

# Grenswaarden voor temperatuurfluctuaties van verschillende duur bij siergewassen

Beschrijving van het gewasmodel

F. Buwalda

© 2004 Wageningen, Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.

Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden vervoelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand, of openbaar gemaakt, in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, mechanisch, door fotokopieën, opnamen of enige andere manier zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Praktijkonderzoek Plant & Omgeving.

Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V. is niet aansprakelijk voor eventuele schadelijke gevolgen die kunnen ontstaan bij gebruik van gegevens uit deze uitgave.

Dit is een vertrouwelijk document, uitsluitend bedoeld voor intern gebruik binnen PPO dan wel met toestemming door derden. Niets uit dit document mag worden gebruikt, vermenigvuldigd of verspreid voor extern gebruik.



landbouw, natuur en  
voedselkwaliteit



Dit project werd uitgevoerd in opdracht van:  
NOVEM  
Productschap Tuinbouw  
Ministerie van LNV

Projectnummer: 41505074

**Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.**

Sector Glastuinbouw

Adres : Kruisbroekweg 5  
2771 KT Naaldwijk

Tel. : 0174-636700

Fax : 0174-636835

E-mail : [info.ppo@wur.nl](mailto:info.ppo@wur.nl)

Internet : [www.ppo.dlo.nl](http://www.ppo.dlo.nl)



# Inhoudsopgave

pagina

VOORWOORD .....	5
SAMENVATTING.....	6
1 INLEIDING .....	7
2 MATERIAAL EN METHODEN .....	8
2.1 Plantmateriaal en teeltsysteem .....	8
2.2 Experimentele behandelingen .....	8
2.3 Teelthandelingen.....	8
2.4 Waarnemingen.....	8
3 BESCHRIJVING VAN HET MODEL.....	9
4 RESULTATEN .....	10
5 DISCUSSIE .....	14
5.1 Doelfunctie.....	14
6 CONCLUSIES .....	15
LITERATUURVERWIJZINGEN.....	16
BIJLAGE 1: BESCHRIJVING VAN HET MODEL.....	17
BIJLAGE 2. SYMBOLEN EN PARAMETERWAARDEN VAN HET MODEL. ....	18
BIJLAGE 4 : ENGELSTALIGE PUBLICATIE .....	19

# Voorwoord

Voor u ligt het derde rapport van het project: **"Grenswaarden voor temperatuurfluctuaties bij siergewassen"**.

Na de definitiestudie en de basis experimenten voor de modelvorming beschrijft dit rapport het basis gewasmodel. Het rapport geeft een wetenschappelijke beschrijving. Op een congres in Potsdam in 2003 is dit model gepresenteerd. Voor Acta Horticulturae is daarover een publicatie geschreven waarin voor de doelgroep wetenschappers het model is uitgewerkt. Dit rapport is een bewerking in het Nederlands van die publicatie. Hierdoor is de opbouw en tekst wat ongebruikelijk. Door de oorspronkelijk Engelstalige opzet zijn de teksten in de figuren in het engels weergegeven.

Het rapport beschrijft wel het hart van het project. Het gewasmodel dat de basis vormt om de productie van siergewassen gegeven verschillende condities te kunnen sturen.

Fokke Buwalda.

# Samenvatting

Een voorlopig model voor groei en ontwikkeling van Kalanchoe werd ontwikkeld. Het model berekent versgewicht en ontwikkelingsstadium van individuele phytomeren aan de hoofdscheut van de plant, van de zijscheuten en van de generatieve delen in relatie tot licht en temperatuur. De snelheid van verandering van deze toestandsvariabelen wordt bepaald door de processen groei, ontwikkeling en verdeling van biomassa op basis van de relatieve sinksterkte van individuele organen. Activering van okselknoppen, waaruit de zijscheuten ontstaan, werd beschreven op basis van source/sink en ontwikkelingsstadium. De potentiële groei van onderdelen werd beschreven als een Richardsfunctie van het ontwikkelingsstadium. In het geval van de generatieve delen werd de potentiële groei nog vermenigvuldigd met het gemiddelde gewicht per phytomeer in de betreffende scheut.

Het model kon zo worden gekalibreerd dat het verloop van een eerdere proef met effecten van licht en temperatuur bij Kalanchoe (Horst, voorjaar 2003) behoorlijk goed simuleerde.

# 1 Inleiding

In een vraaggestuurde markt zijn doelgerichte technieken voor de sturing van het productieproces nodig (Dijkshoorn-Dekker, 1999). Om aan de marktvraag te kunnen voldoen streven telers ernaar om partijen planten van een specifieke grootte- of gewichtsklasse en uitwendige kwaliteit klaar te hebben op een vooraf bepaalde dag. Het eindgewicht van een plant wordt bepaald door de integraal van de groeiprocessen, terwijl het bloeitijdstip het geïntegreerde resultaat is van de ontwikkelingsprocessen. Een voorbeeld ter verduidelijking: bij het fietsen is de afgelegde afstand het geïntegreerde resultaat van de rijsnelheid. Voor diverse potplanten geldt dat de teeltduur tot bloei voorspelbaar is (White and Warrington, 1988; Karlsson et al., 1989; Snipen et al., 1999). Voor enkele potplantengewassen bestaan ook groeimodellen (bijv. Larsen, 1990). Wat betreft uitwendige kwaliteit (sierwaarde) stelde Dijkshoorn-Dekker (1999) dat de verhouding tussen breedte en hoogte een belangrijk kwaliteitsaspect is bij *Ficus benjamini*. De breedte van planten wordt over het algemeen vooral bepaald door de vertakking. Voor bloeiende potplanten is daarnaast het aantal bloemen en de omvang daarvan een belangrijk aspect. Er zijn aanwijzingen dat zowel zijnscheutvorming (Merritt & Kohl, 1989; Kaczperski et al., 1991; Liu and Heins, 1998; Dijkshoorn-Dekker, 1999) als ook de allocatie van biomassa naar generatieve delen (Bodson and Bernier, 1985; Halevy, 1987; Wardlaw, 1990; Marcelis et al., 1998) worden beïnvloed door source / sink relaties in de plant. Dit rapport beschrijft een concept-model voor groei en allocatie van biomassa naar zijnscheuten en generatieve delen van *Kalanchoe*. Het model is gebaseerd op de veronderstelling dat er bij een hogere source/sink verhouding meer biomassa naar zijnscheuten en generatieve delen gaat.

## 2 Materiaal en methoden

### 2.1 Plantmateriaal en teeltsysteem

Stekken van *Kalanchoe blossfeldiana* cv. 'Tenorio' werden geleverd door een commerciële vermeerderaar. Ze werden beworteld in 11 cm potten met een standaard potgrond, waaraan 0.75 kg PG-mix per m<sup>3</sup> was toegevoegd. De potten werden geplaatst op twee rijen kweektafels van 9.75 m<sup>2</sup> per tafel in verschillende afdelingen van 300 m<sup>2</sup> in een potplantenkas, model breedkapper 12.80. Water en bemesting werden verzorgd door middel van een eb/vloedsysteem, dat naar behoefte (2 – 3 beurten per week) voedingsoplossing doseerde volgens een standaardrecept voor bloeiende potplanten (Sonneveld en Straver, 1994).

### 2.2 Experimentele behandelingen

Drie temperatuurtrappen werden aangelegd door de klimaatcomputer (PRIVA Intégro, De Lier) in te stellen met verschillende stooksetpoints, te weten: 16, 19 and 22 °C. Om de verschillen tussen de drie temperatuurniveaus zo constant mogelijk te houden werden bij de 19 and 22 °C setpoints lichtverhogingen van 0.5 resp. 1.0 °C per 100 W m<sup>2</sup> ingesteld. De luchttingssetpoints werden 1.0°C boven de stooksetpoints ingesteld. Twee lichtniveaus werden gerealiseerd door middel van een enkele rij 400 W SON-T lampen, die boven de teelttafels aan één kant van het middenpad waren opgehangen. De lampen verhoogden het lichtniveau met 40 μmol PAR m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>. Aan de padkant werden kleine lichtschermen opgehangen om te zorgen dat de lampen geen invloed hadden op het lichtniveau aan de onbelichte kant van het middenpad. De bedoeling van de licht- en temperatuurniveaus was uitsluitend om verschillen te krijgen; er werd in dit experiment niet gestreefd naar bepaalde constante source/sinkverhoudingen. In de lange dag fase bleven de lampen 16 uur per etmaal branden. Tijdens de bloei-inductiefase brandden de lampen 10.5 uur per etmaal; gedurende de overige 13.5 uur waren ze uit en werden de verduisteringsschermen gesloten.

### 2.3 Teelthandelingen

Strekking van de planten werd gereguleerd door enkele malen met diaminozide te spuiten, waarbij tijdstip en dosering werden bepaald volgens het advies van LetsGrow.com. De dataset waarop het model is gekalibreerd is van planten die in de vegetatieve fase onder uniforme omstandigheden zijn gekweekt (19 °C, natuurlijk licht). Pas bij het ingaan van de korte dag op 13 februari 2003 zijn de licht- en temperatuurverschillen aangelegd.

### 2.4 Waarnemingen

Per lucht/temperatuurcombinatie werden de planten op drie aselekt bepaalde tafels in dezelfde afdeling geteeld. Wekelijks werden per tafel 3 planten waargenomen. De planten werden verdeeld in vegetatieve en generatieve delen van hoofdscheut en zijscheuten apart. Het aantal internodiën van de hoofdscheut en het aantal zijscheuten werden geteld en de totale plantlengte werd gemeten. De wekelijkse waarnemingen werden beëindigd zodra 80% van de planten het veilingsrijpe bloeistadium had bereikt. Dit tijdstip was afhankelijk van de temperatuur / lichtbehandeling: belichte planten bij 22°C werden geoogst op 8 april 2003, terwijl onbelichte planten bij 16°C pas op 8 mei 2003 klaar waren.

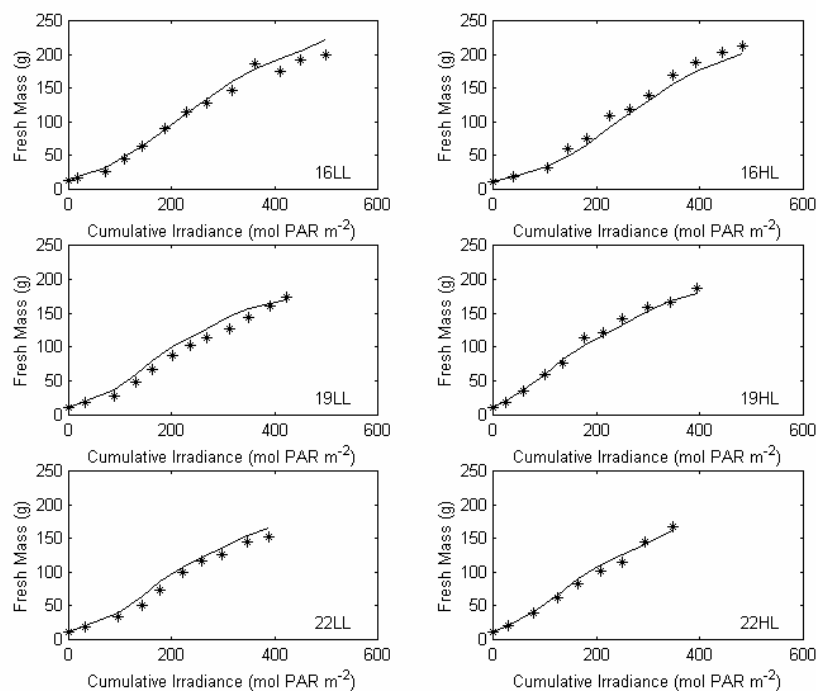


### 3 Beschrijving van het model

Een concept-model voor Kalanchoe werd gebouwd in Matlab 5.3 (the Mathworks Inc., Natick, USA). In appendix 1 zijn alle modelvergelijkingen te zien (nummers van vergelijkingen in de volgende paragraaf verwijzen naar deze appendix); in appendix 2 worden alle parameterwaarden weergegeven. Het model gaat uit van de afzonderlijke phytomeren van de hoofdscheut, die elk bestaan uit een nodium (oksel), een internodium, twee bladeren en twee okselknoppen die zich kunnen ontwikkelen tot zijnscheuten. Het aantal phytomeren per zijnscheut hangt af van de positie van de betreffende zijnscheut op de hoofdscheut (hoe hoger op de hoofdscheut, des te minder phytomeren in de zijnscheut). Om het model eenvoudig te houden is er echter maar één set toestandsvariabelen voor alle vegetatieve delen per zijnscheut, dus niet per phytomeer in de zijnscheuten. De hoofdscheut en de zijnscheuten zijn elk geassocieerd met een bloemhoofdje, dat wordt vertegenwoordigd door een extra, eindstandig phytomeer met een specifieke set parameters. Aangenomen werd dat alle phytomeren en bloemen in aanleg al aanwezig waren bij het begin van de korte dag behandeling, waarbij de jongste phytomeren nog onzichtbaar zijn vanwege hun geringe afmetingen. Met elk phytomeer zijn drie toestandsvariabelen geassocieerd: het versgewicht, ontwikkelingsstadium en activeringstoestand van de okselknoppen / zijnscheuten. Van de okselknoppen aan de zijnscheuten wordt aangenomen dat ze niet in staat zijn om 2e orde zijnscheuten te vormen. Allocatie van biomassa naar de verschillende onderdelen wordt op dezelfde manier bepaald als de verdeling van droge stof op basis van relatieve sinksterkte, beschreven door Heuvelink (1996; vergelijking 1 en 11 - 13). De dagelijkse hoeveelheid biomassa die beschikbaar is om te groeien wordt berekend op basis van de hele plant (vergelijking 5), met een verzadigingskromme voor de effectieve lichtonderschepping als functie van versgewicht (vergelijking 6), en een Q10-functie van temperatuur om de respiratie per gram versgewicht te berekenen (vergelijking 7). Ontwikkeling van vegetatieve delen wordt beschreven als een eenvoudige graaddagenfunctie (vergelijking 8). De ontwikkeling en rijping van generatieve delen gebeurt op dezelfde manier, maar dan met nog een extra functie van source / sink om rekening te houden met het vertragende effect van hoge temperatuur of lage lichtintensiteit op het in bloei komen (vergelijking 9). De potentiële groei van verschillende organen (vergelijking 10 – 12) wordt berekend als het product van de grootte van de dagelijkse ontwikkelingsstap en een Richards functie (Richards, 1959). In het geval van generatieve delen komt daar nog de invloed van het gemiddelde versgewicht per nodium bij (vergelijking 14), om rekening te houden met het algemene effect dat zijnscheuten met forsere stengels over het algemeen ook zwaardere bloemhoofdjes krijgen. Het uitlopen van zijnscheuten uit okselknoppen was afhankelijk van de source / sinkverhouding. Voor elke okselknop werd er dagelijks een hoeveelheid activeringsenergie geaccumuleerd. De dagelijkse hoeveelheid was evenredig met het product van de source / sinkverhouding en een Gauss-functie van het ontwikkelingsstadium, die de gevoeligheid van de okselknoppen voor het activeringssignaal bepaalt (vergelijking 15). Okselknoppen moeten op tijd genoeg activeringsenergie verzamelen om uit te kunnen lopen; zodra ze te oud waren nam de gevoeligheid af en daarmee de kans toe dat ze 'bleven zitten'.

## 4 Resultaten

Het ingaan van de korte dag op 13 februari 2003 is de starttijd van de simulaties met het model. De groei van Kalanchoe bij verschillende licht / temperatuurcombinaties bleek te kunnen worden beschreven door middel van een monotoon stijgende S-curve (Figuur 1). Het model simuleert dit door in het begin rekening te houden met een onvolledige lichtabsorptie, terwijl op het laatst de respiratielasten steeds zwaarder gaan wegen. Op basis van deze twee effecten verklaarde het model 98% van de variatie in de gecombineerde gegevens (Tabel 1). Van andere mogelijke effecten zoals een hoger droge stofgehalte in de generatieve delen of het beschaduwende effect van de bloemen werd aangenomen dat ze verwaarloosbaar waren. Het zichtbaar worden van vegetatieve nodia (Tabel 1) als het bloeistadium (Figuur 4) bleken sterk te zijn bepaald door de graaddagensom (met drempeltemperatuur 0°C), met respectievelijk 96% en bijna 98% van de variatie in de samengevoegde gegevens verklaard. Wat betreft het verschijnen van nodia bleek een simpele negatief exponentiële verzadigingscurve het proces goed te beschrijven. Het aantal vegetatieve nodia dat zichtbaar kan worden is aan een maximum gebonden door de inductie van bloei; dit verklaart het verzadigingsniveau.



*Figuur 1 - Totaal plant versgewicht (g) in relatie tot de lichtsom (mol PAR m<sup>2</sup>) onder invloed van de verschillende licht- en temperatuurbehandelingen. In de grafiekjes staan 16, 19 en 22 voor de temperatuursetpoints, terwijl 'LL' and 'HL' betrekking hebben op de lichtbehandeling: zonder resp. met assimilatiebelichting. De sterretjes geven gemeten datapunten weer, de doorgetrokken lijnen betreffen simulatiereultaten.*

Tabel 1 - Mate van overeenkomst ( $R^2$ ), tussen gesimuleerde gegevens en de bijbehorende gemeten waarden. Alle gegevens gepresenteerd in figuur 1 t/m 4 werden meegenomen in de berekeningen.

Eigenschap	Determinatie ( $R^2$ )
Gewicht hoofdscheut (g)	0.98
Gewicht zijscheurten (g)	0.94
Gewicht bloemen (g)	0.96
Gewicht gehele plant (g)	0.98
Gewichtsverhouding zijscheuten / hoofdscheut	0.83
Gewichtsverhouding Generatieve / vegetatieve delen	0.96
Aantal zijscheuten	0.96
Bloeistadium	0.98
Aantal zichtbare nodia in de hoofdscheut	0.96

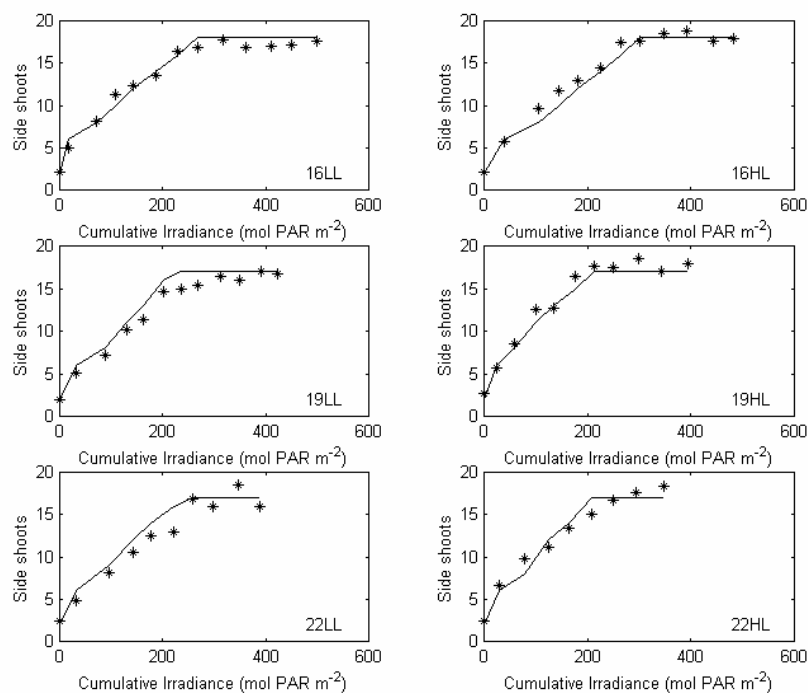
De assimilatiebelichting had maar weinig effect op het gemiddelde lichtniveau over de totale duur van het experiment (Tabel 2), hoewel de lampen voor een toegevoegde lichtsterkte van  $40 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{s}^{-1}$  op plantniveau zorgden. Dit werd waarschijnlijk veroorzaakt doordat de schermen die in de buurt van de lampen waren opgehangen om te voorkomen dat de belichting invloed had op de onbelichte kant van de kas ook een deel van het zonlicht wegnamen. Wel was het verloop van de lichtsterkte verschillend als gevolg van de belichting: in het begin van de teelt in februari was het stralingsniveau buiten nog gering en was het effect van de belichting het belangrijkste, tegen het einde van de teelt in april – mei kreeg de schaduwwerking van de schermen de overhand. De reactietijd werd beïnvloed door het temperatuurniveau en door de belichting (Tabel 2). Het versgewicht van de vegetatieve delen van de hoofdscheut en de zijscheuten werd gestimuleerd door de belichting, maar niet het gewicht van de bloemen (Tabel 3). Onder de heersende omstandigheden in het experiment liepen vrijwel alle zijscheuten uit, zodat de behandelingseffecten gering waren. Niettemin was het aantal zijscheuten significant kleiner bij onbelichte planten opgekweekt bij  $22^\circ\text{C}$ , terwijl hetzelfde effect zich ook marginaal voordeed bij de combinatie onbelicht /  $19^\circ\text{C}$ . De temperatuurbehandelingen resulteerden in flinke verschillen in generatieve biomassa (Tabel 3, Figuur 3), en deze contrasten werden door het model redelijk goed beschreven (Tabel 1).

Tabel 2 - Effecten van het ingestelde verwarmingssetpoint en de aan- of afwezigheid van SON-T lampen op de reactietijd (tijd vanaf het begin van de korte dag periode totaan bloei (dagen). Verder over diezelfde periode de integralen van licht ( $\text{mol PAR photons per m}^2$ ) en temperatuur (graaddagen met basistemperatuur  $0^\circ\text{C}$ ) en het gemiddelde licht- ( $\text{mol PAR photons m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) en temperatuurniveau ( $^\circ\text{C}$ ).

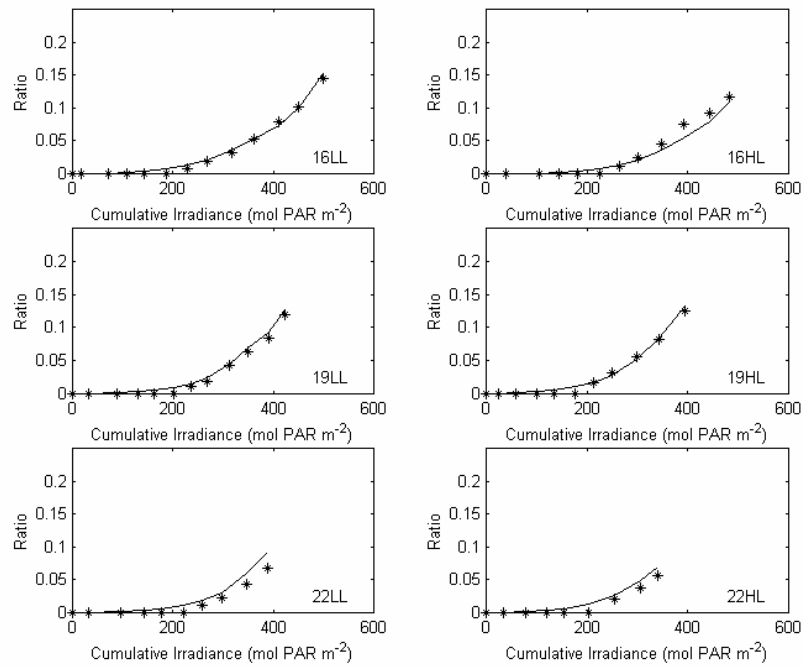
Verwarmings- setpoint ( $^\circ\text{C}$ )	SON-T lampen	Reactietijd (d)	PAR som ( $\text{mol m}^{-2}$ )	Temperatuur- som ( $^\circ\text{C.d}$ )	Gemiddeld lichtniveau ( $\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ )	Gemiddelde temperatuur ( $^\circ\text{C}$ )
16	zonder	84	502	1487	6.0	17.7
16	met	75	486	1377	6.5	18.4
19	zonder	75	426	1591	5.7	21.2
19	met	69	397	1491	5.8	21.6
22	zonder	61	389	1378	6.4	22.6
22	met	54	353	1252	6.5	23.2

Tabel 3 - Effecten van het ingestelde verwarmingssetpoint en de aan- of afwezigheid van SON-T lampen op het versgewicht in het veilingrijpe stadium van de vegetatieve delen van hoofdscheut en zijscheuten, en van de generatieve delen (bloemen en bloemstelen) en van de gehele plant. In de rechterkolom staat het uiteindelijke aantal zijscheuten per plant weergegeven. Op de onderste regel geeft de  $LSD_{0.5}$  het kleinste significante verschil van de gemiddelden aan op het niveau  $P = 0.05$  (Student Newman Keuls test).

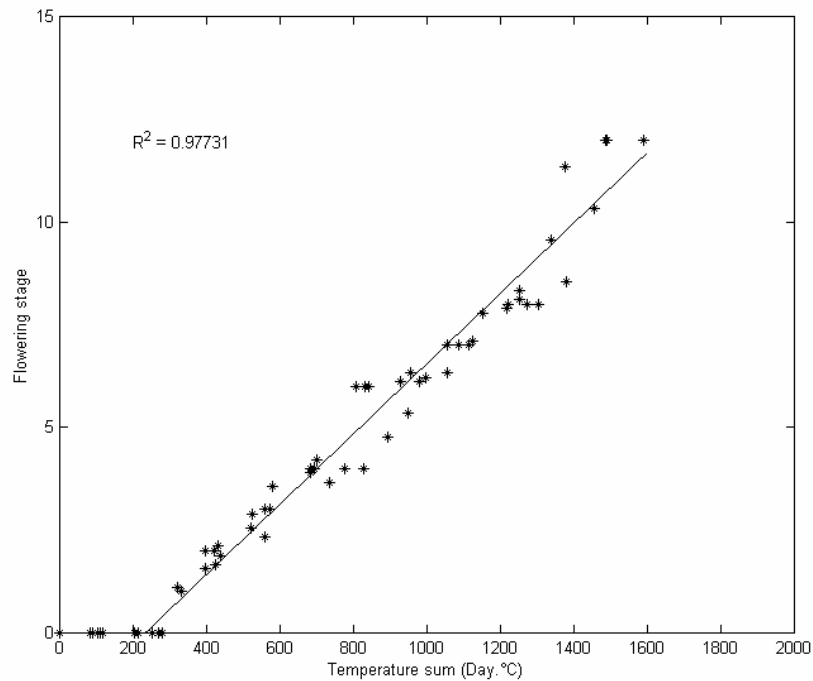
Verwarmingssetpoint (°C)	SON-T lampen	Versgewicht (g)				Aantal zijscheuten
		Hoofdscheut	Zijscheuten	Bloemen	Gehele plant	
16	zonder	107	67	25	199	18
16	met	115	75	22	212	18
19	zonder	105	50	19	173	17
19	met	108	58	21	186	18
22	zonder	95	48	10	153	16
22	met	99	60	9	168	18
$LSD_{0.5}$		9	12	3	18	1.3



Figuur 2– Aantal zijscheuten in relatie tot de lichtsom (mol PAR m<sup>2</sup>) onder invloed van de verschillende licht- en temperatuurbehandelingen. Legenda van behandelingen: Zie Figuur 1



*Figuur 3- Verhouding tussen generatieve en vegetatieve biomassa in relatie tot de lichtsom (mol PAR m<sup>-2</sup>) onder invloed van de verschillende licht- en temperatuurbehandelingen. Legenda van behandelingen: zie Figuur 1.*



*Figuur 4- Gesimuleerde (lijn) en waargenomen (sterretjes) bloeistadia van Kalanchoe in relatie tot de temperatuursom (graaddagen). Gegevens van alle behandelingen en waarnemingsdagen werden gecombineerd bij het berekenen van de fit van de curve op de meetgegevens (R<sup>2</sup>).*

## 5 DISCUSSIE

Hoewel het groeimodel uitging van een sterk gesimplificeerde ongedifferentieerde plant, was het toch in staat om het verloop van het versgewicht na te bootsen van proefplanten in een experiment dat in het voorjaar van 2003 werd uitgevoerd. Ondanks dat kan het nodig blijken om het model te verfijnen wanneer het wordt gevalideerd met onafhankelijke gegevens uit een ander teeltseizoen. Zowel de proefresultaten als de simulatiegegevens bleken kwalitatief in overeenstemming te zijn met het veronderstelde effect van de verhouding tussen aanbod van en vraag naar assimilaten (source / sink) op de verdeling van biomassa. De allocatie van biomassa naar bloei en zijscheuten werd gestimuleerd door assimilatiebelichting, terwijl het uiteindelijke aantal zijscheuten dat tot ontwikkeling kwam was verminderd in planten die bij hoge temperatuur zonder assimilatiebelichting hadden gestaan. Vooral in het najaar blijkt vaak dat niet alle zijscheuten tot ontwikkeling komen. Een ander effect dat in herfst- en winterteelten op kan treden is een uitstel van bloei (Buwalda et al., 2000). Hoewel de veronderstellingen die aan het model ten grondslag liggen dus duidelijk zijn terug te zien in de meetresultaten, moet het model nog gevalideerd worden, vooral met gegevens uit andere teeltseizoenen<sup>1</sup>.

### 5.1 Doelfunctie

Bij het toepassen van teeltsturing op basis van een teeltplan of een gewasmodel is een geschikte doelfunctie zeker even belangrijk als een goed model. Wanneer een teler tegelijkertijd groei, ontwikkeling en kwaliteit wil beheersen bestaat de belemmering dat er momenteel geen overeenstemming is over een algemeen geldende en kwantitatieve definitie van het begrip kwaliteit. Voor bloeiende potplanten is het duidelijk dat uitwendige kwaliteit (sierwaarde) een belangrijk onderdeel van een dergelijke definitie zou vormen. Een gewasmodel om optimale trajecten naar dat doel te kunnen berekenen zal dan ook kwantitatieve functies moeten bevatten met betrekking tot deze sierwaarde. Als een bijdrage aan de ontwikkeling van een generiek kwantitatief kwaliteitsmodel stellen wij voor dat uitwendige kwaliteit een kwestie is van verhoudingen. Belangrijke aspecten zijn vertakking, uitgedrukt als aantal zijscheuten ten opzichte van het aantal oksels in de hoofdscheut, het versgewicht van zijscheuten als percentage van dat van de hele plant, de breedte of het versgewicht in verhouding tot de planthoogte, aandeel van het versgewicht van de bloemen aan het totale plantgewicht, of het aantal bloemen in relatie tot de afmetingen van de hele plant. Elk van deze verhoudingen heeft te maken met de verdeling van biomassa binnen de plant. Het model lijkt de verdeling redelijk goed af te handelen (Tabel 1). Kwantitatief inzicht in de allocatie van biomassa in relatie tot het klimaat en de toestand van het gewas opent ook de mogelijkheid om het meest energie-zuinige traject naar een bepaald teeltdoel te berekenen. Op deze manier kan de teler besparen op energiekosten terwijl ook het bereiken van de GLAMI-norm een stap dichterbij wordt gebracht.

---

<sup>1</sup> Dit wordt beschreven in deelverslag 3 van het vierde rapport. Een verslag over een teeltproef met modelsturing.

## 6 CONCLUSIES

Het Kalanchoe-model blijkt in staat te zijn om een aantal belangrijke aspecten van groei, ontwikkeling en uitwendige kwaliteit na te bootsen, vooral bij verschillende temperatuurniveaus. De resultaten bevestigen, maar bewijzen nog niet helemaal, de veronderstelde invloed van source/sinkrelaties op de biomassaverdeling naar zijscheuten en bloemen bij Kalanchoe.

# Literatuurverwijzingen

- Bodson M, Bernier G (1985) - Is flowering controlled by the assimilate level? *Physiol. Veg.* 23: 491-501.
- Buwalda F, Eveleens B, Wertwijn R. (2000) - Ornamental crops tolerate large temperature fluctuations: a potential for more efficient greenhouse heating strategies. *Acta Hort.* 515: 141-149.
- Dijkshoorn-Dekker MWC, Eveleens-Clark, BA (1999) - Introduction of a market oriented information system for growth control of *Ficus benjamina*. *Acta Hort.* 507: 99-105.
- Halevy, A.H.(1986) - Assimilate allocation and flower development. In : *Manipulation of flowering* (Atherton, JG ed.), pp. 363-378. Butterworths, London.
- Heuvelink E (1996) - Dry matter partitioning in tomato: Validation of a dynamic simulation model. *Ann. Bot.* 77: 71-80.
- Kaczperski MP, Carlson WH, Karlsson MG (1991) - Growth and development of *Petunia x hybrida* as a function of temperature and irradiance. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 116: 232-237.
- Karlsson MG, Heins RD, Erwin JE, Berghage RD, Carlson WH, Biernbaum JA (1989) - Irradiance and temperature effects on time of development and flower size in chrysanthemum. *Sci. Hort.* 39: 257-267.
- Larsen RU (1990) - Plant growth modelling by light and temperature. *Acta Hort.* 272: 235-242.
- Liu B, Heins RD (1998) - Modeling poinsettia vegetative growth and development: the response to the ratio of radiant to thermal energy. *Acta Hort.* 456: 133-142.
- Marcelis LFM, Heuvelink E, Goudriaan J (1998) - Modelling biomass production and yield of horticultural crops: a review. *Sci. Hort.* 74: 83-111.
- Merritt RH, Kohl HC (1989) - Crop productivity and morphology of petunia and geranium in response to low night temperature. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 114: 44-48.
- Richards, FJ (1959) - A flexible growth function for empirical use. *J. Exp. Bot.* 10: 290-300.
- Snipen LG, Moe R, Soering J (1999) - Influence of potential growth factors in predicting time to flowering in poinsettia (*Euphorbia pulcherrima*). *Sci. Hort.* 81: 345-359.
- Sonneveld C, Straver N (1994) - Voedingsoplossingen voor groenten en bloemen geteeld in water of substraten. *Voedingsoplossingen glastuinbouw 8: PTG / PBN, Naaldwijk.*
- Wardlaw, IF (1990) - The control of carbon partitioning in plants. *New Phytol.* 116: 341-381.
- White JW, Warrington IJ (1988) - Temperature and light integral effects on growth and flowering of hybrid geraniums. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 113: 354-359.



## Bijlage 1: Beschrijving van het model.

De rekenstap van het model bedraagt 1 dag

### Toestandsvergelijkingen

$\Delta M_i / \Delta t = \min(\Delta P_i / \Delta t, B * \Delta P_i / \Delta t)$	Versgewichttoename van eenheid i onder niet-limiterende en limiterende omstandigheden gedurende periode t	[1]
$\Delta S_v / \Delta t = d_v(T)$	Toename in ontwikkelingsstadium van vegetatieve eenheden gedurende periode t	[2]
$\Delta S_g / \Delta t = d_g(T, B)$	Toename in ontwikkelingsstadium van generatieve eenheden gedurende periode t	[3]
$\Delta V_i / \Delta t = \alpha * B * g(S_i)$	Toename van activeringstoestand van okselknoppen gedurende periode t	[4]

### Modelfuncties

$A = p(M, I) - r(M, T)$	Versgewicht beschikbaar voor groei (g)	[5]
$p(M, I) = \beta * I * \chi^{-1} * \left(1 - e^{-\delta * M}\right)$	Versgewicht-equivalent van de fotosynthese	[6]
$r(M, T) = \varepsilon * M * Q_{10}^{(0.1 * T - T_{ref})}$	Versgewicht-equivalent van de respiratie	[7]
$d_v(T) = (T - T_{base}) / \phi_v$	Graaddagenfunctie voor vegetatieve eenheden	[8]
$d_g(T, B) = \left(1 + \left(\frac{\phi}{B}\right)^\gamma\right)^{-1} * (T - T_{base}) / \phi_g$	Graaddagenfunctie voor generatieve eenheden	[9]
$R_i = \mu * v * e^{-v * (S_i - \vartheta)} / \left(1 + \theta * e^{-v * (S_i - \vartheta)}\right)^{+\theta-1}$	Richards functie voor onderdeel i (voor generatieve en vegetatieve eenheden aan hoofd- en zijscheuten hebben de parameters $\mu, v, \vartheta, and \theta$ verschillende waarden)	[10]
$\Delta P_{i,v} / \Delta t = d_v(T) * R_i$	Potentiële versgewichttoename van vegetatieve eenheid i	[11]
$\Delta P_{i,g} / \Delta t = d_g(T, B) * f(M_i, N_i) * R_i$	Potentiële versgewichttoename van generatieve eenheid i	[12]
$B = A / (\sum P_{i,v} + \sum P_{i,g})$	Source / sink verhouding	[13]
$f(M_i, N_i) = M_i * \max(1, \eta - \kappa * N_i)^{-1}$	Versgewicht per nodium afhankelijk van nodiumpositie	[14]
$g(S_i) = \frac{1}{\sqrt{\sigma * 2\pi}} * e^{-0.5 * \left(\frac{S_i - \lambda}{\sigma}\right)^2}$	Gevoeligheid van okselknoppen voor het source/sink-afhankelijke activeringssignaal in relatie tot hun ontwikkelingsstadium	[15]

## Bijlage 2. Symbolen en parameterwaarden van het model.

Parameter	Waarde en eenheid	Omschrijving
$M, M_i$	g	Versgewicht van de gehele plant en van eenheid i
$P_i$	g	Potentieel versgewicht van eenheid i
$S_{v,i}, S_{g,i}$	Genormaliseerd (0-1)	Ontwikkelingsstadium van vegetatieve en generatieve eenheid i
$T$	°C	Gemiddelde etmaaltemperatuur
$A$	G	Hoeveelheid versgewicht beschikbaar voor groei (vergelijking 5, 13)
$B$	dimensieloos	Source / sink verhouding
$V_i$	Willekeurige eenheid	Activatietoestand van okselknop i
$t$	1 dag	Tijd, elementaire rekenstap van het model
$I$	mol fotonen m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup>	Integraal van fotosynthetisch actieve straling (PAR)
$\alpha$	0.044 (dimensionless)	Calibratiefactor voor het effect van source / sink op de activering van okselknoppen (vergelijking 4)
$\beta$	25.5 g mol <sup>-1</sup> PAR	Versgewicht-equivalent per mol PAR (vergelijking 6)
$\chi$	30 potten m <sup>2</sup>	Potafstand (vergelijking 6)
$\delta$	1.0 (dimensieloos)	Hellingshoek van de relatie tussen plantgewicht en effectieve bladoppervlakte (vergelijking 6)
$\varepsilon$	0.0178 d <sup>-1</sup>	Calibratiefactor voor het effect van plantgewicht op de respiratie (vergelijking 7)
$Q_{10}$	2.0 (dimensieloos)	Q <sub>10</sub> factor voor het effect van temperatuur op respiration (vergelijking 7)
$T_{ref}$	20 °C	Referentietemperatuur in de Q <sub>10</sub> functie (vergelijking 7)
$T_{base}$	0 °C	Temperatuur waar beneden de ontwikkelingssnelheid gelijk is aan 0 (vergelijking 8, 9)
$\phi_v, \phi_g$	1800, 2000 °C d	Temperatuursom benodigd voor rijping van vegetatieve en generatieve eenheden (vergelijking 8, 9)
$\varphi$	0.7 (dimensieloos)	Source / sinkverhouding waarbij de generatieve ontwikkelingssnelheid met 50% is geremd (vergelijking 9)
$\gamma$	3 (dimensieloos)	Hellingshoek van de invloed van source / sink op de ontwikkelingssnelheid (vergelijking 9)
$\mu_{m,s,g}$	12, 5.5, 3.0 g	Potentieel versgewicht van een eenheid van de hoofdscheut, zijscheuten of generatieve delen (vergelijking 10)
$\nu_{m,s,g}$	15, 15, 8 (dimensieloos)	Parameter die de steilheid van de Richards curve bepaalt, met respectievelijk waarden voor hoofdscheut, zijscheuten en generatieve delen (vergelijking 10)
$\vartheta_{m,s,g}$	0.62, 0.48, 0.50 dev. unit	Locatie van de maximale sinksterkte op de ontwikkelingsschaal van 0 tot 1, met respectievelijk waarden voor hoofdscheut, zijscheuten en generatieve delen (vergelijking 10)
$\theta_{m,s,g}$	0.8 / 0.6 / 0.6 (dimensionless)	Calibratieparameter voor de Richards curve met respectievelijk waarden voor hoofdscheut, zijscheuten en generatieve delen (vergelijking 10)
$\kappa$	0.8 (okselnummer) <sup>-1</sup>	Hellingshoek in de functie die het aantal nodia per zijscheut berekent afhankelijk van de positie op de hoofdscheut (vergelijking 14)
$N_i$	(dimensieloos)	Nodiumpositie van eenheid i (vergelijking 14)
$\eta$	9 nodia	Maximum aantal nodia per zijscheut (vergelijking 14)
$\pi$	3.1416 (dimensieloos)	Getal pi (vergelijking 15)
$\sigma$	0.025 dev. Unit	Spreiding van de gevoeligheidscurve van okselknoppen voor het activeringssignaal (vergelijking 15)
$\lambda$	0.4 dev. Unit	Locatie van maximale gevoeligheid op de ontwikkelingsschaal (van 0 tot 1; vergelijking 15)

## Bijlage 4 : Engelstalige publicatie

### **External Quality and Timing of Flowering Pot Plants - Modelling Side Shoot Emergence and Biomass Partitioning to Flowers of Kalanchoe**

F. Buwalda<sup>1,2,\*</sup>, C.J.T.J. Jillessen<sup>1</sup>, P.H.J. Korsten<sup>1</sup>, D. Zonnenberg<sup>1</sup> and F. van Noort<sup>1</sup>

1. Applied Plant Research - DLO, The Netherlands; 2. Dept. of Plant Sciences, Wageningen-UR, The Netherlands; \*corresponding author: Fokke.Buwalda@wur.nl

**Keywords:** *Kalanchoe blossfeldiana*, model, light, temperature, growth, development, reaction time, lateral shoots, biomass partitioning, flowers, visual quality

#### **Abstract**

**A preliminary model for Kalanchoe development and growth is presented. It considers mass and developmental stage of individual main axis phytomers, side shoots and generative parts per (main and side shoot) axis in relation to light and temperature. Rates of change of state variable values were calculated on the basis of the elementary concepts of light productivity to quantify growth, thermal time to describe development, and biomass partitioning according to relative sink strength of individual organs. Functions for effective light capturing and respiration were added to obtain a satisfactory fit of biomass to cumulative radiation. The daily rate of development was modelled as a function of thermal time, but modulated according to the current source / sink ratio. Activation of lateral buds, leading to the formation of side shoots, is described as depending on source / sink and stage of development, potential growth of generative organs was made proportional to the average mass per phytomer in each (main and side shoot) axis. The model could be calibrated to produce reasonably good fits of simulation results to data collected in an early season cultivation trial involving differential light and temperature treatments. The results are discussed in terms of target-driven production management, and of possible regulatory mechanisms available to the plant to co-ordinate growth and development.**

#### **INTRODUCTION**

It had been predicted that the trend towards a demand-driven market in horticulture will stimulate the development of target-driven production control techniques (e.g. Dijkshoorn-Dekker, 1999). In order to optimally meet the requirements of buying parties, growers must be able to have a batch of plants of pre-specified size, stage and quality ready for dispatch at a specific day. As the size (specifically: biomass) of flowering pot plants is the result of growth, while time to flowering is determined by developmental processes, prediction and control of growth and development are basic requirements for target-driven production. For many flowering pot plants (e.g. Chrysanthemum (Karlsson et al., 1989); Poinsettia (Snipen et al., 1999); Pelargonium (White and Warrington, 1988)), time to flowering is predictable. In addition, growth models have been developed for several ornamental pot plants (e.g. Larsen, 1990). However, considerably less agreement seems to exist with regard to quality of potted plants. External quality (ornamental value) and internal quality (postharvest performance) may differ considerably in their physiological backgrounds. The present study is focused exclusively on external quality aspects. Regarding external quality at the time of harvest, criteria are not explicitly and uniformly defined (Dijkshoorn-

Dekker 1999). For most flowering pot plant species, too much length or height is generally considered unfavourable. This may be the reason for the multitude of studies on height control strategies, such as DIF (e.g. Moe and Mortenssen, 1992), DROP (Cuijpers and Voegeleang, 1992), controlled drought stress (Voegeleang et al., 1992), application of chemical growth regulators and knowledge-based height control (Fischer and Heins, 1995). Dijkshoorn-Dekker (1999) described that the ratio of plant width to plant height is an important quality aspect of *Ficus benjamini*. This ratio was shown to be related to the branching structure of the plant, and influenced by pot spacing, light and temperature conditions. The authors proposed that branching in *Ficus* is influenced by source / sink relations in the plant, a high ratio being conducive to branching. Liu and Heins (1998) demonstrated that the quality-related parameters branching and stem diameter of *Poinsettia* were positively correlated with the ratio of radiant to thermal energy (RRT or photothermal ratio PTR), a conveniently simple ratio that is likely to be positively correlated with the source/sink ratio. The link between promoting branching and height control may be that within reasonable limits, the right proportion of height and plant diameter is important, rather than height as such.

In flowering pot plants, in addition to plant shape, flowering characteristics are obviously a predominant quality aspect. Again, the absolute amount of generative biomass or the actual number of flowers is probably not as important as the value of these variables relative to the size or mass of the whole plant.

The only single process that can be directly associated with external quality may be the elongation of stem internodes. Most other relevant quality aspects appear to be related to biomass partitioning, i.e. the triggering of axillary buds, initiating growth of lateral branches, and the allocation of biomass to generative structures. The present study focuses on the regulation of biomass partitioning in flowering pot plants. The main hypothesis underlying the preliminary model for *Kalanchoe* that is presented is that source / sink relations play a dominant role in determining biomass allocation to side shoots and flowers.

## **MATERIALS AND METHODS**

### **Plant material and cultivation system**

Cuttings of *Kalanchoe blosfeldiana* cv. 'Tenorio' were obtained from a commercial propagator. They were allowed to root in 11 cm pots containing a standard peat-based potting soil mixture, supplemented with spore elements by addition of 0.75 kg m<sup>-3</sup> PG-mix. The pots were placed on two rows of benches separated by a central aisle in three 12.80 m span greenhouses of 300 m<sup>2</sup> each. Water and nutrients were supplied by regularly flooding the benches with a standard nutrient solution for flowering pot plants according to necessity (typically 2 or 3 times per week).

### **Experimental treatments**

Temperature contrasts were imposed by programming the climate controller (PRIVA Intégro, De Lier, The Netherlands) with different heating setpoints, i.e. 16, 19 and 22 °C. In order to maintain these contrasts under conditions of high radiation, the 19 and 22 °C setpoints were increased by empirically determined factors of 0.5 and 1.0 °C per 100 W m<sup>-2</sup> of outside radiation, respectively. Ventilation temperatures were set 1 °C above the heating setpoint. Two light levels were imposed by means of a single row of 400 W SON-T lamps, delivering an additional PAR-flux of ca. 40 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, suspended over the benches on one side of the central aisle in each greenhouse. A small screen was mounted at the aisle-side of the lamps to minimise their influence on the low light level side of the greenhouse. The purpose of the light and temperature contrasts was only to produce differences in growth and development; no attempts were made to maintain a constant source/sink ratio in the plants.

During the long day (vegetative) phase, the lamps were on for 16 h day<sup>-1</sup>. Flowering was induced by imposing a short day treatment, in which the lamps were on during only 10.5 h day<sup>-1</sup>. During the remaining 13.5 h, black-out screens were closed, shutting out all outside light. The data set considered in this paper refers to plants that were grown under uniform conditions (19 °C, natural light) throughout the long day (vegetative) phase. Differential light and temperature treatments were imposed at the beginning of the short day phase. This was also the zero time of the simulations.

### **Sampling procedure**

Once per week, 9 randomly selected plants per treatment were harvested. The plants were dissected into generative parts and vegetative parts of main axis and side shoots separately. The number of main axis nodia and the number of side shoots was counted, overall plant height was measured and fresh and dry mass of the three separate categories of plant material was determined. Weekly sampling was discontinued when more than 80% of the plants in a particular treatment had reached the marketable flowering stage.

### **DESCRIPTION OF THE MODEL**

A preliminary model for Kalanchoe was programmed in Matlab 5.2 (the Mathworks Inc., Natick, USA). The model considers individual phytomers in the main axis, each phytomer consisting of a node, one internode, two leaves and two lateral buds. When activated, the lateral buds develop into side shoots. The number of phytomers in each side shoot is determined by its position on the main axis, but for simplicity, each side shoot has only one set of state variables. The main axis and side shoots are each associated with one head of flowers, represented by an extra phytomer with a special set of parameters. It was assumed that all phytomers and generative organs are already present in the meristems at the beginning of the short day treatment; the younger phytomers remaining undetected due to their microscopic size until they reach a certain stage of development. Three state variables are associated with each phytomer, i.e. fresh mass, developmental stage, and activation state of the lateral buds. The lateral buds of the side shoot phytomers and flower heads are assumed to be unable to form laterals. An overview of model equations and parameter values is given in appendix 1 and 2. Allocation of assimilates to the different plant parts is determined conventionally by their relative sink strength (e.g. Heuvelink, 1996). Daily assimilate availability for growth is calculated on a whole plant basis, with a saturation curve to estimate effective light capturing as a function of fresh mass, and a Q<sub>10</sub>-function to calculate assimilate requirements for respiration. Development of vegetative parts is modelled as a simple thermal time function. The rate of maturation of generative units is calculated similarly, but modulated by a switching function of the source/sink ratio to account for the attenuating effect of high temperature or low light conditions. Potential growth of organs per day is calculated as the product of their daily development and a richards function (e.g. Richards, 1953; Marcelis, 1994). In the case of generative organs, potential growth was modified by the influence of mean nodium mass, to account for the effect that shoots with thicker stems generally develop larger heads of flowers. Emergence of side shoots from the lateral buds of main axis nodia was modelled chiefly as a function of the source/sink ratio, similar to the mechanism regulating the formation or abortion of squares and bolls of cotton in the OZCOT model (Hanan & Hearn, 2003). Axillary buds were attributed with a developmental stage-dependent 'window' of sensitivity to the source/sink dependent triggering signal, of which they must accumulate enough before a certain stage of development in order to become activated.

### **RESULTS**

## Analysis of growth

Growth curves of *Kalanchoe* against cumulative radiation were monotonously increasing and slightly S-shaped (fig. 1). The model mimics this shape by taking into account the initial effect of increasing light capturing efficiency due to the expansion of leaf area, and an increasing assimilate requirement for respiration as the plants gain mass, explaining nearly 98% of the variation in the pooled data (table 3). Other plausible factors such as the effect of a higher dry matter content in the generative parts, or the shading effect of the flowers, are ignored in the present version of the model.

## Modelling development

Both the rate of emergence of vegetative nodia (fig. 4) and the stage of generative development (fig. 5) were closely associated with thermal time. For nodium emergence, a simple negative exponential saturation curve could be fitted to the pooled data of all treatments and observation times, explaining over 96% of the variation. A saturation curve is considered appropriate since under short day conditions, the number of vegetative nodia that can emerge is finite in view of the transition of the apical meristems to generative development. The successive stages of generative development as defined by the web-based advisory service <http://www.LetsGrow.com> showed a remarkably good fit to the temperature integral. Accumulated thermal units (with base temperature 0) explained nearly 98% of the variation in the pooled data of all treatments and observation times in this experiment (fig. 5). This is consistent with the effect of the mean temperature during the cultivation period on time to maturity (tab. 1).

## Activation of axillary buds

Fig. 2 shows that the rate of side shoot emergence was initially high and decreased towards the flowering stage. The main reason for the decrease appears to be the fact that under the conditions prevailing in the experiment, practically all side shoots emerged; there were no treatment differences in this respect at the time of dispatch (tab. 2).

## Biomass partitioning to flowers

The different temperature treatments resulted in considerable differences in allocation of biomass to the generative parts (tab. 2, fig.3) and these contrasts were captured quite well by the model (tab. 3). However supplementary lighting did not have much effect. This is not really surprising, since table 1 shows that the lamps did not contribute to the average light level, in spite of the fact that in the absence of light from outside, the lamps produced a PAR flux of ca.  $40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  at plant level (table 1). A plausible explanation is that the screens that were installed close to the lamps to shield off the non-lighted side of the greenhouse also partially blocked the sunlight. Since treatment effects on total plant FW and on the number of side shoots were relatively small, the difference in allocation to flowers is probably mainly related to the temperature effect on the growth duration of the flowers, which was short at high temperature and long at low temperature.

## DISCUSSION

Although the growth model was constructed simplistically as a single organ plant, it was able to mimic growth under spring conditions quite adequately. Given the sources of error in the model input (inhomogeneities in light distribution and temperature gradients in the greenhouse, instrumental error, within treatment variation in plant mass and sampling error), it seems unlikely that further sophistication will lead to better predictions. However, a necessity to improve the model may become apparent upon validation of the model on data obtained in different growing seasons. The data used to calibrate the model were collected under spring conditions. Therefore, daily amounts of light in the greenhouse increased

gradually in the course of the cultivation. Treatment contrasts regarding the number of side shoots were minimal, since in all treatments, the plants tended to activate nearly all main stem lateral buds. Nevertheless, the time courses shown in fig. 2 show that the trajectories of side shoot emergence were captured reasonably well. In other seasons, particularly in autumn, often not all main axis nodia develop side shoots. Some nodia develop only one rather than two, others none at all. Another well-known effect of low light conditions in autumn and winter is a delay in flowering (Buwalda et al., 2000). This clearly is an issue to be addressed when the model will be validated on data sets obtained in different seasons.

Temperature affected time to flowering, thereby also influencing the number of days the plants were able to absorb light and grow. High temperature in the early phases of the cultivation period had a stimulating effect on growth since the resulting higher rate of development promoted leaf expansion and thereby light absorption. However, in view of the shorter total cultivation period, high temperature did not result in a higher final biomass.

Plant height was not included in the present version of the model. In practice, growers regularly apply growth regulators in order to reduce the final height of their plants. In present experiment, plant elongation was controlled according to recommendations of the internet-based advisory service [www.LetsGrow.com](http://www.LetsGrow.com). However, government regulations may restrict the use of chemical growth regulators in the future. In the present experiment, some plants were grown without growth regulators. These plants showed a marked temperature effect on final length, plants grown at the highest temperature level becoming twice as long as those at low temperature (data not presented). This suggests that low cultivation temperatures would naturally diminish the need for chemical growth regulation.

In a fully demand-driven market, the importance of product quality may become even greater than it is at present. Target-driven production methods require model-based decision support or even on-line control of greenhouse conditions. In target-driven control, an adequate goal function is of equal importance as a good model which enables the grower to reach the target. However, a generic definition of (particularly external) quality is lacking at present. External quality would be a crucial element in any goal function for flowering pot plant cultivation, and any model for calculating trajectories towards a given target should include quantitative functions influencing these aspects. As a contribution to the development of a generic quality definition, we suggest that external quality of flowering pot plants may be a matter of proportions. Dominant aspects would be branching, quantified as the number of side shoots relative to the number of main axis nodia, fresh mass per unit of plant height, the ratio of plant diameter to height, and fresh mass of flowers as a proportion of total plant biomass. The model appears to handle such ratios reasonably well (tab. 3). Many of these characteristics involve the regulation of biomass partitioning. Like in many other horticultural crops such as tomato (Jones et al., 1989; Heuvelink, 1996, Cucumber (Marcelis, 1994) or chrysanthemum (Carvalho et al., 2001), Kalanchoe plants tend to realise only an elementary version of their genotypic potential under strongly source limited conditions, predominantly allocating biomass to the vegetative main axis. The extra assimilates available at higher source / sink ratios tend to activate extra sinks in the form of lateral shoots and more extensive generative structures. The effect of source/sink on biomass partitioning is influenced by both external (environmental) and internal (crop state) factors. Such effects are basically dynamic, and therefore require a dynamic model to describe them adequately. Quantitative insight in the relations between the greenhouse climate and development, growth and external quality also provides an opportunity to determine the most energy-efficient trajectory towards the cultivation target, enabling the grower to minimise energy costs and to reduce the environmental impact of the cultivation process.

## CONCLUSIONS

The Kalanchoe model presented in this paper seems to capture realistically some

important aspects of growth, development and external quality, particularly under different temperature conditions. The modelling results support, but do not yet conclusively prove, the validity of the hypothesis that source / sink relations influence biomass allocation to side shoots and flowers in *Kalanchoe*. The necessary next step in the further development of the model is to validate it on a new data set, obtained under autumn or winter conditions. It will also be necessary to include functions describing length and response to applications of growth regulators. These issues will be the subject of further study in the near future.

### **Acknowledgements**

The Dutch ministry of agriculture, nature management and fisheries, the Dutch horticultural commodity board and NOVEM, the Netherlands agency for energy and the environment, are gratefully acknowledged for financially supporting the research that has resulted in this publication. The authors also like to thank Ido Seginer for his constructive comments on a draft version of this article.

### **Literature cited**

- Buwalda F, Eveleens B, Wertwijn R. (2000) - Ornamental crops tolerate large temperature fluctuations: a potential for more efficient greenhouse heating strategies. *Acta Hort.* 515: 141-149.
- Carvalho SMP, Heuvelink E (2001) - Influence of greenhouse climate and plant density on external quality of chrysanthemum (*Dendranthema grandiflorum* Ramat. Kitamura): First steps towards a quality model. *J. Hort. Sci. Biotechnol.* 76: 249-258.
- Cuijpers LHM, Vogelezang JVM (1992) - DIF and temperature drop for short-day pot plants. *Acta Hort.* 327: 25-32.
- Dijkshoorn-Dekker MWC, Eveleens-Clark, BA (1999) - Introduction of a market oriented information system for growth control of *Ficus benjamina*. *Acta Hort.* 507: 99-105.
- Fischer PR, Heins RD (1995) - A process-control approach to Poinsettia height control. *HortTechnology* 5: 57-63.
- Hanan JS Hearn AB (2003) - Linking physiological and architectural models of cotton. *Agric. Systems* 75: 47-77.
- Heuvelink E (1996) - Dry matter partitioning in tomato: Validation of a dynamic simulation model. *Ann. Bot.* 77: 71-80.
- Jones JW, Dayan E, van Keulen H, Challa H (1989) - Modeling tomato growth for optimizing greenhouse temperatures and carbon dioxide concentrations. *Acta Hort.* 248: 285-294.
- Karlsson MG, Heins RD, Erwin JE, Berghage RD, Carlson WH, Biernbaum JA (1989) - Irradiance and temperature effects on time of development and flower size in chrysanthemum. *Sci. Hort.* 39: 257-267.
- Larsen RU (1990) - Plant growth modelling by light and temperature. *Acta Hort.* 272: 235-242.
- Liu B, Heins RD (1998) - Modeling poinsettia vegetative growth and development: the response to the ratio of radiant to thermal energy. *Acta Hort.* 456: 133-142.
- Marcelis LFM (1994) - A simulation model for dry matter partitioning in cucumber. *Ann. Bot.* 74: 43-52.
- Moe R, Mortensen LM (1992) - Thermomorphogenesis in pot plants. *Acta Hort.* 305:19-25.
- Richards, FJ (1959) - A flexible growth function for empirical use. *J. Exp. Bot.* 10: 290-300.
- Snipen LG Moe R Soering J (1999) - Influence of potential growth factors in predicting time to flowering in poinsettia (*Euphorbia pulcherrima*). *Sci. Hort.* 81: 345-359.
- Vogelezang J Cuijpers L, de Graaf - van der Zande MT (1992) - Growth regulation of bedding plants by reversed day/night temperature only? *Acta Hort.* 305: 37-43.
- White JW, Warrington IJ (1988) - Temperature and light integral effects on growth and flowering of hybrid geraniums. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 113: 354-359.



## Tables

Table 1. Effects of three levels of temperature setpoint in the greenhouse and the presence (w) or absence (w/o) of supplementary SON-T lamps on response time (time from the start of the short day treatment until flowering in days), and on cumulative radiation (mol PAR photons per m<sup>2</sup>) and temperature sum (degree days with basetemperature 0 °C) over that period. Columns 6 and 7 show the mean values of daily radiation sum (mol PAR photons m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) and temperature (°C) over the period from the start of flower induction to flowering..

Temperature setpoint (°C)	SON-T lamps	Reaction time (d)	PAR sum (mol m <sup>-2</sup> )	Temperature sum (°C d)	Mean radiation (mol m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )	Mean temperature (°C)
16	w/o	84	499	1487	5.9	17.7
16	w	75	482	1377	6.4	18.4
19	w/o	75	424	1591	5.6	21.2
19	w	69	393	1491	5.7	21.6
22	w/o	61	388	1378	6.4	22.6
22	w	54	341	1252	6.3	23.2

Table 2. Effects of three levels of temperature setpoint in the greenhouse and the presence (w) or absence (w/o) of supplementary lighting on the fresh mass at the time of dispatch of the main shoot, the side shoots (in both cases, vegetative parts of including leaves), generative parts (flowers and peduncles), and the total plant. In the rightmost column, final numbers of side shoots are presented.

Temperature setpoint (°C)	SON-T lamps	Fresh mass (g)				Number of side shoots
		Main axis	Side shoots	Flowers	Total plant	
16	w/o	107	67	25	199	18
16	w	115	75	22	212	18
19	w/o	105	50	19	173	17
19	w	108	58	21	186	18
22	w/o	95	48	10	153	16
22	w	99	60	9	168	18

Trait	Goodness of fit (R <sup>2</sup> )
FW main axis (g)	0.98
FW side shoots (g)	0.93
FW flowers (g)	0.96
FW total plant (g)	0.98
Side shoots/main axis FW ratio	0.82
Generative/vegetative FW ratio	0.96
Number of side shoots	0.96
Flowering stage	0.98
Visible nodia of main axis	0.96

Table 3. Goodness of fit (R<sup>2</sup>), calculated on the basis of mean squares and sum of squares of the difference between simulated data and the corresponding measured values. All data presented in figures 1 - 5 were included in the calculations.

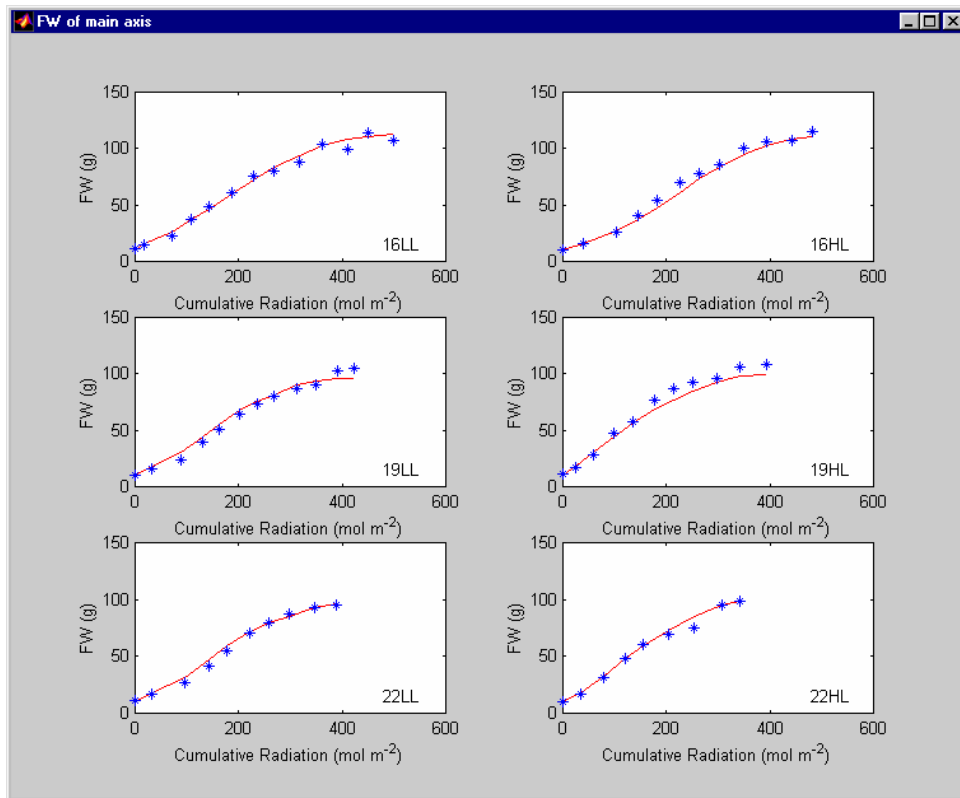


Figure 1 - Total plant FW (g) in relation to the radiation sum (mol PAR m<sup>-2</sup>) as affected by different light and temperature treatments. In the lower right corner of each sub-graph, 16, 19 and 22 denote temperature setpoints during the cultivation period, 'LL' and 'HL' denote natural light and natural plus supplementary light, respectively. Asterisks signify measured values, while continuous lines show simulation results.

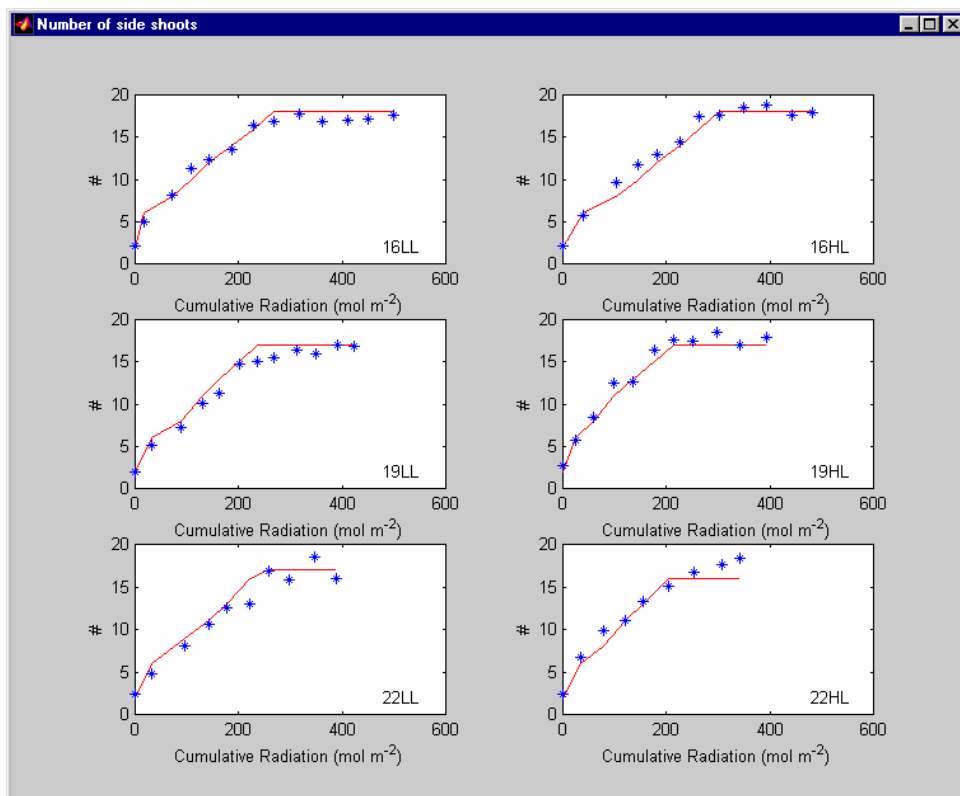


Figure 2 - Number of side shoots in relation to the radiation sum (mol PAR m<sup>-2</sup>) as affected by different light and temperature treatments. Legends and treatments as in fig. 1.

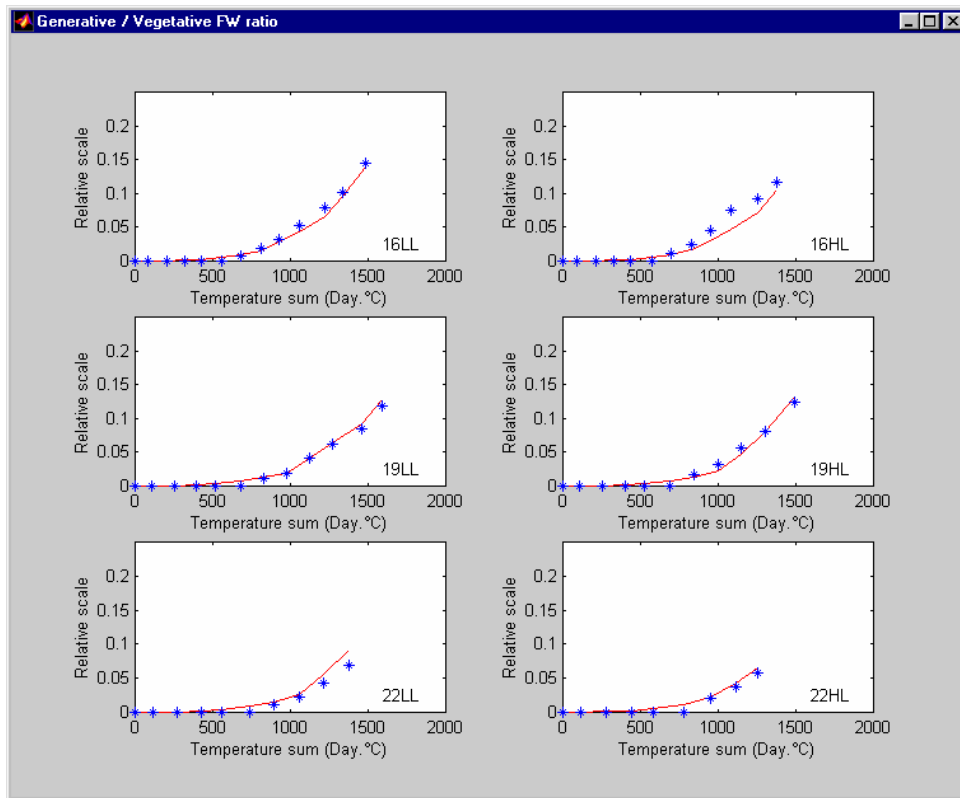


Figure 3 - Generative to vegetative fresh mass ratio in relation to thermal time (degree days) as affected by different light and temperature treatments. Legends and treatments as in fig. 1.

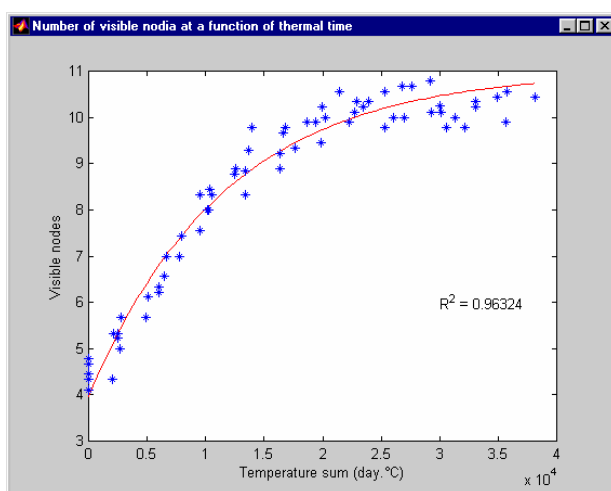


Figure 4 - Number of visible nodia of the main axis in relation to thermal time (degree days, base temperature 0 °C). Data from all treatments and sampling dates were combined to fit the curve.  $R^2$  denotes goodness of fit of measured against simulated data.

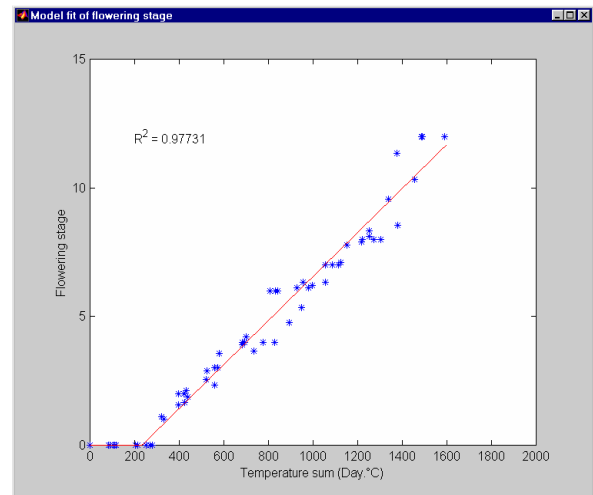


Figure 5. Simulated (red line) and observed (blue asterisks) flowering stage of Kalanchoe in relation to thermal time (degree days, base temperature 0 °C). Data from all treatments and sampling dates were combined to fit the curve.  $R^2$  denotes goodness of fit of measured against simulated data.

## Appendix 1. Model equations

---

### State equations

---

$\Delta M_i / \Delta t = \min(P_i, B * P_i)$	Growth of unit i under non-limiting or limiting assimilate availability during time t	[1]
$\Delta S_v / \Delta t = d_v(T)$	Vegetative unit development during time t	[2]
$\Delta S_g / \Delta t = d_g(T, B)$	Generative unit development during time t	[3]
$\Delta V_i / \Delta t = \alpha * B * g(S_i)$	Bud activation state increment during time t	[4]

---

### Model functions

---

$A = p(M, I) - r(M, T)$	Assimilates available for growth	[5]
$p(M, I) = \beta * I * \chi^{-1} * \left(1 - e^{-\delta * M}\right)$	Photosynthesis	[6]
$r(M, T) = \varepsilon * M * Q_{10}^{(0.1 * T - T_{ref})}$	Respiration	[7]
$d_v(T) = (T - T_{base}) / \phi_v$	Thermal time function for vegetative units	[8]
$d_g(T, B) = \frac{1}{1 + \left(\frac{\phi}{B}\right)^\gamma} * (T - T_{base}) / \phi_g$	Thermal time function for generative units	[9]
$R_i = \mu * v * e^{-v * (S_i - \pi)} / \left(1 + \theta + e^{-v * (S_i - \pi)}\right)^{1 + \theta^{-1}}$	Richards function for part i	[10]
$P_{i,v} = d_v(T) * R_i$	Potential growth of vegetative part i	[11]
$P_{i,g} = d_g(T, B) * f(M_i, N_i) * R_i$	Potential growth of generative part i	[12]
$B = A / (\sum P_{i,v} + \sum P_{i,g})$	Source / sink ratio	[13]
$f(M_i, N_i) = M_i * \max(1, \eta - \kappa * N_i)^{-1}$	Mean node mass depending on node position	[14]
$g(S_i) = \frac{1}{\sqrt{\sigma * 2\pi}} * e^{-0.5 * \left(\frac{S_i - \lambda}{\sigma}\right)^2}$		[15]

---

## Appendix 2. Symbols and parameter values of the model.

Parameter	Value and unit	Description
$M, M_i$	g	Fresh mass of total plant and of unit i
$P_i$	g	Potential growth of unit I during time t
$S_{v,i}, S_{g,i}$	Normalised (0-1)	Stage of development of vegetative and generative unit i, respectively
$T$	°C	Average daily temperature
$B$	dimensionless	Source/sink ratio
$V_i$	Arbitrary unit	Activation state of (main axis) lateral bud i
$t$	1 day	Time, basic step for model calculations
$I$	Mol PAR photons m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup>	Daily light integral
$N_i$		Node position of unit i
$\alpha$	0.035 (dimensionless)	Calibration factor for Source sink influence on buds
$\beta$	25.97 gFW mol <sup>-1</sup> PAR m <sup>-2</sup>	Light use efficiency
$\chi$	30 pots m <sup>-2</sup>	Pot spacing
$\delta$	0.8 (dimensionless)	Initial slope of the saturation curve of effective area depending on mass
$\varepsilon$	0.0178 d <sup>-1</sup> °C <sup>-1</sup>	Calibration factor for mass effect on respiration
$Q_{10}$	2.0 (dimensionless)	Q10 for temperature effect on respiration
$T_{ref}$	20 °C	Reference temperature in Q <sub>10</sub> function
$T_{base}$	0 °C	Temperature at which the rate of development is zero
$\phi_v, \phi_g$	1800, 2000 °C d	Temperature sum required for vegetative and generative unit maturation
$\varphi$	0.7 (dimensionless)	Value of B at which generative development is attenuated by 50%
$\gamma$	3 (dimensionless)	Slope of the response of developmental rate to B
$\mu_{m,s,g}$	10.7, 4.6, 2.0 g	Potential FW of a main axis, side shoot or generative unit
$\nu_{m,s,g}$	15, 15, 8 (dimensionless)	Parameter affecting the spread of the Richards curve with values for main axis, side shoot and generative units
$\pi_{m,s,g}$	0.6, 0.45, 0.5 dev. unit	Location of maximum sink strength on the developmental scale for main axis, side shoot and generative units
$\theta_{m,s,g}$	0.8 / 0.6 / 0.6 (dimensionless)	Tuning parameter of the Richards curve with values for main axis, side shoot and generative units
$\kappa$	0.8 nodia (node number) <sup>-1</sup>	Proportionality in side shoot node number function
$\eta$	9 nodia	Maximum node number of side shoots
$\sigma$	0.03 dev. unit	Spread of the curve determining bud sensitivity
$\lambda$	0.4 dev. unit	Location of maximum sensitivity of buds to B