



# Grenswaarden voor temperatuurintegratie

Een definitiestudie

Fokke Buwalda

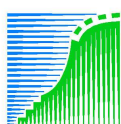
© 2003 Wageningen, Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.

Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd, 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 project wordt uitgevoerd in opdracht van:



**landbouw, natuurbeheer  
en visserij**



Projectnummer: 41505074

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

Sector Glastuinbouw

Adres : Kruisbroekweg 5  
: 2671 KT Naaldwijk  
E-mail : [info@ppo.dlo.nl](mailto:info@ppo.dlo.nl)  
Internet : [www.ppo.dlo.nl](http://www.ppo.dlo.nl)

# Inhoudsopgave

pagina

VOORWOORD .....	5
SAMENVATTING.....	6
1 DOELSTELLING .....	7
2 INLEIDING .....	7
2.1 Aanleiding: energiedoelstelling GLAMI.....	7
2.2 Aanleiding: efficiëntieverbetering ten opzichte van setpointregeling mogelijk.....	8
2.3 Besparingsmogelijkheden.....	8
2.4 Energiebesparing aangetoond .....	9
2.5 Rekenen met temperatuurafwijkingen .....	9
2.6 Toepassing temperatuurintegratie in glastuinbouw verschilt van die in akkerbouw .....	9
2.7 Grenswaarden voor toepassing van temperatuurintegratie .....	10
2.8 Vraagstelling: ligging van de grenswaarden.....	11
3 ONDERZOEKSRESULTATEN EN ERVARINGEN MET TI IN DE PRAKTIJK .....	12
3.1 Empirisch onderzoek: wisselproeven.....	12
3.2 Empirisch onderzoek: testen van integrerende regelaars .....	13
3.3 Bepaalde geldigheid van empirisch bepaalde grenswaarden .....	13
3.4 Verschillende motieven om te stoken.....	14
3.5 Actualiteit voor de teler .....	14
3.6 Conclusies praktijkervaring met TI.....	14
3.7 TI bezien vanuit de fysiologie .....	15
3.8 Benadering: vraagstelling omkeren .....	16
3.9 Onderscheid naar gewasgroep .....	16
4 DEFINITIE VAN GRENSSWAARDEN VOOR TEMPERAATUURINTEGRATIE OP BASIS VAN PLANTBALANS... ..	17
4.1 Evenwicht tussen aanmaak en verwerking van assimilaten .....	17
4.2 Invloed van licht.....	18
4.3 Het begrip phytomeer .....	19
4.4 Invloed van groei en ontwikkeling op de morfologie van phytomeren .....	20
4.5 Uitwerking naar hele planten en fenotypische plasticiteit.....	21
4.6 Fenotypische aanpassingen en grenswaarden voor temperatuurintegratie .....	23
4.7 Ontwikkelingstempo en grenswaarden voor temperatuur integratie.....	23
4.8 Geen nieuw teeltrecept in de gebruikelijke zin .....	24
4.9 Toepassingsmogelijkheden van het plantbalansprincipe .....	25
LITERATUURLIJST .....	27



# Voorwoord

Voor u ligt het eerste deelrapport van PPO-project 41505074: "Grenswaarden voor temperatuurfluctuaties bij siergewassen". Het rapport geeft een overzicht van de relevante literatuur met betrekking tot de vraag hoe we met temperatuurintegratie verder kunnen komen dan het huidige stadium van voorzichtige, empirische toepassing. De behandelde literatuur en de daarop gebaseerde theorieën vormen het uitgangspunt voor een modelstudie, die binnen het bestek van dit project moet leiden tot het testen van een prototype van een beslissingsondersteunend instrument waarmee telers temperatuurintegratie kunnen integreren in hun totale bedrijfsvoering. Het rapport is niet voor publicatie bedoeld en ook niet bestemd voor verspreiding onder collega-onderzoekers. Zodra de hier voorgestelde theorie experimenteel is getoetst breekt de fase aan waarin telers, voorlichters en onderzoekers, via doelgerichte presentaties en publicaties, op de hoogte zullen worden gebracht van de bevindingen.

# Samenvatting

Op grond van jarenlang empirisch onderzoek is duidelijk geworden dat door toepassing van temperatuurintegratie in de glastuinbouw energie kan worden bespaard. Ook bij de doelgroep, telers, tuinbouwvoorlichters en leveranciers van klimaatregelapparatuur voor de glastuinbouw wordt vrij algemeen geaccepteerd dat temperatuurintegratie in principe kan werken. De vraag is binnen welke grenswaarden temperatuurintegratie verantwoord kan worden toegepast. Een volledig antwoord op deze vraag blijkt bijzonder moeilijk te geven. In dit rapport wordt de theorie onderbouwd dat die grenswaarden worden bepaald door plantkundige processen die te maken hebben met de coördinatie tussen aanmaak en verwerking van assimilaten en tussen groei- en ontwikkelingsprocessen. Voorgesteld wordt om voor dit complex aan afstemmingsprocessen de term 'plantbalans' te gebruiken. Inzicht in de plantbalans maakt het mogelijk om de optimaliseringruimte voor energiebesparing door temperatuurintegratie kwantitatief te bepalen en om de factor temperatuur gericht te gebruiken voor teeltsturing. Dat wil zeggen het gericht beïnvloeden van de teelt om een vooraf bepaalde oogstdatum en/ of (uitwendige) kwaliteitsspecificatie te realiseren.

# 1 Doelstelling

Telers van potplanten maken veel gebruik van systemen voor planmatig telen. In het energieonderzoek is bewezen dat temperatuurintegratie een methode is om het energiegebruik te verminderen. In dit rapport wordt een relatie gelegd tussen beide werk- en denkwijzen. Op basis van modelmatig en experimenteel onderzoek zal een verband worden gelegd tussen de lichtintegraal, de gewenste teelttemperatuur, het wijderzetschema en de eindspecificatie (in termen van afleverdatum en gewenste kwaliteit). Op grond van dit verband kan de tolerantie van het gewas voor tijdelijke afwijkingen in de totstandkoming van de licht- en temperatuurintegraal (de integratiecapaciteit) worden gekwantificeerd. Deze tolerantie bepaalt de potentiële energiebesparing en de optimaliseringsruimte beschikbaar voor geavanceerde energiezuinige klimaatregelaars. Concrete, kwantitatieve informatie over integratieruimte en grenswaarden zal het voor de teler eenvoudiger maken om temperatuurintegratie te integreren in de totale bedrijfsvoering en om maximaal gebruik te maken van de mogelijkheden voor energiebesparing die een integrerende klimaatregelaar biedt.

## 2 Inleiding

### 2.1 Aanleiding: energiedoelstelling GLAMI

De overheid en het tuinbouwbedrijfsleven hebben meerjarenafspraken gemaakt over energie-efficiëntie en het gebruik van duurzame energie. Deze afspraken staan verwoord in het Convenant Glastuinbouw en Milieu (GLAMI) en de Meerjarenafspraken energie (MJA-e) voor bloembollen, champignons en groente- en fruitverwerkende industrie.

In het Convenant Glastuinbouw en Milieu (GLAMI) heeft de glastuinbouwsector met de overheid de milieudoelen voor 2010 vastgelegd op het gebied van energie, gewasbescherming en meststoffen. Om de energiedoelstellingen te realiseren wordt beleid ontwikkeld dat met voorlichting, demonstratieprojecten, onderwijs en onderzoek wordt ondersteund. Concreet zijn de energiedoelen uit het convenant:

- a. 65% meer energie-efficiëntie ten opzichte van 1980. In 2010 moet er dus 65% minder energie nodig zijn om dezelfde hoeveelheid producten te produceren.
- b. 4% duurzame energie toepassen.

De milieudoelen zijn vertaald naar individuele bedrijfsnormen. Deze zijn wettelijk vastgelegd in het Besluit Glastuinbouw dat op 1 april 2002 van kracht is geworden.

De doelstelling voor 2000 was de energie-efficiëntie met 50% te verbeteren ten opzichte van 1980. Deze doelstelling is blijven steken op 44% door een stagnatie van de fysieke opbrengsten, het trage tempo van de herstructurering en de liberalisering van de energiemarkten.

## 2.2 Aanleiding: efficiëntieverbetering ten opzichte van setpointregeling mogelijk

De conventionele kasklimaatregeling regelt de kastemperatuur op basis van setpoints: streef- en grenswaarden. Komt de temperatuur boven het luchttingssetpoint dan wordt warmte afgevoerd door het openen van ventilatieramen; daalt de temperatuur onder het stooksetpoint dan wordt via verwarmingsbuizen warmte naar de kas gevoerd. De stook- en luchttingsacties worden bestuurd door middel van relatief eenvoudige regelkringen in een klimaatcomputer. De stook- en luchttingssetpoints kunnen in het regelprogramma zo worden ingesteld dat ze invloed ondervinden van andere klimaatfactoren zoals licht, windsnelheid, neerslag en luchtvochtigheid. Verder kunnen de setpoints volgens een vast programma gedurende verschillende perioden van het etmaal anders ingesteld worden.

Algemeen is het zo dat met een conventionele regelaar in het geval van een te hoge temperatuur zal worden gelucht, terwijl bij een te lage temperatuur zal worden gestookt. Voor het gewas is dat eigenlijk niet nodig. Een lange lijst studies laat zien dat, binnen bepaalde grenzen, de meeste plantprocessen op de gemiddelde temperatuur reageren en niet direct op het temperatuurverloop. Daarom heeft het gewas een tolerantie voor temperatuurafwijkingen, zolang ze tijdig worden gecompenseerd en de gemiddelde temperatuur dus niet wordt beïnvloed (Krug and Liebig, 1980; Cockshull et al., 1981; Slack and Hand, 1983; Hurd and Graves, 1984; Van den Berg, 1987; Hendriks et al., 1987; Bakker & Van Uffelen, 1988; Karlsson et al., 1988; De Koning, 1988a, b, 1990; Menne, 1992; Moe and Mortensen, 1992, Vogelezang, 1993; Buwalda et al., 1996, 1997, 1999a,b, 2000, Rijsdijk et al., 1998, Van den Berg et al., 2001). Het toelaten van tijdelijke temperatuurafwijkingen opent allerlei mogelijkheden om met minder inzet van fossiele brandstoffen het gewenste niveau van de kastemperatuur te realiseren en daarmee de energie-efficiëntie te verhogen. De regeltechniek die hiervoor is ontwikkeld wordt algemeen aangeduid als temperatuurintegratie.

## 2.3 Besparingsmogelijkheden

De belangrijkste efficiëntieverhogende mogelijkheden zijn:

a. Beperken of uitstellen van het ventileren - hierdoor kan de bijdrage van zonnewarmte aan de energiebalans van de kas toenemen. Ook stookwarmte die door traagheid van het verwarmingssysteem teveel in de kas wordt ingebracht en normaal zou worden afgelucht, kan op deze manier toch worden benut. Een bijkomend voordeel van minder ventileren is dat CO<sub>2</sub>-verrijking gemakkelijker wordt. De omvang van de bijdrage van zonnewarmte aan de warmtebalans zal sterk afhangen van het seizoen, het gewenste temperatuurniveau en de isolatiewaarde van de kas. In principe wordt er alleen bespaard in situaties dat de instraling tot een warmteoverschot leidt, waarbij een conventionele regeling zonnewarmte zou gaan afluchten.

b. Beperken of uitstellen van het stoken - deze maatregel vult het verminderd luchten aan. Warmteoverschotten kunnen worden gecompenseerd door later minder te stoken, terwijl met het aanvullen van opgelopen warmtetekorten kan worden gewacht tot een tijdstip waarop dat het meest efficiënt kan gebeuren.

c. Beperken van warmteverliezen - de hoeveelheid energie die het kost om de kastemperatuur op een bepaald niveau te handhaven kan sterk variëren, afhankelijk van bijvoorbeeld de stand van het energiescherm en daarmee de isolatiewaarde van de kas. Klimaatfactoren die het warmteverlies beïnvloeden zijn het verschil tussen binnen en buitentemperatuur, windsnelheid (hoe harder het waait hoe meer afkoeling) en hemeltemperatuur (hoe meer netto uitstraling hoe meer afkoeling). Door daling van temperatuur toe te staan op momenten dat het handhaven van een hoge temperatuur relatief veel energie vraagt, kan een gewenst gemiddeld temperatuurniveau efficiënter worden gerealiseerd (Bailey & Seginer, 1989; Day, 1998).



## 2.4 Energiebesparing aangetoond

Empirisch en modelmatig onderzoek heeft aangetoond dat met temperatuurintegratie een significante besparing op het gasverbruik kan worden bereikt. Theoretisch kan met een windafhankelijke regeling in een gematigd klimaat maximaal 24% besparing worden bereikt (Aikman & Picken, 1989); in een praktijkproef bereikten Hurd & Graves (1984) 10-15% besparing. Met optimale inzet van energieschermen in combinatie met temperatuurintegratie binnen het etmaal kan volgens Bailey & Seginer (1989) tot 15% energiebesparing worden bereikt. In de praktijk werd met een regelaar die dit principe binnen het etmaal toepast 8 - 18% besparing gerealiseerd (Rijsdijk et al., 1998). Het simpelweg uitstellen van stoken en luchten bleek ook tot energiebesparing te kunnen leiden: een simulatiestudie van Van der Braak en de Zwart (2001) laat zien dat wanneer dit principe over meerdere dagen wordt toegepast in combinatie met schermgebruik het besparingspotentieel kan oplopen tot ca 40% bij een streef temperatuur van 19°C, afhankelijk van de toegelaten bandbreedte en de integratieperiode. Door het stook- en luchttingssetpoint afhankelijk te maken van de geïntegreerde temperatuurafwijking werd in een proef zonder schermgebruik bij de gewassen roos en gerbera 15 % besparing aangetoond (Buwalda et al., 1999). Met een lichtafhankelijke regeling van het temperatuurniveau, die de bijdrage van zonnewarmte vergroot, is ca 20% besparing gerealiseerd (Papenhagen, 1977, Ludolph en Hendriks, 1989).

Ook op praktijkbedrijven is energiebesparing aangetoond: met het sinds enkele jaren beschikbare energie-efficiënte stookprogramma Econaut CTI van Hoogendoorn Automatisering BV bleek op een komkommerbedrijf over een serie van 4 teelten 10-15% energiebesparing te worden gerealiseerd (Van den Berg et al., 2001).

## 2.5 Rekenen met temperatuurafwijkingen

Praktisch gezien is het bijhouden van een temperatuurbalans een geschikte en eenvoudige methode om om te gaan met temperatuurafwijkingen. De balans wordt bijgehouden als een optelsom van alle afwijkingen naar de positieve en de negatieve kant, waarbij de omvang van elke afwijking wordt gemeten als temperatuurintegraal, d.w.z. de intensiteit (amplitude) van de afwijking vermenigvuldigd met de tijdsduur. Wanneer de amplitude variabel is wordt de temperatuurintegraal bepaald door alle momentane afwijkingen, vermenigvuldigd met hun tijdsduur, te sommeren. De eenheid waarin de afwijkingen worden bijgehouden is graaduren of graaddagen. Hierbij geldt dat 1 graaduur staat voor een afwijking van 1°C gedurende 1 uur. Er gaan 24 graaduren in 1 graaddag. Wanneer afwijkingen op deze manier worden bijgehouden, wordt verondersteld dat het effect van een afwijking van 4°C gedurende 1 etmaal gelijk staat met een afwijking van 1°C gedurende 4 etmalen; beide bedragen 96 graaduren of 4 graaddagen.

## 2.6 Toepassing temperatuurintegratie in glastuinbouw verschilt van die in akkerbouw

Het begrip temperatuurintegratie, zoals dat in de glastuinbouw tot nu toe wordt gehanteerd, houdt dus in dat het teeltresultaat wordt bepaald door de gemiddelde temperatuur, waarbij tijdelijke temperatuurafwijkingen, binnen bepaalde grenzen, toelaatbaar zijn. Het rekenen met temperatuursommen (graaddagen) is de methode waarmee temperatuurafwijkingen worden gekwantificeerd en kunnen worden gecompenseerd. Bij de wijze waarop het begrip temperatuurintegratie in de tuinbouw wordt gehanteerd zijn de accenten sterk verschoven ten opzichte van het oorspronkelijke begrip, dat afkomstig is uit de akkerbouw. In de akkerbouw heeft de teler weinig of geen invloed op de temperatuur. Hier is de grondgedachte dat de ontwikkelingssnelheid van het gewas bij benadering recht evenredig is met de temperatuur. Al in de 18e eeuw is beschreven hoe het doorlopen van de opeenvolgende ontwikkelingsstadia is gerelateerd aan de accumulatie van graaddagen (De Reaumur, 1735; Adanson, 1750). Hoe hoger de temperatuur, des te sneller de ontwikkelingsstadia zullen worden doorlopen. In het ideale geval staat voor elke ontwikkelingsfase een constant aantal graaddagen (Wang, 1960, Summerfield, 1991). Er wordt in de

akkerbouw weinig belang gehecht aan de gemiddelde temperatuur. Zij kijken meer naar de temperatuursom over een periode omdat die een rol speelt bij de oogstprognose. In de glastuinbouw wordt meer gekeken naar de gemiddelde temperatuur met de gevolgen als daarvan wordt afgeweken.

Om de samenhang tussen de beide toepassingen van het begrip temperatuurintegratie inzichtelijk te maken kan het beeld worden gebruikt van reistijd: de tijd die het kost om de afstand tussen Amsterdam en Rotterdam (80 km) te overbruggen is afhankelijk van de gemiddelde snelheid: 2 uur bij 40 km/u gemiddeld (bijv. bij veel file); 1 uur bij 80 km/u gemiddeld. Het maakt daarbij bijvoorbeeld niet uit of de gemiddelde snelheid van 80 km/u is ontstaan door constant 80 te rijden of door de afstand af te leggen met afwisselend 40 en 120 km/u: de gemiddelde snelheid is bepalend voor de reistijd. De parallellen met temperatuurintegratie zijn dat de afgelegde afstand de integraal is van de snelheid, net zoals het bereikte ontwikkelingsstadium van het gewas gelijk is aan de integraal van de ontwikkelingssnelheid, die afhangt van de temperatuur. Voor elke ontwikkelingsfase staat een vaste temperatuursom, net zoals de af te leggen afstand tussen Amsterdam en Rotterdam een vast gegeven is. Voorbeelden van processen in de tuinbouw waarvoor een min of meer vast aantal graaddagen kan staan zijn: kieming van zaden, uitgroeiduur van vruchten, reactietijd van KD-planten, phyllochron, de tijd van tros tot tros bij tomaat, etc. Om de vergelijking nog iets verder door te trekken: grenswaarden worden bij autorijden bepaald door de flitspalen, en door het feit dat de kans op ongelukken toeneemt bij hogere snelheden.

## 2.7 Grenswaarden voor toepassing van temperatuurintegratie

Binnen bepaalde grenzen reageert een gewas op de gemiddelde temperatuur en niet op het specifieke temperatuurverloop. Bij overschrijding van die grenzen zal er dus wel een meetbaar effect te verwachten zijn. De grenswaarden worden over het algemeen gespecificeerd als een 'bandbreedte'. Dit is het gebied van toelaatbare temperaturen, begrensd door een minimumtemperatuur waar beneden altijd gestookt zal worden en een maximumtemperatuur waarboven altijd gelucht zal worden. Naast de bandbreedte voor de momentane temperatuur wordt een bandbreedte voor de temperatuursom (in graaduren) gespecificeerd, d.w.z. het gebied tussen het maximaal toelaatbare warmtetekort en het maximaal toelaatbare warmteoverschot (Buwalda et al., 1999, van den Berg et al., 2001).

Over deze grenswaarden kunnen verschillende opmerkingen worden gemaakt:

- a. Ze hoeven niet persé symmetrisch rond de streefwaarde te liggen;
- b. Effecten bij overschrijding hoeven niet per definitie negatief te zijn. Zo zijn er verschillende voorbeelden bekend waarbij wisselende temperaturen bij sierteeltgewassen leiden tot meer bloei dan een constante temperatuur (Buwalda et al., 1999b).
- c. Effecten van overschrijding kunnen in principe liggen op het vlak van de groei (biomassaproductie), het ontwikkelingstempo (teeltsnelheid), de morfologie (gewasopbouw, uitwendige kwaliteit), of de naoogstkwaliteit.
- d. Omdat veel fysiologische processen in de plant een dag/nachtritme vertonen, is te verwachten dat regelmatig optredende temperatuurafwijkingen met een 24-uurs periodiciteit veel meer effect zullen hebben dan eenmalig of willekeurig optredende afwijkingen. Een bekend voorbeeld is negatieve DIF (nachttemperatuur systematisch hoger dan de dagtemperatuur). Enkele graden negatieve DIF kan al sterke effecten hebben op de strekkingsgroei, terwijl voor willekeurig optredende afwijkingen een bandbreedte van 10°C geen enkel meetbaar effect opleverde (Buwalda, 1996; Buwalda et al., 1999b).

## 2.8 Vraagstelling: ligging van de grenswaarden

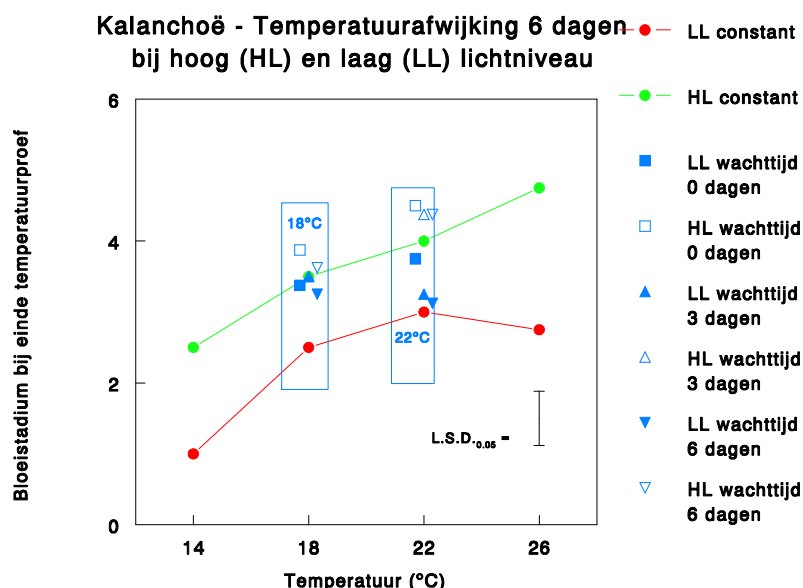
Telers en voorlichters in Nederland hebben in de afgelopen jaren het principe van temperatuurintegratie geaccepteerd. Algemeen is de verwachting dat over enkele jaren temperatuurintegratie in de tuinbouw eerder regel dan uitzondering zal zijn. Slechts weinigen betwijfelen dat door toepassing van temperatuurintegratie energiezuiniger kan worden geteeld, zonder nadelige effecten op productie of kwaliteit. Inmiddels is professionele software beschikbaar waarmee klimaatcomputers in staat zijn om een gewenst temperatuurniveau energiezuinig te realiseren. De liberalisering van de gasmarkt is een ontwikkeling die de laatste jaren de belangstelling voor temperatuurintegratie in de praktijk sterk heeft gestimuleerd. De motivatie spitst zich hierbij niet in de eerste plaats toe op energie-efficiëntie, maar vooral op het beheersen van de energiekosten in verband met de variabele kostenopbouw van aardgas. De concrete vragen in dit verband zijn het minimaliseren van de aansluitwaarde, dat is de leveringscapaciteit die de vaste kosten bepaalt en die bij overschrijding tot hoge extra kosten leidt. Een strategie om met een lage contractcapaciteit toe te kunnen is het 'piekscheren', d.w.z. het verdelen van de momentane warmtebehoefte over een langere periode, waarbij dus tijdelijke afwijkingen van de streef temperatuur voor lief worden genomen. Een andere veelgestelde vraag in dit verband is hoe de gewasschade kan worden geminimaliseerd wanneer de temperatuur daalt tijdens een extreme koudeperiode, en in hoeverre een uitgestelde warmtevraag met een omvang van enkele tientallen graaddagen naderhand toch nog gecompenseerd kan worden.

Zowel voor het beheersen van energiekosten als voor het vergroten van de energie-efficiëntie is dus informatie nodig over grenswaarden. Uit de LTO-gewascommissies komen daarom de laatste jaren veel onderzoeksvragen op dit gebied.

### 3 Onderzoeksresultaten en ervaringen met TI in de praktijk

#### 3.1 Empirisch onderzoek: wisselproeven

Om de tolerantie van tuinbouwgewassen voor temperatuurfluctuaties te bepalen bestaat een simpele, empirische benadering: een gewas dat is gekweekt bij een constante temperatuur vergelijken met een gewas dat is blootgesteld aan regelmatige temperatuurswisselingen met hetzelfde gemiddelde temperatuurniveau. Hierbij kunnen grootte en duur van de afwijkingen onafhankelijk worden gevarieerd. Deze benadering is op diverse gewassen toegepast (De Koning, 1990; Menne, 1992; Buwalda et al., 1997a, b en Dieleman (lopend project)). Over het algemeen bleek de bandbreedte van temperatuurafwijkingen die geen meetbare effecten opleverden vrij groot te zijn: 8 - 10°C tussen stoken en ventileren, en minimaal 300 graaduren speling in de temperatuursom. Daar waar effecten optraden betrof het in de eerste plaats phenotypische effecten; de productie van biomassa bleek een relatief robuust proces te zijn (Buwalda et al., 1999). Daar waar effecten van temperatuurswisselingen werden waargenomen bleken regelmatig interacties met licht op te treden. Een illustratie vormt een wisselproef bij Kalanchoe, waarbij het verband tussen de teelttemperatuur in de reeks van 14-18-22-26°C en het bloeistadium verschilde per lichtniveau: regelmatig oplopend wanneer voldoende licht voorhanden was, terwijl bij een meer beperkend lichtniveau sprake was van een optimumkromme.



Figuur 3-1 –Effecten van temperatuurniveau, lichtniveau en wisselbehandeling op het bloeistadium van Kalanchoë (gegevens ontleend aan Buwalda et al., 1997b).

Bij een hoog lichtniveau bleken temperatuurswisselingen tussen 14 en 22°C en tussen 18 en 26°C geen effect te hebben op bloei in vergelijking met respectievelijk 18 en 22°C constant, terwijl bij het lagere

lichtniveau wisselingen tussen 14 en 22°C stimulerend werken en wisselingen tussen 18 en 26°C niet. Deze resultaten werden geïnterpreteerd als het gecombineerde effect van (1) een remming van de generatieve ontwikkeling door een tekort aan assimilaten bij een combinatie van hoge temperatuur en weinig licht, en (2) een versnelde overgang vegetatief - generatief als gevolg van de wisselende temperaturen (Buwalda et al., 1997, 2000).

### 3.2 Empirisch onderzoek: testen van integrerende regelaars

Een tweede empirische benadering die gevolgd is in het onderzoek naar mogelijkheden van temperatuurintegratie in de glastuinbouw is het testen van integrerende regelprogramma's. Er kan hierbij onderscheid worden gemaakt tussen optimaliserende en niet-optimaliserende regelstrategieën. Voorbeelden van niet-optimaliserende regels zijn: lichtafhankelijke temperatuurregeling (Calvert & Slack, 1974; Papenhagen, 1977), het opsplitsen van de warmtevraag in een basislast en een pieklast (de Koning, 1988) of het simpelweg uitstellen van stoken en luchten (Buwalda et al., 1999a, b); Voorbeelden van optimaliserende regelaars kunnen worden onderverdeeld in regelaars die (1) uitsluitend stooktechnisch optimaliseren aan de hand van een weerbericht, zoals het systeem dat door Chalabi en Bailey is ontwikkeld (Chalabi et al., 1996) en de Econaut, de etmaalversie (Rijsdijk et al., 1998) en de meerdaagse variant (Maaswinkel et al., 2001). ), en regelaars die gewasprocessen bij de optimalisatie betrekken (Aikman & Picken, 1989; Van Henten (1994); Intelligrow (Ottosen, 2001); RRT (Buwalda et al. 2003). Met het programma Econaut CTI, dat sinds enkele jaren commercieel verkrijgbaar is, is ervaring opgedaan in een praktijkproef (van den Berg et al., 2000). Op een modern komkommerbedrijf bleek 10 - 15% besparing mogelijk, maar bij productiebedrijven voor paprika en tomaat bleek nauwelijks besparing te zijn gerealiseerd. Algemeen kan worden gesteld dat bij proeven met energiebesparing op proefstations al snel besparingspercentages in de orde van 10 - 20% worden gevonden zonder negatieve effecten op productie of kwaliteit, terwijl op praktijkbedrijven tot nu toe over het algemeen hooguit enkele procenten besparing zijn gerealiseerd.

### 3.3 Beperkte geldigheid van empirisch bepaalde grenswaarden

In het onderzoek besproken in paragrafen 3.1 en 3.2 zijn de kritische grenswaarden voor afwijkingen van het temperatuursetpoint empirisch vastgesteld en getoetst. Helaas is het zo dat resultaten van empirisch onderzoek in principe alleen geldig zijn onder de specifieke omstandigheden waaronder de proeven zijn uitgevoerd. Er kan geen garantie worden gegeven dat de vastgestelde grenswaarden onder alle denkbare omstandigheden geldig zijn. Inderdaad geven de geconstateerde interacties met het licht- en temperatuurniveau al aan dat de ligging van de grenzen afhankelijk is van andere factoren dan temperatuur alleen. In de praktijk zullen daarom bij toepassing van temperatuurintegratie voorlopig ruime veiligheidsmarges in acht moeten worden genomen. De associatie van het begrip 'veiligheidsmarges' met 'risico' kan echter de acceptatie van temperatuurintegratie door de doelgroep belemmeren.

Als een heel globale richtlijn kan worden gesteld dat op grond van resultaten uit divers onderzoek is gebleken dat temperatuurafwijkingen met een bandbreedte voor momentane temperatuur van 8 - 10°C en voor temperatuurintegraal van 300 graaduren (ca. 12 graaddagen) hoogst waarschijnlijk geen problemen zullen opleveren. Een uitzondering moet hierbij worden gemaakt voor regelmatige temperatuurafwijkingen met een periode van 24 uur. Afwijkingen in deze categorie, waartoe ook thermomorfogenetische behandelingen als negatieve DIF en kouval gerekend kunnen worden, hebben aanzienlijk meer fysiologisch en morfogenetisch effect dan willekeurig optredende afwijkingen of afwijkingen op een andere tijdschaal. Het is aannemelijk dat dit te maken heeft met het feit dat veel fysiologische processen in de plant een dag-nachtritme vertonen. Regelmatige temperatuurafwijkingen met een periode van 24 uur kunnen de balans

tussen deze processen veranderen en daarmee de groeiwijze van de plant beïnvloeden (Schouten et al., 2002)

### 3.4 Verschillende motieven om te stoken

Uit evaluaties bleek dat het voor telers en teeltvoorlichters moeilijk is om de bestaande teeltrecepten los te laten om daarmee de integrerende regelaar de ruimte te geven om energie te besparen (van den Berg et al., 2000). De in de praktijk gebruikte recepten zijn over het algemeen gebaseerd op ervaringskennis en empirische proeven, en zijn daardoor niet te extrapoleren naar nieuwe en relatief ongebruikelijke combinaties van teeltomstandigheden. Een belangrijke bijkomende factor is dat veel telers in de praktijk al allerlei bijkomende redenen hebben om te stoken, motieven die dus niets te maken hebben met het handhaven van een gewenst temperatuurniveau. Te noemen zijn o.a. het genereren van CO<sub>2</sub>, het 's morgens 'activeren' van het gewas door middel van een warmtestoot, thermomorfo-genetische acties als negatieve DIF en kouval, het voorkomen van gewascondensatie, het stimuleren van de allocatie van assimilaten naar de generatieve delen door middel van 'voornachtverlaging' en andere strategieën om vruchtzetting te stimuleren of juist af te remmen, de 'plantbalans' te beïnvloeden, etc.

Bij veel bedrijven blijkt door de opeenstapeling van stookregels en -motieven de ruimte die nog beschikbaar is om een optimaliserende regelaar zijn gang te laten gaan vrijwel nihil te zijn geworden. Niet alleen moet een teler die begint aan temperatuurintegratie een bescheiden voordeel (5 - 10% energiebesparing) afwegen tegen een onbekend risico, ook zal hij bereid moeten zijn om een ander (vermeend) voordeel op te geven door het niet uitvoeren van stookacties die hij normaal gewend is uit te voeren. Dit complex aan afwegingen verklaart ook het geringe effect van de Econaut op energiebesparing in de praktijk, in het bijzonder zoals gerapporteerd door van den Berg et al. (2000) met betrekking tot de deelnemende bedrijven voor tomaat en paprika.

### 3.5 Actualiteit voor de teler

Uit interviews met telers (o.a. gerapporteerd in studies van het LEI) blijkt dat energiebesparing door temperatuurintegratie niet erg hoog op het prioriteitenlijstje van de meeste telers staat. Belangrijker zijn kostenreductie, goed personeel en het moderne streven naar marktgericht telen. Door de toegenomen mogelijkheden om gegevens bij te houden en op te slaan en de nieuwe ontwikkelingen op het gebied van tracking & tracing die zijn aangekondigd wordt het idee van marktgericht telen vooral vertaald als het zich profileren als betrouwbaar door het leveren van een goede, constante kwaliteit. Er komt hierdoor meer nadruk te liggen op het beheersen van teeltrisico's en het zo netjes mogelijk volgens het boekje telen. Dit is geen klimaat waarin temperatuurintegratie, dat juist wat meer experimenteren en het loslaten van regels vereist, goed kan gedijen.

### 3.6 Conclusies praktijkervaring met TI

Een van de conclusies die uit bovenstaande overwegingen kunnen worden getrokken is dat er eerst ruimte moet worden gevonden waarin TI kan worden toegepast, zonder dat het conflicteert met andere stookmotieven. Mogelijkheden daarvoor kunnen wellicht gevonden worden in de sfeer van gewasmonitoring en het toepassen van soft-sensors. Veel van de routinematige stookacties zijn preventief van aard en worden vaak ingezet als een soort 'verzekeringspremie' tegen ongewenste effecten in de teelt, zoals bijv.

gewascondensatie. Wanneer het verloop van de kans op condensatie van tevoren bekend is, dan zouden preventieve stookacties tegen condensatie beperkt kunnen blijven tot de momenten dat daar concreet aanleiding voor bestaat. Een goed voorbeeld hiervan is de voorspelfunctie voor condensatie die in het regelprogramma Econaut CTI zit ingebouwd. Een ander terrein waarop deze benadering vruchten kan afwerpen is het stoken om de gewasverdamping te stimuleren. Ook hier zou een vaste regel kunnen worden vervangen door een regelkring waarin de verdampingssnelheid direct wordt gemeten, bijvoorbeeld door middel van sapstroommeting of via bladtemperatuur. Het stoken om verdamping te stimuleren kan daarmee worden beperkt tot de perioden dat de verdampingssnelheid onder een bepaald setpoint komt. Evenzo zouden er soft-sensors (eigenlijk een rekenmodelletje dat specifiek een bepaalde conditie signaleert) kunnen worden ontwikkeld voor zaken als plantbalans, allocatie naar generatieve delen, etc.

Verder zou het goed zijn om de effectiviteit van een aantal van die specifieke stookregels eens kritisch te toetsen. Op basis van onderzoeksresultaten en ervaring zijn er in de loop van de tijd steeds meer regels bijgekomen. Er lijkt echter geen mechanisme te zijn dat het afdanken van overbodige regels bevordert. Vogelezang et al. (2000) vergeleken stookrecepten van Aalsmeerse rozentelers, bedoeld om de allocatie van assimilaten naar de knoppen te stimuleren. Er bleken geen effecten te kunnen worden aangetoond. Uit het onderzoek van Buwalda et al. (1999, 2000) bleek dat het toepassen van meerdaagse temperatuurintegratie bij roos geen enkel effect had op productie en kwaliteit. Het niet meer toepassen van dergelijke stookregels kan ruimte scheppen waarin een op TI gebaseerde regelaar de ruimte kan krijgen om energiebesparing te realiseren.

In het verlengde van het wegnemen van belemmeringen voor de toepassing van TI en het scheppen van ruimte voor een integrerende regelaar om energie-efficiënt te stoken liggen in principe nog meer mogelijkheden. Er zullen waarschijnlijk ondanks een kritische evaluatie van alle stookregels nog regels overblijven die hun effectiviteit hebben bewezen, en die aanwijsbaar nadelige gevolgen zouden hebben wanneer ze niet worden toegepast. In die gevallen zou de teler moeten kunnen beschikken over een beslissingsondersteunend systeem dat de effecten van temperatuurintegratie kwantitatief vergelijkbaar maakt met die van andere stookacties. Op die manier zou een teler bijvoorbeeld energiebesparing door temperatuurintegratie en het verstoken van gas voor CO<sub>2</sub>-generatie kunnen afwegen tegen effecten op productie, in relatie met de te verwachten veilingprijs.

Overigens zou de daadwerkelijke acceptatie van TI in de praktijk belangrijk kunnen worden bevorderd als er naast het kostenvoordeel nog andere motieven zouden zijn voor het toepassen van temperatuurintegratie.

### 3.7 TI bezien vanuit de fysiologie

Bezien vanuit de fysiologie zijn de interacties tussen effecten van temperatuur en licht niet verbazingwekkend. Zoals eerder besproken (Buwalda 1995, 1997), is de temperatuurrespons van een plant afhankelijk van de fysiologische toestand waarin deze verkeert. Deze toestand wordt bepaald door de voorgeschiedenis (bijvoorbeeld de koolhydratenspiegel, ontwikkelingsstadium, LAI, SLA, het aantal gezette knoppen of de vruchtbelasting) en de actuele omstandigheden in de kas (in het bijzonder lichtcondities, CO<sub>2</sub>, RV, maar ook beschikbaarheid van water, nutriënten en zuurstof in het wortelmilieu). Concreet betekent dit dat de temperatuur die leidt tot een specifiek teeltresultaat ook variabel zal zijn. Dit betekent per definitie dat een eenvoudig teeltrecept voor temperatuurintegratie niet mogelijk is. Het betekent ook dat planten in principe al integratiecapaciteit nodig hebben om conventionele setpoint-recepten te overleven, en dat deze standaardrecepten ook zeker geen garantie bieden voor een goed teeltresultaat. Een belangrijke consequentie in dit verband is het feit dat conventionele setpoints dus ook geen goede referentie vormen om bij toepassing van TI de omvang van temperatuurafwijkingen te kwantificeren. Deze definitiestudie is bedoeld om een geschiktere referentietemperatuur te bepalen, waaraan de omvang van temperatuurafwijkingen zuiverder kan worden afgemeten. Een functionele eis die kan worden gesteld aan de juiste referentie is dat effecten van afwijkingen van de referentietemperatuur constant en reproduceerbaar

zijn.

Overigens kan worden opgemerkt dat overschrijding van de grenswaarden voor temperatuurafwijkingen per definitie tot effecten zal leiden, maar dat deze effecten niet per definitie negatief hoeven te zijn. Zo maken bijvoorbeeld veel telers dankbaar gebruik van het feit dat een korte periode van lage temperatuur stimulerend kan werken op de generatieve ontwikkeling.

## 3.8 Benadering: vraagstelling omkeren

De methode van empirisch onderzoek (hoofdstuk 3.1) is niet erg geschikt om de omvang van het gebied te bepalen waarbinnen een bepaalde verstoring niet tot een effect zal leiden. Het is aanzienlijk gemakkelijker om de vraagstelling om te keren en te onderzoeken hoe groot een verstoring moet zijn om een onomkeerbaar effect te veroorzaken. Kwantitatieve kennis van de processen die tot de beschreven effecten leiden kan in principe worden gebruikt om deze effecten te voorspellen op basis van instellingen in de klimaatcomputer, een weerbericht en/of langjarige gemiddelden van het buitenklimaat. Voorspelbaarheid van deze reacties vormt de basis voor beheersbaarheid, waardoor het mogelijk wordt om ongewenste effecten actief te vermijden en gewenste reacties gericht op te roepen. Hierdoor kan TI een kans worden in plaats van een risico, en dit type ontwikkeling zou het extra motief kunnen zijn (zie paragraaf 3.5) dat telers ertoe brengt om TI daadwerkelijk toe te gaan passen.

## 3.9 Onderscheid naar gewasgroep

Bij het verder ontwikkelen van temperatuurintegratie als mogelijkheid voor energiebesparing in de glastuinbouw moet onderscheid worden gemaakt naar gewasgroep. In de sierteelt worden andere eisen aan het gewas gesteld dan in de vruchtgroenteteelt. De opbrengst bij siergewassen, met name potplanten, is gebaseerd op de gehele plant en niet alleen op de vruchten. Daarom zijn gewasreacties bij potplanten zeer belangrijk. Voor veel sierteeltgewassen, vooral in de potplantensector, is de sierwaarde van doorslaggevende invloed op de prijs en speelt het versgewicht van de plant nauwelijks een rol. Dit onderzoek concentreert zich op sierteeltgewassen, waarbij verschillende potplanten als modelgewas zullen dienen.

Om de complexe samenhang tussen de plantkundige processen van aanmaak en verwerking van assimilaten en groei- en ontwikkeling aan te duiden wordt in dit rapport de term 'plantbalans' gebruikt. Inzicht in de plantbalans maakt het mogelijk om de optimaliseringsruimte voor energiebesparing door temperatuurintegratie kwantitatief te bepalen en om de factor temperatuur gericht te gebruiken voor teeltsturing.



## 4 Definitie van grenswaarden voor temperatuurintegratie op basis van plantbalans

### 4.1 Evenwicht tussen aanmaak en verwerking van assimilaten

In hun natuurlijke omgeving hebben planten te maken met variaties in klimaatomstandigheden op verschillende tijdschalen. Naast de bekende dag-nachtperiodiciteit en de wisseling van seizoenen kunnen er nog twee andere tijdschalen worden aangewezen waarop planten met wisselende omstandigheden worden geconfronteerd (Teeri, 1978). Een daarvan heeft een periodiciteit in de ordegrrootte van enkele dagen tot een week, en wordt veroorzaakt door het regelmatig passeren van lagedrukgebieden, de andere speelt zich af op een tijdschaal van minuten tot uren, en heeft te maken met wisselingen in de blootstelling aan direct zonlicht onder invloed van locale fenomenen zoals beschaduwing en het langsdrijven van wolken. Planten moeten zich kunnen aanpassen aan variabele omstandigheden. Anders dan de meeste diersoorten, die kunnen schuilen voor ongunstige omstandigheden en actief op zoek kunnen gaan naar voedsel, zijn planten voor hun overleving uitsluitend aangewezen op tolerantie- en aanpassingsmechanismen.

In het algemeen kan worden gesteld dat het moeten handhaven van een zekere balans tussen aanmaak en verwerking van assimilaten de belangrijkste noodzaak tot aanpassing met zich meebrengt. Planten hebben absoluut assimilaten nodig om in leven te kunnen blijven, dus een totale uitputting van de voorraad moet worden vermeden. Een overschot aan assimilaten levert voor een individuele plant niet direct een probleem op. Hierbij geldt waarschijnlijk meer dat de voorouders van de productieve soorten die voor de tuinbouw interessant zijn in de loop van de evolutie productieve strategieën voor investering van hun assimilaten hebben moeten ontwikkelen om zich te kunnen handhaven in de concurrentie met planten in hun omgeving. Deze genetisch bepaalde strategieën en mechanismen zijn waarschijnlijk nog steeds grotendeels werkzaam in moderne tuinbouwgewassen, en kennis van deze processen is de sleutel tot een betere en meer doelgerichte beheersing van het productieproces. Een globaal overzicht van relevante afstemmingsmechanismen met de bijbehorende tijdschaal staat weergegeven in tabel 1.

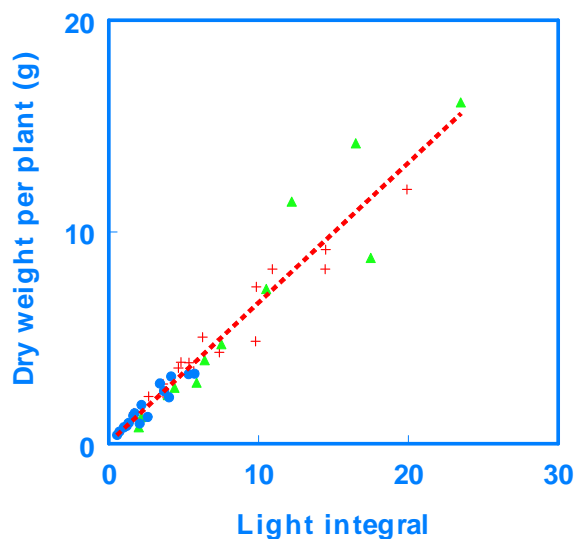
In dit hoofdstuk wordt de veronderstelling onderbouwd dat verstoring van de balans tussen aanmaak en verwerking van assimilaten de belangrijkste impuls is voor het in werking zetten van adaptatiereacties. In dit verband zijn vooral verstoringen die worden veroorzaakt door temperatuurafwijkingen van belang, vanwege de directe samenhang met de definitie van grenswaarden voor temperatuurintegratie.

*Tabel 4-1 -Een overzicht van verschillende processen die betrokken zijn bij de afstemming van aanmaak en verwerking van assimilaten in planten, met daarnaast een indicatie van de tijdschaal waarop deze processen het meest relevant zijn.*

Proces	Meest relevante tijdschaal
Regulatie - m.n. quantum efficiency fotosynthese	minuten - uren
Bufferen - tijdelijke opslag van assimilaten	uren - dagen
Fysiologische adaptatie - chlorophyllgehalte, enzymniveaus	dagen - weken
Phenotypische plasticiteit - activeren / afstoten sinks	dagen - weken
Seizoencyclus - ontwikkelingsstadia	maanden
Genetische adaptatie: micro-evolutie, <i>veredeling</i> , <i>genomics</i>	generaties (jaren)

## 4.2 Invloed van licht

De aanmaak van assimilaten wordt bepaald door de fotosynthese. Hierbij wordt onder invloed van licht  $\text{CO}_2$  uit de lucht gebonden en ingebouwd in suikers. Hoewel de fotosynthese een uiterst complex en dynamisch proces is waarbij diverse regulatie- en afstemmingsmechanismen betrokken zijn op verschillende tijdschalen, kunnen er op een tijdschaal van dagen tot weken vaak toch vrij betrouwbare en zinvolle globale uitspraken over worden gedaan. Uit de groeianalyse zijn de begrippen Net Assimilation Rate (NAR) of Unit Leaf Rate (ULR) bekend (Hunt, 1978), die de gemiddelde netto fotosynthese per eenheid bladoppervlakte beschrijven. De totale netto fotosynthese van het gewas gedeeld door de ingevangen hoeveelheid licht levert de lichtproductiviteit, een maat voor de efficiëntie waarmee lichtenergie wordt omgezet in nieuwe biomassa (Lee, 2002). De hierop gebaseerde vuistregel voor tuinders die door het toenmalige Proefstation voor Tuinbouw onder Glas (PTG) werd gepropageerd luidde: "1% meer licht geeft 1% meer tomaten". Dat deze regel ook voor sierteeltgewassen opgaat, blijkt uit gegevens van Van Rijssel (pers. comm), die in fig. 4.1 staan weergegeven. Hier staat de gewichtstoename van drie zeer uiteenlopende potplantensoorten uitgezet tegen de geschatte lichtabsorptie over dezelfde periode. Het feit dat alle waarnemingen hetzelfde lineaire verband vertonen, geeft aan dat de lichtproductiviteit van deze gewassen een vrij constante factor is.



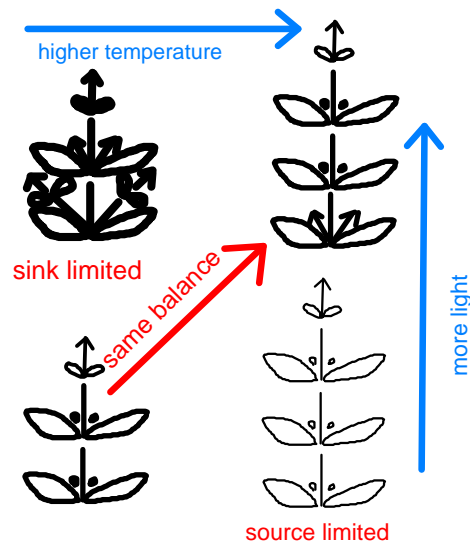
Figuur 4-1 - Verband tussen de hoeveelheid geabsorbeerd licht en de gewichtstoename van *Nephrolepis* (▲), *Begonia* (+) en *Saintpaulia* (●) in dezelfde periode (van Rijssel, pers. comm).

Ondanks dat het verband tussen fotosynthesesnelheid en lichtintensiteit van individuele bladeren over het algemeen het karakter van een verzadigingskromme vertoont, benadert de lichtrespons van het totale bladpakket bij veel gewassen een lineair verband (Warren Wilson et al., 1992). De reden hiervoor is dat licht van hogere intensiteiten weliswaar de fotosynthese in de bovenste bladlaag verzadigt, maar in dieper gelegen bladlagen niet. Net als in het voorbeeld in paragraaf 2.6 wordt de afgelegde afstand van een auto bepaald door de geïntegreerde snelheid en het bereikte ontwikkelingsstadium van een gewas door de integraal van de (temperatuurafhankelijke) ontwikkelingssnelheid. Zo kan worden gesteld dat de toename van biomassa gelijk is aan de integraal van de (lichtafhankelijke) netto assimilatiesnelheid.

Over de temperatuurafhankelijkheid van de fotosynthese bestaat nog enige controverse. Algemeen wordt gesteld dat de fotosynthese relatief ongevoelig is voor temperatuur (Gijzen, 1995). Het probleem is echter dat de fotosynthese sterk onderhevig is aan allerlei regulatie- en adaptatieprocessen die juist vaak te maken hebben met de balans tussen aanmaak en verwerking van assimilaten. Hierdoor kan de korte termijn temperatuurrepons sterk verschillen van die van planten in een steady state, terwijl de ligging van die steady state zelf sterk wordt bepaald door source-sinkrelaties, waarbij o.a. licht, CO<sub>2</sub> en de feitelijke toestand van het gewas een sterke rol spelen (Buwalda, 1995). De temperatuurrepons van de fotosynthese is dus eerder het eindresultaat van allerlei regulatieprocessen dan een fundamentele eigenschap, en is daardoor minder geschikt als basis voor algemeen geldende regels of modellen.

### 4.3 Het begrip phytomeer

Planten zijn modulaire organismen, d.w.z. ze zijn opgebouwd uit een beperkt aantal standaardelementen die volgens een bepaald patroon worden herhaald. De kleinste eenheid van deze herhalingsstructuur wordt een phytomeer genoemd. In anatomieboeken wordt normaal uitgegaan van een phytomeer bestaande uit 1 blad, 1 okselknop en 1 stengeldeel (nodium en internodium). Om praktische redenen kan de definitie wel eens worden aangepast; bijv. bij de tomatenplant wordt in de productiefase om de 3 bladeren een tros gevormd, en de groep van 1 tros, 3 bladeren en bijbehorend stuk stengel (3 internodia) wordt beschouwd als 1 functioneel phytomeer. Er is in dit opzicht een verschil tussen gedetermineerd en ongedetermineerd groeiende planten. Veelal ontwikkelt de top van een plant zich generatief. Bij gedetermineerd groeiende planten, zoals de KD-gewassen Kalanchoe en chrysant, verandert het phytomeer na de bloei-inductie van karakter: de bladontwikkeling wordt geremd, terwijl de ontwikkeling van bloemknoppen, die in de vegetatieve fase onderdrukt is, wordt gestimuleerd. Veel soorten met een ongedetermineerde ontwikkeling kennen ook eindstandige bloei, maar hierbij neemt de okselknop de groei over, waardoor op den duur schijnbaar een lange stengel ontstaat. Voorbeelden hiervan zijn tomaat en Anthurium. Bij Anthurium bestaat een phytomeer uit 1 blad, 1 bloem en 1 stengellid (nodium + internodium). De normale okselknop groeit uit om een nieuw lid van de (schijnbare) stengel te vormen. Daarnaast is er nog een tweede okselknop die normaal blijft zitten, maar soms kan uitgroeien, waarbij een mini-bloemetje kan ontstaan of een complete zijscheut (Croat, 1980). Een belangrijk punt is dat, terwijl de plant als geheel door blijft groeien, de groei van een phytomeer over het algemeen eindig is: de groei wordt dan overgenomen door later gevormde phytomeren. Secundaire diktegroei zoals bij bomen voorkomt speelt bij glastuinbouwgewassen geen rol van betekenis. De uitgroei van individuele phytomeren wordt doorgaans gekarakteriseerd door een eindige uitgroeiduur in graaddagen en een karakteristiek verloop van de potentiële groei. Vaak wordt voor phytomeren, maar ook voor individuele organen, uitgegaan van een sigmoïdaal groeipatroon (Richards, 1959; Marcelis, 1994); er zijn echter ook voorbeelden bekend van dubbel sigmoïdale groeipatronen, o.a. van steenvruchten (Opara, 2000).

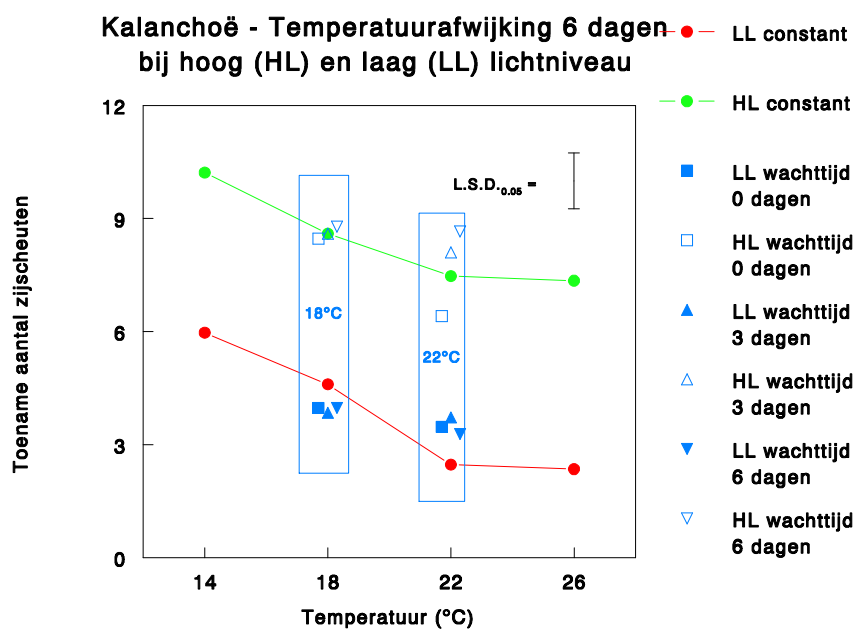


*Figuur 4-2 Effecten van licht en temperatuur op uitgroei en morfologie van phytomeren: meer licht resulteert in meer groei (toename van biomassa), terwijl het aantal afgesplitste phytomeren afhangt van de temperatuur. De verhouding tussen groeisnelheid en ontwikkelingsnelheid is bepalend voor de morfologie (het phenotype) van de gevormde phytomeren.*

## 4.4 Invloed van groei en ontwikkeling op de morfologie van phytomeren

De invloed van temperatuur op de ontwikkelingssnelheid heeft tot effect dat een plant, afhankelijk van het temperatuurniveau, in een bepaald tempo phytomeren afsplitst. Hiervoor wordt wel het begrip Phyllochron gebruikt (Rickman & Klepper, 1995; Dijkshoorn-Dekker, 1995). De maximale omvang van elk gevormd phytomeer is bepaald door de potentiële grootte, de integraal van de potentiële groei over de uitgroeiperiode. Om tot de normale omvang uit te kunnen groeien, moet voor elk phytomeer een bepaalde hoeveelheid assimilaten beschikbaar zijn. Hoeveel van het uitgroei-potentieel feitelijk wordt gerealiseerd hangt dus af van de groeikracht van de plant (beschikbaarheid van assimilaten) gedurende de uitgroeiduur, en de competitie om schaarse assimilaten met andere delen van de plant (relatieve sinksterkte). In het algemeen zal een hoger lichtniveau resulteren in meer groeikracht waardoor de phytomeren groter, dikker of zwaarder zullen worden. In het eenvoudigste geval dat de beschikbaarheid van assimilaten niet afhankelijk is van het aantal gevormde phytomeren geldt dat de invloed van temperatuur tegengesteld werkt: hoe hoger de temperatuur, hoe korter de uitgroeiduur van de afzonderlijke phytomeren wordt. Hiermee wordt ook de periode verkort waarin elk phytomeer assimilaten kan aantrekken om te groeien. Verder geldt dat hoe meer phytomeren tegelijkertijd in de uitgroEIFase zijn, des te minder assimilaten er per phytomeer beschikbaar zijn en hoe meer onderlinge concurrentie er dus zal optreden. De uiteindelijke omvang van een phytomeer dat in een bepaalde periode wordt gevormd kan alleen worden verklaard als een gecombineerd effect van de factoren licht, temperatuur en concurrentieverhoudingen. Figuur 4.2 laat zien dat er in principe een balans moet bestaan tussen deze tegengestelde effecten. Dit betekent dat bij elk lichtniveau in principe een temperatuurniveau kan worden gevonden waarbij het effect van temperatuur op de ontwikkelingssnelheid precies opweegt tegen het effect van licht op de groeikracht, zodat steeds phytomeren worden gevormd met precies dezelfde omvang. Deze overwegingen zijn eerder, maar zonder specifiek het begrip phytomeer te gebruiken, gepubliceerd door Liu & Heins, 1996; Heins et al., 2000). Uit fig. 4.2 wordt duidelijk dat de reactie van een plant op licht en temperatuur ook een dynamische component

heeft: de feitelijke toestand van de plant kan ook invloed hebben. Verandert namelijk het aantal organen waarover de beschikbare assimilaten moeten worden verdeeld, bijvoorbeeld door het vervroegd uitlopen van zij scheuten (fig. 4.2. links boven), dan zal dat de ligging van het evenwicht beïnvloeden. Wil het hier ontvouwde concept dus ooit dienen als basis voor het kwantitatief bepalen van de geschikte teelttemperatuur bij een bepaald lichtniveau voor een nagestreefd planttype, dan zal ook rekening moeten worden gehouden met deze secundaire reacties.

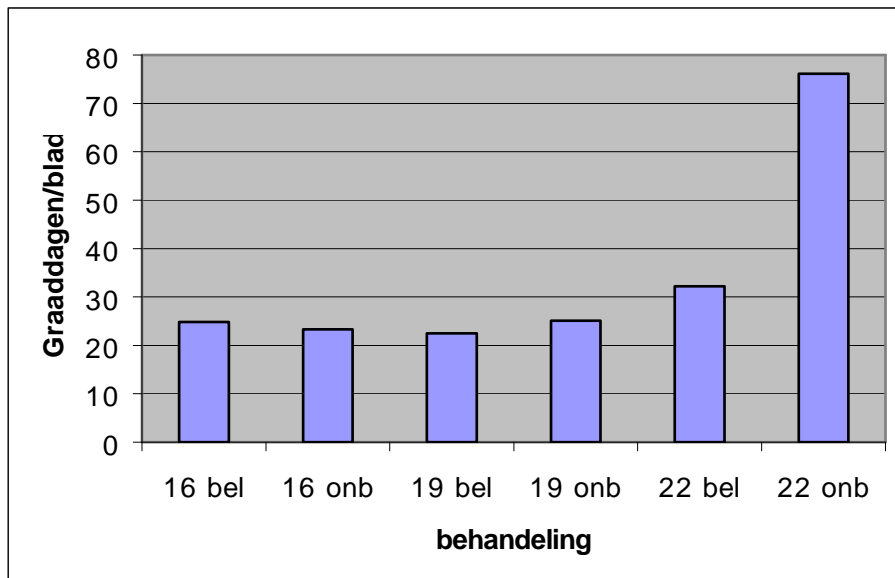


Figuur 4-3 - Invloed van licht en temperatuur op het uitlopen van zij scheuten bij Kalanchoe 'Tenorio'. De gegevens zijn afkomstig uit Buwalda et al., 1997. Een interessante speculatie is dat een temperatuur van circa 12°C bij laag lichtniveau qua plantbalans vergelijkbaar zou zijn met ongeveer 28°C bij het hoge lichtniveau.

## 4.5 Uitwerking naar hele planten en phenotypische plasticiteit

Uitgaande van de hypothese dat planten genetisch zijn geprogrammeerd om een balans te handhaven tussen het maximaal productief alloceren van biomassa en een minimaal risico op uitputting van assimilaten (paragraaf 4.1) kan worden verondersteld dat planten mechanismen zullen bezitten die een dergelijke afstemming onder verschillende omstandigheden mogelijk maken. De plantbalans-hypothese is een morfogenetische uitwerking van het klassieke source/sink concept. De veronderstelling ligt voor de hand dat de koolhydratenstatus van het gewas, die een weerspiegeling is van de source/sinkverhouding, het signaal is waar de regulerende mechanismen op een of andere manier op reageren. In de literatuur is beschreven dat het koolhydratenstatus (suikerconcentratie) in planten inderdaad een hormoonachtige functie heeft waarmee verschillende regulatie- en coördinatieprocessen van groei en ontwikkeling in werking worden gezet (Koch, 1996; Sheen et al., 1999; Smeekens, 2000; Rolland et al., 2002). De regulatorische processen hebben als effect het verbeteren van de afstemming van de vraag op het aanbod van assimilaten. Een plant gebruikt niet alle geassimileerde koolstof direct, gemiddeld blijft ca 10 - 20 % ongealloceerd aanwezig in de plant. Afgezien van specifieke opslag in gespecialiseerde opslagorganen dienen deze vrije koolhydraten als buffer, die de behoefte aan strikte regulatie van de koolhydratenhuishouding vermindert. Er zijn in de literatuur verschillende groei/fotosynthesemodellen te vinden met een expliciet compartiment voor niet-gealloceerde koolhydraten (Gent & Enoch, 1983; Gary, 1988; Seginer et al., 1996, 1998). In de eenvoudigste versies wordt op basis van vaste waarden voor parameters als SLA (specific leaf area) en NAR (net assimilation rate), constructiekosten en

onderhoudsbehoefte op basis van licht, temperatuur en CO<sub>2</sub>-concentratie de groei van de plant als geheel berekend aan de hand van dynamische vergelijkingen voor fotosynthese, respiratie en groei. Meer complexe modellen beschrijven de verdeling van assimilaten over organen op basis van competitie tussen organen (Gijzen, 1996; De Koning, 1994; Heuvelink & Marcelis, 1989; Marcelis, 1994; Heuvelink, 1996).



Figuur 4-4 - *Effecten van teelttemperatuur (16, 19 of 22°C) en lichtniveau (bel = met en onb = zonder SON-T belichting) op het tempo van bladafplitsing bij Saintpaulia (Buwalda, Jilesen en Korsten, ongepubl. res.). Bij 16 en 19 graden is er sprake van een vast aantal graaduren boven de drempelwaarde, ongeacht het lichtniveau. Bij 22°C houden de belichte planten het tempo nog (redelijk) bij, de onbelichte niet.*

Van de in tabel 4.1. genoemde mogelijkheden is in verband met de noodzaak tot afstemming van vraag en aanbod van assimilaten het onderdeel phenotypische plasticiteit het meest relevant, en het kan worden uitgewerkt aan de hand van het concept van gebalanceerde ontwikkeling van phytomeren. Doordat de potentiële groei van phytomeren beperkt is, bezitten ze ook een beperkte absorptiecapaciteit voor assimilaten. Het kan dus voorkomen dat het aanbod van assimilaten groter is dan de verwerkingscapaciteit. In een dergelijk geval wordt gesproken van sink gelimiteerde groei (o.a. Stitt, 1993) en onder die omstandigheden zullen over het algemeen ongealloceerde assimilaten gaan accumuleren (o.a. Buwalda & Warmenhoven, 1999). Vanwege de verzadiging van de absorptiecapaciteit van bestaande sinks zijn het activeren van extra sinks en het induceren van de vorming van nieuwe sinks de enige mogelijkheden die de plant ter beschikking heeft om het overschot aan assimilaten productief te alloceren. Het meest voor de hand liggend is de doorbreking van knoprust van de okselknoppen, waardoor zijscheuten ontstaan (Merritt & Kohl, 1989, Buwalda, 1997, fig. 4.3). Verder kan bij een overschot aan assimilaten de investering in meer fotosynthesecapaciteit een lagere prioriteit krijgen. Inderdaad is bekend dat een hoog gehalte aan vrije koolhydraten de allocatie naar de generatieve delen kan stimuleren (Bernier et al., 1981; Bodson & Bernier, 1985; Wardlaw, 1993). Verder is bekend dat een overschot aan assimilaten leidt tot relatief meer wortelgroei (Brouwer, 1962, 1983; Wilson, 1988; Wardlaw, 1993). In dit geval realiseren planten dus een relatief grote en uitgebreide versie van hun genetisch bepaalde potentieel.

Anderzijds zal een te gering aanbod van assimilaten in verhouding tot de vraag tot afname van de voorraad leiden. Om uitputting te voorkomen zal de plant vooral moeten zorgen voor een vermindering van de vraag, en een maximaal aanbod. In de eerste plaats zal de investering in nieuwe sinks (generatieve delen, zijscheuten) worden verminderd. Relatief stijgt hierdoor tevens het aandeel van de nieuw gevormde biomassa dat in bladeren (productiecapaciteit van assimilaten) wordt geïnvesteerd. Het resultaat is dus in dit geval dat de plant een minimale versie van het potentiële fenotype gaat realiseren. Behalve de

verminderde aanleg van nieuwe organen kunnen ook bestaande organen worden afgestoten. In dat geval is er sprake van abortie. Vooral bloemknoppen, bloemen en onlangs gezette vruchtjes zijn gevoelig voor abortieprocessen. Het ontwikkelingsstadium waarin abortie het meest optreedt verschilt per gewas. In de sierteelt is vruchtabortie uiteraard nauwelijks van belang.

## 4.6 Phenotypische aanpassingen en grenswaarden voor temperatuurintegratie

Vaak neemt na een bepaald ontwikkelingsstadium de kans op abortie sterk af; het betreffende orgaan is dan gedetermineerd (Hempel et al., 2000). Iets dergelijks geldt voor het uitlopen van okselknoppen: zodra een bepaald stadium van uitgroei is bereikt zal de verdere uitgroei tot zijscheut zich relatief autonoom voltrekken. Veel van de genoemde reacties zijn discreet van karakter: een gebeurtenis vindt plaats of niet, er is geen tussenweg. Abortieprocessen zijn dan ook duidelijk onomkeerbaar; voor determinatie geldt in principe hetzelfde. Abortieprocessen kunnen in termen van source-sink worden beschreven (Lieth et al. 1986; Marcelis & de Koning, 1995) en ook het uitlopen van zijscheuten is met source-sink in verband gebracht (Meritt & Kohl, 1989). Dergelijke go/nogo-processen kunnen in principe worden beschreven als veroorzaakt door het overschrijden van een grenswaarde in de source/sink-balans.

Reacties die de sinkwerking versterken	Reacties die de sinkwerking verminderen
- doorbreken van knoprust, met name het uitlopen van okselknoppen	- knop-, bloem- en vruchtabortie
- aanleg bloemknoppen, vruchtzetting, etc.	- vertragen van de ontwikkelingssnelheid
- gestimuleerde allocatie biomassa naar generatieve processen	- allocatie biomassa overwegend vegetatief
- gestimuleerde wortelgroei	- afstoten van wortels

*Tabel 4-2 - Overzicht van mogelijke reacties die de aanmaak en de verwerking van assimilaten op elkaar af kunnen stemmen.*

De grenswaarden voor temperatuurintegratie zijn per definitie de maximale temperatuurafwijkingen die nog kunnen worden gecompenseerd zonder meetbare effecten op het gewas. Eerder (paragraaf 3.1) is aangegeven dat uit empirisch onderzoek is gebleken dat effecten van wisselingen in temperatuur vooral te zien zijn aan het uiterlijk van het gewas en niet aan de gevormde biomassa. Veel van de eerder beschreven effecten (Buwalda et al. 1997a, b, 2000) zijn in de hier geschetste context inderdaad te interpreteren als afstemmingsreacties die bij het gewas in werking treden om de tering (sink) naar de nering (source) te zetten. En inderdaad lijkt het erop dat de genoemde discrete processen (abortie, doorbreken van knoprust) zo zijn gereguleerd dat ze pas in werking treden na overschrijding van een bepaalde fysiologische drempelwaarde. Kenmerkend voor deze processen is ook dat ze onomkeerbaar zijn: een geaborteerde knop of vrucht gaat niet later alsnog groeien, en is eenmaal de knoprust van een okselknop doorbroken dan zal de zijscheut die eruit ontstaat over het algemeen door blijven groeien. Dit soort processen kan dus ook niet worden gecompenseerd: een plant waarbij een onomkeerbaar proces heeft plaatsgevonden, is blijvend veranderd. De conclusie is daarom dat deze reacties een belangrijke rol spelen bij het bepalen van grenswaarden van temperatuurintegratie.

## 4.7 Ontwikkelingstempo en grenswaarden voor temperatuur integratie

Een alternatieve oplossing van het probleem van een dreigende uitputting van assimilaten kan zijn het afremmen van het ontwikkelingstempo. Van potchrysanthe is beschreven dat de reactietijd (aantal dagen

tussen begin KD en bloei) bij lage temperatuur afneemt met stijging van temperatuur, maar bij hogere temperaturen juist weer een toename laat zien (Karlsson et al., 1989). Het verkorten van de reactietijd met stijging van de temperatuur is in overeenstemming met het klassieke concept van temperatuurintegratie, waarbij voor het doorlopen van een bepaald ontwikkelingsstadium een vast aantal graaddagen staat. Hierbij geldt dat om aan dat aantal graaddagen te komen, het aantal dagen korter is naarmate de temperatuur hoger is. Toename van de reactietijd bij verdere temperatuurstijging past niet in dit simpele beeld, en hiervoor moet een andere verklaring worden gezocht. Hetzelfde geldt voor de bladafsplittingsnelheid van Saintpaulia (paragraaf 4.5). Ook bij Ficus is een verlaging van de bladafsplittingsnelheid onder lage lichtcondities beschreven (Dijkshoorn, 2002). In het kader van het afstemmen van de assimilatenvraag op het aanbod betekent een variabele ontwikkelingssnelheid dat de plant niet gedwongen is om bijvoorbeeld heel kleine blaadjes te vormen (Saintpaulia, Ficus) of minuscule bloemetjes te laten bloeien (chrysantheem), maar het assimilatenaanbod over een langere periode kan benutten. Deze mogelijkheid vergroot de flexibiliteit waarmee een gewas kan reageren op veranderingen in groeicondities.

Zolang processen zoals uitgroei van bladeren en complete phytomeren of reactietijd na de bloei het begin van de korte dag een constante temperatuursom hebben kan de uiteindelijk gerealiseerde ontwikkeling volledig worden beschreven op basis van de gemiddelde temperatuur. Vanuit het oogpunt van grenswaarden voor temperatuurintegratie geldt voor zulke processen dat volledige compensatie van temperatuurafwijkingen mogelijk is. Dit is niet meer mogelijk in het gebied waar vertraging van het ontwikkelingstempo optreedt en de temperatuursom toeneemt. In die zin is er dan dus ook sprake van een overschrijding van een grenswaarde.

## 4.8 Geen nieuw teeltrecept in de gebruikelijke zin

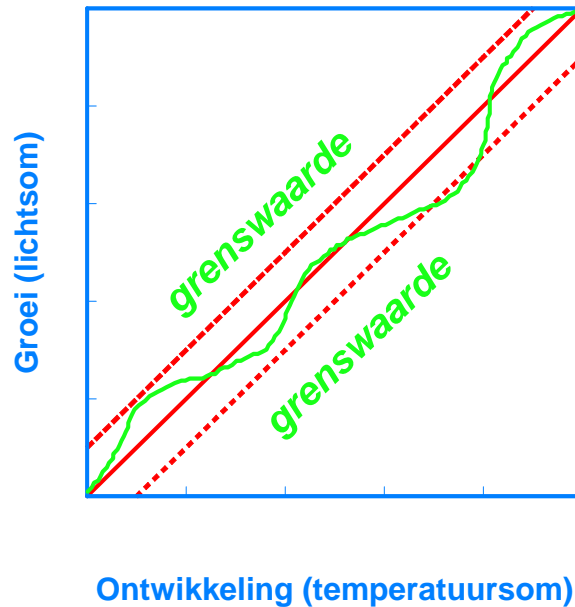
Uit de bovenstaande overwegingen blijkt dat het niet mogelijk is om voor temperatuurintegratie een aangepaste versie te maken van de standaardrecepten waarmee telers in de praktijk gewend zijn te werken. Daarvoor wordt de reactie van planten op temperatuur teveel bepaald door de actuele toestand van het gewas en de lichtomstandigheden.

Toch zijn de processen die de grenswaarden voor temperatuurintegratie bepalen vrij basaal en overzichtelijk, en zijn de reacties, in ieder geval kwalitatief, eenvoudig te voorspellen. Het is alleen wel zo dat grenswaarden gelateerd zijn aan de plantbalans. Zoals eerder is uitgelegd kan deze balans veranderen; er is dus steeds opnieuw een vertaalslag nodig om de grenswaarden uit te drukken in termen van afzonderlijke klimaatfactoren. Globaal ziet het relevante verband eruit zoals weergegeven in fig. 4.5. De doorgetrokken rode lijn vertegenwoordigt een min of meer willekeurige waarde van de plantbalans. Het principe van de grafiek is dat afwijkingen van de plantbalans aanleiding geven tot het in werking treden van aanpassingsmechanismen. De rode stippellijnen geven de grenswaarden aan. Zolang de toestand van het gewas zich binnen deze grenzen blijft bewegen zal de plant in dezelfde balanstoestand blijven en zich volgens het daarbij behorende traject ontwikkelen tot het phenotype dat daarbij hoort. Bij elke waarde van de balans tussen groei en ontwikkeling hoort een bepaald typisch standaardtraject waarlangs het phenotype zich zonder verstoringen zal ontwikkelen. Het standaardphenotype dat bij een bepaalde plantbalans hoort is vooral te kenschetsen in termen van verhoudingen:

- verhouding gewicht/lengte (per plant of per phytomeer);
- allocatie generatief als percentage van totale groei;
- allocatie zijscheuten als percentage van totale groei;
- verhouding droog/versgewicht
- verhouding spruit/wortel

Het gebied linksboven in de grafiek komt overeen met typische zomerkwaliteit: afhankelijk van het soort gewas zal het er fors, vertakt en rijk bloeiend uitzien. Anderzijds vertegenwoordigt het gebied rechtsonder in de grafiek typische winterkwaliteit: een dun, sprieterig gewas met weinig vertakkingen en weinig bloemen.





*Figuur 4-5 - Grafische weergave van het verband tussen plantbalans, licht en temperatuur en de ligging van de grenswaarden voor temperatuurintegratie. De doorgetrokken rode lijn is de plantbalans; de rode stippellijnen geven de grenswaarden aan; de groene lijn laat een willekeurig traject zien waarlangs een gewas zich kan ontwikkelen ten opzichte van de balanslijn.*

Omgekeerd kan worden gesteld dat de plant in balans is met de omgeving wanneer de omstandigheden zo zijn dat het phenotype van de plant overeenkomt met het phenotypisch standaardtraject dat bij de heersende omstandigheden hoort. Wanneer de plant uit balans is wordt er een phenotypische adaptatie geïnduceerd en de plant zal zich zo gaan ontwikkelen dat het verschil met het standaardphenotype wordt verkleind. Het nieuwe van de benadering is dat de coördinatie tussen groei en ontwikkeling het uitgangspunt vormt. Analoog aan het bekende 'balanced Growth'- principe wordt hier uitgegaan van een 'balanced development'.

## 4.9 Toepassingsmogelijkheden van het plantbalansprincipe

Het balansprincipe kan een functie krijgen als beslissingsondersteunend instrument. Hiermee zal een teler in staat zijn om gestelde teeltdoelen te halen, risico's te vermijden en onderweg maximaal gebruik te maken van de beschikbare optimaliseringsruimte voor energiebesparing. Het plantbalansprincipe geeft inzicht in (uitwendige) gewaskwaliteit en ontwikkelingssnelheid, waardoor niet alleen teeltplanning en aanvoerspelling mogelijk worden, maar ook teeltsturing.

Bij een specifiek nagestreefde eindkwaliteit zal een kweker het principe vooral willen gebruiken voor het berekenen van de balanstemperatuur bij gegeven of verwachte lichtomstandigheden en de berekening van de optimaliseringsruimte voor toepassing van temperatuurintegratie. De boekhouding van

temperatuurafwijkingen kan worden gevoerd op basis van de verschillen tussen de gerealiseerde temperatuur en de balanstemperatuur, die een zuiverder maat is voor afwijkingen met een grotere voorspellende waarde voor te verwachten effecten op het gewas. Tevens kan een voorspelling van de oogstdatum worden verkregen afhankelijk van klimaatinstellingen, op basis van weekweerbericht en meerjarig weergemiddelde.

Bij een specifiek nagestreefde einddatum zal de kweker het principe kunnen gebruiken om de temperatuur te berekenen die nodig is voor de gewenste ontwikkelingssnelheid bij de gegeven plantbalans en voor de berekening van de ruimte voor temperatuurintegratie. Verder kan het principe in dit geval worden toegepast voor het voorspellen van de effecten van het realiseren van de einddatum op de eindkwaliteit, afhankelijk van de actuele toestand van het gewas en klimaatinstellingen, weekweerbericht en het meerjarige weergemiddelde.

Ook in situaties waarin niet direct marktgericht wordt geteeld, ofwel omdat dat ongewenst is of onmogelijk (bijvoorbeeld in situaties met verschillende gewasstadia bij elkaar in één kas) kan het balansprincipe nut hebben. In die gevallen kan de plantbalans nog steeds dienen als basis voor het bijhouden van temperatuurafwijkingen en zal een betrouwbare indicatie kunnen worden verkregen van de ligging van de grenswaarden voor temperatuurintegratie. In het bijzonder ontstaat inzicht in het feit dat de ligging van die grenzen variabel is, waardoor de ruimte voor energiebesparing de ene dag groter is dan de andere. Het risico op overschrijding van grenswaarden, waarmee telers zich - door gebrek aan informatie over de ligging van die grenzen - nu nog zien geconfronteerd, zal daardoor verminderen. Hierdoor kunnen meer van de potentieel aanwezige besparingsmogelijkheden worden benut en kan de energie efficiëntie van de teelt toenemen. Verder is het voorstelbaar dat inzicht in het te verwachten verloop van de gewaskwaliteit in de teelt de -al of niet vermeende - noodzaak tot sturen van de gewaskwaliteit door middel van specifieke stookacties kan verminderen. Ook dit zal tot effect hebben dat een groter deel van de potentieel mogelijke energiebesparing kan worden benut omdat door het weglaten van dergelijke stookacties de klimaatcomputer vaker 'vrij' is in de keuze van de kastemperatuur en dus kan werken aan andere doelen, zoals in dit geval het energie-efficiënt realiseren van het gewenste temperatuurniveau.

# Literatuurlijst

- Aikman, D.P. & J.F. Picken (1989) - Wind-related temperature setting in glasshouses. *J. Hort. Sci.* 64: 649-654.
- Bailey, B.J. & I. Seginer (1989) - Optimum control of greenhouse heating. *Acta Hort.* 245: 512-518.
- Bakker, J.C. & van Uffelen, J.A.M. (1988) - The effects of diurnal temperature regimes on growth and yield of glasshouse sweet pepper. *Neth. J. Agric. Sci.* 36: 201-208.
- Bernier, G., Kinet, J.M. & Sachs, R.M. (1981) - The transition to reproductive growth. In: *The physiology of flowering II.* CRC Press Boca Raton FL.
- Bin Liu & Heins, R.D. (1997) - Is plant quality related to the ratio of radiant energy to thermal energy? *Acta Hort.* 435: 171-182.
- Bodson, M. & Bernier, G. (1985) - Is flowering controlled by the assimilate level? *Physiol. Veg.* 23: 491-501.
- Brouwer, R. (1962) - Distribution of dry matter in the plant. *Neth. J. Agric. Sci.* 10: 361-376.
- Brouwer, R. (1983) - Functional equilibrium: sense or nonsense? *Neth. J. Agric. Sci.* 31: 335-348.
- Buwalda, F. (1996) - Mogelijkheden voor energiebesparing door temperatuurintegratie bij siergewassen - literatuuroverzicht. PBG rapport 118.
- Buwalda, F., Wertwijn, R. & Eveleens, B. (1996) - Mogelijkheden voor energiebesparing door temperatuurintegratie bij siergewassen - Een inventarisatie bij zes sierteeltgewassen. PBG Rapport 119.
- Buwalda, F. & Warmenhoven, M. (1999) - Growth limiting phosphate nutrition suppresses nitrate accumulation in greenhouse lettuce. *J. Exp. Bot.* 50: 813-821.
- Buwalda, F. (1997) - Mogelijkheden voor energiebesparing door temperatuurintegratie bij siergewassen - Effecten van lichtniveau, temperatuurniveau en wachttijd op de integratiecapaciteit van Ficus, Kalanchoe, Gerbera en roos. PBG rapport 120.
- 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.
- Buwalda, F., Rijdsdijk, A.A., Vogelesang, J.V.M., Hattendorf, A., Batta, L.G.G. (1999) - An energy efficient heating strategy for cut rose production based on crop tolerance to temperature fluctuations.. *Acta Hort.* 507: 117-125.
- Buwalda, F., Rijdsdijk, A.A., Van Leeuwen, G.J.L., Hattendorf, A., Vogelesang, J.V.M. (1999) - Mogelijkheden voor energiebesparing door temperatuurintegratie bij siergewassen. Toetsen van een meerdaags integrerende temperatuurregeling onder realistische teeltomstandigheden. PBG Rapport 176.
- Buwalda, F., Haghuis, P., Kempen, J., van Gurp, H., Bouten, P., Baas, R. (2003) - Integratie van gewasontwikkeling in kasklimaatregeling bij vruchtgroenten. PPO Rapport 576.
- Calvert, A. & Slack, G. (1974) - Light-dependent control of day temperature for early

tomato crops. Acta Hort. 51: 163-168.

Chalabi, Z.S., Bailey, B.J. & Wilkinson, D.J. (1996) - A real-time optimal control algorithm for greenhouse heating. Comp. Electron. Agric. 15: 1-13.

Cockshull, K.E., Hand, H.W., Langton, F.A. (1981) - The effects of day and night temperature on flower initiation and development in chrysanthemum. Acta Hort. 125: 101-109.

Croat, T.B. (1980) - Flowering behaviour of the neotropical genus Anthurium (Araceae). Am. J. Bot. 67: 888-904.

Day, W. (1998) - the value of crop and greenhouse models in greenhouse environmental control. Acta Hort. 456: 295-303 .

Dijkshoorn-Dekker, M.W.C. (1995) - Ontwikkeling en kwaliteit van potplanten. PBG rapport 6.

Dijkshoorn-Dekker, M.W.C. (2002) - rop quality control system: a tool to control the visual quality of pot plants. Proefschrift, Universiteit Wageningen.

Gary, C. (1988) - A simple carbon balance model simulating the short-term responses of young vegetative tomato plants to light, CO<sub>2</sub> and temperature. Acta Hort. 229: 245-250.

Gent, M.P.N. & Enoch, H.Z. (1983) - Temperature dependence of vegetative growth and dark respiration: a mathematical model. Plant Physiol. 71: 562-567.

Gijzen, H. (1992) - Simulation of photosynthesis and dry matter production of greenhouse crops. Simulation report CABO-TT 28.

Hempel, F.D., Welch, D.R., Feldman, L.J.(2000) - Floral induction and determination: where is flowering controlled? Trends in Plant Science 5:17-21.

Heins, R.D. Liu, B. Runkle, E.S. (2000) - Regulation of crop growth and development based on environmental factors. Acta Hort. 515: 15-24.

Hendriks, L., Scharpf, H.C., Menne, A. (1987) - Neue gewächshaus-Technik bedingt neue Regelstrategien. Gb+Gw 24: 872-878.

Henten, E.J. (1994) - Greenhouse climate management: an optimal control approach. Thesis Wageningen.

Heuvelink, E. & Marcelis, L.F.M. (1989) - Dry matter distribution in tomato and cucumber. Acta Hort. 260: 149-157.

Heuvelink, E. (1996) - Dry matter partitioning in tomato: Validation of a dynamic simulation model. Ann. Bot. 77: 71-80.

Heuvelink, E. (1996) - Tomato growth and yield: quantitative analysis and synthesis. Proefschrift, Universiteit Wageningen.

Hunt, R. (1978) - Growth and growth analysis. Studies in Biology 96: Edward Arnold London.

Hurd, R.G. & Graves, C.J. (1984) - The influence of different temperature patterns having the same integral on the earliness and yield of tomatoes. Acta Hort. 148: 547-554.

- Karlsson, M.G., Heins, R.D. & Erwin, J.E. (1988) - Quantifying temperature-controlled leaf unfolding rates in 'Nellie White' easter lily. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 113: 70-74.
- Karlsson, M.G., Heins, R.D. & Erwin, J.E. Berghage, R.D., Carlson, W.H. & Biernbaum, J.A. (1989) - Temperature and photosynthetic photon flux influence chrysanthemum shoot development and flower initiation under short-day conditions. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 114: 158-163.
- Koning, A.N.M. de (1990) - Long-term temperature integration of tomato. Growth and development under alternating temperature regimes. *Sci. Hort.* 45: 117-127.
- Koning, A.N.M. de (1988) - More efficient use of base load heating with a temperature integrating control programme. Effect on development, growth and production of tomato. *Acta Hort.* 229: 233-237.
- Koning, A.N.M. de (1988) - An algorithm for controlling the average 24-hour temperature in glasshouses. *J Hort. Sci.* 63: 473-477.
- Koning, A.N.M. de (1994) - Development and dry matter distribution in glasshouse tomato: a quantitative approach. Proefschrift, Universiteit Wageningen.
- Krug, H. & Liebig, H.P. (1979) - Analyse, Kontrolle und Programmierung der Pflanzenproduktion in Gewächshäusern mit Hilfe beschreibender Modelle. I das Produktionsmodell. *Gartenbauwiss* 44: 145-154.
- Langton, F.A. & Cockshull, K.E. (1997) - Is stem extension determined by DIF or by absolute day and night temperatures?. *Sci. Hort.* 69: 229-237.
- Lee, J.H. (2002) - Analysis and simulation of growth and yield of chrysanthemum. Proefschrift, Universiteit Wageningen.
- Lieth, J.H., Arkin, G.F., Hearn, A.B. & Jackson, B.S. (1986) - Modeling cotton fruiting form abortion. *Agron. J.* 78: 730-735.
- Ludolph, D. & Hendriks, L. (1989) - Dynamische Regelstrategien - Grenzen und Möglichkeiten. *Zierpflanzenbau* 4: 150-154.
- Marcelis, L.F.M. & Koning, A.N.M. de (1995) - Biomass partitioning in plants. In: *Greenhouse climate control - an integrated approach* J.C. Bakker, G.P.A. Bot, H. Challa & N.J. van de Braak Wageningen Pers Wageningen: pp.84-92
- Marcelis, L.F.M., (1994) - Fruit growth and dry matter partitioning in cucumber. Proefschrift, Universiteit Wageningen.
- Menne, A. (1992) - Reaktion einiger Zierpflanzen auf mehrtägige Fluktuationen von Temperatur und Lichtintensität. Dissertation Univ. Hannover Hannover.
- Merritt, R.H. & Kohl, H.C. (1989) - Crop productivity and morphology of petunia and geranium in response to low night temperature. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 114: 44-48.
- Moe, R. & Mortensen, L.M. (1992) - Thermomorphogenesis in pot plants. *Acta Hort.* 305: 19-25.
- Opara, L.U. (2000) - Fruit growth measurement and analysis. *Hort. Reviews* 24: 373-431.
- Ottosen, C.O.(2001) - Intelligente klimaatbeheersing werkt. *Vakbl. Bloem.* 49: 45.

- Papenhagen, A. (1977) - Wie zweckmäßig ist eine lichtabhängige Temperaturführung bei Zierpflanzen?. Gb+Gw 34: 811-813.
- Richards, F.J. (1959) - A flexible growth function for empirical use. J. Exp. Bot. 10: 290-300.
- Rickman, R.W. & Klepper, B.L. (1995) - The phyllochron: where do we go from here? Crop Sci. 35: 44-49.
- Rijsdijk, A.A., Vogelesang, J.V.M., Van Leeuwen, G.J.L., Van Noort, F.R., Heij, G., Mulderij, G.E., De Hoog, J., Jasperse, H. (1998) - Temperatuurintegratie op etmaalbasis. PBg rapport 135.
- Schouten, R.E., Carvalho, S.M.P., Heuvelink, E., and Van Kooten, O. (2002) - Modelling of temperature-controlled internode elongation applied to chrysanthemum. Ann. Bot. 90: 353-359.
- Seginer, I, Gary, C., Tchamitchian, M. (1994) - Optimal temperature regimes for a greenhouse crop with a carbohydrate pool: A modelling study. Sci. Hort. 60: 55-80.
- Seginer, I., Buwalda, F. & van Straten, G. (1998) - Nitrate concentration in greenhouse lettuce: a modelling study. Acta Hort 456: 189-197.
- Slack, G. & Hand, D.W. (1983) - The effect of day and night temperatures on the growth, development and yield of glasshouse cucumbers. J. Hort. Sci. 58: 567-573.
- Stitt, M. (1993) - Sink strength: integrated systems need integrating approaches. Plant Cell Environm. 16: 1041-1043.
- Summerfield, R.J. Roberts, E.H. Ellis, R.H. Lawn, R.J. (1991) - Towards the reliable prediction of time to flowering in six annual crops. I. The development of simple models for fluctuating field environments. Experimental Agric. 27: 11-31.
- Teeri, J.A. (1978) - Phenotypic adaptation to environmental variability. : 3-17 Time series and ecological processes H.H. Shugart, Jr. Siam Philadelphia.
- Van den Berg, G.A., Buwalda, F. Rijpsma, E. (2001) - Praktijkdemonstratie Meerdaagse Temperatuurintegratie. PPO rapport 501.
- Van de Braak, N.J. de Zwart, H.F. (2001) - Analyse energiebesparing door temperatuurintegratie. IMAG-DLO intern rapport P 2001-98.
- Vogelesang, J.V.M., De Hoog Jr, J. and Marissen, N. (2000) - 2000. Effects of diurnal temperature strategies on carbohydrate content and flower quality of greenhouse roses. Acta Hort. (ISHS) 515: 111-118.
- Wang, J.Y. (1960) - A critique of the heat unit approach to plant response studies. Ecology 41: 785-790.
- Warren Wilson, J., Hand, D.W. & Hannah, M.A. (1992) - Light interception and photosynthetic efficiency in some glasshouse crops. J. Exp. Bot. 43: 363-373.
- Wilson, J.B. (1988) - A review of evidence on the control of shoot: root ratio, in relation to models. Ann Bot. 61: 433-449.
- Wardlaw, I.F. (1993) - Sink strength: its expression in the plant. Plant Cell Environm. 16: 1029-1030.