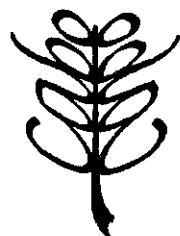


**Dynamische modellen in de
plantenveredeling**

C.J.T. Spitters

**CABO-Verslag nr. 125
1989**



Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek
Postbus 14, 6700 AA Wageningen

DYNAMISCHE MODELLEN IN DE PLANTENVEREDELING

C.J.T. SPITTERS

Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO),

Postbus 14, 6700 AA Wageningen

(Voorheen: Stichting voor Plantenveredeling (SVP), Wageningen)

CABO-Verslag nr. 125

october 1989

Nederlandstalige versie van

'Dynamische Modelle in der Pflanzenzüchtung'

Plenum-Vortrag 33. Jahrestagung der

Gesellschaft für Pflanzenbauwissenschaften

2. Oktober 1989, Wageningen.

Publikatie in:

Berichte der Gesellschaft für Pflanzenbauwissenschaften

Berichte der 33. Jahrestagung 2./4. Oktober 1989, Wageningen

Wissenschaftsverlag Vauk Kiel KG (1989)

INHOUDSOPGAVE

	pag.
Samenvatting	2
Inleiding	4
Modelbeschrijving	7
LINTUL (Light INTerception and Utilization simulator)	8
SUCROS (SUMmary CROp growth Simulator)	10
Gemengde modellen	11
Analyse van opbrengstverschillen tussen rassen	12
Tolerantie voor biotische stressfactoren	14
Tolerantie voor abiotische stressfactoren	16
Componenten van gewasfotosynthese	19
Discussie en conclusies	21
Referenties	25
Figuren en tabellen	29

DYNAMISCHE MODELLEN IN DE PLANTENVEREDELING

C.J.T. Spitters

Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO),

Postbus 14, 6700 AA Wageningen, Nederland

(Voorheen: Stichting voor Plantenveredeling (SVP), Wageningen)

Samenvatting

In de plantenveredeling worden modellen vooral gebruikt bij het onderzoek naar methoden van selectie en toetsing van genotypen (statistische modellen in kwantitatieve genetica, populatiegenetica en proefveldtechniek), maar nog weinig bij het onderzoek naar criteria voor selectie (mechanistische modellen in gewasfysiologie en epidemiologie).

Dit artikel beperkt zich tot de toepassingsmogelijkheden van de gewasfysiologische modellen in de plantenveredeling. Deze modellen geven een gestructureerd inzicht in de morfofysiologische processen die de gewasgroei en de uiteindelijke opbrengst bepalen. Ze zijn daarmee een hulpmiddel in het onderzoek naar de achtergronden van genetische variatie in opbrengst en reactie t.o.v. biotische en abiotische stressfactoren.

De volgende modelmatige benaderingen worden geëvalueerd:
(a) een analyse van opbrengst (Y) in termen van cumulatieve lichtonderschepping (ΣPAR_{int}), gemiddelde efficiëntie van lichtbenutting (E), oogst-index (HI) en het drogestofgehalte

(D_m) van het geoogste produkt:

$$Y = \Sigma \text{PAR}_{\text{int}} \cdot E \cdot \text{HI} / D_m$$

(b) een eenvoudig simulatiemodel (LINTUL), dat het seizoensverloop van de gewasgroei beschrijft op basis van deze componenten;

(c) een gedetailleerd model (SUCROS), waarin gewasgroei wordt beschreven op basis van fotosynthese, respiratie en drogestofverdeling.

Deze modellen blijken in het veredelingsonderzoek nuttig voor:

- interpretatiekader bij de analyse van experimentele resultaten. Vaak voldoet reeds de eenvoudige, statische benadering. Dit wordt toegelicht met de analyse van verschillen in knolopbrengst tussen aardappelrassen en met de analyse van genetische variatie in resistentie tegen *Phytophthora*, ook bij aardappel.
- het evalueren van verschillende scenario's. Met dynamische modellen zijn gemakkelijk vele varianten door te rekenen m.b.t. fysiologische parameters en milieu-variabelen. Dit wordt geïllustreerd met het effect van componenten van droogtetolerantie op de knolopbrengst bij aardappel in relatie tot tijdstip en intensiteit van de stress.
- extrapolatie van fysiologische detailinformatie naar groei en opbrengst van een geheel gewas onder variabele veldomstandigheden. Dit wordt toegelicht voor het effect van verschillen in bladfotosynthese op de fotosynthese van een geheel gewas.

INLEIDING

De plantenveredeling richt zich op het genetisch verbeteren van gewassen. De aldus verkregen, verbeterde rassen kunnen een hogere opbrengst hebben, een betere kwaliteit van het geoogste produkt of ze kunnen tegen lagere kosten worden geproduceerd (bijv. omdat ze zich beter lenen voor mechanische oogst). Tijdens het veredelingsproces wordt de kweker met verschillende vragen geconfronteerd, zoals: welke planteigenschappen zijn belangrijk, hoe groot is de genetische variatie voor die eigenschappen, volgens welk selectieschema kan het best worden geselecteerd, hoe dienen de potentiële rassen beproefd te worden, etc. Diverse aspecten zijn met wiskundige formules te beschrijven en lenen zich daarmee voor een modelmatige benadering, hetgeen een scherper inzicht geeft in de beschouwde aspecten en het doorrekenen van alternatieve veredelingsscenario's mogelijk maakt.

Simulatiemodellen worden op verschillende terreinen binnen het veredelingsonderzoek gebruikt:

(1) Populatie- en kwantitatieve genetica t.b.v. selectiemethoden. Veredeling berust op het principe dat de te beselecteren eigenschappen een genetische basis hebben. Door die genetische basis gedragen de eigenschappen zich in het selectieproces volgens bepaalde regels. De eenvoudigste situatie geldt voor eigenschappen die op één gen berusten en waarvan de expressie niet door het milieu wordt beïnvloed (bijv. gekreuktheid bij erwt). Het basismodel voor deze

kwantitatieve eigenschappen werd reeds door Mendel in 1865 opgesteld. Later werd de theorie aanzienlijk uitgebreid, o.a. om de resultaten van allerhande kruisingsschema's te verklaren, en deze theorie vormt de basis van de populatiegenetica. De populatiegenetische modellen beschrijven het gedrag van individuele genen over opeenvolgende generaties.

Veel landbouwkundig relevante eigenschappen erven echter aanmerkelijk complexer over; ze worden bepaald door vele genen en worden bovendien sterk beïnvloed door het milieu. Zaadopbrengst is zo'n eigenschap. Modellen voor het gedrag van deze kwantitatieve eigenschappen bij selectie zijn statistisch van aard en zijn het onderzoeksveld van de kwantitatieve genetica (handboeken: Mather & Jinks, 1971; Falconer, 1960; Bulmer, 1980).

(2) Proefveldtechniek. Selectie op milieu-gevoelige eigenschappen, zoals opbrengst, eist dat de potentiële rassen op ruime schaal worden beproefd. De kweker wordt dan geconfronteerd met vragen omtrent optimale veldjesgrootte en de benodigde aantallen herhalingen en beproevingslocaties. Deze proefveldtechnische aspecten volgen statistische wetmatigheden en er bestaat een uitgebreide literatuur over de statistiek van de afzonderlijke elementen (bijv. Cochran & Cox, 1957; LeClerg e.a., 1962). Hoewel de optimalisatie van proefveldtechniek binnen een veredelingsprogramma zich bij uitstek leent voor een modelmatige, integrerende benadering zijn daartoe opvallend weinig pogingen ondernomen; voor

aanzetten tot een geïntegreerde benadering zie bijv. Spitters (1984).

(3) Epidemiologie. Bij tolerantie en partiële resistentie voor ziekten en plagen speelt de populatie-ontwikkeling van de schadeverwekker een belangrijke rol. In de epidemiologische modellen wordt die populatie-ontwikkeling gekarakteriseerd met een aantal parameters (VanderPlank, 1963; Zadoks & Schein, 1979; Teng, 1985a,b). Simulatiestudies met deze modellen illustreren het belang van de afzonderlijke componenten en geven zo een aanwijzing welke componenten de beste perspectieven voor selectie bieden (Zadoks, 1971, 1975; Shaner & Hess, 1978; Van Oijen, 1989).

De epidemiologie van de schadeverwekker speelt ook een belangrijke rol bij de duurzaamheid van de resistentie, zodat epidemiologische modellen een hulpmiddel kunnen zijn bij het identificeren van resistentietypen die minder snel doorbroken worden door het pathogeen, alsook bij een efficiënt gebruik van de resistenties, evt. gecombineerd, in de teelt (Wolfe, 1985; Gould, 1986; Spitters & Ward, 1988).

(4) Gewasfysiologie. Opbrengst is een zeer complexe eigenschap; het eindresultaat van een groot aantal morfologische en fysiologische processen, die alle sterk worden beïnvloed door het milieu. Tot op zekere hoogte wordt deze complexiteit beschreven in de gewasgroeimodellen (overzichten: Loomis e.a., 1979; Penning de Vries, 1983; Whisler e.a., 1986). Deze modellen kunnen daarmee een

hulpmiddel zijn om de waargenomen opbrengstverschillen tussen genotypen te verklaren in termen van relevante groeiparameters. Via aanvullende simulatiestudies met het model kan het relatieve belang van de diverse componenten worden geëvalueerd in relatie tot de milieufactoren. Zo kan bijv. de invloed van fysiologische componenten van tolerantie en resistentie voor stressfactoren geëvalueerd worden in afhankelijkheid van tijdstip en intensiteit van de stress. De informatie kan worden gebruikt bij de ontwikkeling van geniteurs, bij de keuze van kruisingsouders - zodanig dat ze elkaar aanvullen in hun eigenschappen - en eventueel tijdens de selectie van de kruisingsprodukten.

Modellen worden in de veredeling verreweg het meest gebruikt in het kader van selectiemethoden en proefveldtechniek. Deze modellen zijn statistisch van aard. Het gebruik van modellen bij het afleiden van selectiecriteria komt echter pas aarzelend op. De daartoe geëigende modellen zijn dynamisch en mechanistisch van aard, d.w.z. zij beschrijven de effecten door de tijd heen en vanuit de onderliggende processen.

Het onderhavige artikel beperkt zich tot het gebruik van dergelijke gewasgroeimodellen in het veredelingsonderzoek.

MODELBeschrijving

Er zijn talrijke modellen ontwikkeld om de groei van

gewassen te beschrijven op basis van de onderliggende morfofysiologische processen en in relatie tot de milieufactoren. De diverse modellen verschillen met name in de gedetailleerdheid waarmee de deelprocessen worden beschreven. In dit artikel worden twee algemene gewasgroeimodellen gebruikt: een eenvoudig model (LINTUL) om de hoofdlijnen te illustreren, en een gedetailleerd model (SUCROS) om het effect van fysiologische deelprocessen te evalueren. De modellen worden eerst kort beschreven, hetgeen tevens het interpretatiekader geeft.

LINTUL (Light INTERception and Utilization simulator). De groeisnelheid van een gewas onder goede groeicondities is bij benadering evenredig met de hoeveelheid licht die het onderschept (Mayer, 1896; overzicht: Gosse e.a., 1986). In het model LINTUL (Spitters, 1987, 1988) wordt de gewasgroeisnelheid daarom berekend als:

$$\Delta W_t = f_t \cdot PAR_t \cdot E$$

waarin ΔW_t de groeisnelheid op dag t (g d.s. m^2d^{-1}), PAR_t de inkomende hoeveelheid fotosynthetisch actieve straling ($MJ m^{-2}d^{-1}$, 'licht', golflengten 400-700 nm), f_t de fractie die daarvan door het gewas wordt onderschept en E de gemiddelde lichtbenuttingsefficiëntie (g d.s. MJ^{-1}). PAR bedraagt 50% van de totale, inkomende zonnestraling (350-3000 nm), welke invoer voor het model is en wordt betrokken van een naburig weerstation.

Het verloop van de lichtonderscheppingscapaciteit vanaf plantopkomst tot volledige bodembedekking wordt beschreven met

de logistische functie:

$$f_t = \frac{N \cdot f_0' \cdot \exp(R_0 \cdot t)}{N \cdot f_0' \cdot \exp(R_0 \cdot t) + 1 - N \cdot f_0'}$$

waarin R_0 de initiële relatieve groeisnelheid, N de plantdichtheid en f_0' de initiële lichtonderschepping per plant. Omdat de snelheid van bodembedekking vooral door de temperatuur wordt bepaald wordt de tijd uitgedrukt als een temperatuursom, die wordt verkregen door de dagelijkse temperatuur (T) te accumuleren boven een bepaalde basistemperatuur. Ook de tijd van zaai tot plantopkomst wordt uitgedrukt als een temperatuursom (in °Cd).

De afname van lichtonderschepping tijdens de verouderingsfase wordt lineair verondersteld:

$$f_t = 0,5 - (t - t_{0,5})/d \quad \text{met } 0 \leq f_t \leq 1$$

waarin $t_{0,5}$ de tijd tot halvering van de lichtonderschepping en d de duur van de fase van afnemende interceptiecapaciteit. Veroudering wordt versneld door hogere temperaturen en is gerelateerd aan fenologische ontwikkeling, welke temperatuur gestuurd is, zodat ook voor deze fase de tijd in °Cd wordt gemeten. Indien de experimentele resultaten daartoe aanleiding geven kan de lineaire functie door een logistische vervangen worden.

De totale biomassa (W) wordt verkregen door de dagelijkse groeisnelheid (ΔW) over de tijd te integreren. De drogestofopbrengst aan marktbaar produkt (zaden, knollen) wordt berekend door de totale biomassa te vermenigvuldigen met de oogst-index (HI). Bij zaadgewassen voldoet het de oogst-

index éénmalig, alleen bij de eind oogst te beschouwen. Bij gewassen die ook vóór fysiologische rijpheid worden geoogst, zoals suikerbieten, wordt het tijdsverloop van HI beschreven als functie van de temperatuursom na plantopkomst. Via het drogestofgehalte (D_m) van het marktbaar produkt wordt de verse opbrengst (Y) verkregen als:

$$Y = \Sigma PAR_{int} \cdot E \cdot HI / D_m$$

waarin de cumulatieve hoeveelheid onderschept licht $\Sigma PAR_{int} = \Sigma (f_t \cdot PAR_t)$.

Ter illustratie zijn in tabel 1 parameterschattingen voor aardappel gegeven in relatie tot de vroegheidsklasse van het genotype.

De laatstgegeven formule geeft tevens een, in de literatuur steeds populairder wordende, procedure om waargenomen opbrengstverschillen te analyseren in enkele gewasfysiologisch relevante componenten. Daartoe dient naast de eindopbrengstcomponenten (Y , HI , D_m) tevens het tijdsverloop van de lichtonderschepping waargenomen te zijn. Dit wordt verkregen door tijdens het groeiseizoen regelmatig, bijv. wekelijks, het percentage bodembedekking met groen, fotosynthetisch actief blad te schatten, hetgeen eenvoudig op het oog kan gebeuren.

SUCROS (SUMmary CROp growth Simulator). In het model SUCROS (Van Keulen e.a., 1982; Spitters e.a., 1989b) wordt niet alleen de totale lichtonderschepping van het gewas berekend, maar ook het lichtprofiel binnen het gewas, en wel op basis van de bladoppervlakte-index (LAI , m^2 blad m^2 grond) en een

coëfficiënt (k) die een maat is voor de lichtonderschepping per eenheid LAI. Op geselecteerde tijdstippen binnen de dag en op geselecteerde diepten in het gewas wordt de fotosynthese berekend op basis van de fotosynthese-lichtrespons van individuele bladeren. Deze responscurve wordt gekarakteriseerd met zijn beginhelling (de initiële lichtbenuttingsefficiëntie ϵ) en de asymptoot (de lichtverzadigde fotosynthese A_m). Integratie over de gewaslagen en de tijdstippen binnen de dag geeft de dagelijkse CO_2 -assimilatie van het gewas.

De opgenomen CO_2 wordt omgezet in suikers (CH_2O), die deels worden gebruikt om de aanwezige biomassa te onderhouden (onderhoudsrespiratie R_m in $\text{g CH}_2\text{O m}^{-2}\text{d}^{-1}$) en voor de rest omgezet in structureel plantmateriaal volgens een bepaalde conversiefactor (C_f in $\text{g d.s. g}^{-1}\text{CH}_2\text{O}$). Dit geeft voor de dagelijkse groeisnelheid (ΔW in $\text{g d.s. m}^{-2}\text{d}^{-1}$):

$$\Delta W = C_f \cdot (A - R_m)$$

met A de gewasfotosynthese (in $\text{g CH}_2\text{O m}^{-2}\text{d}^{-1}$).

De gevormde droge stof wordt verdeeld over de diverse plantorganen volgens verdeelsleutels die een functie zijn van het fenologisch ontwikkelingsstadium. Door de bladbijgroei te vermenigvuldigen met het specifieke bladoppervlak (SLA in $\text{m}^2 \text{g}^{-1}$) wordt de toename in bladoppervlak verkregen, welke bijdraagt aan de lichtonderschepping op de volgende dag.

Parameterschattingen voor een aantal gewassen zijn gegeven door Van Heemst (1988) en Spitters e.a. (1989b).

Gemengde modellen. Het zal duidelijk zijn dat, afhankelijk van de doelstellingen van de gebruiker, diverse combinaties

tussen beide modellen mogelijk zijn (tabel 2). Bijv. in LINTUL kan de oogst-index worden vervangen door de SUCROS verdeelsleutels. Dit heeft het voordeel dat een geïntegreerde grootheid (HI) wordt vervangen door variabelen die momentane processen weergeven, waardoor de invloed van periodiek optredende stressfactoren eenvoudiger in het model te verwerken is. Analooq kan ook de afgeleide van de lichtonderscheppingsfunctie worden beschouwd, of kan lichtinterceptie berekend worden als $1 - \exp(-k \cdot LAI)$ op basis van de gesimuleerde LAI (zie Spitters & Schapendonk, 1989).

ANALYSE VAN OPBRENGSTVERSCHILLEN TUSSEN RASSEN

De eenvoudige benadering van lichtonderschepping en lichtbenutting kan worden gebruikt om opbrengstverschillen tussen genotypen te analyseren. Dit wordt geïllustreerd met de resultaten voor knolopbrengst van 15 aardappelrassen (Spitters e.a., 1989a). In tabel 3 is knolopbrengst uitgesplitst in de diverse componenten. De variatie tussen rassen is gekarakteriseerd met de genetische variatiecoëfficiënt (CV_g) en de nauwkeurigheid van de meting met de standaardfout van de rasgemiddelden, relatief uitgedrukt t.o.v. het algemeen gemiddelde over de rassen (CV_e).

De verschillen in cumulatieve lichtonderschepping werden vooral veroorzaakt door verschillen in tijdstip van loofafsterving, hetgeen blijkt uit de nauwe relatie tussen de cumulatieve lichtonderschepping en het tijdstip dat de

bedekking van de bodem met groen blad gereduceerd was tot 50% ($r=0,95$). Deze relatie wordt bevestigd door de sterke gecorreleerdheid van de cumulatieve lichtinterceptie van een ras en zijn vroegheidscijfer in de Nederlandse Rassenlijst ($r=-0,96$). Dit cijfer karakteriseert in feite de groeiduur van het ras, gemiddeld over vele milieus, en werd daarom in tabel 3 als onafhankelijke variabele gebruikt.

Vroege rassen handhaafden een groen bladerdek gedurende een kortere periode en hadden daarom een geringere cumulatieve lichtonderschepping ($r=-0,96$). Vroege genotypen hadden i.h.a. ook een grotere oogst-index ($r=0,62$) en een lager drogestofgehalte van de knollen ($r=-0,74$), maar er was geen significante relatie tussen vroegheid en lichtbenuttingsefficiëntie ($r=-0,12$). De rasverschillen in lichtbenutting en oogst-index waren te gering om een goede overeenkomst in de weg te staan tussen de drogestofopbrengst van de totale biomassa en de knollen enerzijds en totale lichtonderschepping anderzijds (resp. $r=0,89$ en $r=0,77$). De verse knolopbrengst was echter niet significant gerelateerd aan de cumulatieve lichtinterceptie ($r=0,17$) vanwege de grote genetische variatie in drogestofgehalte van de knollen ($CV_g = 13\%$), gecombineerd met een negatieve relatie tussen drogestofgehalte en vroegheid ($r=-0,74$).

Dus de rasverschillen in knolopbrengst werden voornamelijk verklaard door verschillen in cumulatieve lichtinterceptie en drogestofgehalte van de knollen. Beide componenten hebben een hoge 'heritability' ($h^2 = CV_g^2 / (CV_g^2 + CV_e^2)$) en lenen zich daarmee voor selectie en voor de keuze van kruisingsouders. Door

Spitters e.a. (1989a) worden eenvoudige en snelle bepalingmethoden voor de diverse componenten besproken.

TOLERANTIE VOOR BIOTISCHE STRESSFACTOREN

Opbrengstreductie door ziekten en plagen blijkt opvallend vaak verklaard te kunnen worden uit een reductie in cumulatieve lichtonderschepping, bij gelijkblijvende lichtbenuttingsefficiëntie en oogst-index. D.w.z. het pathogeen reduceert het bladapparaat, via een versnelde bladveroudering of door het bedekken of wegvreten van groen blad (discussie bij Waggoner & Berger, 1987, en Johnson, 1987). Ook genetische verschillen in opbrengstreductie konden op deze wijze worden verklaard, hetgeen werd aangetoond voor *Phytophthora infestans* bij aardappel (Haverkort & Bicamumpaka, 1986; Van Oijen & Budding, 1988) en voor *Puccinia recondita* bij tarwe (Spitters e.a., 1990).

De bruikbaarheid van een dergelijke analyse om genetische variatie in resistentie te verklaren wordt geïllustreerd in fig. 1 met resultaten van Van Oijen & Budding (1988) voor *Phytophthora* in aardappel. In een veldproef werden drie rassen geteeld bij drie behandelingen: (a) geïnoculeerd, (b) herhaaldelijk bespoten met fungiciden, waardoor het gewas ziektevrij bleef en (c) blanco, d.w.z. niet geïnoculeerd of bespoten, hetgeen leidde tot een lichte, natuurlijke infectie. Op basis van periodiek geschatte bodembedekking per veldje werd de cumulatieve lichtinterceptie berekend en gerelateerd

aan de knolopbrengst.

De aanwezigheid van *Phytophthora* versnelde de afname van groen blad en wel des te sterker naarmate de ziektedruk groter was. De rassen verschilden aanzienlijk in hun reactie: de rassen Bintje en Pimpernel werden sterker gereduceerd dan het ras Surprise (fig. 1a-c). Voor ieder object werd de cumulatieve lichtinterceptie berekend, welke evenredig is met het oppervlak onder de bodembedekkingscurve, en uitgezet tegen de knolopbrengst op drogestofbasis (fig. 1d). Binnen ieder ras was knolopbrengst nauw gerelateerd aan cumulatieve lichtinterceptie. De rassen verschilden niet significant in de helling van de regressielijn; alleen werd de lijn evenwijdig verschoven naar gelang de vroegheid van het ras. Fig. 1d toont daarmee dat de opbrengstreductie t.g.v. *Phytophthora* nagenoeg volledig verklaard werd uit een reductie in lichtonderschepping. Het toont ook dat verschillen in lichtbenuttingsefficiëntie en oogst-index ondergeschikt waren aan de verschillen in lichtinterceptie. Dit wijst erop dat, binnen vroegheidsgroepen, het tijdstip waarop de bodembedekking met groen bladoppervlak is gehalveerd, een bruikbaar gewasfysiologisch criterium is voor de resistentie van genotypen voor *Phytophthora*.

De genetische variatie in opbrengstreductie t.g.v. een pathogeen kan ook met een gedetailleerd gewasgroeimodel geanalyseerd worden, hetgeen het relatieve belang van de diverse fysiologische schadecomponenten aangeeft en hun perspectieven als selectiecriterium. Zie bijv. Van Roermund & Spitters (1990) voor de toepassing van het SUCROS model om

rasverschillen in opbrengstreductie t.g.v. bladpathogenen in granen te analyseren.

TOLERANTIE VOOR ABIOTISCHE STRESSFACTOREN

De belangrijkste abiotische stressfactoren zijn:

- (a) droogte;
- (b) tekort aan macro-nutriënten (N,P,K) en micro-nutriënten (ijzer, borium, mangaan);
- (c) overmaat aan minerale elementen welke toxisch werken: aluminium (op zure gronden), borium en mangaan;
- (d) zout: gereduceerde wateropname en toxische hoeveelheden van chloride en natrium;
- (e) extreme temperaturen (koude, hitte).

In het algemeen geldt dat genetische verschillen in tolerantie voor toxiciteit en soms ook deficiëntie van micro-nutriënten op slechts enkele genen berusten, waardoor de screeningstechnieken vaak eenvoudig en efficiënt kunnen zijn (Foy et al., 1978). Daarentegen worden benutting van macro-nutriënten en tolerantie voor droogte en zout door vele eigenschappen bepaald en selectie wordt sterk bemoeilijkt door het polygene karakter en de grote genotype x milieu interactie (overzichten: Mussell & Staples, 1979; Turner & Kramer, 1980; Ceccarelli, 1984; Blum, 1986).

Het gebruik van simulatiemodellen voor deze laatste groep van stressfactoren wordt geïllustreerd voor droogtetolerantie bij aardappel. Het model is beschreven door Spitters &

Schapendonk (1989) en is in essentie het SUCROS model, waarin de fotosyntheseberekening werd vervangen door een gemiddelde lichtbenuttingsefficiëntie (conform LINTUL). Bovendien werd het uitgebreid met een sectie waarin een boekhouding wordt bijgehouden van de beschikbare hoeveelheid bodemvocht in het doorwortelde profiel op basis van waargenomen regenval en berekende gewastranspiratie, bodemevaporatie en drainage. Indien het beschikbare bodemvocht beneden een bepaalde waarde daalt worden in het model de groeisnelheid gereduceerd, de bladveroudering versneld en de assimilatenverdeling gewijzigd. Met het model werd het effect van het tijdstip van de droogtestress en de invloed van diverse planteigenschappen geëvalueerd voor een middenvroeg en een middenlaat aardappelras.

In fig. 2 is de invloed van een korte droge periode, die resulteerde in een groeireductie van gemiddeld 40% gedurende veertien dagen, geëvalueerd in relatie tot het tijdstip van droogte. De gesimuleerde opbrengstreductie was gemiddeld groter voor vroege dan voor late rassen. De vroege knolvulling van vroege rassen gaat ten koste van hun bladproductie en de duur dat een fotosynthetisch-actief bladerdek wordt gehandhaafd en daarmee ten koste van de totale lichtonderschepping. Droogte reduceert de productie van bladoppervlak nog eens extra omdat de fotosynthese afneemt, de bladeren zich minder strekken (kleinere en dikkere bladeren) en een geringere fractie van de assimilaten aan het loof wordt toebedeeld. Bovendien versnelt droogte de veroudering van de reeds aanwezige bladeren. Deze effecten beïnvloeden de vroege

rassen sterker dan de late rassen, welke een surplus aan blad hebben voor volledige lichtonderschepping. Daartegenover ontsnappen de vroege rassen grotendeels aan late droge perioden omdat zij hun groeicyclus eerder af sluiten. Fig. 2 benadrukt het belang van het tijdstip van de stress bij de selectie van genotypen op droogtetolerantie. Bij zaadgewassen wordt de zaadzetting sterk beïnvloed door droogte, zodat daar het tijdstip van de stress een nog grotere rol speelt dan bij wortel- en knolgewassen.

In tabel 4 is de invloed van enkele planteigenschappen op de droogtetolerantie van een genotype met het model geëvalueerd door de dagelijkse regenval op 70% van de referentieverdamping te veronderstellen. Een verschuiving van de kritische bodemzuigspanning, waarboven groeireductie optreedt, van 500 naar 750 cm (pF_{2,7} naar pF_{2,9}) had een verwaarloosbaar effect. Een lage kritische zuigspanning impliceert dat de huidmondjes relatief snel sluiten als de bodem uitdroogt. Een snelle sluiting van de huidmondjes betekent dat water gespaard wordt voor later gebruik, maar wel ten koste van de actuele fotosynthese en groei. Omgekeerd handhaven typen met een late huidmondjessluiting langer hun potentiële groeisnelheid in een uitdrogend profiel, maar wel ten koste van de bodemvochtreserves en dus ten koste van latere groei. Ook de andere, in tabel 4 beschouwde planteigenschappen hadden een relatief geringe invloed op de uiteindelijke opbrengst onder droge condities vanwege deze terugkoppelingen. Bij zaadgewassen zullen de effecten wat groter zijn vanwege bovengenoemde invloed op zaadzetting. Een

grotere genetische variatie in droogtetolerantie is ook te verwachten onder condities die extremer zijn dan de hier beschouwde milde stress.

Selectie op droogtetolerantie blijkt dus complex vanwege de vele eigenschappen die een rol spelen, de tegenstelling tussen momentane en cumulatieve reacties en de grote genotype x milieu interactie. Diverse planteigenschappen hebben een aanzienlijke invloed op het momentane waterverbruik van een gewas, maar geïntegreerd over het gehele groeiseizoen is hun effect aanmerkelijk geringer of zelfs tegengesteld, zoals werd aangetoond.

De optimale strategie om een hoge opbrengst te realiseren bij droogte varieert met tijdstip en intensiteit van de stress, welke echter van jaar tot jaar en plaats tot plaats verschillen (genotype x milieu interactie). Het is ondoenlijk alle combinaties experimenteel uit te testen, zodat een simulatiemodel een onontbeerlijk hulpmiddel is om, in aanvulling op experimenten, strategieën van selectie op droogtetolerantie te evalueren.

COMPONENTEN VAN GEWASFOTOSYNTHESE

Om de invloed van fysiologisch meer basale processen te evalueren is een gedetailleerd model noodzakelijk. De benadering zal worden geïllustreerd met componenten van de fotosynthesesnelheid van een gewas, gebruik makend van het fotosynthesesubmodel (Spitters, 1986) dat in SUCROS

geïmplementeerd is.

Er blijkt een grote genetische variatie in fotosynthesesnelheid op bladniveau. De verschillen tussen de genotypen in bladfotosynthese worden echter niet of nauwelijks teruggevonden in hun gewasfotosynthese (bijv. De Vos, 1979) of in hun opbrengst. De genetische variatie in bladfotosynthese berust op verschillen in de lichtverzadigde fotosynthese (A_m ; overzicht in Spitters & Kramer, 1986), terwijl er niet of nauwelijks genetische variatie bestaat in initiële lichtbenuttingsefficiëntie (ϵ ; Ehleringer & Pearcy, 1983).

Met het model werd de invloed van een 20% verschil in A_m doorgerekend (fig. 3). Bij een volledig gesloten gewas ($LAI=5$) en een gemiddelde lichtintensiteit reduceerde de 20% grotere bladfotosynthese tot een slechts 5% hogere gewasfotosynthese. Voor een zonovergoten dag was de verwachte winst wat groter (9%), maar voor een egaal bewolkte dag kleiner (2%). Oorzaak van het sterk gereduceerde effect op gewasniveau is dat de verschillen op bladniveau verschillen bij hoge lichtintensiteit betreffen, terwijl in een gewas de meeste bladeren het grootste deel van de dag bij lagere intensiteiten fotosynthetiseren, waarvoor nauwelijks genetische variatie bestaat.

Hier blijkt een voordeel van een modelmatige benadering: de invloed van genetische verschillen op orgaanniveau is door te rekenen naar het niveau van een geheel gewas, waardoor men een realistischer beeld van de veredelingsperspectieven krijgt.

DISCUSSIE EN CONCLUSIES

In het voorgaande werden diverse aspecten van het gebruik van gewasfysiologische modellen in de plantenveredeling uitgewerkt. Dit veronderstelt genetische variatie in morfofysiologische parameters. Een procedure om die genetische variatie op te sporen en vervolgens te exploiteren zou de volgende stappen kunnen omvatten:

(1) Identificatie van de sleutelparameters door waargenomen opbrengstverschillen tussen genotypen te analyseren in termen van gewasfysiologische componenten. Daarbij kan worden uitgegaan van een beperkte set van genotypen (bijv. rassen), waarvan bekend is dat zij verschillen in hun eigenschappen in het bestudeerde milieu. Een modelmatige analyse vormt een effectieve methode om de dominerende componenten op te sporen.

(2) Inventarisatie van de genetische variatie voor de relevante parameters in een breder sortiment, alsmede van hun correlatie met opbrengst als zijnde de doeleigenschap. De variatie wordt gekwantificeerd met de genetische coëfficiënt van variatie (CV_g).

(3) Ontwikkeling van technieken om snel, grote aantallen genotypen op deze parameters te kunnen screenen. De nauwkeurigheid van de waarneming wordt gekwantificeerd met de milieuvariatie (CV_e), terwijl de kosten i.h.a. evenredig met de benodigde arbeid kunnen worden verondersteld.

(4) Kruisings- en selectie-experimenten om de ingeschatte perspectieven van selectie op de beschouwde parameters te verifiëren en hun overerving te bestuderen.

(5) Toepassing in een veredelingsprogramma. De fysiologische criteria kunnen gehanteerd worden bij (a) de ontwikkeling van geniteurs die in die eigenschappen uitblinken, (b) bij de keuze van kruisingsouders, zodat deze elkaar aanvullen in de diverse componenten, en (c) bij de selectie binnen kruisingsnakomelingschappen.

De invloed van diverse morfo-fysiologische eigenschappen op gewasgroei werd in een veredelingscontext besproken door o.a. De Wit e.a. (1979), Robson (1981), Wilson (1984), Spitters & Kramer (1986), Schapendonk e.a. (1989) en Evans (1989). Bij toepassing van de opbrengstbepalende, morfo-fysiologische criteria in de veredeling zijn echter enkele kanttekeningen te plaatsen:

- Het succes van een nieuw ras wordt vaak niet zozeer bepaald door zijn opbrengst, als wel door oogstzekerheid (resistenties) en kwaliteitskenmerken van het geoogste produkt.

- Selectie op fysiologische criteria is doorgaans bewerkelijk, terwijl de huidige veredelingspraktijk juist de winst zoekt in het screenen van enorme aantallen genotypen. Fysiologische criteria zullen in de nakomelingschapselectie daarom hooguit als achtergrondinformatie, een impliciet element van het ideaaltype van het gewas, in de visuele selectie een rol kunnen spelen. Bijv. het belang van snelle bodembedekking bij maïs en suikerbiet. Meer mogelijkheden voor fysiologische criteria liggen bij de ontwikkeling en keuze van kruisingsouders.

- Er kunnen negatieve koppelingen, zowel fysiologische als genetische, met andere eigenschappen optreden waardoor de winst in opbrengst na selectie kleiner is dan verwacht. De fysiologie van een plant wordt gekarakteriseerd door een grote stabiliteit t.g.v. sterke onderlinge terugkoppeling van diverse deelprocessen. Veel van de interacties zijn nog slecht begrepen en dus onvoldoende in de modellen ingebouwd, zodat de modellen een te rooskleurig beeld van selectie op deelprocessen tenderen te geven. Bovendien blijven verschillen tussen genotypen vaak niet constant over hun levenscyclus, maar variëren met het fenologisch ontwikkelingsstadium. Overigens zijn modellen juist erg geschikt om de consequenties van terugkoppelingen aan het licht te brengen, hetgeen werd geïllustreerd voor de componenten van droogtetolerantie (tabel 4).

- Oorzaken van opbrengstverschillen tussen commerciële rassen gaan niet noodzakelijkerwijs op in materiaal met een ruimere genetische basis. Zo is bij de granen de opbrengstverhoging door veredeling voornamelijk gerealiseerd door verhoging van de oogst-index bij gelijkblijvende biomassa (Austin e.a, 1980; Riggs e.a., 1981). Selectie op een hoge oogst-index in genetisch breed materiaal tendeert echter dwergtypen te leveren die ondanks hun hoge oogst-index een lage korrelopbrengst hebben vanwege onvoldoende biomassa-productie.

Hoewel het nut van de gewasfysiologie en haar modellen voor de veredeling dus niet moet worden overschat, is toch een

aantal duidelijke toepassingsmogelijkheden aan te wijzen:

- Interpretatiekader. De gewasfysiologische modellen zijn bovenal een hulpmiddel in het onderzoek. Zij structureren en integreren op een kwantitatieve wijze deelaspecten en zij bieden een interpretatiekader om experimentele resultaten te analyseren. Zij dragen zo bij tot inzicht in de fysiologische achtergronden van genetische variatie in opbrengst en reactie op biotische en abiotische stressfactoren. Van daaruit kunnen relevante opbrengstcomponenten geïdentificeerd worden, die in het selectieproces zijn te betrekken.

- Extrapolatie van genetische verschillen op detailniveau (afzonderlijke processen, instantaan gemeten aan individuele plantorganen onder geconditioneerde omstandigheden) naar het niveau van een geheel gewas, groeiend in het veld onder variabele milieu-omstandigheden en vervolgens geïntegreerd over het gehele groeiseizoen (bijv. de vertaling van verschillen in bladfotosynthese naar verschillen in eindopbrengst). Dit geeft een realistischer kijk op het belang van fysiologische parameters op de uiteindelijke gewasopbrengst.

- Evaluatie van verschillende scenario's, zoals een evaluatie van de effecten van droogtetolerantie-componenten in interactie met tijdstip en mate van stress en in relatie tot de milieucondities. Het is onmogelijk de talloze varianten experimenteel te evalueren en het model fungeert dan als interpolator tussen enkele, experimenteel getoetste situaties.

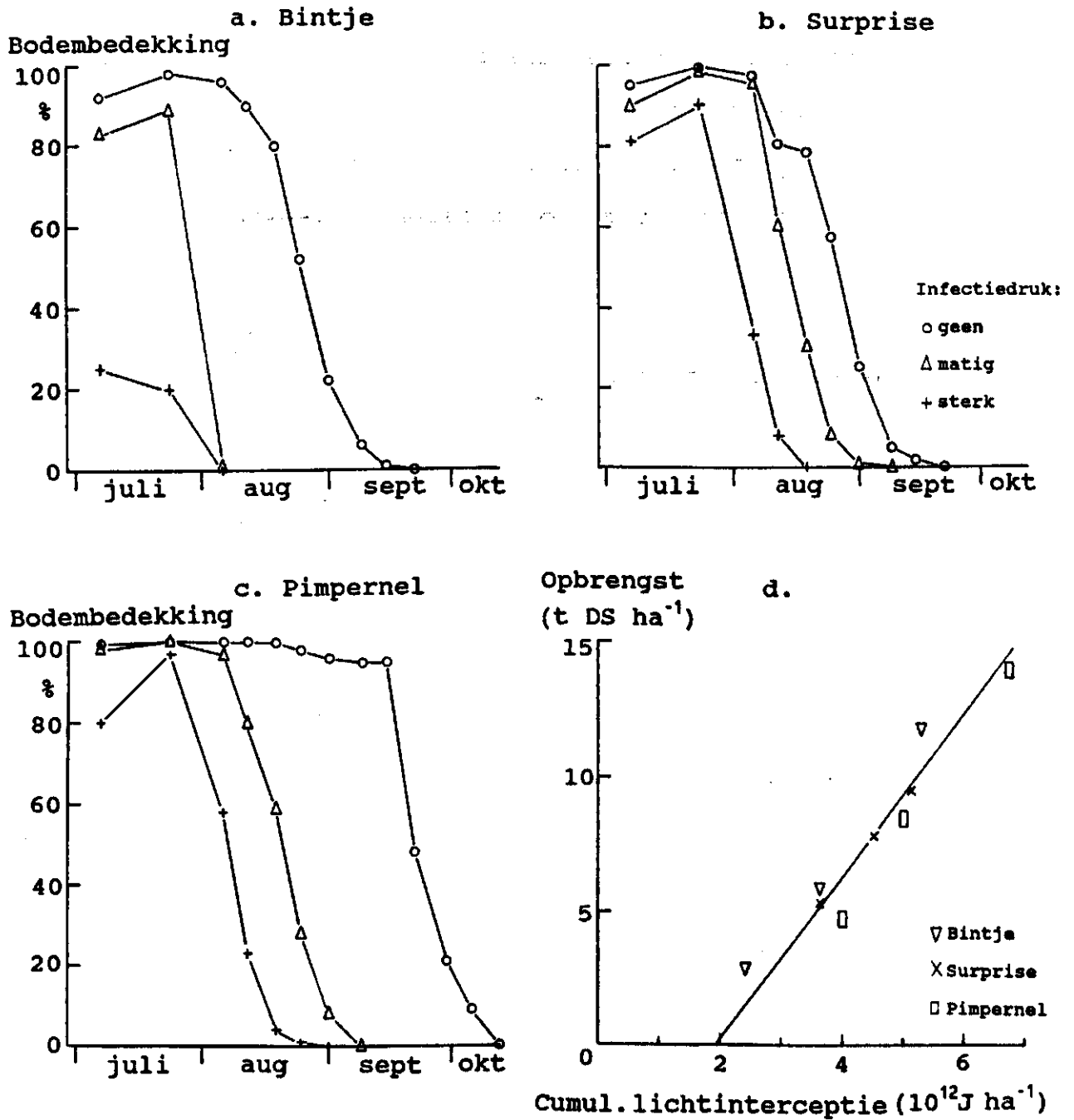
Referenties

- Austin, R.B., J. Bingham, R.D. Blackwell, L.T. Evans, M.A. Ford, C.L. Morgan & M. Taylor, 1980. Genetic improvements in winter wheat yields, since 1980 and associated physiologic changes. *Journal of agricultural Science* 94: 675-689.
- Blum, A., 1986. *Plant breeding for stress environments*. CRC Press, Boca Raton, Florida, 223 pp.
- Bulmer, M.G., 1980. *The mathematical theory of quantitative genetics*. Clarendon Press, Oxford, 254 pp.
- Ceccarelli, S., 1984. Plant responses to water stress: a review. *Genetica Agraria* 38: 43-74.
- Cochran, W.G. & G.M. Cox, 1957. *Experimental designs*. (2nd ed.). John Wiley & Sons, New York, 611 pp.
- Ehleringer, J. & R.W. Pearcy, 1983. Variation in quantum yield for CO₂ uptake among C₃ and C₄ plants. *Plant Physiology* 73: 555-559.
- Evans, L.T., 1989. Assimilation, allocation, explanation, extrapolation. In: R. Rabbinge et al. (Eds.): *Theoretical production ecology, hindsight and perspectives*. Simulation Monographs, Pudoc, Wageningen, the Netherlands. (accepted)
- Falconer, D.S., 1960. *Introduction to quantitative genetics*. Oliver & Boyd, Edinburgh. 365 pp.
- Foy, C.D., R.L. Chaney & M.C. White, 1978. The physiology of metal toxicity in plants. *Annual Review of Plant Physiology* 29: 511-566.
- Gosse, G., C. Varlet-Grancher, R. Bonhomme, M. Chartier, J.-M. Allirand & G. Lemaire, 1986. Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *Agronomie* 6: 47-56.
- Gould, F., 1986. Simulation models for predicting durability of insect-resistant germ plasm: a deterministic diploid, two-locus model. *Environmental Entomology* 15: 1-10.
- Haverkort, A.J. & M. Bicomumpaka, 1986. Correlation between intercepted radiation and yield of potato crops infested by *Phytophthora infestans* in Central Africa. *Netherlands Journal of Plant Pathology* 92: 239-247.
- Heemst, H.D.J. van, 1988. Plant data values required for simple crop growth simulation models: review and bibliography. *Simulation Report CABO-TT nr.17*, CABO, Wageningen, the Netherlands, 100 pp.
- Johnson, K.B., 1987. Defoliation, disease, and growth: a reply. *Phytopathology* 77: 1495-1497.
- Keulen, H. van, F.W.T. Penning de Vries & E.M. Drees., 1982. A summary model for crop growth. In: F.W.T. Penning de Vries & H.H. van Laar (Eds.): *Simulation of plant growth and crop production*. Simulation Monographs, Pudoc, Wageningen, the Netherlands, pp. 87-97.
- LeClerg, E.L., W.H. Leonard & A.G. Clark, 1962. *Field plot technique*. Burgess Publ. Co., Minneapolis, Minnesota. 373 p.
- Loomis, R.S., R. Rabbinge & E. Ng, 1979. Explanatory models in crop physiology. *Annual Review of Plant Physiology* 30: 339-367.
- Mather, K. & J.L. Jinks, 1971. *Biometrical genetics*. (2nd

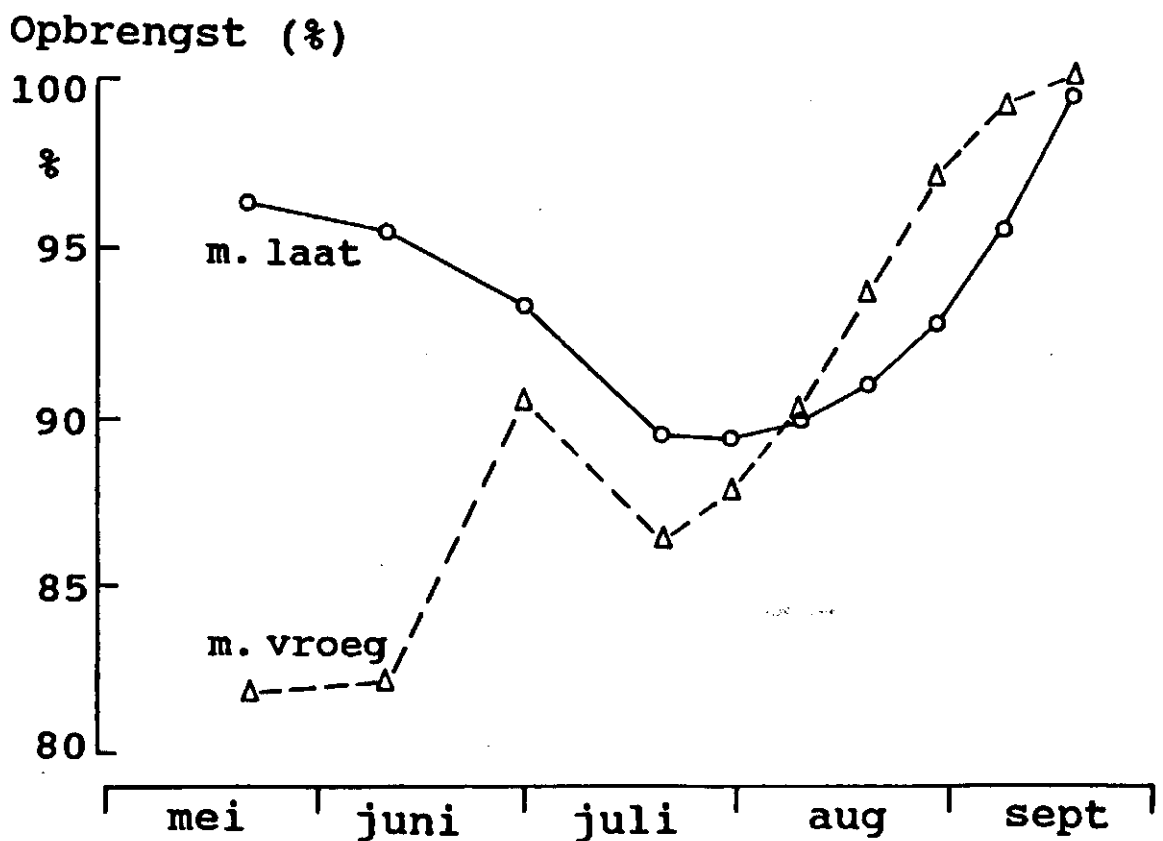
- ed.). Chapman & Hall, London. 382 pp.
- Mayer, A., 1896. Het maximum der plantenproductie. *Landbouwkundig Tijdschrift* (1896): 212-236.
- Mussell, H. & R.C. Staples (Eds.), 1979. *Stress physiology in crop plants*. Wiley & Sons, New York, 510 pp.
- Oijen, M. van, 1989. On the use of mathematical models from human epidemiology in breeding for resistance to polycyclic fungal leaf diseases of crops. In: Parental line breeding and selection in potato breeding. Proceedings EAPR Breeding Section and EUCARPIA Potato Section Conference. Pudoc, Wageningen, the Netherlands. pp. 26-37.
- Oijen, M. van & D.J. Budding, 1988. Perspectieven van veredeling op partiële resistentie of tolerantie tegen *Phytophthora infestans*. *Prophyta bijlage jan. 1988*: 11-16.
- Penning de Vries, F.W.T., 1983. Modeling of growth and production. *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series 12D*: 117-150. Springer Verlag, Berlin.
- Riggs, T.J., P.R. Hanson, N.D. Start, D.M. Miles, C.L. Morgan & M.A. Ford, 1981. Comparison of spring barley varieties grown in England and Wales between 1880 and 1980. *Journal of agricultural Science* 97: 599-610.
- Robson, M.J., 1981. Potential production - what is it and can we increase it? In: C.E. Wright (Ed.): *Plant physiology and herbage production. Occasional Symposium 13, British Grassland Society, Hurley*, pp 5-18.
- Roermund, H.J.W. van & C.J.T. Spitters, 1990. Simulation of yield reduction by leaf rust in winter wheat, applied to the analysis of genetic variation in partial resistance. *Netherlands Journal of Phytopathology* (accepted).
- Schapendonk, A.H.C.M., C.J.T. Spitters & A.L.F. de Vos, 1989. Comparison of nitrogen utilization of diploid and tetraploid perennial ryegrass genotypes using a hydroponic system. *Proceedings 3rd International Symposium on 'Genetic aspects of plant mineral nutrition', Braunschweig, June 1988. Kluwer, Dordrecht, the Netherlands, in press.*
- Shaner, G. & F.D. Hess, 1978. Equations for integrating components of slow leaf-rusting resistance in wheat. *Phytopathology* 68: 1464-1469.
- Spitters, C.J.T., 1984. Effects of intergenotypic competition on selection. In: *Efficiency in plant breeding. Proceedings 10th EUCARPIA Congress. Pudoc, Wageningen, the Netherlands. pp. 13-27.*
- Spitters, C.J.T., 1986. Separating the diffuse and direct component of global radiation and its implications for modeling canopy photosynthesis. II. Calculations of canopy photosynthesis. *Agricultural and Forest Meteorology* 38: 231-242.
- Spitters, C.J.T., 1987. An analysis of variation in yield among potato cultivars in terms of light absorption, light utilization and dry matter partitioning. *Acta Horticulturae* 214: 71-84.
- Spitters, C.J.T., 1988. Modelling crop growth and tuber yield in *Helianthus tuberosus*. *Proceedings Jerusalem artichoke EEC Workshop 1987, Madrid. Commission of the European Communities, Luxembourg, Report EUR 11855: pp. 29-35.*
- Spitters, C.J.T., H. van Keulen & D.W.G. van Kraailingen,

- 1989b. A simple and universal crop growth simulator: SUCROS87. In: R. Rabbinge, S.A. Ward & H.H. van Laar (Eds.), Simulation and systems management in crop protection. Simulation Monographs 32, Pudoc, Wageningen, the Netherlands. pp. 147-181.
- Spitters, C.J.T. & Th. Kramer, 1986. Differences between spring wheat cultivars in early growth. *Euphytica* 35: 273-292.
- Spitters, C.J.T., A.E.F. Neele & A.H.C.M. Schapendonk, 1989a. Crop physiological components of tuber yield and their use in potato breeding. In: Parental line breeding and selection in potato breeding. Proceedings EAPR Breeding Section and EUCARPIA Potato Section Conference. Pudoc, Wageningen, the Netherlands. pp. 51-60.
- Spitters, C.J.T., H.J.W. van Roermund, H.G.M.G. van Nassau, J. Schepers & J. Mesdag, 1990. Genetic variation in partial resistance to leaf rust in winter wheat: epidemiology, foliage senescence and yield reduction. *Netherlands Journal of Plant Pathology* (accepted).
- Spitters, C.J.T. & A.H.C.M. Schapendonk, 1989. Evaluation of breeding strategies for drought tolerance in potato by means of crop growth simulation. Proceedings 3rd International Symposium on 'Genetic aspects of plant mineral nutrition', Braunschweig, June 1988. Kluwer, Dordrecht, the Netherlands, in press.
- Spitters, C.J.T. & S.A. Ward, 1988. Evaluation of breeding strategies for resistance to potato cyst nematodes using a population dynamic model. *Euphytica Supplement* 1988: 87-98.
- Teng, P.S., 1985a. A comparison of simulation approaches to epidemic modeling. *Annual Review of Phytopathology* 23: 351-379.
- Teng, P.S., 1985b. Construction of predictive models: II. Forecasting crop losses. *Advances in Plant Pathology* 3: 179-206.
- Turner, N.C. & P.J. Kramer (Eds.), 1980. Adaptation of plants to water and high temperature stress. Wiley & Sons, New York, 482 pp.
- VanderPlank, J.E., 1963. Plant diseases: epidemics and control. Academic Press, New York. 349 pp.
- Vos, N.M. de, 1979. Cultivar differences in plant and crop photosynthesis. In: J.H.J. Spiertz & Th. Kramer (Eds.): Crop physiology and cereal breeding. Pudoc, Wageningen, the Netherlands, pp. 71-74.
- Waggoner, P.E. & R.D. Berger, 1987. Defoliation, disease, and growth. *Phytopathology* 77:393-398.
- Whisler, F.D., B. Acock, D.N. Baker, R.E. Fye, H.F. Hodges, J.R. Lambert, H.E. Lemmon, J.M. McKinion & V.R. Reddy, 1986. Crop simulation models in agronomic systems. *Advances in Agronomy* 40: 141-208.
- Wilson, D., 1984. Development of better selection criteria. In: Efficiency in plant breeding. Proceedings 10th EUCARPIA Congress. Pudoc, Wageningen, the Netherlands. pp. 117-129.
- Wit, C.T. de, H.H. van Laar & H. van Keulen, 1979. Physiological potential of crop production. In: J. Snee & A.J.T. Hendriksen (Eds.): Plant breeding perspectives. Pudoc, Wageningen, the Netherlands, pp.47-82.

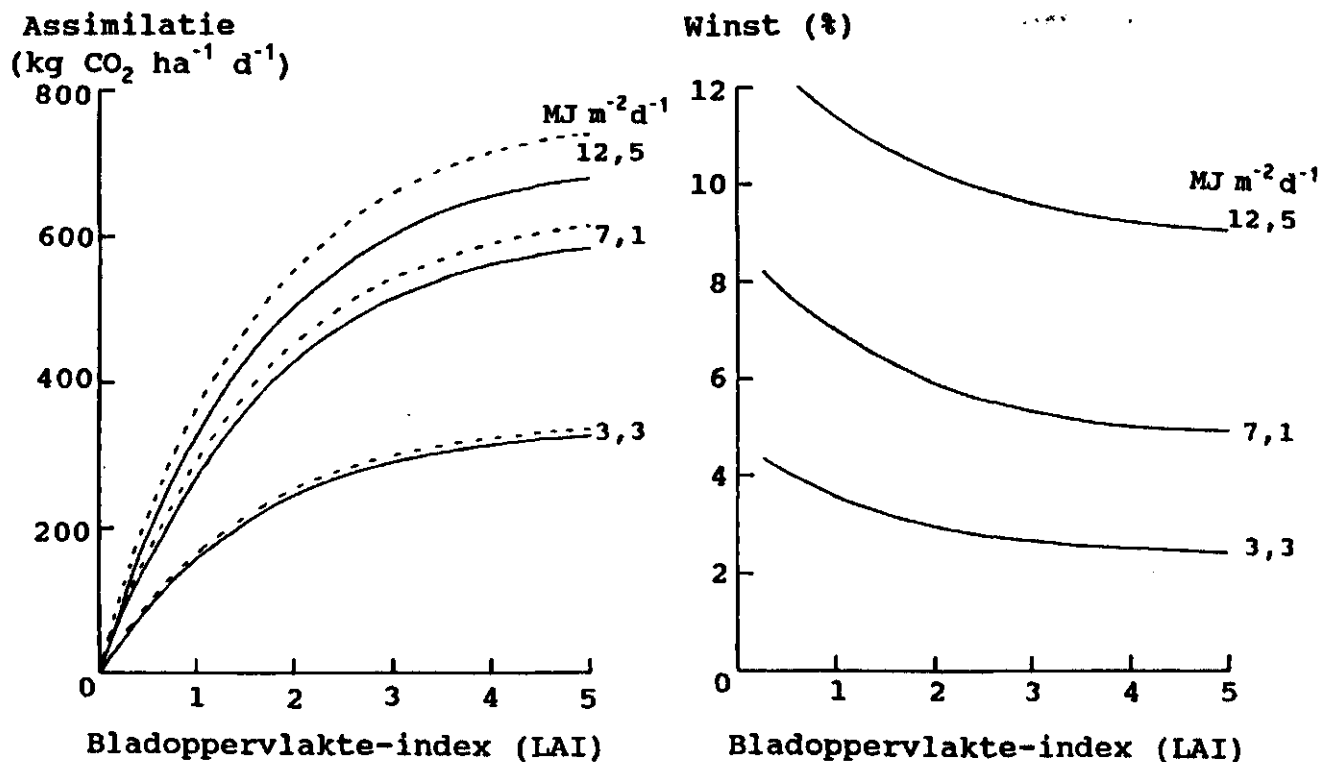
- Wolfe, M.S., 1985. The current status and prospects of multiline cultivars and variety mixtures for disease resistance. *Annual Review of Phytopathology* 23: 251-273.
- Zadoks, J.C., 1971. Systems analysis and the dynamics of epidemics. *Phytopathology* 61: 600-610.
- Zadoks, J.C., 1975. La dynamique des populations de pathogènes et l'amélioration de la résistance des plantes. *Bulletin Recherches Agronomique de Gembloux (Volume spécial)* 1975: 359-373.
- Zadoks, J.C. & R.D. Schein, 1979. *Epidemiology and plant disease management*. Oxford University Press, New York. 427 pp.



Figuur 1. Verloop van het percentage bodembedekking door groen blad van drie aardappelrassen (a. Bintje; b. Surprise; c. Pimpernel) bij drie behandelingen (+ geïnoculeerd; Δ blanco; o fungicide) t.a.v. *Phytophthora infestans*. d. De relatie tussen knolopbrengst en de cumulatieve lichtinterceptie van de rassen bij de verschillende behandelingen. (Gewijzigd naar Van Oijen & Budding, 1988).



Figuur 2. Gesimuleerd effect van een kortstondige droge periode op de knolopbrengst van een middenvroeg aardappelras (onderbroken curve) en een middenlaat aardappelras (doorgetrokken curve) in relatie tot het tijdstip van de stress. Ieder punt refereert naar het midden van een 14-daagse stressperiode. (Gewijzigd naar Spitters & Schapendonk, 1989).



Figuur 3a. Gesimuleerd effect van een verhoging van de lichtverzadigde bladfotosynthese van 4,0 naar 4,8 gCO₂ m⁻²u⁻¹ op de dagelijkse fotosynthese van het gewas in relatie tot de LAI. Simulaties zijn uitgevoerd voor een egaal bewolkte dag, een gemiddelde dag en een zeer zonnige dag met lichtintensiteiten van resp. 3,3, 7,1 en 12,5 MJ m⁻²d⁻¹. De getrokken curven refereren naar het standaardgenotype en de onderbroken curven naar het genotype met de hogere bladfotosynthese.

b. Als a, maar de winst in gewasfotosynthese van het verbeterde genotype uitgedrukt als % van de gewasfotosynthese van het standaardgenotype.

Tabel 1. Parameterwaarden voor aardappel in het LINTUL model. De vroegheidsclassificatie volgt de Nederlandse Rassenlijst ($m=2,5$ voor zeer late rassen en $9,5$ voor zeer vroege rassen). De waarde van m voor een genotype van onbekende vroegheidsklasse kan geschat worden uit de waargenomen $t_{0,5}$ volgens onderstaande formule. De parameter i staat voor het effectieve begin van knolvulling. Tijd (t) is steeds uitgedrukt als een temperatuursom in $^{\circ}\text{Cd}$ na opkomst. (Data Spitters, 1987).

Lichtbenuttingsefficiëntie ($\text{g MJ}^{-1}\text{PAR}$):

$$\begin{aligned} E &= 2,35 && \text{voor } t \leq i \\ E &= 2,35 + 0,00092 (t-i) && \text{voor } i < t < i+380 \\ E &= 2,70 && \text{voor } t \geq i+380 \end{aligned}$$

Effectieve dagelijkse temperatuur ($^{\circ}\text{C}$)

voor resp. bodembedekking en oogst-index:

$$\begin{aligned} T_{\text{eff},b} &= T - 2 && \text{met } T_{\text{eff},b} \geq 0 \\ T_{\text{eff},o} &= \text{Minimum}(T-2, 29-T) && \text{met } 0 \leq T_{\text{eff},o} \leq 11 \end{aligned}$$

Van poten tot opkomst:

$$t_0 = 200 \text{ } ^{\circ}\text{Cd} \quad \text{met } T_{\text{eff}} = T_{\text{eff},b}$$

Parameters voor lichtonderschepping:

$$\begin{aligned} f_0' &= 0,014 \text{ m}^2 \text{ plant}^{-1} && \text{en } R_0 = 0,014 \text{ } ^{\circ}\text{C}^{-1}\text{d}^{-1} \\ t_{0,5} &= 2050 - 106m \text{ } ^{\circ}\text{Cd} && \text{en } d = 600 \text{ } ^{\circ}\text{Cd} \end{aligned}$$

Oogst-index als functie van $^{\circ}\text{Cd}$ na opkomst:

$$HI_t = HI_m \cdot (1 - \exp(-s \cdot (t-i) / HI_m))$$

$$\text{met } i = 380 - 26m \text{ } ^{\circ}\text{Cd}$$

$$s = 0,00046m \text{ } ^{\circ}\text{C}^{-1}\text{d}^{-1}$$

$$HI_m = 0,84$$

Drogestofgehalte van knollen:

$$D_m = 0,27 - 0,010m$$

Tabel 2. Het LINTUL model geeft een eenvoudige beschrijving van de processen van lichtinterceptie, lichtbenutting en drogestofverdeling, terwijl in het SUCROS model ieder van deze processen in meer detail wordt beschreven. Voor symbolen zie tekst.

	LINTUL	SUCROS	
Lichtinterceptie	$\Sigma(f.PAR)$	LAI, k	bladopp., extinctie
Lichtbenutting	E	ϵ, A_m, R_m, C_f	fotosynthese, respiratie
Drogestofverdeling	HI	P_f, D_s	distributiecoëff., ontwikkeling

Tabel 3. Analyse van de variatie in knolopbrengst tussen 15 aardappelrassen. Weergegeven zijn het algemeen gemiddelde, coëfficiënten van variatie voor de standaardfout en voor de genetische variatie, en de correlatiecoëfficiënt met cumulatieve lichtinterceptie en vroegheid (score als gegeven in Nederlandse Rassenlijst). CV = standaarddeviatie / gemiddelde x 100%. (Uit: Spitters e.a., 1989a).

Eigenschap	Eenheden	Gemiddelde	%CV _e	%CV _g	Correlatie coëff.	
					ΣPAR	vroegheid
ΣPAR_{int}	$10^{12} J/ha$	4,9	2,4	13,5	1,00	-0,96
Efficiëntie	g/MJ	2,9	4,2	6,1	0,07	-0,12
Biomassa	t/ha	14,3	3,4	16,2	0,89	-0,88
Oogst-index	-	0,81	1,2	4,6	-0,58	0,62
Knolopbrengst (d.s.)	t/ha	11,6	4,1	15,2	0,77	-0,75
Drogestofgehalte	-	0,21	2,4	13,0	0,71	-0,74
Knolopbrengst (vers)	t/ha	54,2	2,7	10,2	0,17	-0,11

Tabel 4. Gesimuleerde invloed van een verandering in enkele planteigenschappen op de knolopbrengst (ton d.s. ha⁻¹) van een middenvroeg en een middenlaat aardappelras onder optimale vochtvoorziening (controle) en bij droogtestress. De modificatie is steeds in vergelijking met het referentiegenotype. (Gemodificeerd naar Spitters & Schapendonk, 1989).

	Verm. factor	Middenvroeg ras		Middenlaat ras	
		contr.	stress	contr.	stress
1.Referentie		12,98	9,87	14,70	10,41
2.Kritische zuigspanning	1,5	12,98	9,94	14,70	10,43
3.Verwelkingspunt	1,5	12,98	10,20	14,70	10,68
4.Bladopp. groeisnelheid	1,2	13,57	9,90	14,81	10,28
5.Verouderingseffect	0,8	12,98	9,96	14,70	10,49