beheersen, zijn de hoeveelheid reserves en het watergehalte van het gewas; de voornaamste sturende variabelen zijn de weersgegevens. Het microweer wordt afgeleid uit de standaardweersgegevens. De extinctie van de zonne- en hemelstraling en van de warmtestraling in het gewas wordt hierbij in rekening gebracht. De verdeling van het zichtbare licht over de bladeren wordt behandeld voor de berekening van de assimilatie en transpiratie. Deze verdeling hangt af van de gewasarchitectuur, gekarakteriseerd door de bladoppervlakte-index (LAI) en de bladstandverdeling. De extinctie van de turbulentie hangt ook af van de gewasarchitectuur en bepaalt de overdracht van latente warmte (in waterdamp), voelbare warmte, en van CO₂. De verhouding tussen latente en voelbare warmte bepaalt voor een groot deel het microweer en hangt vooral samen met het gedrag van de huidmondjes. Voor de simulatie van de tem-



08.1
Relatiediagram van het gewasgroeimiddel
BACROS.

peratuur aan het grondoppervlak wordt gebruik gemaakt van modellen die het warmtetransport in de bodem beschrijven. De assimilatie van CO_2 door het gewas wordt berekend door het optellen van de assimilatie van de verschillend belichte bladeren in het gewas. Deze assimilatie hangt af van de lichtintensiteit, CO_2 -concentratie in de lucht en de weerstand voor CO_2 -diffusie van de lucht boven het gewas naar de plaats waar de fotosynthese plaatsvindt. Transpiratie en CO_2 -assimilatie hangen nauw samen. Niet alleen omdat hoge transpiratie kan leiden tot verlies van turgiditeit en sluiting van huidmondjes, maar ook omdat lage assimilatie kan leiden tot deze sluiting, via regulering van de CO_2 -concentratie in de intercellulaire holten. Respiratie is de som van onderhouds- en groeirespiratie. Deze laatste hangt samen met de omzetting van reserves in structureel materiaal, en is daarom evenredig met de groeisnelheid. Deze evenredigheidsfactor hangt direct met de chemische samenstelling van het nieuw gevormde materiaal samen en is onafhankelijk van de temperatuur. De

respiratie die een gevolg is van de translocatie wordt als een deel van de groeiademhaling beschouwd. De snelheid van de onderhoudsrespiratie hangt nauw samen met de hoeveelheid proteïnen in de planten en hun levensduur. Deze snelheid is temperatuur-afhankelijk, doordat de levensduur van de proteïnen afneemt bij toenemende temperatuur.

De groeisnelheid van de spruit en de wortel hangt af van de hoeveelheid reserves in de plant en de temperatuur. Bij watertekort wordt de groei van de spruit vertraagd door een groter deel van de reserves ten goede te laten komen aan de wortel. Op deze wijze wordt een functionele balans tussen wortel- en spruitgroei gehandhaafd. Tot nu toe is geen bevredigende methode ontwikkeld voor de simulatie van de bladgroei in relatie tot de groei van de spruit of van het bladgewicht, zodat deze verhouding vooral wordt ontleend aan resultaten van veldproeven. Deze, in dit stadium onvermijdelijke manier van werken, limiteert de bruikbaarheid van de programma's, vooral in situaties waar geen gesloten gewasoppervlak aanwezig is, dus in het begin van de groei.

De vochttoestand van de plant, uitgedrukt in het relatieve watergehalte, wordt beheerst door de transpiratie van de spruit en de opname van water door de wortel. De transpiratie van de spruit is de som van de transpiratie van de op

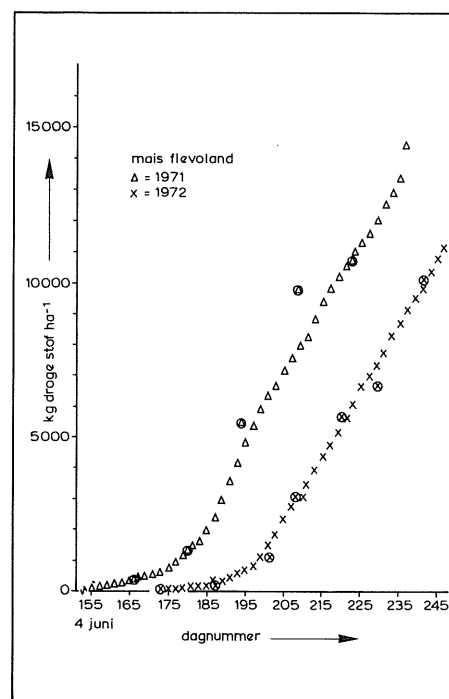
verschillende wijze aan straling blootgestelde bladeren. Deze bladtranspiratie hangt af van de geabsorbeerde straling, de vochtigheid en temperatuur van de omringende lucht, de weerstand van de grenslaag tussen blad en lucht en van de bladepidermis. De openingstoestand van de huidmondjes hangt af van de assimilatie, via de regulering van de interne CO_2 -concentratie of van het relatieve watergehalte. De gemiddelde bladtemperatuur, die nu ook kan worden berekend, beïnvloedt op zijn beurt de fotosynthese en wordt gebruikt in de berekening van groei en respiratie.

In eerste instantie wordt verondersteld dat de grond op 'veldcapaciteit' gehouden wordt, zodat het transport van water in de grond buiten beschouwing kan blijven. De geleidbaarheid van het wortelstelsel hangt af van de hoeveelheid wortels, de graad van verkurking en de bodemtemperatuur. De opname van water wordt verder beheerst door het potentiaalverschil tussen grond en plant, waarbij de laatste direct samenhangt met het relatieve watergehalte.

de basisgegevens

De processen die de basis vormen van het simulatiemodel zijn ontleend aan min of meer algemeen aanvaarde fysische, chemische en plantenfysiologische opvattingen. De vele benodigde parameters zijn of ontleend aan de literatuur, of gebaseerd op fysiologische experimenten in klimaatkamers. Het bleek echter al spoedig dat er kwalitatieve en kwantitatieve verschillen bestaan tussen planten opgekweekt in de klimaatkamer en in de gewassituatie in het veld. Zo blijkt bij mais de verzadigingswaarde van de CO_2 -assimilatie in het veld minder afhankelijk van de temperatuur dan in de klimaatkamer, en er zijn ook groeiomstandigheden waaronder de openingstoestand van de huidmondjes niet zo geregeld wordt dat de intercellulaire CO_2 -concentratie constant blijft. Ook blijkt dat het verband tussen relatief watergehalte en openingstoestand van de huidmondjes alleen redelijk bepaald kan worden door het uitvoeren van proeven onder veldomstandigheden.

Het een en ander heeft tot gevolg dat tijdens het werk toegegeven wordt op de zuiverheid van de leer, en dat het simu-



08.2

Gemeten (omcirkelde punten) en gesimuleerde groei van maïs.

latieprogramma op enkele punten aangepast wordt op grond van veldgegevens. Wel wordt zorgvuldig vermeden de parameters aan te passen bij afzonderlijke proeven, wat betekent dat series simulaties verricht worden met hetzelfde programma en dezelfde parameters en alleen de teelt- en de weersomstandigheden aan de werkelijke veldsituatie ontleend worden.

evaluatie

De meest voor de hand liggende manier om een simulatieprogramma op zijn bruikbaarheid te toetsen, is met behulp van veldproeven, waarbij periodiek geoogst wordt. Dit kan op twee manieren gebeuren: met of zonder simulatie van de ontwikkeling van het bladoppervlak. Wanneer het erom gaat te beoordelen of de nettogroei en transpiratie redelijk gesimuleerd worden, is het verstandig het gemeten verloop van het bladoppervlak in te voeren en zo de terugkoppeling tussen groei en bladontwikkeling in het simulatieprogramma te doorbreken. Wanneer zo redelijke resultaten bereikt worden, kan men overgaan tot herstel van deze terugkoppeling, om te verifiëren



08.3

De mobiele installatie van het CABO (Wageningen) voor het meten van CO₂-assimilatie, respiratie en transpiratie in het gewas.

ren of de aanvechtbare benadering van deze terugkoppeling toch redelijke resultaten geeft.

In figuur 08.2 worden de gemeten en gesimuleerde groei van maïs in de jaren 1971 en 1972 vergeleken voor de situatie waarin het verloop van het gemeten bladoppervlak met de tijd als gegeven in de simulatie is ingevoerd(1).

De vergelijking tussen gemeten en gesimuleerde groeisnelheden is in deze gevallen van beperkte waarde. Immers, de standaardafwijking van de opbrengst bij goed uitgevoerde experimenten is ongeveer 200 kg ha⁻¹, zodat de standaardafwijking van het verschil tussen twee opbrengsten ongeveer $\sqrt{(200^2 + 200^2)} = 300$ kg ha⁻¹ bedraagt. Bij groeisnelheden in de orde van 200 kg ha⁻¹dag⁻¹ zijn dus oogstintervallen van circa 14 dagen nodig voor het bereiken van procentuele standaardafwijkingen van 10%. Dit betekent dat alleen gemiddelden over vrij lange perioden gemeten kunnen worden.

Dit is anders, wanneer de CO₂-assimilatie direct gemeten wordt. Dit is mogelijk met de installatie die afgebeeld is in figuur 08.3, en gebouwd door Louwerse en Eikhoudt van het CABO. Hier wordt een oppervlak van circa 2x2 m² afgesloten met een transparante kamer, waarin de lucht geconditioneerd wordt en mo-

mentaan de CO₂-assimilatie en de transpiratie gemeten kunnen worden. Het weer en de stralingsverhoudingen binnen en buiten de kamer zijn uiteraard verschillend, maar door aanpassing van het simulatieprogramma kan hiermee rekening worden gehouden. Enkele resultaten van gemeten en gesimuleerde CO₂-assimilatiesnelheden gedurende een 24 uren periode zijn weergegeven in figuur 08.4. Een zorgvuldige bestudering van de verschillen onthult zwakke plekken van het simulatieprogramma. Men zou kunnen stellen dat gemiddeld de afwijkingen klein zijn, en zo tot de conclusie kunnen komen dat verdere analysering van het proces van CO₂-assimilatie door gewassen geen hoge prioriteit meer heeft. Hoe juist ook, we dienen wel te bedenken dat juist afwijkingen tussen verwachte en gemeten resultaten de aanzet kunnen vormen tot ontwikkelingen die leiden tot beter inzicht en zo tot verhoging van de efficiëntie van het gebruik van zonlicht in de praktijk van de landbouw. Het simuleren is juist zo waardevol, omdat het dit soort vergelijkingen mogelijk maakt, maar dit betekent wel dat simuleren en experimenteren hand in hand moeten gaan.

problemen van een modelbouwer

De problemen waar een modelbouwer voor kan komen te staan, kunnen goed toegelicht worden met een nadere beschouwing over de simulatie van de groei, dat wil zeggen van de snelheid waarmee de reserves benut worden voor de opbouw van de plant.

In eerste instantie leek het de aangewezen weg aan te sluiten bij de opvatting van exponentiële groei, dat wil zeggen te veronderstellen dat de groei van de plant of een van zijn organen evenredig is met de hoeveelheid plant of orgaan die er al is, via de formulering:

$$H = \text{INTGRL}(IH, \text{PRGS} \times H)$$

Hierbij wordt met de relatieve groeisnelheid PRGS de potentiële relatieve groei bij een bepaalde temperatuur bedoeld, dat wil zeggen de groeisnelheid die bereikt kan worden wanneer noch reserves, noch water, noch stikstof en mineralen de groei beperken. Vervolgens worden dan beperkingen ingevoerd, die bijvoorbeeld voor de beschikbaarheid van reserves kunnen leiden tot de formulering dat de werkelijke relatieve groeisnelheid (WRGS) gelijk is aan

$$\text{WRGS} = \text{PRGS} \times \text{VMF}$$

$$\text{VMF} = \text{AFGEN}(\text{VMFT}, \text{RES})$$

$$\text{FUNCTION VMFT} =$$

waarin de vermenigvuldigingsfactor (VMF) nul wordt als de reserves (RES) opraken.

oefening (08.1):

Schrijf een programma waarin de potentiële relatieve groeisnelheid bij 10°C nul is en toeneemt totdat een optium van 0.5 dag⁻¹ bereikt is bij 30°C en dan weer afneemt tot 0.2 dag⁻¹ bij 40°C en de vermenigvuldigingsfactor door gebrek aan reserves 0 is bij 0- of minder, en 1 is bij meer dan 4 procent reserves. Neem verder aan, dat de bruto-assimilatie 0.2 g CH₂O per gram plant per dag is, wanneer de temperatuur hoger ligt dan 25°C en lineair afneemt tot nul bij een temperatuur van 5°C. Neem verder aan, dat 1 gram CH₂O (reserves) nodig is voor de vorming van 0.75 gram plantmateriaal en dat geen reserves gebruikt worden voor het onderhoud. Vind door simulatie de relatieve groeisnelheid van de plant bij 30°C. Wat is dan het evenwichts-reservepercentage? Beneden welke temperatuur neemt het reservepercentage met de tijd af?

Het reservepercentage neemt bij deze voorstelling af door de groei, en toe door de bruto-assimilatie van de plant. Het eerste probleem, toegelicht in het vraagstuk, is de ongelimiteerde toename van het reservepercentage bij lage temperaturen. Dit verschijnsel zou zich niet voordoen, wanneer verondersteld wordt dat de assimilatiesnelheid op dezelfde wijze van de temperatuur afhangt als de groeisnelheid en bovendien lager is. Experimenten tonen aan, dat deze veronderstelling niet opgaat. Het blijkt eveneens dat reservepercentages niet boven ruwweg 20 procent uitgroeien, en dit betekent dat in het simulatieprogramma een negatieve terugkoppeling tussen reserveniveau en assimilatie ingevoerd moet worden. Het merkwaardige verschijnsel doet zich nu voor, dat er geen direct bewijs is van het bestaan van deze terugkoppeling en dat fysiologische of biochemische verklaringen van dit verschijnsel in hoge mate speculatief zijn. Niettemin moet men deze beperking op het reservepercentage expliciet in elk groeiprogramma formuleren, wanneer onderscheid gemaakt wordt tussen groei en assimilatie.

oefening (08.2):

Voeg een negatieve terugkoppeling in, zodat het reservepercentage niet boven de 20% uitkomt.

Een veel groter probleem wordt gevormd door het hele concept van de exponentiële groei. Bij een jonge plant kan verondersteld worden dat vrijwel al het weefsel meristematisch is en kan groeien. Bij een oudere plant is echter een deel van het weefsel volgroeid en draagt niet bij tot een potentiële groei-mogelijkheid, alhoewel de bijdrage tot de CO₂-assimilatie aanzienlijk kan zijn. Er is lange tijd geprobeerd dit ouder worden van het weefsel te simuleren door het invoeren van een integraal voor het meristematisch weefsel. Veronderstellend dat jong weefsel gedurende n dagen zijn meristematisch karakter behoudt, kan dit gebeuren door deze integraal te legen met een snelheid gelijk aan de inhoud gedeeld door n en de integraal voor het volwassen weefsel te laten toenemen met deze snelheid.

oefening (08.3):

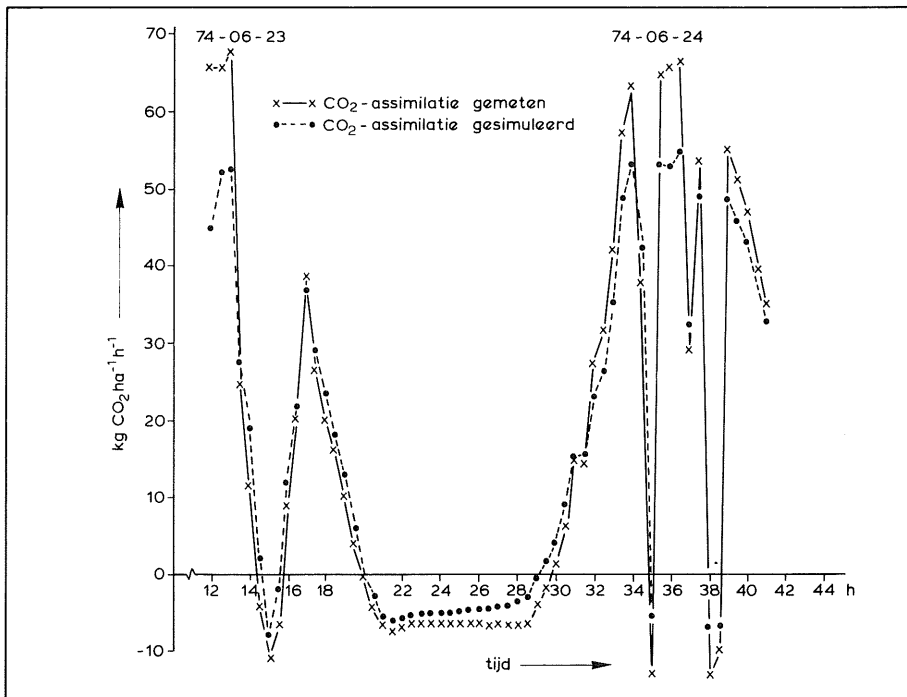
Verander het programma van oefening 08.1 zo dat jong en volwassen weefsel in gelijke mate bijdragen tot de assimilatie, maar zo dat de groei bepaald wordt door de als boven berekende hoeveelheid jong weefsel.

Hoe aantrekkelijk ook op het eerste gezicht, het blijkt op deze wijze niet mogelijk voldoende aansluiting te vinden bij de ontwikkelingsfysiologie, en wel doordat jong weefsel lang niet altijd meristematisch is. Neem bijvoorbeeld een maisblad. De lengtegroei van dit orgaan komt tot stand, doordat een meristematische zone in de schedebundel (schijnstengel) voor enige tijd een continue stroom van volwassen cellen produceert, die hoe jong ook, het vermogen tot verdere groei missen. Het probleem waar we hier voor staan, kan alleen opgelost worden door een ver-gaande studie van de ontwikkelings-fysiologie.

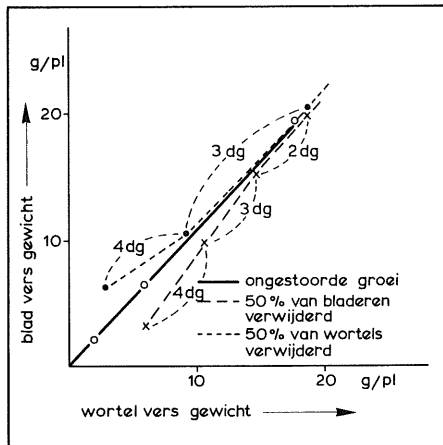
In simulatie is het betere meestal de vijand van het goede, en het goede nogal eens de vijand van het matige. Vandaar dat intussen ijverig gezocht wordt naar voorlopig bevredigende oplossingen. Hiertoe is overwogen dat het probleem van groei aan twee kanten aangepakt kan worden: van de kant van het groeiende weefsel, maar ook van de kant van de consumptie van de reserves. Zo kwam de vraag naar voren of een conceptie van relatieve groei niet gehandhaafd kon worden, door te veronderstellen dat er een consumptiesnelheid van de totale hoeveelheid reserves in de plant bestaat, die gelijk is aan

$$\text{CSR} = \text{RES} \times \text{RCS}$$

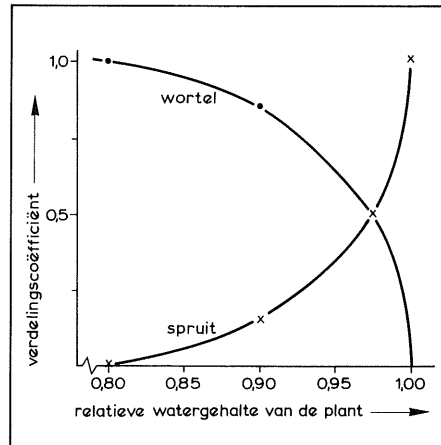
waarin RES de totale hoeveelheid reserves in de plant voorstelt, dus niet het percentage, en RCS een relatieve consumptiesnelheid, die op zijn beurt afhangt van de temperatuur en een optimumwaarde heeft die ongeveer gelijk is aan de optimale relatieve assimilatiesnelheid. Deze veronderstelling houdt in, dat in het donker de reserves exponentieel afnemen, en dat er een lineair verband bestaat tussen hoeveelheid reserves in de plant en hun consumptiesnelheid. Bij deze wijze van voorstellen wordt impliciet aangenomen dat planten



08.4
Dagelijks verloop van de gemeten en gesimuleerde CO₂-assimilatie.



08.5
Herstel van de oorspronkelijke blad-wortelverhouding bij bonen(o) na het knippen van een deel van de bladeren (x) en van de wortels (o). Bovendien staan de tijdsintervallen tussen de waarnemingen vermeld.



08.6
De verdelingscoëfficiënt van de groeisnelheid van wortel en spruit in relatie tot het relatieve watergehalte in de plant.

een hoeveelheid actief meristematisch weefsel hebben die nauw samenhangt met de hoeveelheid reserves die ter beschikking staan.

oefening (08.4):
Verander het programma van oefening 08.1 nu zo, dat de groeisnelheid niet meer afhangt van de hoeveelheid weefsel, maar van de hoeveelheid reserves in de plant.

Een ander probleem betreft de verdeling van de groei over spruit en wortel. Het is bekend dat we hier te maken hebben met een functionele balans die nauw samenhangt met de opname van water door de wortel en de transpiratie van water door de spruit. Bij toename van de transpiratie neemt het watergehalte in de bladeren wat af en de negatieve potentiaal van het water in de bladeren

wat toe, en daarmee het potentiaalverschil tussen spruit en water rond de wortel, zodat weer tegemoet gekomen kan worden aan de toegenomen vraag aan water. Het lagere watergehalte in de bladeren blijkt de groei van de spruit negatief te beïnvloeden, waardoor meer reserves beschikbaar komen voor de groei van de wortel en de spruit-wortelverhouding zich op een lagere waarde instelt. Dit verschijnsel is uitvoerig bestudeerd door Brouwer(2) en kan het beste geïllustreerd worden door proeven, waarbij hetzij een deel van de wortels, hetzij een deel van de spruit verwijderd wordt. Het blijkt dan, zoals in figuur 08.5, dat de oorspronkelijke verhouding zich in de loop van de tijd herstelt.

oefening (08.5):
In figuur 08.5 zijn de waarnemingen verricht met tussenpozen van enkele dagen. Maak nu een schatting van de tijdconstante van herstel van de oorspronkelijke verhouding na knippen van de wortels en na knippen van de spruit. Probeer te verklaren waardoor deze tijdconstante van herstel groter is bij knippen van de spruit.

In een simulatieprogramma kan dit verschijnsel gesimuleerd worden door het invoeren van een verdelingscoëfficiënt van de groei over spruit en wortel die samenhangt met het relatieve watergehalte, zoals bijvoorbeeld weergegeven in figuur 08.6. De vraag doet zich dan wel voor, of dit leidt tot een aanpassingspatroon met een redelijke tijdconstante. Behalve door simulatie, kan een dergelijke vraag opgelost worden door een mathematische analyse van de grootte van de tijdconstante.

De tijdconstante van aanpassing van de wortel-spruitverhouding na een verstoring hiervan wordt gedefinieerd door:

$$T_a = (S/R) (d(S/R)/dt)^{-1} \quad (08.1)$$

waarin S en R het spruit en wortelgewicht voorstellen. Na uitwerking blijkt deze uitdrukking gelijk te zijn aan:

$$T_a = \frac{S \cdot R}{R(dS/dt - S(dR/dt))} \quad (08.2)$$

oefening (08.6):

Ga na dat de definitie van de tijdconstante overeenkomt met dat wat gezegd is in artikel 03 en geef de bedoelde uitwerking.

Volgens de distributiefunctie (fig. 08.6) zijn de groeisnelheden van spruit en wortel gelijk aan

$$dS/dt = GR \cdot F \text{ en}$$

$$dR/dt = GR \cdot (1-F) \quad (08.3)$$

waarin GR de groeisnelheid van de hele plant is, zoals volgt uit hoeveelheid reserve en de relatieve consumptiesnelheid van de reserves, en F de verdelingscoëfficiënt. GR is per definitie ook gelijk aan het totale plantgewicht, gedeeld door de tijdconstante van de groei, dus

$$GR = (S+R)/T_g \quad (08.4)$$

oefening (08.7):

Hoe groot is T_g wanneer het reservepercentage 10 procent bedraagt en de relatieve consumptiesnelheid van reserves 1 dag^{-1} .

Hieruit volgt dat

$$dS/dt = ((S+R)/T_g)F \text{ en}$$

$$dR/dt = ((S+R)/T_g) \cdot (1-F) \quad (08.5)$$

Substituering in vergelijking (08.2) laat zien dat

$$T_a = \frac{S \cdot R}{S+R} \cdot \frac{1}{R \cdot F - S(1-F)} \cdot T_g \quad (08.6)$$

In het geval dat wortel verwijderd wordt, nadert F naar nul en de tijdconstante van aanpassing naar

$$T_a = \frac{R}{S+R} \cdot T_g \quad (08.7a)$$

in geval dat spruit verwijderd wordt nadert de tijdconstante tot

$$T_a = \frac{R}{S+R} \cdot T_g \quad (08.7b)$$

Uit deze uitdrukkingen blijkt in de eerste plaats dat de tijdconstante van

aanpassing evenredig is met de tijdconstante van groei. Dit is geen wonder, want zonder groei is er van aanpassing geen sprake. Een normale wortel-plant-verhouding ($R/R+S$) is ongeveer 1:3; er is zeker van een relatief tekort sprake, wanneer deze verhouding 1:5 bedraagt. In dit geval is de tijdconstante van aanpassing ongeveer twee dagen. Bij een relatief tekort aan spruiten is de verhouding $S/S+R$ ongeveer gelijk aan 1:2, zodat de tijdconstante van aanpassing ca. vijf dagen bedraagt.

oefening (08.8):

Beredeneer waarom dit verschil in tijdconstante in werkelijkheid nog groter kan zijn.

Deze tijdconstanten zijn in een orde van grootte die overeenkomt met die van proefresultaten.

De veronderstelling van complementaire groei tussen spruit en wortel beheerst ook de wortel-spruitverhouding in afhankelijkheid van de transpiratie. Dit blijkt als volgt.

In geval van evenwicht is

$$dR/R = dS/S \quad (08.8)$$

Met behulp van de vergelijkingen (08.3) volgt hieruit dat

$$R/S = (1-F)/F \quad (08.9)$$

In de evenwichtstoestand is de transpiratie ook gelijk aan de opname. Wanneer we nu aannemen dat de verdampingsvraag gelijk is aan E en de opening van de stomata direct samenhangt met het relatieve watergehalte (zie ook artikel 09), dan is de transpiratie evenredig met het produkt $F \cdot E$. Wanneer we ook aannemen dat de potentiaal van het blad evenredig is met het relatieve watergehalte, dan is de opname evenredig met $(1-F)$. Dit betekent dat

$$R(1-F) = K \cdot S \cdot F \cdot E \quad (08.10)$$

waarin K een evenredigheidsconstante is, of dat

$$(1-F)/F = K(S/R) \cdot E \quad (08.11)$$

Substitutie in vergelijking (08.9) laat nu zien dat

$$R/S = \sqrt{K \cdot E} \quad (08.12)$$

oefening (09.9):

Waardoor komen S en R voor in vergelijking (08.10)? Waardoor zal vergelijking (08.12) niet precies geldig zijn?

Uit waarnemingen blijkt dat de wortel-spruitverhouding weliswaar toeneemt met toenemende verdamping, maar lang niet evenredig, zodat het in vergelijking (08.12) gesuggereerde verband in eerste instantie acceptabel is. Tijdens het construeren van eerdere versies van het simulatieprogramma was aan de aandacht ontsnapt dat de eenvoudige constructie van een distributiefactor (F) in afhankelijkheid van het relatieve watergehalte al tot dit verband leidde en werden allerlei constructies ingevoerd om te bereiken dat de spruit-wortelverhouding niet te veel af zou hangen van de potentiële verdamping. Het is onnodig te zeggen dat dit niet alleen leidde tot vreemde resultaten, maar ook dat het onmogelijk bleek deze fysiologisch te rechtvaardigen.

literatuur

1. Wit, C.T. de et al: Simulation of assimilation, respiration and transpiration of crops. Simulation Monographs. Pudoc, Wageningen, 1978.
2. Brouwer, R.: Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. Jaarboek I.B.S., pp. 31-39, 1963.

uitwerking oefeningen bij artikel 08

08.1

Een voorbeeld van zo'n programma is:

```
H = INTGRL (IH, GROEI)
GROEI = WRGSxH
WRGS = PRGSxVMF
PRGS = AFGEN (PRGSTB,TEMP)
FUNCTION PRGSTB = (10.,0.),(30.,0.5),(40.,0.2)
VMF = AFGEN (VMFTB,RES/H)
FUNCTION VMFTB = (0.,0.),(0.04,1.)
RES = INTGRL (0.,BRAS-GROEI/0.75)
BRAS = HxAFGEN (BRASTB,TEMP)
FUNCTION BRASTB = (5.,0.),(25.,0.2),(40.,0.2)
PRINT H, GROEI,RES,WRGS
PARAM TEMP=30.
INCON IH=2.
TIMER FINTIM=40., PRDEL=2.
END
STOP
ENDJOB
```

De relatieve groeisnelheid bij 30°C is 0.149 dag⁻¹. Dit is iets kleiner dan 0.75 x 0.2 = 0.15 dag⁻¹, doordat een klein deel van de bruto-assimilatie nodig is voor het op peil houden van het reserve-percentage. Dit percentage is vrijwel gelijk aan

$$\frac{0.15}{0.5} \times 4 = 1.2\%$$

Het reserve-percentage blijft toenemen, wanneer de mogelijke groeisnelheid gedeeld door 0.75 kleiner is dan de bruto-assimilatiesnelheid. Dus wanneer

$$\frac{0.5}{0.75} \times \frac{T-10}{30-10} < 0.2 \frac{T-5}{25-5}$$

ofwel

$$T < 12^\circ\text{C}.$$

08.2

Dit kan het eenvoudigste gebeuren door de uitdrukking voor bruto-assimilatie (BRAS) te vermenigvuldigen met

$$\text{INSW}(\text{RES}/\text{H} - 0.2, 1., 0.)$$

een uitdrukking die de waarde 1 of 0 aanneemt, wanneer RES/H - 0.2 kleiner dan wel groter is dan nul. Met deze uitdrukking wordt een discontinuïteit in het programma geïntroduceerd, zodat alleen met methode RECT gewerkt kan worden. Met behulp van een functie is een continue overgang te bewerkstelligen.

08.3

In het programma van oefening (08.1) dienen nu twee hoeveelheden weefsel te worden onderscheiden, jong en oud.

```
HJ = INTGRL (IHJ, GROEI-HJ/N)
HO = INTGRL (IHO, HJ/N)
H = HO+HJ
GROEI = WRGS x HJ
```

08.4

De volgende wijzigingen en aanvullingen zijn nodig:

```
GROEI = CSR x 0.75
CSR = RES x RCS
RES = INTGRL (0, BRAS - CSR)
RCS = AFGEN (RCSTB, TEMP)
FUNCTION RCSTB = .....
```

Bij 30°C is de relatieve bruto-assimilatiesnelheid 0.2 dag⁻¹. teneinde het reserve-percentage van oefening (08.1) ook hier te berekenen, moet gelden 0.012 x RCS = 0.2 ofwel RCS = 16.7 dag⁻¹.

08.5

De tijdconstante is de tijd die verstrijkt totdat de afwijking teruggebracht is tot 1/e = 1/2.71 van de oorspronkelijke waarde. Na het knippen van de wortel gebeurt dit binnen een week, zodat de tijdconstante circa 4 dagen is. Na het knippen van de spruit neemt het herstel een aanzienlijk langere tijd in beslag en is de tijdconstante circa twee maal zo groot. Een mogelijke verklaring is dat bij het knippen van de spruit, de fotosynthese navenant

verminderd wordt, zodat minder assimilatieproducten voor groei beschikbaar zijn.

08.6

In vergelijking (08.1) staat het omgekeerde van de relatieve veranderingssnelheid van de spruit-wortelverhouding, en dit is de manier waarop de tijdconstante van een systeem in artikel 03 gedefinieerd is. Voor de afleiding wordt gebruik gemaakt van de berekende uitdrukking voor de differentiaal van een quotiënt:

$$d\left(\frac{u}{v}\right) = \frac{v \cdot du - u \cdot dv}{v^2}$$

08.7

De plant bevat:

0.1 g reserves, zodat de groeisnelheid 0.1 x 1 = 0.1 dag⁻¹ bedraagt.

De relatieve groeisnelheid is dus 0.1 dag⁻¹ en de tijdconstante, T_g , is dus gelijk aan 10 dagen.

08.8

Bij verwijdering van de spruit wordt de fotosynthesecapaciteit aangetast, waardoor de tijdconstante van de groei T_g , groter is dan bij verwijdering van de wortel.

08.9

$K_1(1-F)$ en $K_2(F,E)$ zijn intensiteiten per eenheid wortel en per eenheid bladgewicht.

De snelheid van opname en verdamping wordt verkregen door deze intensiteiten met de hoeveelheid wortel en blad te vermenigvuldigen. De evenredigheidsfactor K in vergelijking (08.10) is gelijk aan K_2/K_1 . De uitdrukking (08.10) is alleen bij benadering geldig, omdat de evenredigheden die verondersteld zijn, slechts bij benadering opgaan.