# $CO_2$ op zoek naar de grens

Literatuur- en modellenstudie

Pieter de Visser, Arie de Gelder, Mary Warmenhoven en Anna Petropoulou

Rapport WPR-909

WAGENINGEN
UNIVERSITY & RESEARCH

Glastuinbouw Nederland
morgen groeit vandaag

Ministerie van Landbouw,
Natuur en Voedselkwaliteit

KAS ALS ENERGIEBRON

**Referaat**
De meest recente vakliteratuur omtrent $CO_2$-benutting door planten is onderzocht. Over de fotosynthese en $CO_2$-processen in planten is al zeer veel bekend. Deze kennis maakt het mogelijk in te grijpen in de genetica met fotosynthesetoenamen tot wel 20%. Plantaanpassing aan gewijzigde $CO_2$-concentraties is natuurlijk en ook voor paprika en tomaat bekend, hoewel de mate en snelheid van adaptatie nog lastig te voorspellen is. De verworven kennis is gebruikt om de gewasgroei te modelleren voor diverse $CO_2$-doseerstrategieën op zoek naar een sterk verhoogde $CO_2$-benutting zonder oogstreductie. De berekeningen laten zien dat een onbelichte tomatenteelt jaarlijks maximaal 15 kg $CO_2$ kan vastleggen, terwijl gangbare doseringen het drievoudige bedragen waarbij dus veel $CO_2$ verloren gaat. Uit modelverkenningen met diverse niveaus van continue CO2-giften bleek dat bij een erg lage doseercapaciteit van 50 kg $ha^{-1}$ $uur^{-1}$ gedurende de lichtperiode het minste $CO_2$-verlies optrad maar wel een 20% lagere gewasgroei gaf dan een capaciteit van 200 kg. Verdere optimalisatie van de $CO_2$-dosering gaf veel minder $CO_2$-verliezen en een productieverlies van slechts 2%. Dit kwam tot stand met een jaargift van 13 kg $CO_2$ $m^{-2}$ $j^{-1}$ met lage doseersnelheid en slechts 450 ppm $CO_2$ tijdens raamstanden>10%. Een vrij kleine verdere optimalisatie is mogelijk door een 2° verhoogde ventilatietemperatuur. De resultaten geven een goede leidraad voor een demonstratieproef in de praktijk.

**Abstract**
The most recent literature on $CO_2$ use by plants was examined. Already much is known on photosynthesis and $CO_2$ assimilation. Genetic modification was shown to boost photosynthesis by 20%. Naturally, the plant adapts to $CO_2$ concentration. Also in sweet pepper and tomato crops adaptation to lower $CO_2$ levels were observed, yet the extend and the rate of adaptation is hard to predict. The gathered knowledge was used to simulate crop growth at various supply strategies of $CO_2$. The goal was to reduce $CO_2$ dosing while maintaining an economically viable tomato yield. Simulations showed that under normal light conditions the crop can maximally assimilate 15 kg $CO_2$ $m^{-2}$, while conventional $CO_2$ dosage is more than triple resulting in much loss to the air. Continuous applications of 50 kg $CO_2$ $ha^{-1}$ $hr^{-1}$ led to a yield reduction of 20% relative to 200 kg $CO_2$. Further model wise optimization of the $CO_2$ dosing resulted in much lower $CO_2$ losses while reducing fruit yield with only 2%. In this scenario only 13 kg $CO_2$ $m^{-2}$ $j^{-1}$ was supplied, at 450 ppm during roof opening of >10%. A further optimization was enabled by allowing a 2° higher ventilation temperature. The results give options for a much lower $CO_2$ dosage in practice than currently used.

## Rapportgegevens

Rapport WPR-909
Projectnummer: 3742259600
PT nummer: 10.18174/507529
Thema: Klimaat en Energie

Dit onderzoek is mede tot stand gekomen door de bijdrage van onderzoeksprogramma Kas als Energiebron, gecoördineerd door het Ministerie van LNV en Glastuinbouw Nederland.

## Disclaimer

© 2019 Wageningen, Stichting Wageningen Research, Wageningen Plant Research, Business unit Glastuinbouw, Postbus 20, 2665 MV Bleiswijk T 0317 48 56 06, www.wur.nl/plant-research.
Kamer van Koophandel nr.: 09098104
BTW nr.: NL 8113.83.696.B07
Stichting Wageningen Research. 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 Stichting Wageningen Research.
Stichting Wageningen Research aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

## Adresgegevens

**Wageningen University & Research, BU Glastuinbouw**
Postbus 20, 2665 ZG Bleiswijk
Violierenweg 1, 2665 MV Bleiswijk
T +31 (0)317 48 56 06

# Inhoud


**Samenvatting** **5**

**1 Inleiding** **7**

**2 Literatuurstudie** **9**

2.1 Fotosynthese en $CO_2$ 9
2.1.1 Algemeen 9
2.1.2 $CO_2$ in het bladweefsel 10
2.1.3 Biochemische processen 10
2.1.4 Recente wetenschappelijke doorbraken in verhogen fotosynthese 12
2.2 Transportweg van $CO_2$ van kas naar bladcel 13
2.2.1 Van doseerinstallatie naar de bladeren 13
2.2.2 Van lucht naar huidmondje: de grenslaagweerstand 13
2.2.3 Huidmondjesweerstand 14
2.2.4 Mesofylweerstand 14
2.2.5 Rubisco 15
2.2.6 Minder sink, minder assimilatie 16
2.2.7 Drogestofverdeling bij variabele fotosynthese 16
2.3 Plantadaptatie aan gewijzigde $CO_2$-concentratie 16
2.3.1 Korte-termijn aanpassingen 16
2.3.2 Lange-termijn acclimatie 17
2.3.3 Huidmondjesgeleidbaarheid onder invloed van vocht en andere omgevingscondities 19
2.3.4 Rol van Rubisco in aanpassing 20
2.4 Voordelen van Het Nieuwe Telen 21
2.4.1 Luchtramen langer dicht is best natuurlijk en houdt $CO_2$ binnen 21
2.4.2 Meer vocht biedt kans voor meer $CO_2$-opname 22
2.5 Conclusies 22
2.5.1 Grondige basiskennis 22
2.5.2 Plantadaptatie: onzekerheden en kennislacunes 22

**3 Gewasvraag naar $CO_2$: model en praktijk** **23**

3.1 $CO_2$-assimilatie, groei en productie in het groeimodel 23
3.1.1 Fotosynthese en de factoren licht en $CO_2$ 23
3.1.2 De kilo's $CO_2$ die naar groei en productie gaan 24
3.2 Dosering, plantopname en verliezen van $CO_2$ 25
3.2.1 $CO_2$-fluxen in tomatenproef Improvement Center 2010-2011 25
3.2.2 Simulatie van gewasgroei bij 4 doseerniveaus 28
3.3 Conclusie over toegepaste $CO_2$ strategieën 31

**4 Modelverkenningen 33**

4.1 Welke teeltcondities hebben meeste invloed op $CO_2$ benutting 33
4.2 Naar een efficiëntere plantbenutting van $CO_2$ 34
4.2.1 Benut de adaptieve eigenschappen van de plant 34
4.3 Naar een efficiëntere doseerstrategie van $CO_2$ 35
4.3.1 Aanpak 35
4.3.2 Streven naar meeste kilo's per gedoseerde kg $CO_2$ 35
4.3.3 Streven naar het hoogste inkomen per kilo $CO_2$ 37
4.4 Conclusies 39

**5 Ontwerp van $CO_2$-zuinig teeltsysteem 41**

5.1 Optimale systeem 41
5.1.1 Gift en productie 41
5.1.2 Randvoorwaarden en risico's 42
5.2 Vooruitblik 42

**Literatuur 43**

# Samenvatting

Dit rapport betreft een literatuur- en modellenstudie naar de mogelijkheden om minder $CO_2$ te doseren in de glastuinbouw zonder achteruit te gaan in productie. De literatuurstudie richtte zich op plantenfysiologische aspecten die een rol spelen in de assimilatie en verdeling van $CO_2$ door het gewas. Er is al zeer veel bekend over de assimilatie van $CO_2$ zoals dit plaats vindt bij fotosynthese in het blad. Minder bekend is in hoeverre plantensoorten zich aanpassen aan het $CO_2$-aanbod zodat dit opties biedt voor verlaging van de $CO_2$-giften in de kasteelt. Voor veldgewassen is i.v.m. het broeikaseffect uitgebreid onderzoek gedaan naar adaptatie aan hogere $CO_2$-concentraties, hetgeen in principe op omgekeerde wijze voor verlaging zou moeten gelden. Het algemene beeld bij $CO_2$-verhoging is een afnemende meeropbrengst door verminderde efficiëntie in $CO_2$-assimilatie, aanpassing van morfologie zoals bladdikte, maar geen aantoonbare wijziging in huidmondjesdichtheid. De dalende efficiëntie betreft een vermindering van huidmondjes opening en/of werking van het Rubisco-eiwit voor $CO_2$-binding, waarnaast in veldsituaties ook de verhoging van $CO_2$ ten opzichte van stikstof een rol speelt. Bij tuinbouwgewassen zijn bij zowel paprika als tomaat adaptatiemechanismen gevonden waarbij de plant $CO_2$ efficiënter benut indien de $CO_2$-concentraties langdurig verlaagd zijn. Dankzij recent onderzoek aan genetisch gemodificeerde tabaksplanten is bekend dat de fotosynthese, en dus de $CO_2$-benutting, wel 20% kan toenemen als ingegrepen wordt in de processen die fotorespiratie en bescherming tegen wisselende lichtniveaus betreffen. Met behulp van resultaten uit eerder uitgevoerde teeltstrategieën met beperking van de $CO_2$-dosering zijn berekeningen gedaan van $CO_2$-opname en –verlies. Boven doseringen van ca. 25 kg $m^{-2}$ $j^{-1}$ nemen de $CO_2$-verliezen snel toe, tot ver boven de 50% van de gift. Ondanks dat het gewas in de zomer sterk $CO_2$-gelimiteerd is, is een efficiënte gift niet mogelijk zolang de luchtramen open staan. De luchtramen langer dicht houden zal het verlies tegen gaan, en het dan enigszins gelijk oplopen van lichtniveau en temperatuur volgt de aanpak van Het Nieuwe Telen, en is dus een win-win situatie.

Met behulp van de data van een proef bij het Improvement Center uit 2011 is met het gewasgroeimodel Intkam doorgerekend hoeveel $CO_2$ er bij een reguliere en een gelimiteerde $CO_2$-dosering wordt vastgelegd dan wel verloren gaat. Het blijkt dat doseringen boven de 25 kg $m^{-2}$ per jaar vooral verloren gaan door de luchtramen, zodat daar meteen een besparing te halen is. Tevens zijn vier constante doseercapaciteiten met het gecombineerde gewasgroei/kasklimaat-model doorgerekend, zowel met ketel-$CO_2$ als zuiver $CO_2$ als bron. De dosering via de ketel kwam in de zomermaanden tekort om de nagestreefde capaciteit te halen. Het bleek dat de dosering met de laagst mogelijke capaciteit (50 kg $ha^{-1}$ $uur^{-1}$) gedurende de lichtperiode het minste $CO_2$-verlies gaf en het $CO_2$-aanbod al voldoende was voor een redelijke gewasgroei, die echter wel 20% lager was dan bij de capaciteit met 200 kg. Met verdere optimalisatie van het doseerpatroon zou de efficiëntie van de $CO_2$-gift nog kunnen verhogen.

Met het gecombineerde gewasgroei/kasklimaat-model zijn voor een standaard jaar bij een onbelichte tomatenteelt verdere optimalisaties van de $CO_2$-dosering getest. Daarbij is de bovengrens van $CO_2$-benutting de $CO_2$-opame bij ongelimiteerd aanbod van $CO_2$ en deze bedraagt 15 kg $m^{-2}$ $j^{-1}$ volgens het geijkte gewasgroeimodel. Deze hoeveelheid is slechts een fractie van de hoeveelheid $CO_2$ die in de teeltpraktijk gegeven wordt, en laat dus zien hoeveel $CO_2$ verloren gaat. Verminderen van de $CO_2$-verliezen door optimalisatie van de $CO_2$-dosering is goed mogelijk zonder productieverlies van meer dan 2%. Zo komen we op een jaartotaal dosering van 13 kg $CO_2$ $m^{-2}$ $j^{-1}$ indien tijdens lichturen maar met 50 kg $ha^{-1}$ $uur^{-1}$ capaciteit wordt gedoseerd en er tevens tijdens raamstanden>10% slechts 450 ppm $CO_2$ wordt nagestreefd. Een vrij kleine verdere optimalisatie is mogelijk door een bijvoorbeeld 2 graden verhoogde ventilatietemperatuur. $CO_2$ doseren in de perioden dat elke geassimileerde kilo $CO_2$ de meeste productwaarde oplevert geeft slechts een licht verhoogde financiële meeropbrengst (€0.50 $m^{-2}$ $j^{-1}$). Reden is dat de duurste kilo's tomaat groeien in licht-gelimiteerde perioden, en dan is er maar weinig gewasvraag naar extra $CO_2$.

Afsluitend is er modelmatig een teeltconcept ontworpen voor een zeer zuinige 12 kg gedoseerde $CO_2$ teelt. De basis hiervan bestaat uit een doseercapaciteit van 50 kg $ha^{-1}$ $uur^{-1}$ met begrenzing van de dosering tot 450 ppm $CO_2$ indien de luchtramen verder openstaan dan 10%. Daarnaast worden de energiebesparende methoden van Het Nieuwe Telen geadopteerd. Er wordt vochtiger en warmer geteeld door een hogere ventilatietemperatuur die de $CO_2$-verliezen door ventilatie reduceert. Voor zowel gewasverkoeling als verlaging van de grenslaagweerstand voor $CO_2$ wordt de kaslucht actief gerecirculeerd met ventilators. Op basis van de plantenfysiologische literatuur wordt een verhoogde efficiëntie van het Rubisco-enzym verondersteld. Dit ontwerp voorspelt een rendabele vruchtproductie bij sterk afgenomen verlies van gedoseerde $CO_2$.

# 1 Inleiding

**Achtergrond**
In de afgelopen jaren is de input van fossiele energie in de glastuinbouw gestaag gedaald door ontwikkelingen zoals Het Nieuwe Telen en het gebruik van aardwarmte. Daardoor neemt ook de beschikbare hoeveelheid $CO_2$ als bijproduct van aardgas af, en moeten telers meer gebruik maken van alternatieve bronnen van $CO_2$ (OCAP, zuivere $CO_2$ inkopen). De $CO_2$ emissie van de hele tuinbouwsector moet in 2020 teruggebracht zijn naar 4.6 Mton. Daarmee wordt het efficiënt benutten van $CO_2$ door het gewas en het minimaliseren van het verlies van $CO_2$ nog belangrijker dan het al was. In 2012 is aangetoond dat er goed tomaten geteeld kunnen worden met de helft van de gebruikelijke $CO_2$ dosering (Gelder *et al.* 2012). Voor potplanten zijn onderzoeken gedaan naar efficiënte $CO_2$ benutting, o.a. door het sturen van de huidmondjes (Trouwborst *et al.* 2010). Bij Het Nieuwe Telen ligt het accent op de combinatie van luchtvochtigheid en $CO_2$. Dit moet in combinatie met licht optimaal op elkaar zijn afgestemd, wat betekent dat extra $CO_2$ alleen gedoseerd zou moeten worden als het gewas er behoefte aan heeft, gelet op lichtopvang en temperatuur.
De vraag is welke mogelijkheden er teeltkundig zijn om het gebruik van $CO_2$ door te plant verder te optimaliseren en de dosering te minimaliseren. De grenzen van de $CO_2$-behoefte van het gewas worden in dit rapport verkend. Hiervoor wordt eerst de huidige wetenschappelijke kennis gedocumenteerd. Vervolgens wordt geëvalueerd in hoeverre deze kennis is te gebruiken in de Nederlandse glastuinbouwpraktijk. De mogelijke stappen van theoretische kennis naar teeltpraktijk worden daarbij gezet door het gebruik van simulatie met behulp van het gecombineerde kasklimaat/gewasgroeimodel Kaspro/Intkam. Afrondend wordt modelmatig een ontwerp gemaakt van een jaarrond teelt van tomaat met minimaal gebruik van $CO_2$.

**Aanpak**
Er is al veel onderzoek gedaan naar $CO_2$ optimalisatie. De eerste stap is om een overzicht te maken van de huidige kennis. Daarbij ligt de focus bij voorkeur op de morfologie en biochemie van de plant om de benutting van de $CO_2$ te optimaliseren. Wat moet er gedaan worden om niet alleen momentaan een optimale $CO_2$ benutting te krijgen, maar ook op lange termijn door adaptatie van het gewas aan de heersende $CO_2$ condities. Daarbij moet rekening worden gehouden met de vorming en het functioneren van de huidmondjes, de bladstructuur en de opname en binding van $CO_2$ aan Rubisco. Een centrale vraag daarbij is of de morfologie (de bouw van de huidmondjes in aantal en grootte, en de opbouw van een blad) en de functionaliteit (openen en sluiten van de huidmondjes) gestuurd kunnen worden om een verbeterde benutting van de aangeboden $CO_2$ te realiseren. Ook de kennis en ervaringen vanuit Het Nieuwe Telen (HNT) zijn relevant bij optimaliseren van de $CO_2$-benutting, omdat bij HNT scherp wordt gekeken of alle groeicondities goed op elkaar zijn afgestemd. Daarbij is een optimale afstemming van luchtvochtigheid en $CO_2$ concentratie op het gedrag van de huidmondjes van belang, zodat planten optimaal $CO_2$ kunnen opnemen. Heeft de ontwikkeling van de plant daar invloed op? Een kritische evaluatie van eerder gepubliceerd onderzoek en praktijk ervaring in het licht van ontwikkelingen op het terrein van energiezuinig telen kan leiden tot nieuwe inzichten, om de $CO_2$ beter te benutten.
Naast de optimalisatie van de benutting door het gewas, i.e. de vraagkant, is er aandacht nodig voor de aanbodkant, i.e. de natuurlijke aanwezige $CO_2$ en de toediening van externe $CO_2$. In hoeverre is de natuurlijke $CO_2$ eigenlijk limiterend voor de groei, en zo ja, wanneer? Als er dan toch gedoseerd wordt, is er ruimte om de efficiëntie van de dosering verder te verbeteren? Hierbij is de ruimtelijke verdeling $CO_2$ in de lucht rondom een gewas is mogelijk relevant. Hoe wordt die verdeling beïnvloed door de doseeruitrusting en door de geopende ramen. Moet de extra $CO_2$ meer lokaal, bijvoorbeeld bij het snelst groeiende blad, worden toegediend?

In deze studie wordt, na de inventarisatie van de huidige kennis en vaststelling van de belangrijkste groeicondities en randvoorwaarden voor een optimale $CO_2$-benutting, de nieuwe kennis geïntegreerd in de bestaande modellen. Daarbij is extra aandacht voor de effecten van huidmondjes gedrag op de $CO_2$ opname. Hiermee worden praktijksituaties nagerekend, strategieën gewijzigd en het voorspelde resultaat geëvalueerd. Onderdeel van de strategieën is het handhaven van de $CO_2$ op niveau van de buitenlucht zodat ventilatie verliezen geminimaliseerd worden als bij veel instraling gelucht moet worden om de temperatuur te handhaven op een gewenst niveau.

Gekeken wordt naar effecten van schermgebruik: een hoog licht doorlatend scherm zal op een zonnige dag de straling op het gewas beperken, maar is gelijktijdig ook een barrière tegen $CO_2$ verlies. De vragen die beantwoord moeten worden, zijn:

- Wat is het netto effect van lagere lichtintensiteit en hogere $CO_2$ concentratie?
- Wat is het effect van vermindering van ventilatie zodat met de juiste combinatie van vocht, temperatuur, licht en $CO_2$ wordt geteeld om het optimale rendement uit de $CO_2$ te halen?
- Wat is het effect van $CO_2$ beperking in de morgen. Kan de plant de later op de dag gedoseerde $CO_2$ beter benutten?

Op grond van bovengenoemde modelexercities zullen keuzen voor een bepaalde $CO_2$-strategie worden gemaakt. Er zijn reeds meerdere systemen beschreven voor optimale $CO_2$ dosering, waarbij meestal een keuze wordt gemaakt voor productie van de meeste kilo's product of verkrijgen van de grootste financiële opbrengst. Gestreefd wordt beide aanpakken te combineren met een strategie die optimale groei combineert met minimale dosering. Daarbij wordt dan rekening gehouden met plant-morfologische en fysiologische effecten in de ontwikkeling van een gewas en de verdeling van de $CO_2$ in het gewas. Er worden model berekeningen gedaan met een gecombineerd gewas-kasklimaat model om tot een optimale doseerstrategie te komen. Daarbij wordt de beschikbare $CO_2$ als gegeven gehanteerd en wordt de $CO_2$ ingezet voor optimale productie.
Tot slot wordt een teeltstrategie ontworpen die slechts ca. 12 kg $CO_2$ per $m^2$ gebruikt voor een onbelichte tomaten teelt. Deze strategie wordt beschreven als blauwdruk voor een teelt die mogelijk voor de sector gedemonstreerd kan worden.

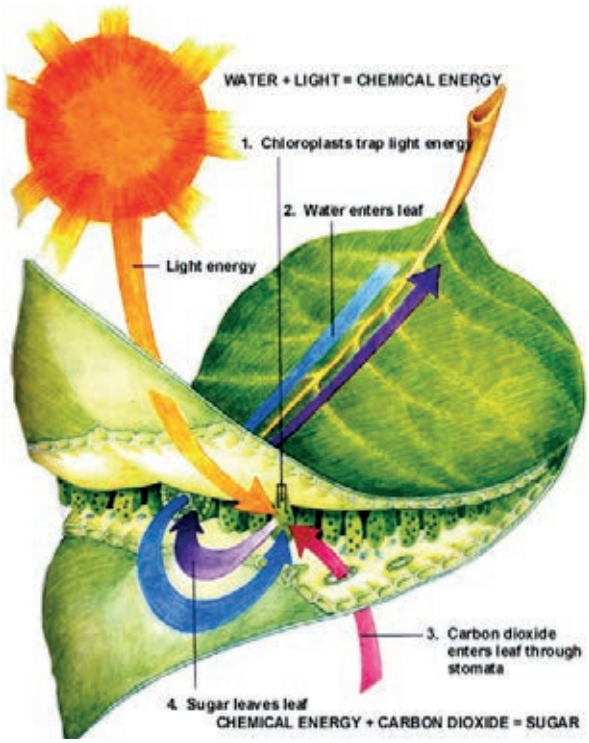
# 2 Literatuurstudie

De aanwezigheid van $CO_2$ in de lucht rond de plant is noodzakelijk voor plantengroei. Het fysiologische proces van $CO_2$-assimilatie door bladeren via fotosynthese is al decennia bekend en is zeer uitgebreid onderzocht. Gezien dit uitgebreide vakgebied heeft de uitgevoerde literatuurstudie zich vooral gericht op de rol van $CO_2$, zowel bij de. onderliggende processen van fotosynthese en assimilatenverwerking (zie 2.1), als bij het transport richting bladweefsel (2.2). Vervolgens is aandacht besteed aan de groei bij lagere $CO_2$ concentraties en de respons van de plant op wijzigingen in de $CO_2$-voorziening (2.3). Als we de mate waarin de plant zich aanpast aan zowel korte- als lange-termijn wijzigingen in $CO_2$ concentratie kennen, is het mogelijk een effectieve $CO_2$-doseerstrategie te ontwikkelen met maximale productie bij minimale input van $CO_2$. Geëvalueerd wordt hoe zo'n strategie moet worden ingebed in het succesvolle, energiezuinige concept van Het Nieuwe Telen (2.4). Tot slot wordt geconcludeerd welke bevindingen bruikbaar zijn voor ontwikkeling van een $CO_2$-zuinige teelt en welke kennislacunes er nog zijn (2.5).

## 2.1 Fotosynthese en $CO_2$

### 2.1.1 Algemeen

De fotosynthese vormt de basis van de groei van planten aangezien hiermee de suikers worden geleverd voor groeiprocessen, voor vorming van biomassa, voor diverse suikerproducten als zetmeel en zuren, en voor ademhalingsprocessen. Planten hebben licht en $CO_2$ nodig voor hun fotosynthese, Daarnaast hebben de temperatuur, de watervoorziening en de luchtvochtigheid een modificerende invloed op de genoemde respons doordat zij de opening van de huidmondjes – hierdoor komt de $CO_2$ het bladweefsel binnen – beïnvloeden.




***Figuur 1*** *Fotosynthese in het blad.*

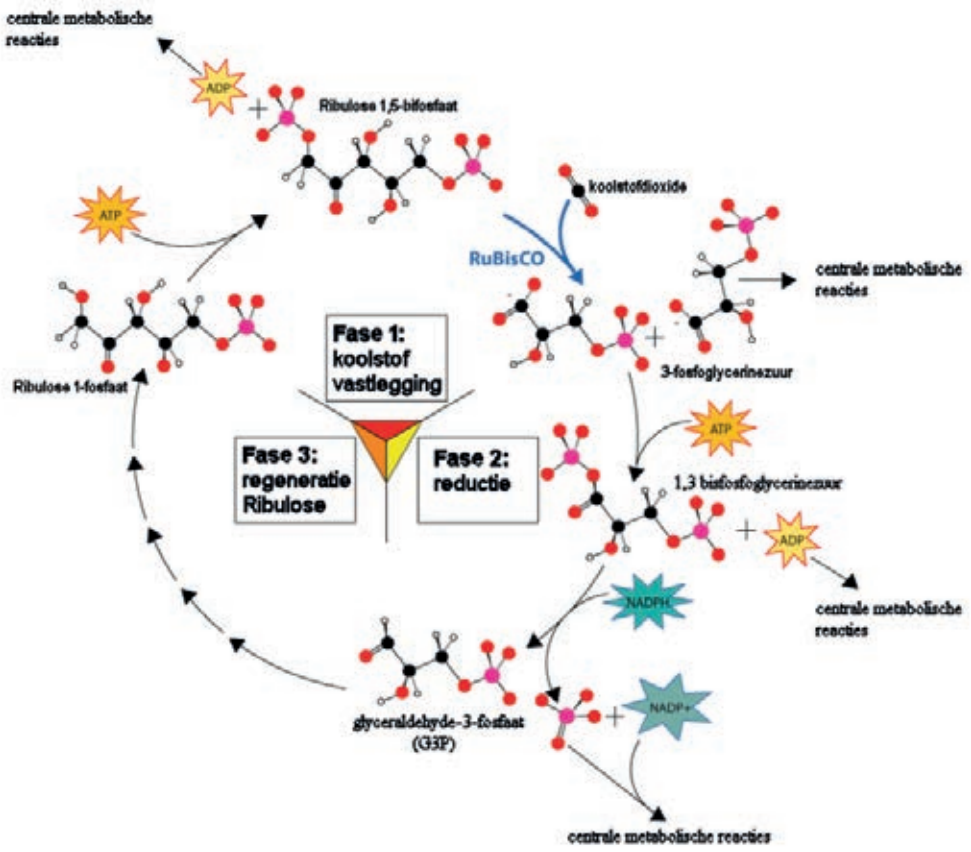
De respons van de fotosynthese op licht is inmiddels zeer uitgebreid onderzocht. Deze respons is lineair bij lage hoeveelheden tot kromlijnig afnemend tot aan verzadiging (zie de lichtrespons- en de $CO_2$-responscurven van een tomatenblad in Figuur 2.6A en 2.6B).

### 2.1.2 $CO_2$ in het bladweefsel

De weg die $CO_2$ uit de lucht aflegt om uiteindelijk geassimileerd te worden binnen het blad kent 3 weerstanden: de grenslaagweerstand, de huidmondjesweerstand en de mesofylweerstand. Deze weerstanden betreffen respectievelijk het dunne grenslaagje rondom het blad, de huidmondjes met hun openingstoestand en de geleiding van het $CO_2$-molecuul door het bladweefsel tot aan het chlorofyl waar het wordt geassimileerd.
Over het algemeen is de huidmondjesweerstand de meest beperkende weerstand aangezien bij een kleine huidmondjesopening of een sluiting de $CO_2$ niet op een andere wijze het bladweefsel kan bereiken. De huidmondjesopening wordt sterk beïnvloed door lichtcondities (dag/nacht, veel blauw, etc.) en vocht.
Om die reden is er in dit rapport met name aandacht voor de huidmondjesweerstand of zijn inverse, de huidmondjesgeleidbaarheid oftewel 'stomataire geleidbaarheid' gs. Deze geleidbaarheid is simpel te meten met een porometer of een fotosynthesemeter. Er wordt daarbij louter de flux van water gemeten en niet $CO_2$ aangezien de laatste ook afhangt van andere factoren. Naast de openingstoestand van het gemiddelde huidmondje zijn voor de gs ook de aantallen en grootte van huidmondjes relevant.
De $CO_2$ wordt binnen de mesofylcel door het enzym Rubisco (afkorting voor ribulose-1,5-bisfosfaat carboxylase-oxygenase) gebonden en verwerkt tot koolhydraat. De verwerking is alleen mogelijk als er licht is opgevangen. De assimilatie zorgt voor een lagere interne $CO_2$-concentratie zodat er een concentratiegradiënt ontstaat met de buitenlucht, dus een drijvende kracht om $CO_2$ naar binnen te loodsen. Naast de genoemde huidmondjesweerstand is deze Rubisco ook een van de meest cruciale aspecten van de $CO_2$-assimilatie en zal uitgebreid aan de orde komen.
Naast bovengenoemde basisprincipes van de $CO_2$-assimilatie richten we ons in de literatuur inventarisatie met name op kennis over mogelijke plantadaptatie aan een wijziging van de groeifactoren licht, $CO_2$, temperatuur en vochtigheid. Het meest interessant is de mogelijk verhoogde efficiëntie van de $CO_2$-assimilatie als gevolg van adaptatie aan laag [$CO_2$], en de mogelijkheden voor de tuinbouw om hier gebruik van te maken.

### 2.1.3 Biochemische processen

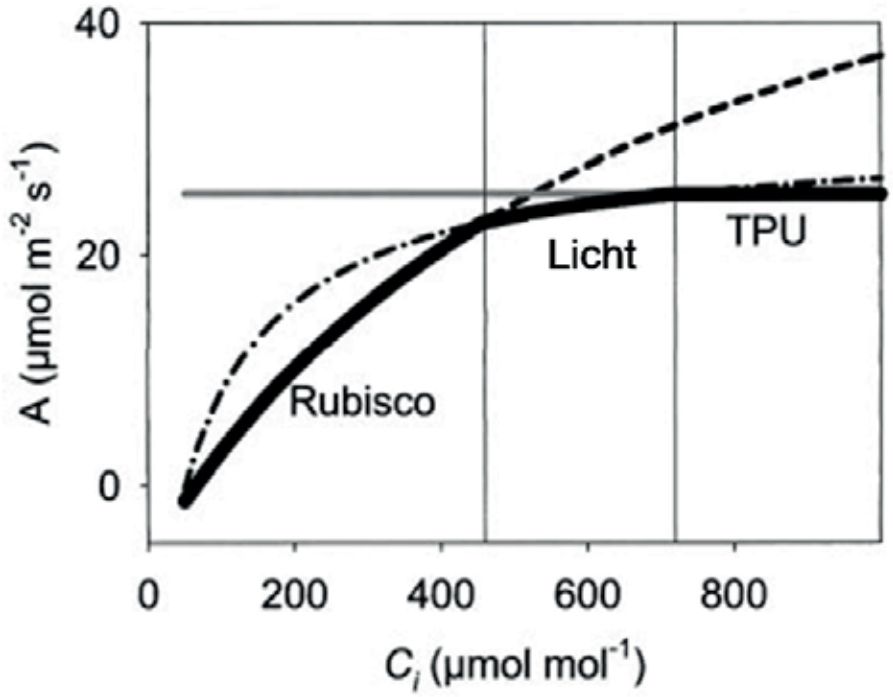
De meeste glastuinbouwgewassen bezitten het C3-systeem voor fotosynthese, hierbij wordt $CO_2$ via tussenproducten met drie koolstofatomen vastgelegd (koolstofassimilatie) en uiteindelijk in glucose omgezet, waarbij de energie wordt geleverd door licht. De geabsorbeerd lichtdeeltjes, i.e. de fotonen, kunnen chemische energie vrijmaken in het fotosysteem I en fotosysteem II, welke zijn aangelegd op de thylakoïd-membranen in het chlorofyl van de chloroplasten. Deze fotosystemen vangen fotonen en gebruiken die om elektronenoverdracht te bewerkstelligen, waarmee de energie vrijkomt die de Calvincyclus gebruikt voor de vorming van glucose. De werking van de electronenoverdracht is voor deze studie niet zo relevant, maar wel het samenspel tussen energielevering en $CO_2$-verwerking. De energie wordt geleverd door de zgn. lichtreactie, via het proces van fotolyse, waarbij op de thylakoïd-membraan water wordt gesplitst in H+-ionen, elektronen en zuurstof. De H+-ionen en elektronen worden gebruikt om de energiedragende stoffen ATP en NADPH te maken. Vervolgens wordt deze energie gebruikt voor de $CO_2$-verwerking in de Calvincyclus door binding aan een ribulose-bifosfaat m.b.v. het eerdergenoemde enzym Rubisco. De Calvincyclus produceert C3 moleculen als grondstof voor glucose. Deze cyclus vindt plaats in het stroma van de chloroplasten in de mesofylcel.




***Figuur 2.2*** *Calvin-Benson cyclus voor verwerking van $CO_2$ (molecuul rechts boven) tot C3 suiker. Bron: Wikipedia.*

Rubisco is de sleutel tot een efficiënte assimilatie van $CO_2$, en is mede daarom het enzym met het hoogste gehalte in planten, en vertegenwoordigt het meeste stikstofeiwit. Desalniettemin is Rubisco erg inefficiënt in zijn $CO_2$-binding, vooral doordat het ook zuurstof bindt. En zuurstof komt in veel hogere concentraties voor in de lucht dan $CO_2$. Het is al lang bekend dat een lager zuurstofgehalte de $CO_2$-assimilatie bevordert. Daarnaast is pas bij <2% zuurstof een 100% bezetting met $CO_2$ op het Rubisco enzym mogelijk, zoals noodzakelijk bij bepaling van de parameters van de betreffende Michaelis-Menten reactie. De aspecten van Rubisco in relatie tot respiratie in vogelvlucht (uit Hogewoning *et al.* 2015):

- Het enzym Rubisco is noodzakelijk om $CO_2$ te binden dat via de huidmondjes het mesofyl bereikt.
- Rubisco kan ook zuurstof binden en hierdoor komt er $CO_2$ vrij. Dit proces heet fotorespiratie.
- Zonder $CO_2$-dosering vindt er tenminste 30% fotorespiratie plaats. Dit is een verliespost.
- Verhouding fotosynthese/fotorespiratie wordt bepaald door de ratio $CO_2/O_2$ in het blad.
- Bij slecht geopende huidmondjes is er nog veel meer fotorespiratie.
- Hoe meer $CO_2$ in het blad, hoe meer de fotorespiratie wordt onderdrukt.
- Hoe meer $CO_2$ doseren, hoe lager de verliezen door fotorespiratie.




***Figuur 2.3*** *Theoretische CO2-respons van de fotosynthese, zoals gelimiteerd door Rubisco (links), licht (midden) of triosefosfaat (rechts). De drie factoren samen leiden tot één curve (dikke lijn). Bron: Long & Bernacchi (2003).*

De respons van de fotosynthese op $CO_2$-concentraties wordt bij lage [$CO_2$] bepaald door Rubisco, en bij hogere concentraties door licht danwel triosefosfaat (Figuur 2.3). De ruime kennis van de fotosynthese kinetiek heeft al in de jaren tachtig tot een brede modelontwikkeling geleid. Op basis daarvan is in gewasgroeimodellen als Intkam een alom gebruikte set rekenregels verwekt, waarbij de waarde van de parameter Vcmax de Rubisco-limitatie, en de Jmax de lichtlimitatie van fotosynthese bepaalt. Als men Figuur 2.3 vergelijkt met Figuur 2.6B voor tomaat (zie §2.3.3) zijn ze vrijwel identiek, en wijzen op $CO_2$-limitatie tot ca. 450 ppm, en bij hogere concentraties de limitatie door licht. Dergelijke uitgangswaarden zijn cruciaal bij de bepaling van de juiste $CO_2$-doseerstrategie, zoals verderop in het rapport zal blijken.

### 2.1.4 Recente wetenschappelijke doorbraken in verhogen fotosynthese

Gelet op de hoeveelheid licht die op een gewas valt, zou in theorie de fotosynthese veel hoger kunnen zijn. Er zijn een aantal tekortkomingen in het fotosynthese proces die leiden tot deze sub-optimale benutting van het licht. Een daar van is de eerder genoemde concurrentie tussen $CO_2$ en het in veel hogere concentraties aanwezige zuurstof in de lucht, waardoor zich zuurstof bindt aan Rubisco, het sleuteleiwit voor de fotosynthese.

Deze zogenaamde foto-respiratie verlaagt de fotosynthese efficiëntie met wel 20-50% in C3 planten (zoals de meeste tuinbouwgewassen). Behalve verlagen van [$O_2$] of verhogen van [$CO_2$] leek het of hier weinig aan te doen was. De oplossing werd gevonden door genetische modificatie. De aanpak bestond uit het verminderen van de fysieke afvoer van het door fotorespiratie gevormde glycolaat. Deze stof wordt afgevoerd van chloroplast naar mitochondrion en gaat verloren voor de fotosynthese. Onderzoekers South *et al.* (2018) vonden via introductie van genen uit E. coli en groene algen in de tabaksplant een manier om die afvoer tegen te gaan. De nieuwe genen zetten een proces aan om de glycolaat te herbenutten binnen de chloroplast. Hierdoor ging de fotosynthese efficiëntie met 17% omhoog. Een tweede tekortkoming is de trage respons van het fotosysteem op wisselingen in lichtintensiteit doordat het blad de ontstane warmtestress biochemisch moet verwerken en dit proces vertraagt de fotosynthese met zeker 20%. De genoemde lichtwisselingen komen zeer veel voor: wolken voor de zon, hoger gepositioneerde bladeren die het directe zonlicht wel of niet wegnemen, etc. In dezelfde onderzoeksgroep als bovengenoemd, werd al ruim een jaar eerder een oplossing gevonden, door de fotosyntheserespons op lichtwisseling te verhogen via genetische manipulatie. Bij tabak resulteerde dit in een fotosynthese- en productieverhoging tot 20% (Kromdijk *et al.* 2017). Bovengenoemde groep (van prof. Steve Long in Michigan, USA) is nog niet aan de slag gegaan met kasgewassen, maar als dit al zou lukken is gebruik van GMO gewassen in de EU aan zware eisen gebonden en is marktintroductie niet binnen 5-10 jaar te verwachten. Een enkel onderzoekt claimt dat er een Rubisco-variant bestaat welke meer affiniteit heeft voor $CO_2$ dan het huidige Rubisco, maar dat matige onderzoek (Yelle *et al.* 1990) heeft geen vervolg gekregen.

## 2.2 Transportweg van $CO_2$ van kas naar bladcel

Het transport van $CO_2$ van doseerinstallatie naar het inwendige van het blad ondervindt een serie van weerstanden. Eén van die weerstanden is het grootst en daarmee de meest limiterende factor voor $CO_2$-assimilatie. Hieronder worden de serie weerstanden van begin tot eind besproken en waar mogelijk van een getal voorzien. Uiteraard komen de opties ter verlaging van die weerstand ook aan bod.

### 2.2.1 Van doseerinstallatie naar de bladeren

De gedoseerde $CO_2$ verspreidt zich relatief snel door de kas. Dit is aangetoond door $CO_2$ concentraties te meten in het traject tussen de $CO_2$-slurf en het gewas (Vanthoor en Pot, 2016). Die studie toonde ook aan dat de voornaamste weerstand in de $CO_2$-opname de huidmondjes zijn, en daarbij vergeleken is de weerstand voor diffusie door lucht en grenslaag veel lager. Dit lijkt ook bevestigd te worden door de proef van Gelder *et al.* (2006) waarbij extra luchtbeweging de $CO_2$-opname en gewasproductie niet stimuleerde. Belangrijk aandachtspunt is wel dat die proef in de zomermaanden werd uitgevoerd waardoor de controle planten ook al een zekere luchtbeweging kenden door de geopende ramen, hetgeen net het verschil kan maken (de menging is al heel groot bij luchtsnelheden van 0.05-0.1 m $s^{-1}$ zoals die bij geopende ramen bij de plantkop voorkomen)

### 2.2.2 Van lucht naar huidmondje: de grenslaagweerstand

De grenslaag is een zeer dunne luchtlaag van ca. 5-10 µm om het blad en is meestal vochtiger dan de omgevende kaslucht. Aangezien de luchtbeweging binnen de grenslaag door het aanwezige bladoppervlak een grotere weerstand ondervindt dan de bulk kaslucht, is de transportsnelheid van $CO_2$ hierin lager. Voor water wordt standaard aangenomen dat de grenslaagweerstand 100 s $m^{-1}$ is (Kim & Lieth, 2003) bij gemiddelde luchtbeweging van 0.2 m s-1, hetgeen dezelfde orde van grootte is als de huidmondjesweerstand (zie onder). De luchtbeweging in de lagere gedeelten van een gewas is echter veel lager, en dan zou de grenslaagweerstand wel eens de hoogste weerstand in het transportweg van $CO_2$ kunnen zijn. Verlaging van de grenslaagweerstand door vervijfvoudigde luchtsnelheid (van 0.1 tot 0.5 m $s^{-1}$) geeft momentaan op zonbeschenen blad een fors verhoogde fotosynthese (>10%) maar op jaarbasis is de fotosynthese maar 2% verhoogd, waarbij de sterk verhoogde verdamping veel water en energie vraagt (Schapendonk *et al.* 2012). Soortgelijke resultaten met een vergelijkbaar model worden in Hoofdstuk 5 gepresenteerd.

### 2.2.3 Huidmondjesweerstand

Het aantal huidmondjes alsmede hun openingstoestand vormen, zoals algemeen wordt aangenomen, de grootste weerstand voor $CO_2$ tussen de lucht en het bladgroen. Dit is aanleiding geweest om meerdere studies te verrichten naar sturing van de huidmondjesopening door teeltmaatregelen, om hiermee de $CO_2$-opname en de daarmee in verband staande waterverliezen door transpiratie te reguleren. De huidmondjes openen doordat beide sluitcellen gaan strekken en kromtrekken. De strekking wordt veroorzaakt door een toename in de osmotische druk door kalium opname. Hieronder staat puntsgewijze het proces, dat door blauw licht in gang wordt gezet, en zoals beschreven door Shimazaki *et al.* (2007):

- Blauw licht wordt geabsorbeerd door fototropines.
- De fototropines activeren een protonenpomp (H+-ATPase) in het plasmamembraan van het huidmondje.
- ATP (chemische energie) vastgelegd in de lichtreactie van de fotosynthese drijft de pomp aan.
- Als de H+ protonen de cel uit worden gepompt, wordt de inhoud in toenemende mate negatief geladen.
- Deze lading trekt K+ ionen aan wat de osmotische druk doet toenemen en hierdoor stijgt de turgordruk in de sluitcellen en opent het huidmondje.

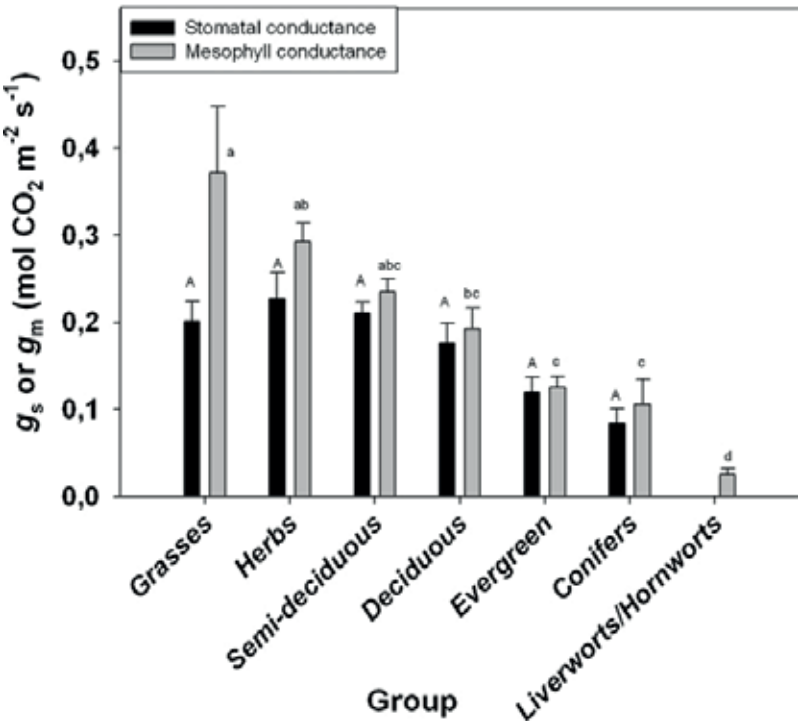
In tomatenproeven bij Wageningen Research is gebleken dat bij voldoende watervoorziening de openingstoestand van de huidmondjes gedurende de meeste uren overdag maximaal is, en de fotosynthese gelimiteerd wordt door licht of Rubisco-activiteit (pers.meded. A. Dieleman).

### 2.2.4 Mesofylweerstand

De $CO_2$ moet het mesofylweefsel in het blad passeren op zijn weg van de holte achter het huidmondje tot aan de chloroplasten of bladgroenkorrels, waar de fotosynthese plaats vindt. De weerstand van het mesofyl, of omgekeerd de mesofyl-geleidbaarheid $g_m$, is mede bepalend voor de snelheid van de $CO_2$-assimilatie in het blad. Deze weerstand wordt groter als:

- De af te leggen weg tussen huidmondje en bladgroen langer is.
- Het blad dikker is.
- De celwanden stugger en/of dikker zijn.
- De [$CO_2$] van de lucht bij het huidmondje hoger is.
- De zgn. aquaporines minder actief zijn, en daarbij het watertransport tussen cellen vertragen.
- De temperatuur hoger wordt.

Deze bevindingen zijn o.a. te vinden in de reviews van Niinemets *et al.* (2009), Flexas *et al.* (2012) en Nadal & Flexas (2018). Vooral de grote invloed van [$CO_2$] is opvallend, en van belang voor onze studie. De mesofylweerstand wordt ongeveer factor twee lager van 400 naar 800 ppm, en is zonder uitzondering bij alle onderzochte plantensoorten gevonden (Flexas *et al.* 2012). De mesofylweerstand heeft ongeveer dezelfde orde van grootte als de huidmondjesweerstand, i.e. in de range van 0.1-0.3 mol $CO_2$ $m^{-2}$ $s^{-1}$ (Figuur 2.4).




***Figuur 2.4*** *Orde van grootte van de geleidbaarheid van het mesofyl en van de stomata bij verschillende plantentaxa (bron: Flexas et al. 2012).*

### 2.2.5 Rubisco

Het enzym Rubisco bevindt zich in het stroma van de chloroplasten in de mesofylcel (zie ook 2.1.2) en is het eerste molecuul waar $CO_2$ mee reageert tijdens diens assimilatie (zie Figuur 2). De snelheid waarmee $CO_2$ de cel en daarna de chloroplast binnenkomt en de snelheid waarmee Rubisco de $CO_2$ verwerkt bepalen de interne $CO_2$-concentratie ($CO_2$i), en diens hoogte bepaalt tevens hoe snel te verwerking plaatsvindt. De Rubisco-werkingssnelheid kan tussen soorten en rassen verschillen in 4 aspecten (zie ook Hogewoning *et al.* 2015): (1) De hoeveelheid Rubisco per bladoppervlak, (2) de katalytische effectiviteit en/of specificiteit van Rubisco, (3) de hoeveelheid en efficiëntie van Rubisco-activase, het enzym dat bij hogere $CO_2$-concentraties de ratio actief/inactief Rubisco verhoogt, (4) De specificiteit (=gevoeligheid) van Rubisco (Km; Sage, 2002) om $CO_2$ of $O_2$ te binden.
De werkingssnelheid van Rubisco kan eenvoudig via een $CO_2$-responscurve worden berekend: de helling van het eerste gedeelte van de curve is een maat voor de maximale, potentiele Rubisco-activiteit (de VCmax). Groeimodellen gebruiken deze waarde voor de Farquhar-vergelijking (Farquhar *et al.* 1980) waarmee de fotosynthese gemodelleerd kan worden.
Idealiter verwerkt het Rubisco de $CO_2$ snel en effectief zodat de interne [$CO_2$] in de chloroplast door onttrekking laag blijft, en zo een sterke concentratiegradiënt handhaaft met de [$CO_2$] in de kaslucht. Die grote gradiënt bevordert namelijk de transportsnelheid door grenslaag, huidmondjes en mesofyl, zoals ook in rekenmodellen als Intkam wordt gesimuleerd: $CO_2$-opname = $\{[CO_2]_{lucht} - [CO_2]_{intern}\}$ * transportweerstand, gelijkwaardig aan stroomvergelijkingen uit hydrologie en elektronica.

### 2.2.6 Minder sink, minder assimilatie

Als de verwerking van de C3-suikers via de Calvin-cyclus (zie o.a. Figuur 2.2) stagneert door geremde plantengroei, zal ook de $CO_2$-omzetting via Rubisco stagneren en de interne [$CO_2$] niet verlagen. Het is dus van belang dat alle stappen in de keten effectief werken anders wordt de $CO_2$-gradient kleiner, krijgt Rubisco een lagere affiniteit, etc. Ook groei en sinksterkte van niet-fotosynthetiserende organen, aan het eind van de keten, heeft invloed op de $CO_2$-transportsnelheid. Porras *et al.* (2017) voeren een discussie of de ophoping van assimilaten door sinklimitatie een rol speelt bij minder efficiënte $CO_2$-assimilatie in de loop van de teelt bij hoog-$CO_2$ behandelingen. Zij refereren aan Moore *et al.* (1999) die de moleculaire verklaring van plantadaptatie verklaren uit een overmaat aan sucrose, wat via signaaltransductie gen expressie en Rubisco remt. Het verhogen van de sinksterkte door het aanhouden van meer vruchten, i.e. een hogere plantbelasting, leverde volgens Hogewoning *et al.* (2015) echter geen verbeterde adaptatie aan hoog $CO_2$ bij paprika. Mogelijk was de directe, negatieve werking van hoog[$CO_2$] op de efficiëntie van Rubisco te sterk. Een productief tomatengewas heeft veel sinks en blijkt bij hogere [$CO_2$] geen verminderde meeropbrengst te leveren (Qian *et al.* 2012), hetgeen vaak wordt gevonden bij gewassen met veel sterke sinks (zie voor referenties ook Qian *et al.* 2012).

### 2.2.7 Drogestofverdeling bij variabele fotosynthese

Metingen aan drogestofverdeling gedurende een dag met wisselende lichthoeveelheden en met variabele $CO_2$-concentraties zijn ons niet bekend. Wel heeft een Franse studie gepoogd via diepgaande analyse van de suikerhuishouding te begrijpen waar de suikers in de tomatenplant blijven gedurende een dag in voorjaar en zomer, bij zonnige en beschaduwde condities (Bénard *et al.* 2015). Het blijkt dat in de beschaduwde situatie in de zomer er weinig correlatie is tussen suikerconcentraties in blad en naburige vrucht. In zonnige situaties is er voor 23 suikercomponenten een verband tussen blad en vrucht, maar toch kan het grootste deel van het suikertransport van blad naar vrucht niet verklaard worden. De auteurs wijten dit aan de bufferwerking van het floeem van de stengel, en die buffert de uurlijkse fluctuaties aanzienlijk. Dit kan betekenen dat de drogestofverdeling weinig beïnvloed wordt op de zeer korte termijn, en meer bepaald wordt door het meerdaags gemiddelde van de groeiomstandigheden. Toch blijven de bekende koolhydraten als sucrose, xylose, rhamnose en succinaat volgens Bénard *et al.* in bepaalde mate bufferen, en deze zouden bij gewijzigde $CO_2$-concentraties mogelijk ook een rol kunnen spelen.

## 2.3 Plantadaptatie aan gewijzigde $CO_2$-concentratie

Planten hebben het vermogen zich aan gewijzigde omgevingscondities aan te passen, hetgeen een ecologisch nuttige eigenschap is aangezien planten niet mobiel maar sessiel zijn en aangewezen zijn op de omgeving ter plekke. We onderscheiden korte-termijn, vooral biochemische aanpassingen, en lange-termijn, vooral structureel-morfologische aanpassingen. Beide vormen van aanpassing zijn mogelijk reversibel, i.e. omkeerbaar. Aanpassing zien we in dit rapport als synoniem aan acclimatie of aan adaptatie.

### 2.3.1 Korte-termijn aanpassingen

Hogewoning *et al.* (2015) vonden voor paprika al 6 dagen na de switch van hoog (1000 ppm) naar laag (400 ppm) $CO_2$ dat Rubisco effectiever werd, en de fotosynthese per ppm $CO_2$ hoger was dan voorheen. Dieleman *et al.* (2003) switchte bij paprika elke 2 dagen van 580 naar 380 ppm en vond geen efficiënter Rubisco; dit kan komen doordat (a) het concentratieverschil relatief klein was, (b) de gewenningsperiode voor laag $CO_2$ (380 ppm) te kort was voor Rubisco om zich aan te passen. Er is geen onderzoek bekend dat het aanpassingsvermogen van Rubisco nader heeft bestudeerd. Voor een efficiënter Rubisco lijkt het wenselijk de weekgemiddelde $CO_2$-concentratie in ieder geval ruim onder het verzadigingsniveau (800 ppm bij paprika) te houden, en de extra $CO_2$ slechts in korte episodes van enkele uren te doseren.
Volgens Hogewoning *et al.* (2015) demonstreert een meta-analyse van 8 onderzoeken aan 11 soorten door Drake *et al.* (1997) dat bij verhoging van [$CO_2$] de gemiddelde afname in de hoeveelheid Rubisco per oppervlakte blad 15% is, en er een 24% afname is in Rubisco-activiteit.

Volgens Ainsworth en Rogers (2007) leidt verhoging van $CO_2$ tot momentane, reversibele verkleining van de huidmondjesopening, gemeten door lagere momentane watergeleidbaarheid van water. Zij bereikten hetzelfde effect met verhoging van de vpd, hetgeen door veel ander onderzoek bevestigd wordt (o.a. Farquhar en Sharkey, reeds in 1982).
Volgens Moore *et al.* (1999) vertonen de meeste plantensoorten een acclimatie aan hoog [$CO_2$] die op moleculair niveau equivalent is aan overmaat aan sucrose. Die overmaat kan door een teveel aan $CO_2$-assimilatie of door een verlaging van de sinks ontstaan, waardoor het proces van 'sucrose recycling' optreedt en de efficiëntie van Rubisco verlaagd wordt. Dit proces wordt al enkele uren na een overmaat aan $CO_2$ of sucrose gestart en kan weken doorgaan.

### 2.3.2 Lange-termijn acclimatie

De in §2.1 genoemde $CO_2$-respons blijkt te wijzigen als er een zekere tijd een hogere concentratie $CO_2$ wordt aangeboden. De planten worden 'lui' en zullen dan bij tijdelijke blootstelling aan lagere $CO_2$-concentraties minder assimileren dan als ze die lage $CO_2$ gewend zijn. Dit is o.a. gemeten bij Phalaenopsis (Trouwborst *et al.* 2013). Voor paprika geldt dit ook, echter niet voor tomaat (volgens Hogewoning *et al.* 2015). Uit metingen blijkt dit veroorzaakt te zijn door een verlaagde Vcmax (≈Rubisco activiteit) die is aangepast aan de langdurig verhoogde interne $CO_2$-concentratie (Hogewoning *et al.* 2015). Het is dus niet veroorzaakt door "luie" huidmondjes, zoals eerder werd verondersteld. De plant vermindert blijkbaar zijn investering in het betreffende Rubisco enzym (er is o.a. stikstof voor nodig) of verlaagt het Rubisco-activase enzym als het niet zo hard nodig is. De adaptatie is echter bescheiden en lijkt afhankelijk te zijn van de aangeboden $CO_2$-concentratie: Hogewoning *et al.* (2015) vinden een adaptatie bij 1000 ppm t.o.v. 400 ppm door een 7% verhoogde VCmax (van 36.3 naar 40.3) (zie Figuur 2.6A). Voor tomaat was er geen verschil in VCmax tussen 400 en 1000 ppm. Overigens vinden Yelle *et al.* (1990) wél een acclimatie aan hoger $CO_2$ bij tomaat, maar dit is wel afhankelijk van de duur van de concentratieverhoging. Sterke adaptatie aan laag $CO_2$ was gevonden door Besford (1993) aan jonge tomatenplanten die gedurende 10 weken 340 of 1000 ppm $CO_2$ kregen. Besford vond met name een sterke verhoging van Rubisco-activiteit (+20%) wat proportioneel uitwerkte op de fotosynthese (Figuur 2.5). Een dergelijke acclimatie zal minder groot zijn als de tomatenplanten vruchtdragend zijn aangezien dan de vruchtensink ook bij 1000 ppm nog sterk aan de $CO_2$ trekt en de plant minder negatieve feedback op de Rubisco-activiteit zal laten zien, zoals ook Qian et al.(2012) melden.

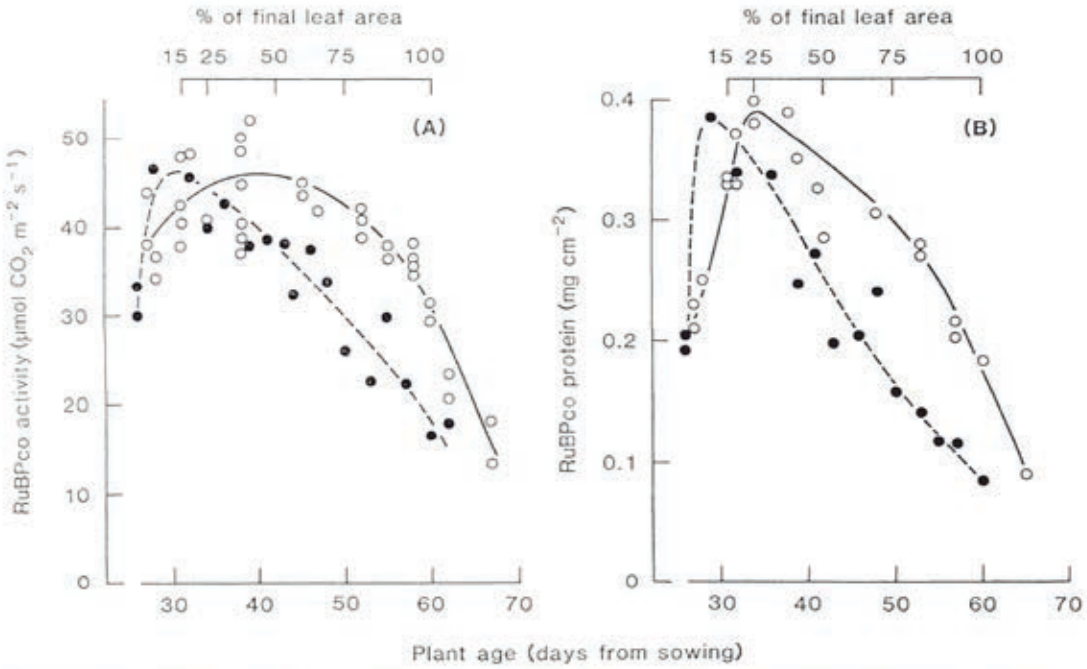



*Fig. 2.* (A) *In vitro* RuBP- and $CO_2$-saturated RuBPco activity, (B) RuBPco protein extracted from the 5th leaf at various stages of development. Plants grown in 340 vpm $CO_2$ (○ — ○) or in 1000 vpm $CO_2$ (● --- ●).

***Figuur 2.5*** *Aanpassing van Rubisco aan lagere $CO_2$-concentratie. Links, Rubisco-activiteit, rechts, gehalte aan Rubisco-eiwit. Gevulde symbolen, 1000 ppm, witte symbolen, 340 ppm. Figuur uit Besford (1993).*

Bovengenoemde verhoging bij paprika betrof in die studie een donker najaar, in het voorjaar vonden Hogewoning *et al.* een veel sterkere respons. Helaas is dat voorjaar tomaat niet gemeten; daar zou dan wellicht ook een respons gezien zijn. Dit verschil tussen de seizoenen wordt aldus verklaard door Hogewoning: doordat bij meer licht (voorjaar) de interne $CO_2$-concentratie gemiddeld (veel) lager is, wordt Rubisco efficiënter want het moet de spaarzame $CO_2$ effectief benutten. Bij de paprikaproef van Dieleman *et al.* (2003) werd geen aantoonbaar verschil in $CO_2$-responscurve gevonden tussen planten langdurig geteeld bij 390, 590 en 790 ppm. Mogelijk komt dit door de geringe aangehouden $CO_2$-concentraties in vergelijking met de proeven van Hogewoning. Ook uit ander onderzoek blijkt dat er grote verschillen nodig zijn (o.a. Ainsworth & Rogers, 2007). Er is ook een ultra-lange-termijn respons van planten op verlaagd $CO_2$ gevonden: 5 generaties Arabidopsis leverde uiteindelijk een genotype op dat 'fitter' was bij laag $CO_2$ (Ward *et al.* 2000). Het mechanisme hierachter kan bruikbaar zijn bij de veredeling van de kasgewassen.

Aantal en grootte van de huidmondjes is niet significant verschillend tussen veldgewassen die bij lage (400 ppm) danwel verhoogde (700 ppm) $CO_2$-concentratie zijn opgegroeid, volgens een grote metastudie betreffende de FACE experimenten (Ainsworth & Rogers, 2007). Er zijn wel een aantal plantensoorten die niet in het algemene patroon passen. In studies aan fossiele plantensoorten, opgegroeid bij lagere $CO_2$-concentraties, werd grotendeels een grotere huidmondjesindex gevonden dan bij de huidige soorten, hoewel 12% juist een tegengesteld resultaat kende (Royer, 2001). Een studie aan 200 laagland en alpine soorten gaf geen verschil in aantal huidmondjes (Körner, 1988). Verder geeft Royer (2001) aan dat artikelen met een positieve respons vaker worden geaccepteerd door een tijdschrift, wat suggereert dat de respons op gewijzigd $CO_2$ minder is dan nu lijkt. De verschillen in aantal en grootte van huidmondjes in de $CO_2$-proef tomaat (Gelder *et al.* 2012) waren op 3 van de 4 meetmomenten niet verschillend; zeer waarschijnlijk waren de gemiddelde $CO_2$-concentraties (525 vs. 545 ppm) tussen de twee afdelingen te klein voor een effect. Ontbreken van een verschil stemt ook overeen met Ainsworth & Rogers (2007). Hoge $CO_2$ concentratie gaf lager aantal huidmondjes en index bij potplanten (Trouwborst *et al.* 2010; Pot *et al.* 2015).

Al decennia geleden rapporteerde Hurd (1968) dat het specifiek bladoppervlak (SLA, specific leaf area) afneemt, i.e. het blad wordt dikker, bij blootstelling aan hogere $CO_2$-concentraties. Iets recenter werd al een relatie gepresenteerd van de SLA bij tomaat als functie van de drogestofproductie waarbij zowel lichtsom als $CO_2$-concentratie een rol spelen (Schapendonk en van Tilburg, 1984). Hogere fotosynthese en assimilatenproductie leiden naast dikker blad ook tot een dikkere stengel ('dikke kop') en meer en/of grotere vruchten afhankelijk van aangehouden vruchten per tros. Bladdikte toename wordt meestal veroorzaakt door vergroting van het pallisadenparenchym maar kan ook komen door zetmeelophoping, en is een bekende fotomorfologische respons bij lange-termijn blootstelling aan hoog lichtniveau. Verdikking van het blad bij hoger $CO_2$ als gevolg van verbeterde koolhydraatvoorziening, net als bij de respons op veel licht, lijkt dus plausibel. Verminderde bladdikte bij verlaagd [$CO_2$] is door meerdere studies aangetoond (zie boven). Dunner blad om de mesofylweerstand te verlagen lijkt een aantrekkelijk ecofysiologisch mechanisme, maar kan echter niet door enig groeiproces worden verklaard. Een tomatenproef in Zweden (Ingestad, pers.comm.) liet zeer dunne bladeren zien bij de laag $CO_2$ behandeling, maar dit kan ook door source-limitatie zijn veroorzaakt. In de laag-$CO_2$ behandeling in het Improvement Centre (Gelder *et al.* 2012) is verlaging van het bladgewicht per oppervlakte-eenheid, i.e. een afname in bladdikte, geconstateerd in drie van de vier bemonsteringsperioden. Bij de semi-gesloten kasafdeling in de studie door Qian *et al.* (2012) liep het verschil in $CO_2$-concentratie met de naastliggende open (standaard) afdeling op van ca. 100 ppm in het begin tot ruim 200 ppm (vanaf week 27), wat ook dikker blad tot gevolg had. Samenvattend kunnen we concluderen dat er veel studies zijn die morfologische aanpassingen hebben gevonden.

### 2.3.3 Huidmondjesgeleidbaarheid onder invloed van vocht en andere omgevingscondities

Hoge $CO_2$ concentratie geeft een lager aantal huidmondjes en index, waardoor de geleidbaarheid voor water en $CO_2$ afneemt (Trouwborst *et al.* 2010; Pot *et al.* 2015).
Bij C3 planten geldt dat een verlaagde $CO_2$-concentratie leidt tot afname van de watergebruiksefficiëntie (WUE, water use efficiency), i.e. de hoeveelheid $CO_2$-assimilatie per eenheid waterverbruik. De afname is lineair met de concentratieverlaging, dus bij constant waterverbruik goed in te schatten. Qua groei hebben planten opgegroeid bij 180-220 ppm 50% minder biomassa dan planten die zij opgegroeid bij 350-380 ppm. Wanneer opgegroeid bij 150ppm planten kunnen zo'n 92% aan gewicht inleveren. Dit gaat vaak samen met lagere zetmeel en suiker ophoping in het blad. Lager $CO_2$ geeft over het algemeen een hogere huidmondjesdichtheid. Voor tuinboon is bij verlaagde $CO_2$ een lagere wortel/spruit-ratio gevonden, van 34 naar 17% bij verlaging van 350 naar 150 ppm (Dippery *et al.* 1995). Daarnaast wordt het blad dunner en het verhoogde specifiek bladoppervlak geeft een hogere LAI. In Tabel 2.1 zijn de gevolgen van een verlaagde $CO_2$-concentratie op de plant samengevat.

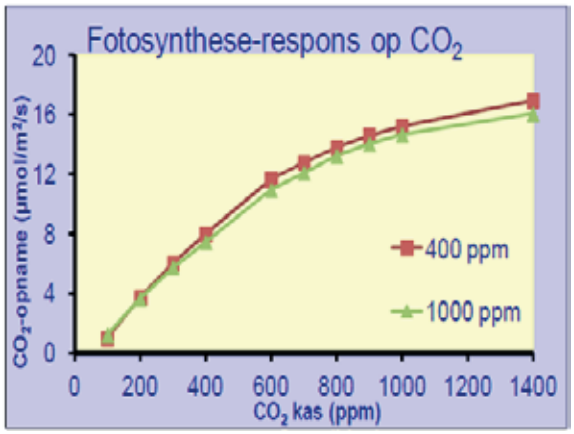
Tabel 2.1
*Overzicht van wijziging planteigenschappen na langdurige blootstelling aan lager [$CO_2$].*

| $CO_2$ van 350 naar 150 ppm | Bron en evt. genoemde plantensoort |
|---|---|
| Grotere huidmondjes | |
| Hogere huidmondjesdichtheid | Anthurium, Bromelia, Miltoniopsis (Pot *et al.* 2015); Divers (Trouwborst *et al.* 2010) |
| Hogere stomataire geleidbaarheid voor water ($g_s$) | Divers (Polley *et al.* 1993b; Ward *et al.* 1999) |
| Hogere concentraties van de Calvin–Benson cyclus enzymen (waaronder Rubisco) | Divers (Sage & Coleman, 2001) |
| Verhoging carbonic anhydrase (snellere $CO_2$-diffusie naar chloroplast) | Divers (Coleman, 2000) |
| Verlaagde $CO_2$-assimilatie per eenheid waterverbruik | Veldgewassen (Gerhart & Ward, 2010) |
| Verhoogde spruit/wortel | Divers (Sage & Coleman, 2001)<br>Phaseolus (Dippery *et al.* 1995) |

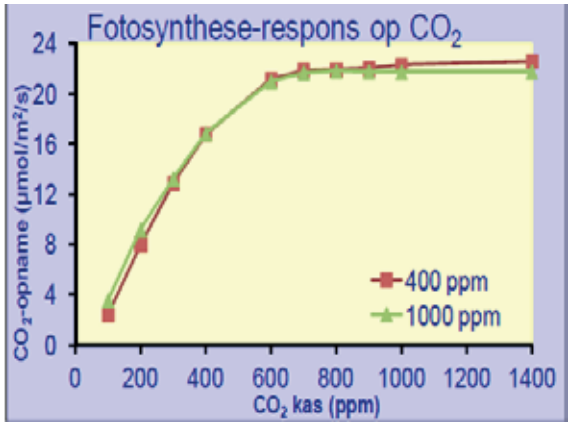
De wijzigingen zoals vermeld in Tabel 2.1 verhogen de benutting van $CO_2$ maar op netto basis is de groei altijd minder bij zo'n halvering van de $CO_2$-concentratie. Bij een kleinere verlaging van $CO_2$ (van 350 naar 270-290) zijn er geen effecten op spruit/wortel gevonden. Dit geldt ook voor veel plantensoorten bij milde verhoging van 380 naar 780 (paprika, zie Dieleman *et al.* 2003) en veldgewassen (FACE onderzoek, zie Ainsworth & Rogers, 2007). Toename van 400 naar 1000 ppm geeft voor paprika verlaging van de Rubisco-werking (Hogewoning *et al.* 2015). Modelvoorspellingen van de gewasgroei op basis van labproeven (Long *et al.* 2004) overschatten de groei bij verhoging van 380 naar 580 ppm, zoals bleek uit de resultaten van FACE-experimenten in het open veld (Long *et al.* 2006). Reden is onbekend maar vermoed werd dat andere groei limiterende factoren een grotere rol gingen spelen, zoals stikstofvoorziening. Overigens had de groep rond Stephen Long de minder efficiënte werking van Rubisco bij hoger [$CO_2$] daarbij al verdisconteerd. De vraag is of in omgekeerde richting, bij een verlaging van de [$CO_2$] zoals in deze studie beoogt, men mag stellen dat een groeireductie zal meevallen: dit lijkt niet plausibel, want in kassen zijn alle groeifactoren niet-limiterend (i.t.t. de veldproeven van FACE) met uitzondering van licht en $CO_2$, en bij verlaging van [$CO_2$] zijn ze nog steeds niet-limiterend.
Er is een negatieve interactie tussen $CO_2$-verlaging en temperatuurverhoging. Hoge temperatuur (dag 35°C, nacht 29°C) reduceert biomassa meer (met 70-95%) dan lage temperatuur (dag 25°C, nacht 20°C) (met 40-60%) bij 200 versus 350 ppm $CO_2$. Dit is niet een gevolg van verhoogde fotorespiratie en/of verlaagde fotosynthese, maar van een verminderde bladexpansie en verminderde bladinitiatie (Sage & Cowling, 1999). Onder hoog RV (90%) vormt de tomatenplant meer adventief wortels t.o.v. laag RV (60%). Daarnaast hebben zij onder hoog RV groeiende planten een lagere verdamping maar een verlaagde huidmondjes weerstand, zowel in licht als in donker. Planten groeiend onder hoog RV en planten die van medium RV naar hoog RV gaan produceren meer ethyleen hetgeen de huidmondjes opent. Het hormoon ABA neemt iets af bij verhoogd RV en dit zorgt samen met verhoogd ethyleen voor een grotere huidmondjesopening (Arve & Torre, 2015)

### 2.3.4 Rol van Rubisco in aanpassing

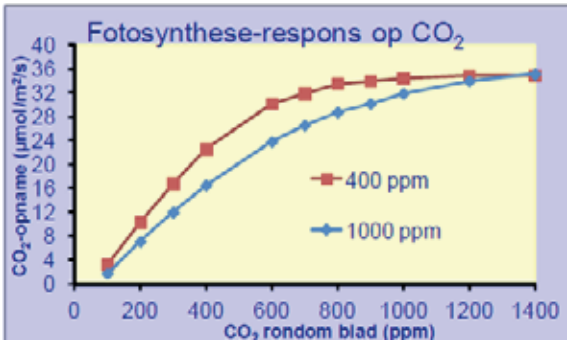
De in §2.3.2 genoemde verschillen in $CO_2$-adaptatie tussen tomaat en paprika kunnen verklaard vanuit het gedrag van Rubisco. Volgens de $CO_2$-respons curve van paprika stijgt de fotosynthese zelfs bij 1400 ppm $CO_2$ nog (Figuur 2.6A), in tegenstelling tot tomaat, waar het blad reeds bij 600 ppm $CO_2$ verzadigd is (bij niet-limiterende lichtniveaus)(Figuur 2.6B). In Hogewoning *et al.* (2015) is bij 1400 ppm de fotosynthese vrijwel gelijk tussen paprika en tomaat (20-22 µmol $CO_2$ $m^{-2}$ $s^{-1}$), dus de hoeveelheid actief Rubisco is dan gelijk per $cm^2$ blad. De verschillen kunnen t.a.v. het verloop met de $CO_2$-concentratie dan verklaard worden uit de biochemische eigenschappen van het soortafhankelijke Rubisco. Het betreft dan twee processen: (1) de katalytische effectiviteit en/of specificiteit van Rubisco, of (2) de hoeveelheid en efficiëntie van Rubisco-activase, het enzym dat bij hogere $CO_2$-concentraties de ratio actief/inactief Rubisco verhoogt. Bij tomaat is de Rubisco-machinerie dus bij lagere $CO_2$-concentraties sneller. Gelet op het totaal aan $CO_2$-assimilatie presteert tomaat voor alle gemeten $CO_2$-concentraties beter dan paprika, dus de nog boven 1000 ppm zich aanpassende paprika heeft minder fotosynthese potentieel dan tomaat.




A




B




C

***Figuur 2.6*** *Fotosynthese bij verschillende $CO_2$-concentraties voor paprika (A), tomaat (B) in de najaarsteelt, en voor paprika in de voorjaarsteelt (C), uit Hogewoning et al. (2015).*

## 2.4 Voordelen van Het Nieuwe Telen

Bij de aanpak van Het Nieuwe Telen (HNT, zie Geelen *et al.* 2015) staat het functioneren van de plant centraal, met zijn drie balansen t.a.v. energie, water en assimilaten. Tevens wordt het functioneren beschouwd vanuit specifieke groeisituaties en geeft daarmee concrete handvatten wat wanneer te doen om de plant optimaal te laten functioneren. Dit betekent dat de plantenfysiologie en daarmee de wetenschappelijk gefundeerde inzichten ten volle benut worden, hetgeen correcte en state-of-the-art teeltstrategie kan opleveren.

### 2.4.1 Luchtramen langer dicht is best natuurlijk en houdt $CO_2$ binnen

Als in de loop van een zomerdag de straling oploopt, is het voor de assimilatie door de plant gunstig als de temperatuur ook enigszins stijgt. Dit kan gesteld worden omdat de verwerking van de assimilaten door transport en inbouw binnen de plant bij hogere temperaturen sneller verloopt, zodat de fotosynthese producten snel worden verwerkt en geen ophoping in het bladgroen veroorzaken. HNT propageert ook het laten meelopen van de temperatuur met toenemende lichtniveaus. Uiteraard zit hier een grens aan, welke afhangt van het temperatuuroptimum van betreffende ras/plantensoort. Voordat die grens bereikt wordt kunnen luchtramen dicht blijven en is er geen ventilatieverlies van gedoseerde $CO_2$. Het oplopen van straling en temperatuur is natuurlijk, maar binnen de kas gaat de temperatuur onnatuurlijk sneller omhoog doordat de warmte niet op een natuurlijke wijze via convectie, i.e. uitwisseling van de opgewarmde lucht met de omgeving, verdwijnt. Er is dus een koelstrategie nodig als de temperatuur boven het eerdergenoemde optimum uit komt.

### 2.4.2 Meer vocht biedt kans voor meer $CO_2$-opname

De huidmondjes zullen minder sluiten indien de opwarmende kaslucht veel vocht bevat. Dit komt enerzijds doordat het vochtdeficiet tussen waterfase in de huidmondjes en de kaslucht minder groot is dan bij droge lucht, en zo de verdamping c.q. uitdroging van het blad beperkt blijft. Anderzijds kan vochtiger lucht het blad convectief beter koelen doordat het meer warmte kan opslaan – vochtige lucht heeft een veel hogere soortelijke warmte dan droge lucht. Dit is van belang als het blad warmer wordt dan de kaslucht door geabsorbeerde straling en door het kleine vochtdeficiet zich niet afdoende kan koelen door transpiratie. Deze connectie tussen energie- en waterbalans wordt benut in HNT en gedetailleerd beschreven in Geelen *et al.* (2015).
Als op een warme zomerdag de vochtige lucht uiteindelijk ook een temperatuur heeft boven het plantoptimum, is luchten noodzakelijk om warmte uit te wisselen met de buitenlucht, tenzij de kas warmtewisselaars of andere koelsystemen bevat. Warmte en vocht worden simultaan afgevoerd, dus er zal weer actief vocht in de kas gebracht moeten worden (vernevelen) om de luchtvochtigheid op peil te houden. Dergelijke processen vallen buiten het bestek van deze studie.

## 2.5 Conclusies

Er is al zeer veel bekend over de assimilatie van $CO_2$ zoals dit plaats vindt bij fotosynthese in het blad. Minder bekend is in hoeverre plantensoorten zich aanpassen aan het $CO_2$-aanbod zodat dit opties biedt voor verlaging van de $CO_2$-giften in de kasteelt. Voor veldgewassen is i.v.m. het broeikaseffect uitgebreid onderzoek gedaan naar adaptatie aan hogere $CO_2$-concentraties, hetgeen in principe op omgekeerde wijze voor verlaging zou moeten gelden. Het algemene beeld bij $CO_2$-verhoging is een afnemende meeropbrengst door verminderde efficiëntie in $CO_2$-assimilatie, aanpassing van morfologie zoals bladdikte, maar geen aantoonbare wijziging in huidmondjesdichtheid. De dalende efficiëntie betreft een vermindering van huidmondjes opening en/of werking van het Rubisco-eiwit voor $CO_2$-binding, waarnaast in veldsituaties ook de verhoging $CO_2$ versus stikstof een rol speelt. Bij tuinbouwgewassen zijn bij zowel paprika als tomaat adaptatiemechanismen gevonden waarbij de plant $CO_2$ efficiënter benut indien de $CO_2$-concentraties langdurig verlaagd zijn. Dankzij recent onderzoek aan genetisch gemodificeerde tabaksplanten is bekend dat de fotosynthese wel 20% kan toenemen als ingegrepen wordt in de processen die fotorespiratie en bescherming tegen wisselende lichtniveaus betreffen.

### 2.5.1 Grondige basiskennis

Door het relatief grote belang van fotosynthese in plantwetenschappen en in de wereldvoedselvoorziening is er erg veel onderzoek gedaan naar de mechanismen van fotosynthese en $CO_2$-assimilatie. Er is tot op moleculair niveau bekend hoe de belangrijkste omgevingsfactoren licht en $CO_2$ de fotosynthese sturen. De werking van fotosynthese is al vroeg in de evolutie ontstaan en is grotendeels geconserveerd, waardoor enkele aspecten nu ongunstig blijken, zoals de hoge affiniteit van Rubisco voor zuurstof t.o.v. $CO_2$. Waarschijnlijk is dit ontstaan doordat indertijd de concentraties van $CO_2$ en $O_2$ heel hoog respectievelijk heel laag waren, en de vegetatie zelf hier de grootste wijziging in heeft aangebracht door koolstofvastlegging gedurende miljarden jaren. Ondanks de grondige basiskennis van fotosynthese is er veel minder bekend over de mate van adaptatie aan gewijzigd $CO_2$-aanbod gedurende de groei van de plant (zie §2.5.2.).

### 2.5.2 Plantadaptatie: onzekerheden en kennislacunes

De meeste plantensoorten passen zich in morfologie aan aan een lager $CO_2$ tijdens de groei, met name door meer blad t.o.v. wortels, dunner blad, minder zetmeel. Respons van de huidmondjesaantallen en dichtheid verschillen sterk tussen de soorten, maar gemiddeld genomen is er geen effect. De vraag waarom de ene plantensoort wel en de ander geen aanpassing in huidmondjesdichtheid vertoont is niet te beantwoorden zonder verder onderzoek. Over de korte termijn respons op gewijzigde $CO_2$-aanbod is veel meer bekend. Er vindt een reversibele respons op laag $CO_2$ plaats in de biochemie van de bladcel: Rubisco wordt efficiënter, verhoogde carbonic anhydrase stimuleert de diffusie naar de chloroplast, de stomataire geleidbaarheid wordt verhoogd, en door deze aanpassingen is de fotosynthese hoger dan bij een blad dat is opgegroeid bij hoger $CO_2$.

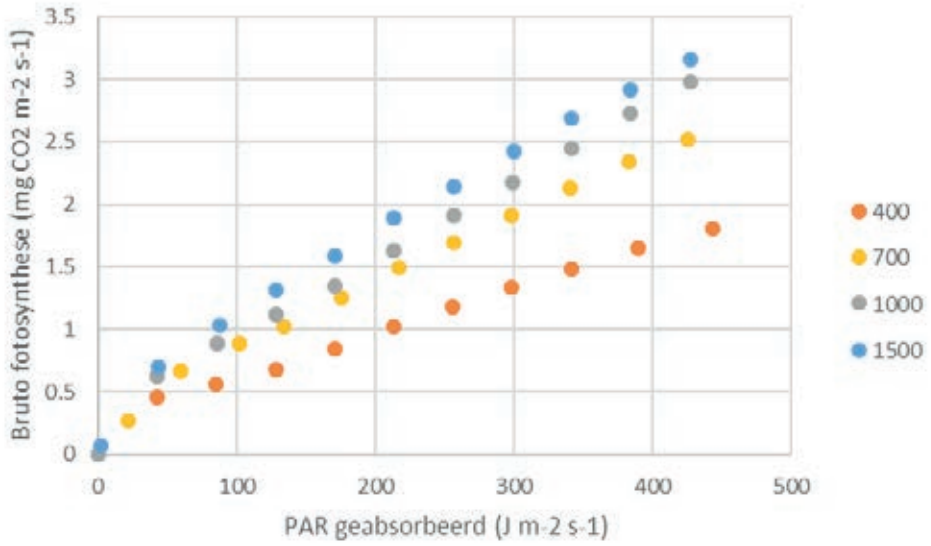
# 3 Gewasvraag naar $CO_2$: model en praktijk

Door de in voorgaand hoofdstuk gevonden plantmechanismen t.a.v. $CO_2$-benutting in het gewasgroeimodel mee te nemen, en hiermee praktijkproeven na te rekenen, krijgen we een kwantitatief beeld welke $CO_2$-hoeveelheden tot welke productie c.q. verliezen leiden. Dit beeld moet duidelijk zijn voordat we kunnen rekenen aan verminderde $CO_2$-doseringen (Hfst. 4). Eerst behandelen we de gebruikte plantmechanismen en de gevolgen voor fotosynthese en groei (§3.1). Vervolgens wordt een praktijkproef doorgerekend om te verifiëren of de modelmechanismen kloppen met de praktijk. Hierna kunnen de gebruikte mechanismen geëvalueerd en eventueel aangepast worden. Daarmee wordt vervolgens een schatting gemaakt van de optredende $CO_2$-verliezen, en geëvalueerd hoe een efficiëntere dosering had kunnen verlopen.

## 3.1 $CO_2$-assimilatie, groei en productie in het groeimodel

### 3.1.1 Fotosynthese en de factoren licht en $CO_2$

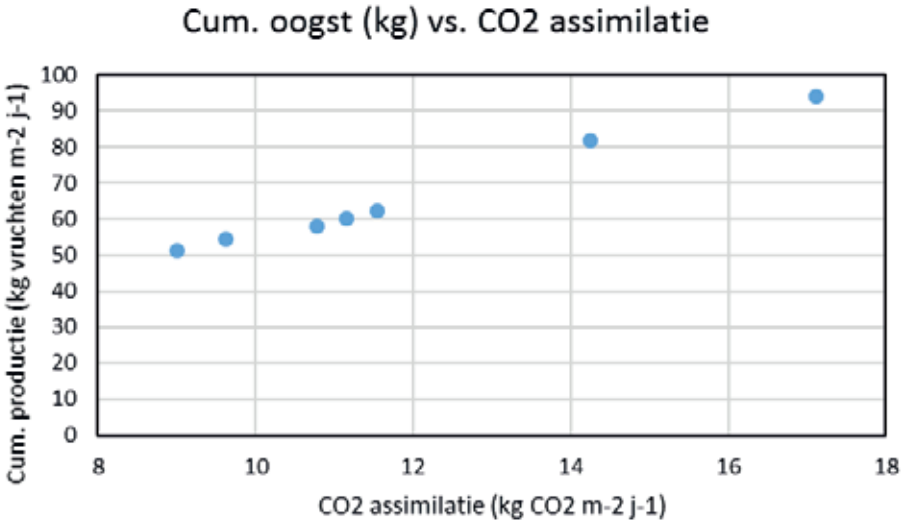
Het gewasgroeimodel Intkam gebruikt de algemeen geaccepteerde Farquhar-vonCaemmerer-Berry fotosynthesemodule om de fotosynthese te berekenen (Farquhar *et al.* 1980). De module is regelmatig vernieuwd, de meest recente update is gedocumenteerd in Qian *et al.* (2016). In het model zijn de geabsorbeerde PAR en bladtemperatuur per bladlaag input, alsmede de $CO_2$ en VPD (dampdrukdeficiet) van de kaslucht. De bovenste bladlaag is bij een PAR boven 1200 µmol $m^{-2}$ s-1 lichtverzadigd, en boven 700 ppm $CO_2$ vrijwel optimaal voorzien van $CO_2$. Op gewasniveau geeft een combinatie van hogere licht- en $CO_2$-niveaus toch nog een extra groeirespons te zien (Figuur 3.1) omdat de lagere bladlagen nog niet geheel lichtverzadigd zijn. In de praktijk zullen bladeren onderin het gewas nooit lichtverzadigd zijn en komen $CO_2$-niveau's van 1500 ppm zelden voor.




***Figuur 3.1*** *Afhankelijkheid van gewasfotosynthese van CO2-concentratie (verschillende kleuren, in ppm) en PAR-niveau. Fotosynthese (mg $CO_2$ per seconde per $m^2$ grondoppervlak) is voor een tomatengewas bij LAI 2.4, en bij constante luchttemperatuur (21 °C) en vochtdeficiet (0.2 kPa).*

### 3.1.2 De kilo's $CO_2$ die naar groei en productie gaan

De via fotosynthese vastgelegde $CO_2$ wordt als koolhydraat benut voor biomassatoename van blad, stengel, vrucht en wortel. Een aanzienlijk deel wordt echter gerespireerd via de groei- en onderhoudsademhaling en komt dus als $CO_2$ terug in de kaslucht. Deze $CO_2$ wordt in de modellering niet herbenut, in realiteit vormt dit uiteraard weer een $CO_2$-bron.
Als teeltscenario's met elkaar vergeleken worden, kan het verschil in op jaarbasis opgenomen $CO_2$ bijna 1 op 1 worden doorvertaald naar verschillen in vruchtproductie. De reden is dat de allocatie van koolhydraat naar de vruchten in de gehele generatieve fase een bijna constante fractie is (ca. 70%) van het hele koolhydraatbudget in de plant. Voor enkele teeltstrategieën is de relatie tussen opgenomen $CO_2$ en vruchtproductie weergegeven (Figuur 3.2).




***Figuur 3.2.*** *Cumulatieve versproductie tomaat uitgezet tegen de door het gewas opgenomen en geassimileerde $CO_2$. De punten stellen diverse teeltstrategieën voor, variërend van geen $CO_2$-dosering en onbelicht (punt uiterst links), tot onbeperkte $CO_2$-voorziening en 220 umol belichting in de wintermaanden (uiterst rechts).*

Bovenstaande berekeningen zijn uitgevoerd met een geijkt model. De ijking is gerealiseerd met de data van de tomatenproef, ras Komeett, met twee $CO_2$-doseerstrategien in het toenmalige Improvement Center (Gelder *et al.* 2012). Deze proef toonde aan dat een gehalveerde dosering niet tot nauwelijks in een productiedaling resulteerde. Men kan ook zeggen dat de dubbele dosering nauwelijks effectief was, waarschijnlijk door aanzienlijke $CO_2$-verliezen. De productiecijfers, de drogestofproductie en de berekende $CO_2$-vastlegging zijn weergegeven in Tabel 3.1.

Tabel 3.1
*Resultaten van de $CO_2$-proef in 2011.*

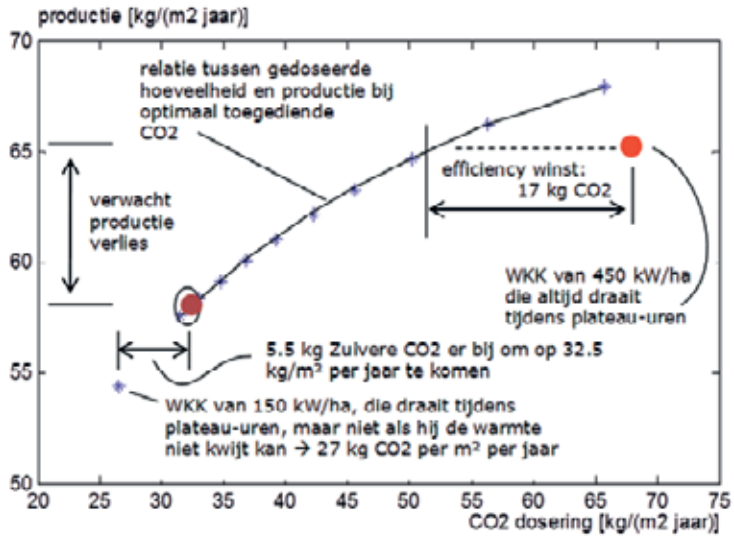
| Doseerstrategie: | Gelimiteerd | Standaard |
|---|---|---|
| Vruchtproductie (kg $m^{-2}$ j-1) | 51.7 | 54.8 |
| Drogestofproductie (id) | 3.9 | 4.2 |
| Gedoseerde $CO_2$ (id) | 23.2 | 45.2 |
| Opgenomen $CO_2$ (id) | 9.2 | 9.8 |
| Verlies aan $CO_2$ (id) | 14.0 | 35.4 |
| Gemiddelde [$CO_2$] (ppm) | 547 | 563 |

## 3.2 Dosering, plantopname en verliezen van $CO_2$

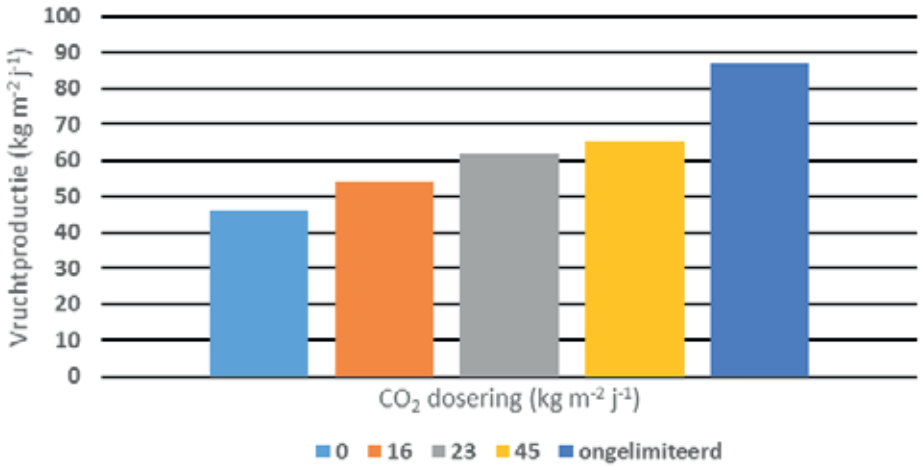
Rekenmethoden om de benodigde dosering in te schatten om een bepaalde productie te behalen zijn al jaren geleden ontwikkeld. Met het kasklimaatmodel Kaspro is bijvoorbeeld een schatting gemaakt voorafgaand aan de tomatenproef bij het Improvement Center in 2011 op basis van Figuur 3.3A. Deze schatting gaat uit van optimale toediening van $CO_2$, en aangezien dit in de praktijk vrijwel nooit het geval is, valt de resulterende productie meestal tegen. Oorzaken hiervan worden in de volgende paragraaf besproken middels twee case-studies met getallen over dosering, opname door het gewas en de verliezen. Case 1 betreft het narekenen van een proef met tomaat in het Improvement Center in 2011 (zie Gelder *et al.* 2012), zie § 3.2.1. De andere case betreft een serie doseercapaciteit berekeningen met Kaspro gekoppeld aan Intkam, zie §3.2.2.

### 3.2.1 $CO_2$-fluxen in tomatenproef Improvement Center 2010-2011

In deze proef met een onbelicht tomatengewas was in een van de behandelingen 23 kg $CO_2$ $m^{-2}$ j-1 gedoseerd. Als we dit allereerst vergelijken met een modelberekening zonder $CO_2$-dosering, dus een teelt met buitenluchtconcentratie van $CO_2$, geeft laatstgenoemde teelt een ruim 1/3 lagere jaaroogst (Figuur 3.3B). Dit geeft aan dat $CO_2$ giften aantrekkelijk zijn voor een rendabele bedrijfsvoering. Als we de oogsten bij 16 (gesimuleerd), 23 en 45 kg (beiden gemeten bij het IC) beschouwen, is er een meer afnemende meeropbrengst bij hogere toedieningen dan werd verwacht op basis van Figuur 3.3A. Ook is te zien dat boven de 25 kg dosering er per kg extra $CO_2$ maar nauwelijks extra wordt geoogst. Dit is te wijten aan de onvermijdelijke verliezen door de luchtramen.




A.

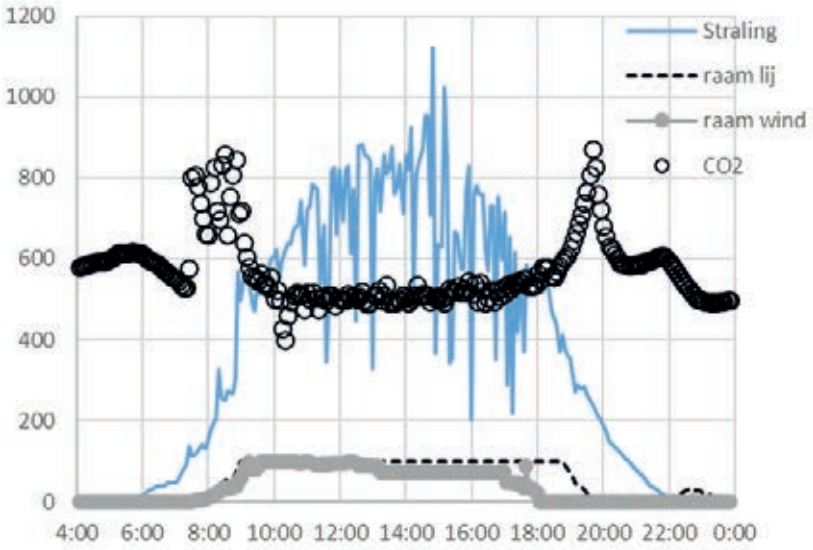



B

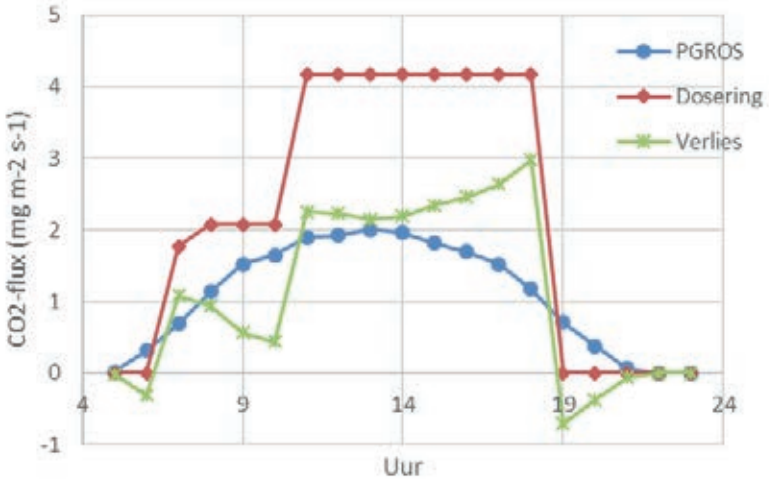
***Figuur 3.3*** *Relatie tussen $CO_2$ dosering en vruchtproductie tomaat. A. Met Kaspro berekeningen bij optimaal toegediende $CO_2$ (bron: Gelder et al. 2012); B. Met Intkam gesimuleerde vruchtproductie (tomaat) bij diverse doseerhoeveelheden per teelt. Ongelimiteerd: continue een $CO_2$-concentratie van 1500 ppm.*

Het verschil met de gesimuleerde productie bij ongelimiteerde $CO_2$-voorziening (87 kg oogst, zie rechter kolom in Figuur 3.3B) blijft groot, maar moet beschouwd worden als een theoretisch plafond, aangezien door het enorme $CO_2$-verlies op zonnige en warme zomerdagen dan een onrealistische, extreem hoge $CO_2$-dosering zou moeten worden toegepast.

Hoe verliep de dosering in de IC-proef gedurende de dag? Dit is vaak indicatief voor hoe het verlies precies optreedt. Op een warme dag blijkt de $CO_2$-dosering veelal in de periode te worden gegeven wanneer de ramen open staan (Figuur 3.4) en de $CO_2$-concentratie zakt door uitwisseling van binnen- met buitenlucht. Deze concentratie zakt tot ca. 500 ppm ondanks dat vanaf 11 uur de dosering werd verdubbeld. Het gevolg was een verlies aan $CO_2$ gedurende 8 uur van gemiddeld 2.5 mg $m^{-2}$ s-1 (Figuur 3.4B). De fotosynthese en de groei worden op die warme dagen beperkt door de $CO_2$-concentratie.




A




B

***Figuur 3.4*** *$CO_2$-concentratie (ppm), straling (W $m^{-2}$) en raamstanden (%) (A); $CO_2$-dosering en berekend $CO_2$-assimilatie en -verlies (B) op een zonnige dag (14 juni 2011) in de tomatenteelt met totaal 23 kg $CO_2$-dosering (per $m^2$ per jaar) bij Delphy (zie Gelder et al. 2012).*

### 3.2.2 Simulatie van gewasgroei bij 4 doseerniveaus

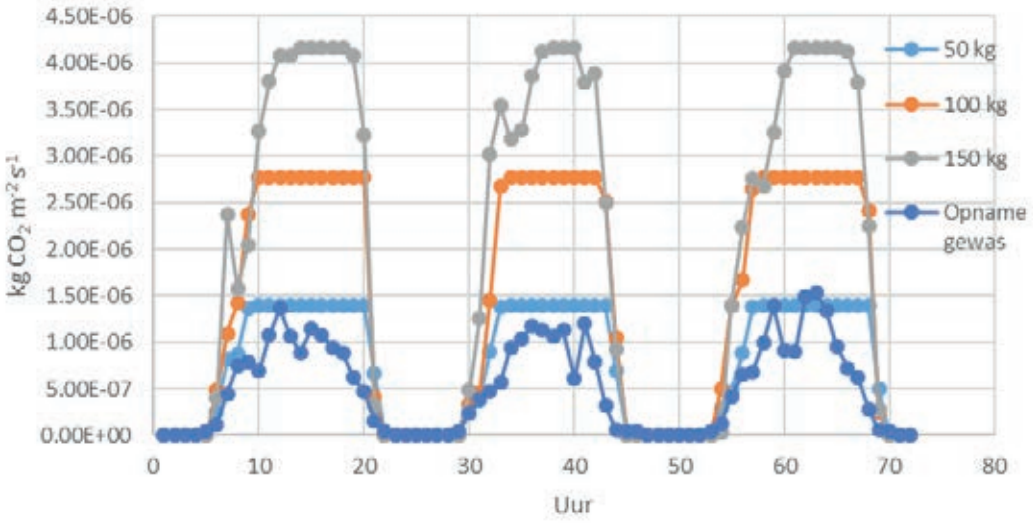
Met de combinatie van kasklimaatmodel Kaspro en gewasgroeimodel Intkam is een onbelichte tomatenteelt met plantdatum in december met het Sel-jaar doorgerekend voor 4 doseercapaciteiten, met dus verschillende maximale doseerfluxen die leiden tot verschillen in totale dosering per teelt. Hierbij zijn twee $CO_2$ bronnen apart doorgerekend: ketel-$CO_2$ en zuivere $CO_2$ (Tabel 3.2). De dosering vond plaats tussen zon-op en zon-onder, en werd gestopt als de [$CO_2$] de 800 ppm overschreed. Het gewasmodel was geparametriseerd voor trostomaat, met 2.5 stengels per $m^2$. De kastransmissie was 62%

Tabel 3.2

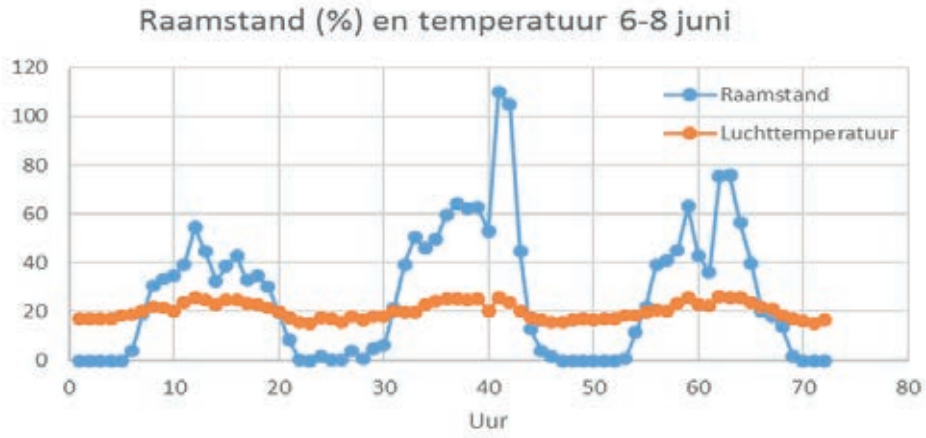
*Concentratie in de kas, gerealiseerde gift en opname van $CO_2$, en vruchtproductie bij 4 doseercapaciteiten en twee vormen van $CO_2$-bron. Plantmaand December. Klimaat volgens het Sel-jaar.*

| Doseercapaciteit (kg $ha^{-1}$ $uur^{-1}$) | Max. doseerflux (g $m^{-2}$ $s^{-1}$) | [$CO_2$], (ppm jaargemiddeld) | Totale gift per teelt (kg $m^{-2}$) | Opgenomen $CO_2$ (kg $m^{-2}$) | Vruchtproductie (kg $m^{-2}$) |
|---|---|---|---|---|---|
| Ketel-$CO_2$: | | | | | |
| 50 | 1.39 | 518 | 15.60 | 9.62 | 50.9 |
| 100 | 2.78 | 560 | 27.08 | 10.42 | 56.1 |
| 150 | 4.20 | 577 | 32.38 | 10.74 | 58.2 |
| 200 | 5.56 | 581 | 33.71 | 10.83 | 58.7 |
| Zuivere $CO_2$: | | | | | |
| 50 | 1.39 | 527 | 16.99 | 9.71 | 51.9 |
| 100 | 2.78 | 575 | 31.20 | 10.66 | 58.0 |
| 150 | 4.20 | 603 | 41.97 | 11.29 | 61.8 |
| 200 | 5.56 | 617 | 49.50 | 11.69 | 64.0 |

Verhoging van de doseercapaciteit laat een afnemende meeropbrengst zien. Dit heeft in de eerste plaats te maken met de afvlakking van de $CO_2$-respons van de fotosynthese (zie Figuur 3.3), waardoor concentraties boven de 700 ppm tot weinig extra fotosynthese en groei leiden. Daarnaast is bij de hogere doseercapaciteiten er een relatief groter verlies uit de luchtramen. De iets lagere waarden in Tabel 3.2 voor [$CO_2$], gegeven en opgenomen $CO_2$ en oogst bij ketel-$CO_2$ t.o.v. zuiver-$CO_2$ worden veroorzaakt door tekort aan $CO_2$-beschikbaarheid in de zomer, als de ketel minder gebruikt wordt. Op die zomerdagen kan dan niet continue de totale capaciteit geleverd worden doordat de buffer leeg raakt, hetgeen al in lichte mate voor dosering met 150 kg het geval is begin juni (Figuur 3.5A).

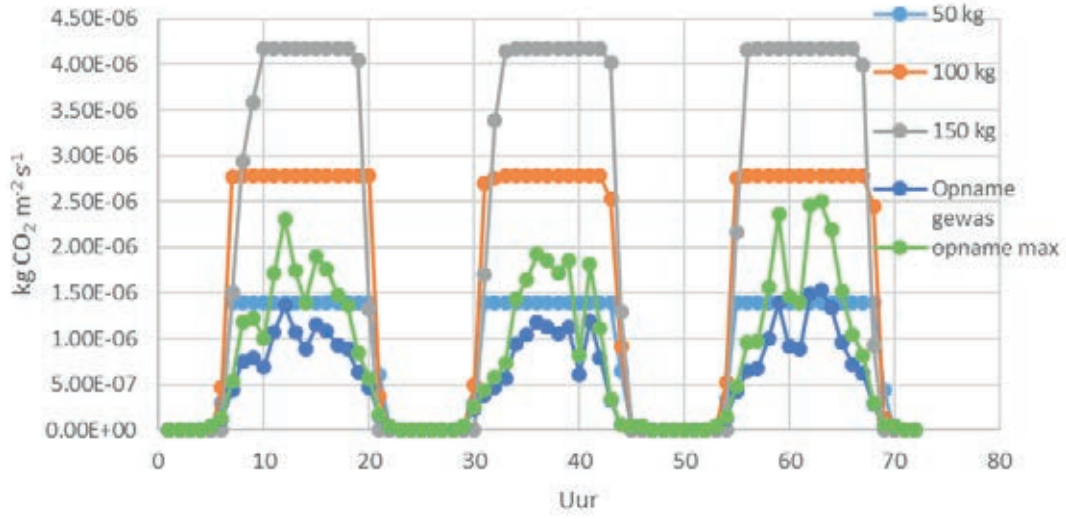



***Figuur 3.5A*** *Dagverloop van dosering met ketel-$CO_2$ met 3 doseercapaciteiten en gesimuleerde assimilatie op drie zonnige dagen begin juni (Sel jaar).*



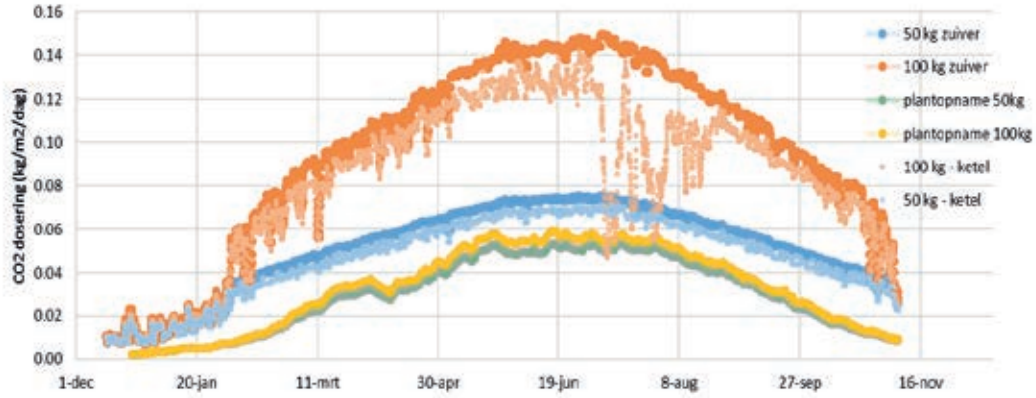

***Figuur 3.5B*** *Dagverloop van raamstand (lij- en windzijde samen, maximum is 200) en luchttemperatuur op drie zonnige dagen begin juni (Sel jaar).*

Dosering met zuivere $CO_2$ laat voor die voorbeelddagen begin juni wél een vlakke doseercurve zien (Figuur 3.6). Daarnaast is de $CO_2$-assimilatie weergegeven bij de actuele $CO_2$-concentraties van de 50 kg doseerstrategie en ook van de potentiele assimilatie als bij de heersende klimaatcondities de [$CO_2$] 1500 ppm zou zijn. Zichtbaar is dat de doseerfluxen van 100 tot 150 kg doseercapaciteit (2.8 resp. 4.2 mg $CO_2$ $m^{-2}$ $s^{-1}$) allen veel hoger zijn dan de assimilatie door het gewas bij 1500 ppm: dit laat zien dat dergelijke hoge doseercapaciteiten veel hogere influx van $CO_2$ genereren dan het gewas nodig heeft. Bij de gegeven licht- en temperatuurcondities is de potentiele, $CO_2$-ongelimiteerde assimilatie ca. 50-100% hoger dan die bij de [$CO_2$] die 50 kg dosering kan realiseren bij hier matig geopende luchtramen ([$CO_2$] overdag rond de 500 ppm). Voor dit kleine beetje meer assimilatie heeft het gewas dus een buitenproportioneel hoge aanbodconcentratie nodig (i.e. 1500 ppm), met als neveneffect een groot verlies aan $CO_2$ lek bij gesloten, en aan $CO_2$ ventilatie bij geopende ramen. Het verlies bij de nagestreefde 800 ppm is ook al aanzienlijk, gelet op het verschil tussen doseerflux de opname van ca. 1 mg overdag (Figuur 3.6).




***Figuur 3.6*** *Doseerfluxen en gewasopname van zuiver gegeven $CO_2$ op 6,7 en 8 juni (Sel-jaar). Opname gewas geldt voor het 50 kg doseercapaciteit scenario, 'opname max' is de berekende opname indien [$CO_2$]=1500 ppm.*

Het jaarverloop van dosering en gewasopname voor de 50 en 100 kg dosering (Figuur 3.7) laat zien dat de 50 kg nog in de orde van grootte van de gewasvraag zit, maar dat 100 kg capaciteit de vraag ruim overschrijdt. Bij 50 kg is er wel een risico dat de dosering ternauwernood aan de gewasvraag voldoet aangezien er onvermijdelijke verliezen door lek en ventilatie optreden. Ook is in Figuur 3.7 te zien dat het scenario met ketel-$CO_2$ altijd onder de doseerflux zit van de zuiver-$CO_2$, en zelfs in grote mate in de periode juli-augustus. Dit $CO_2$-tekort is conform de praktijk.




**Figuur 3.7.** *$CO_2$-dagfluxen (kg $CO_2$ $m^{-2}$ d-1) gedurende de teelt bij twee doseercapaciteiten. De 50 en 100 kg curven geven de doseerflux aan (zowel zuiver-$CO_2$ als ketel-$CO_2$ scenario), en de plantopnamen geven de gesimuleerde $CO_2$-assimilaties bij die fluxen aan (alleen voor zuiver-$CO_2$ scenario's).*

Op warme en zonnige dagen zijn grote raamstanden doorberekend, zoals boven vermeld, om de temperatuur van de kaslucht niet ongewenst hoog te laten worden. Helaas is dan de $CO_2$ het hardst nodig voor de fotosynthese bij hoge lichtniveaus. De gewenste $CO_2$ kan mogelijk op een eerder tijdstip die dag worden gegeven, als de luchtramen nog dicht zijn, om het ventilatieverlies te beperken. Er zijn echter maar enkele uren per jaar die in aanmerking komen: voor het 50 kg scenario zijn er slechts 42 uren die aan de volgende randvoorwaarden voldoen:

- PAR > 50 umol.
- Raamstand < 30%.
- Nog niet volgens Kaspro in gedoseerde $CO_2$ voorzien.

Feitelijk is in de bestaande scenario's al in alle licht-uren gedoseerd, ongeacht de raamstand. En daarbij is meestal de volle doseercapaciteit ingezet, hetgeen bij 50 kg nog maar net voldoende is om aan gewasvraag te voldoen. Doseren verschuiven naar een eerdere periode, waar nog niet gedoseerd is en met mogelijk minder verlies, is dus niet mogelijk, tenzij in de nacht wordt gegeven. Maar nachtgiften hebben het nadeel dat (a) het gewas mogelijk adapteert aan hoog $CO_2$ (door vaak toch open huidmondjes en via de cuticula) waardoor de $CO_2$-benutting overdag minder efficiënt wordt, (b) het gewas in de nachturen niets opneemt (alleen emitteert door respiratie) en de verhoogde $CO_2$ de tijd krijgt om via lekken uit de kas te verdwijnen. Wel kan de al gegeven dosering verhoogd worden indien er dan geen verliezen zijn door open ramen. Deze concentratie van $CO_2$-gift naar perioden met minder verlies zijn echter alleen zinvol als het gewas er wat mee kan, i.e. is afgestemd op de gewasvraag. Deze afwegingen worden in Hfst. 4 verwerkt in enkele gemodelleerde scenario's voor $CO_2$-dosering.

## 3.3 Conclusie over toegepaste $CO_2$ strategieën

Met behulp van de data van een proef bij het Improvement Center uit 2011 is doorgerekend hoeveel $CO_2$ er bij een reguliere en een gelimiteerde $CO_2$-dosering wordt vastgelegd danwel verloren gaat. Het blijkt dat doseringen boven de 25 kg $m^{-2}$ per jaar vooral verloren gaat door de luchtramen, zodat daar meteen een besparing te halen is. Tevens zijn vier constante doseercapaciteiten met het gecombineerde gewasgroei/kasklimaat-model doorgerekend, zowel met ketel-$CO_2$ als zuiver $CO_2$ als bron. De dosering via de ketel kwam in de zomermaanden tekort om de nagestreefde capaciteit te halen. Het bleek dat dosering met een capaciteit van 50 kg $ha^{-1}$ $uur^{-1}$ gedurende de lichtperiode het minste $CO_2$-verlies optrad en het $CO_2$-aanbod al voldoende was voor een redelijke gewasgroei, die wel 20% lager was dan bij de capaciteit met 200 kg. Met verdere optimalisatie van het doseerpatroon zou de efficiëntie van de $CO_2$-gift nog kunnen verhogen. Verdere finetuning van de dosering komt aan bod in hoofdstuk 4.

# 4 Modelverkenningen

Een model is bij uitstek geschikt om te onderzoeken welke teeltcondities leiden tot meer of minder $CO_2$-vraag, welke dosering daar bij past en welke oogst daarbij verwacht kan worden. Om het aantal vrijheidsgraden te beperken en in te zoomen op de meest relevante aspecten, zijn hierbij enkele randvoorwaarden gedefinieerd. De modelverkenning vindt plaats via een gevoeligheidsanalyse van de meest groeibepalende klimaatfactoren, met gebruik van het meest recent bepaalde Sel-jaar, voor een tomatengewas geplant in december. Er is gekozen voor klimaatscenario's t.a.v. geen/wel belichting, 3 temperatuurniveaus en 3 streefwaarden voor $CO_2$-concentraties bij de $CO_2$ dosering. Vervolgens is verkend wat het effect is adaptatie van het gewas aan een lager $CO_2$-niveau via verlaging bladdikte, en verhoging van huidmondjesgeleidbaarheid en Rubisco-activiteit conform de recente literatuur (Hfst. 2). Na deze modelverkenning op zoek naar de grens van $CO_2$-dosering, wordt in §4.3 de huidige doseerstrategie (zoals reeds gesimuleerd in §3.3) aangepast om de $CO_2$-verliezen te beperken en de effecten op gewasgroei en –productie te voorspellen. Aangenomen wordt dat een teelt volgens Het Nieuwe Telen het beste functioneert. Aan beide kanten van deze $CO_2$-simulatie is gepoogd de dynamiek in te brengen die kansen genereert om met minder $CO_2$ te telen.

## 4.1 Welke teeltcondities hebben meeste invloed op $CO_2$ benutting

Om te verkennen van welke klimaatomstandigheden de $CO_2$-benutting het meeste afhangt, is met het gewasgroeimodel Intkam de jaarlijkse vruchtproductie voor een aantal opgelegde klimaten doorgerekend.
Uitgangspunten:

- Seljaar.
- Onbelichte teelt.
- Kasklimaat doorgerekend met Kaspro/Intkam, waarbij een $CO_2$-doseerinstallatie met capaciteit van 50 kg $ha^{-1}$ $uur^{-1}$ werd gesimuleerd.
- Dosering met zuivere $CO_2$, met streefwaarde 800 ppm, ongeacht raamstand en lichtniveau.
- Ventilatielijn voor temperatuur met gebruikelijke, default instellingen van Kaspro.
- Groeimodel met vastgelegd LAI-verloop en waarden voor de overige gewasparameters zoals geijkt op de IC-tomatenproef (Gelder *et al.* 2012).

De bovengenoemde default settings berekenen een vruchtproductie van 55 kg versgewicht per teelt (330 dagen) (Tabel 4.1). Vervolgens zijn de kasklimaatomstandigheden gewijzigd om de gevoeligheid voor de volgende groeifactoren te testen:
Temperatuur, [$CO_2$], PAR-niveau

De doelstelling was: vaststellen of de default $CO_2$ concentraties beperkend of juist overmatig zijn, en in het laatste geval bepalen of licht danwel temperatuur limiterend zijn. N.B. we gaan uit van afdoende water- en nutriëntenvoorziening, zodat temperatuur, licht en $CO_2$ bepalend zijn voor de groei. Het resultaat kan de richting aangeven welke groeicondities wenselijk zijn om de gedoseerde $CO_2$ optimaal te benutten.

Wat was de grootte van de klimaatwijzigingen:
$CO_2$: minimum 400, middenniveau 700, maximum 1500 ppm
Licht: additionele topbelichting met 220 µmol PAR $m^{-2}$ $s^{-1}$ gedurende 16 uur $dag^{-1}$ bij globale straling < 200 W, en een halfdoorlatend (50%) scherm
Temperatuur: verhoging met +0.3°C per 100 W $m^{-2}$ als ramen langer dicht

Tabel 4.1

*Invloed van $CO_2$, temperatuur en lamplicht op de $CO_2$-benutting van het gewas. Geplant december, 50 kg doseercapaciteit.*

| Teeltconditie | Oogst (kg versgewicht) | Vastgelegde $CO_2$ |
|---|---|---|
| Default | 55.0 | 9.7 |
| 400 ppm | 51.4 | 9.1 |
| 400 ppm, belichting | 58.0 | 10.3 |
| 1500 ppm | 82.1 | 14.5 |
| 1500 ppm, belichting | 94.2 | 16.6 |
| 1500 ppm, belichting, 400 ppm tijdens raam open | 62.6 | 10.9 |
| 700 ppm, belichting, 400 ppm tijdens raam open | 60.0 | 10.5 |
| Temperatuur +0.3 per 100 W $m^{-2}$ als ramen langer dicht | 56.6 | 10.0 |
| [$CO_2$] bovenin/onderin gewas +50/-50 ppm | 58.9 | 10.4 |
| [$CO_2$] bovenin/onderin gewas -50/+50 ppm | 52.0 | 9.2 |
| Diffuus, 50% doorlatend scherm dicht bij T>24°C | 49.6 | 8.7 |
| Idem, met +50ppm bij scherm dicht en VPD=0.2 kPa | 49.6 | 8.72 |

Tabel 4.1 laat zien dat optimaliseren van de $CO_2$ voorziening naar een verzadigend niveau va 1500 ppm veel meer groeirespons laat zien dat het toevoegen van 220 belichting. De verschillen in productie tussen 700 en 1500 ppm zijn erg klein, hetgeen overeenstemt met de gewasrespons op $CO_2$ zoals vermeld in §3.1 en zoals bekend uit eerder onderzoek (o.a. Dieleman *et al.* 2007, Hogewoning *et al.* 2015).
De verhoging van de temperatuur leidt wel tot meer productie, de vruchten zijn echter wel kleiner dan in de default situatie, hetgeen nadelig kan zijn voor de financiële opbrengst.

## 4.2 Naar een efficiëntere plantbenutting van $CO_2$

De plant kan zich, door nood gedwongen omdat de plant sessiel is, goed aanpassen aan zijn omgeving. Als het $CO_2$-aanbod gedurende langere tijd, zolang het blad zich vormt, beperkt is, komen de lange-termijn aanpassingen tot stand. Uit de literatuur is gebleken dat vooral dunner blad, i.e. een hogere SLA, als irreversibele aanpassing voordoet. Verder zijn er zeer veel aanwijzingen dat de adaptatie op de kortere termijn van dagen tot een week resulteert in een efficiënter Rubisco. Van beide aanpassingen is gebruik gemaakt in onderstaande modelsimulaties. De vraag is hoeveel deze aanpassingen betekenen voor de $CO_2$-opname en de resulterende groei van de plant.

### 4.2.1 Benut de adaptieve eigenschappen van de plant

Het gewas kan zich aanpassen aan een ander [$CO_2$] niveau, zoals blijkt uit de literatuurstudie (Hfst. 2).
De meest aannemelijk aanpassingen in gewaseigenschappen zijn gesimuleerd en de gevolgen voor groei, productie en $CO_2$-vastlegging zijn berekend. In Tabel 4.2 is te zien dat 20% Rubisco-verhoging leidt tot ca. 11% opbrengstverhoging. Als tevens de SLA met 20% wordt verhoogd, is de oogst 19% t.o.v. de default. Verhoging van de huidmondjesgeleidbaarheid heeft geen of zelfs licht negatief effect op de opbrengst.

Tabel 4.2
*Invloed van aan laag $CO_2$-geadapteerde gewaseigenschappen op productie.*

| Teeltconditie | Oogst (kg versgewicht) | Vastgelegde $CO_2$ |
|---|---|---|
| Default | 55.0 | 9.7 |
| Rubisco 20% verhoogd | 61.3 | 10.8 |
| Rubisco & SLA 20% verhoogd | 65.2 | 11.6 |
| Huidmondjesgeleiding verhoogd | n.v.t. | |

Het model is slechts een versimpelde weergave van de werkelijkheid, dus deze vrij speculatieve aannamen moeten in een kasexperiment worden geverifieerd.

## 4.3 Naar een efficiëntere doseerstrategie van $CO_2$

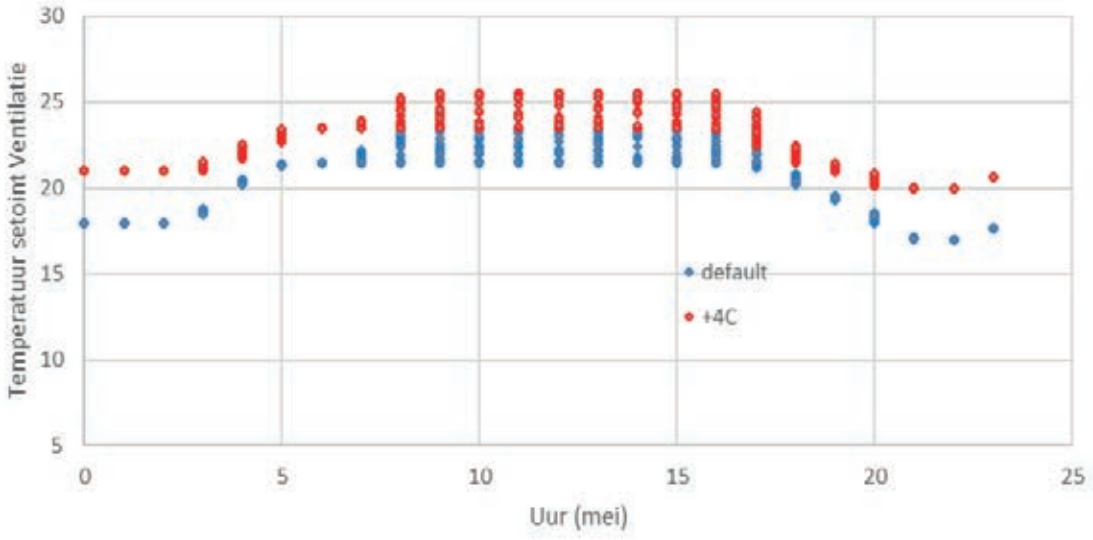
### 4.3.1 Aanpak

Het doel van 12 kg $CO_2$ dat we in gedachten hebben is te beperkt om gedurende het hele jaar het gewas van voldoende $CO_2$ te voorzien. Er moeten strategische keuzen worden gemaakt op welke tijdstippen en met welke hoeveelheid de $CO_2$ kan worden gedoseerd. Als we de plantadaptatie buiten beschouwing laten (dit is behandeld in 4.2) dan kunnen 2 strategieën onderscheiden worden: de teler gaat voor maximale vruchtproductie in kilo's per jaar, of voor de hoogste financiële opbrengst. In de volgende paragrafen worden deze twee strategieën met het gewasmodel doorgerekend.
In beide strategieën is het noodzakelijk de $CO_2$ efficiënt te doseren en de verliezen te beperken. Voornaamste aanpak is daarbij het vermijden van te hoge doseringen als de luchtramen open zijn.
Daarnaast worden kansen benut zoals:
- Optimale opname door de plant (luchtbeweging door het gewas, huidmondjes gedrag en grenslaag weerstand en mesofylweerstand).
- Optimale verwerking in de plant (fotosynthese processen, respiratie en distributie van assimilaten).
- De optimalisatie van de doseerstrategie, rekening houdend met de actuele lichtintensiteit, de actuele efficiëntie van de fotosynthese en het actuele ventilatieverlies.

Hieronder volgen de randvoorwaarden voor de strategie voor een energiezuinige en $CO_2$-arme teelt:
- Tomatenteelt met gangbaar ras trostomaat.
- Geen belichting.
- Beperkte doseercapaciteit van 50 kg $ha^{-1}$ $uur^{-1}$ aan zuivere $CO_2$.
- Een hogere ventilatietemperatuur (+2°C) dan gebruikelijk.
- Vernevelen om gewas te koelen.
- Terugwinnen van latente warmte m.b.v warmtepomp.
- Bij raamstand > 10% doseren tot max. 450 ppm.

### 4.3.2 Streven naar meeste kilo's per gedoseerde kg $CO_2$

Indien met de beschikbare $CO_2$ de maximale productie moet worden gerealiseerd, is de dosering het meest effectief als de lichtniveaus hoog zijn. De Kaspro-simulaties houden hier automatisch rekening mee door de onttrekking van $CO_2$ door gewasopname, het hoogst bij hoge PAR en daaruit volgende hoge fotosynthese, weer aan te vullen tot een streefwaarde voor $CO_2$. Voorwaarde is wel dat de doseercapaciteit volstaat, in combinatie met een niet te hoge streefwaarde.




***Figuur 4.1*** *Temperatuur setpoints voor ventilatie voor alle uren van de dag in Sel-maand mei, voor standaard en +4 graden scenario.*

Simulatie met 50 kg capaciteit voldoet op de meeste zomerse dagen indien $CO_2$ niet hoger hoeft te zijn dan 450 ppm, en tevens een wat hogere temperatuur wordt toegelaten. In Tabel 4.3 is te zien dat verlaging van de streefwaarde van 800 naar 450 ppm erg weinig productie kost, maar toch een besparing oplevert van ruim 3.5 kg $CO_2$ $m^{-2}$ jr-1. Dit kleine verschil in productie is te wijten aan de voor zomerdagen te beperkte doseercapaciteit, waardoor de referentie-streefwaarde van 800 ppm nooit gehaald wordt maar tot hooguit 550 ppm leiden, hetgeen dus geen groot verschil met 450 ppm oplevert. Er zijn in de zomer forse ventilatieverliezen die qua grootte vergelijkbaar zijn met de doseerhoeveelheid en de gewasvraag. Zo is de capaciteit van 50 kg synoniem aan 1.9 * $10^{-6}$ kg $m^{-2}$ $s^{-1}$ $CO_2$ levert, wat voldoende lijkt voor de gewasvraag, die in de zomer gemiddeld 1 en maximaal 2 * $10^{-6}$ kg $m^{-2}$ $CO_2$ is, maar ventilatie- en lekverliezen zijn bijna het dubbele (zie o.a. Figuur 3.4). Toch verhoogt de dosering overdag bij geopende ramen de [$CO_2$] enigszins, en is zonder dosering flink lager (zie onder).

Als de luchtramen langer dicht zijn kan de $CO_2$ nog efficiënter worden benut. Dit is te zien in scenario 'ventilatietemperatuur +2°C' boven de in de referentie gebruikte temperatuur (die al 2 °C hoger is dan gangbaar (zie 4.3.1). Het dagverloop van de ventilatietemperatuur is weergegeven in Figuur 4.1 voor standaard (zoals gebruikt als referentie in §4.1) en +4 graden scenario. De productie neemt bij 2 graden verhoging 2 kg (4% meer) toe door stimulering van groeisnelheid en vruchtaantallen (+2%)(Tabel 4.3). Toch realiseert de hogere ventilatietemperatuur een slechts zeer weinig verlaagde jaargift van $CO_2$ doordat de dosering in de zomer voor beide scenario's vol aan moet staan om de setpoint van 800 ppm na te streven (maar wat dan nooit gehaald wordt, zie boven). Ook gaan de luchtramen slechts iets later open bij het +2C scenario omdat de temperatuur in de ochtend zeer snel stijgt. Het 'warmere' scenario geeft meer oogst op, maar heeft nog steeds een $CO_2$-gift boven 15 kg $m^{-2}$ $j^{-1}$. Het scenario 2 is al weer 3 kg zuiniger terwijl het maar 2% inlevert in vruchtproductie t.o.v. de referentie, en lijkt dus het meest realistisch voor de praktijk. Het scenario met hogere ventilatietemperatuur waarbij GEEN dosering plaats vindt bij open raam leidt tot sterk verlaagde totaaldosering, een aanzienlijk verlaagde [$CO_2$] en logischerwijs een sterk verminderde oogst (Tabel 4.3).

Tabel 4.3

*Resultaat Kaspro/Intkam scenario's met gelimiteerde dosering. Plantmaand November.*

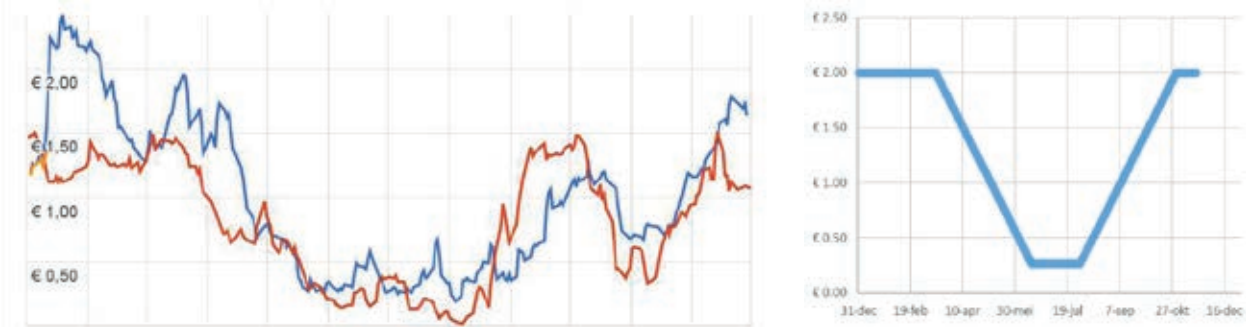
| Scenario | | Gegeven $CO_2$ | [$CO_2$] | T | Oogst | Oogst per kg dosering# |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | Referentie | 16.71 | 532 | 19.63 | 47.6 | 2.8 |
| 2 | Dosering tot max. 450 ppm bij raamstand>10% | 13.08 | 510 | 19.63 | 46.6 | 3.6 |
| 3 | Geen $CO_2$-dosering bij raamstand>10% | 3.10 | 483 | 19.63 | 40.5 | 13.1 |
| 4 | Ventilatie-temperatuur +2°C | 16.67 | 533 | 19.87 | 49.2 | 3.0 |
| 5 | Ventilatie-temperatuur +2°C en geen $CO_2$ bij raamstand>10% | 3.16 | 483 | 19.87 | 41.4 | 13.1 |

*# De opname van natuurlijk aanwezige $CO_2$ kan hier het beeld vertekenen*

### 4.3.3 Streven naar het hoogste inkomen per kilo $CO_2$

Het scenario voor de hoogste opbrengst per jaar per kilo gegeven $CO_2$ is in alles behalve twee aspecten gelijk aan het 50 kg doseercapaciteit scenario, i.e. het referentie scenario (nr. 1 in Tabel 4.3). Het eerste verschil is dat de dosering is gestopt in perioden dat de dan groeiende vruchten een prijs onder het jaargemiddelde (ca. 1 euro per kilo) opleveren op de veiling. Het tweede verschil is dat de in bovenstaande periode bespaarde $CO_2$-gift vervolgens is verschoven naar de perioden dat er meer dan het gemiddelde voor de tomaat betaald wordt, zodat de totaalgift wel vergelijkbaar is met de referentie. De volgende aannamen zijn gebruikt:

- Geen $CO_2$ dosering als de geprognosticeerde prijs lager wordt dan 1 euro per kilo.
- Geprognotiseerde prijzen per kilo zijn een schematische weergave van de fluctuaties in 2017 en 2018 voor losse tomaat (Figuur 4.2).
- De doseercapaciteit wordt bij verwachte prijzen boven 1 euro $kg^{-1}$ verdubbeld (100 i.p.v. 50 kg $ha^{-1}$ $uur^{-1}$); dit leidt min of meer toevallig tot een totale jaargift vergelijkbaar met de referentie.
- De gehele groeiduur van de tros wordt de gedoseerde $CO_2$ toegerekend aan de prijs die geldt op de dag na oogst.




***Figuur 4.2*** *Prijzen tomaat volgens de veiling in Naaldwijk (links) en zoals geschematiseerd gebruikt in het 'prijs' scenario (rechts).*

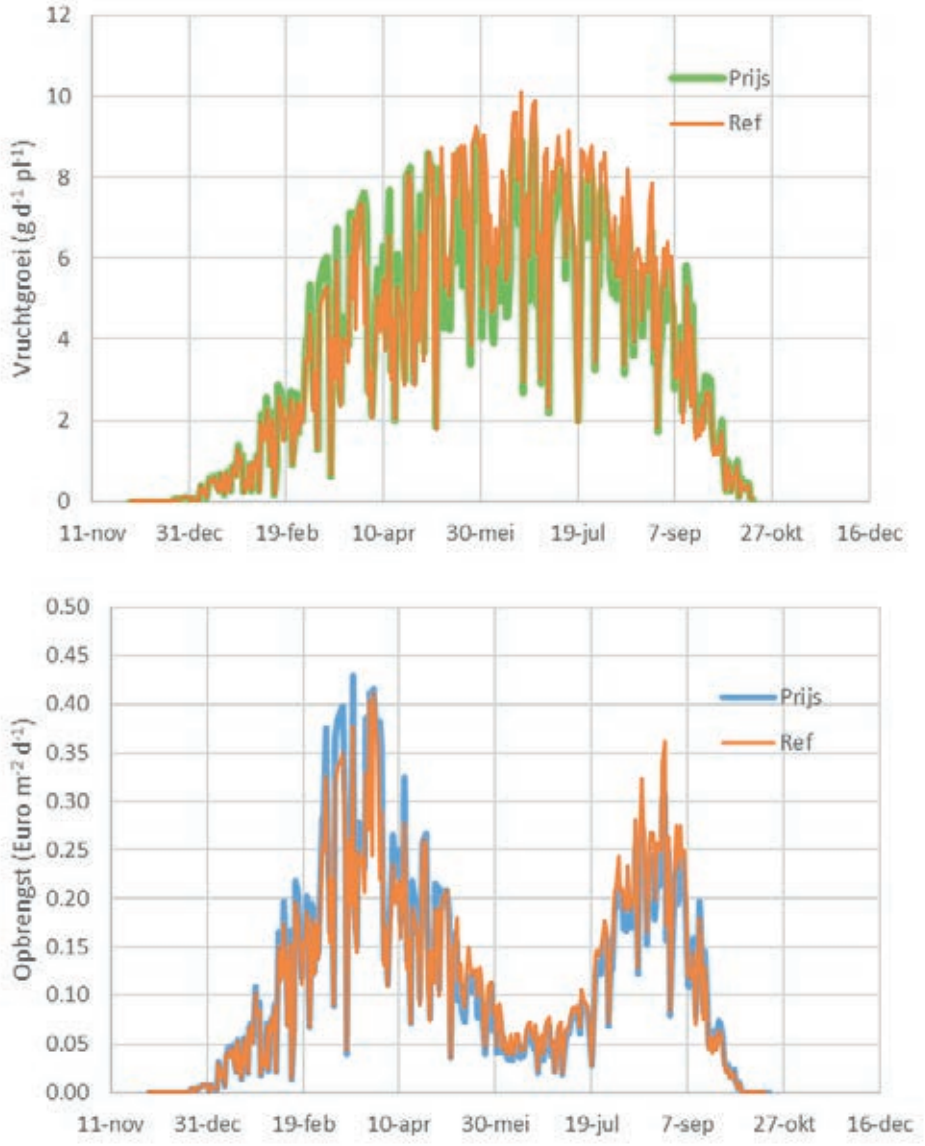
De totale dosering van het prijsgerichte scenario is met de verschuiving van de doseercapaciteit iets lager geworden dan de dosering van de referentie (Tabel 4.4). Dit wordt verklaard door de kortere lichtperioden, zodat in bijv. periode 15 nov t/m 8 mei de dosering slechts 67% is verhoogd, i.p.v. 100%, t.o.v. de referentie. Verdubbeling van de doseercapaciteit blijkt dus niet direct tot verdubbelde totale gift te leiden (i.e. +100%). Hoewel de jaaroogst daarmee iets lager is, blijkt het prijsgerichte scenario een 1.4% hogere financiële opbrengst per jaar, en per kg gedoseerde $CO_2$ zelfs 20% meer dan de referentie (Tabel 4.4).

Tabel 4.4

*Doseerhoeveelheden en oogst van prijsgerichte optimalisatie, in vergelijking met de referentie met 50 kg doseercapaciteit.*

| Scenario | Totale dosering (kg $CO_2$ $m^{-2}$ $jr^{-1}$) | Waarvan: 15 nov – 8 mei | 9 mei – 7 sep | 8 sep – 17 okt | [$CO_2$] | Oogst (kg $m^{-2}$ $jr^{-1}$) | Opbrengst (€ $m^{-2}$ $jr^{-1}$) | Opbrengst (€ per kg $CO_2$) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Referentie | 16.71 | 6.41 | 8.46 | 1.84 | 531 | 47.6 | 36.90 | 2.21 |
| Prijsgericht | 14.12 | 10.69 | 0.10 | 3.33 | 538 | 46.0 | 37.42 | 2.65 |

Door de verschoven dosering, met name van de zomer naar de voorjaarsperiode, is de vruchtgroei zelf slechts licht verschoven, en ook de financiële opbrengst lijkt ook maar licht verhoogt in de periode februari-april (Figuur 4.2). Reden is dat de hoeveelheid verschoven $CO_2$ dosering niet zo effectief is in winter en voorjaar door de dan optredende lagere lichthoeveelheden. Enerzijds is in die periode licht de belangrijkste groei-limiterende factor, anderzijds waren in die periode met gesloten luchtramen de $CO_2$-concentraties al betrekkelijk hoog (gemiddeld 572 ppm) en resulteert de extra $CO_2$ in slechts een beperkte verhoging van 43 ppm gemiddeld. Een aanzienlijke verschuiving van de vruchtproductie naar het voorjaar zal alleen mogelijk zijn als er naast de verschoven $CO_2$-dosering andere drastische teeltmaatregelen worden genomen zoals forse assimilatiebelichting, warmer telen en verhoogde stengeldichtheid.




***Figuur 4.2*** *Vruchtgroei (boven) en financiële opbrengst (onder) van prijsgericht scenario en referentie.*

## 4.4 Conclusies

Als we de lichtniveaus van het Sel-jaar en een onbelichte tomatenteelt als uitgangspunt nemen, zal een ongelimiteerd aanbod van $CO_2$ volgens het gebruikte gewasgroeimodel jaarlijks 15 kg $CO_2$ vastleggen. Deze hoeveelheid is slechts een fractie van de hoeveelheid $CO_2$ die in de teeltpraktijk gegeven wordt, en laat dus zien hoeveel $CO_2$ verloren gaat.

Verminderen van de $CO_2$-verliezen door optimalisatie van de $CO_2$-dosering is goed mogelijk zonder productieverlies van meer dan 2%. Zo komen we op een jaartotaal van 13 kg $CO_2$ $m^{-2}$ $j^{-1}$ indien tijdens lichturen maar 50 kg $ha^{-1}$ $uur^{-1}$ wordt gedoseerd en er tevens tijdens raamstanden>10% slechts 450 ppm $CO_2$ wordt nagestreefd. Een vrij kleine verdere optimalisatie is mogelijk door een bijvoorbeeld 2 graden verhoogde ventilatietemperatuur.

$CO_2$ doseren in de perioden dat elke geassimileerde kilo $CO_2$ de meeste productwaarde oplevert geeft slechts een licht verhoogde financiële meeropbrengst (€0.50 $m^{-2}$ $j^{-1}$). Reden is dat de duurste kilo's tomaat groeien in licht-gelimiteerde perioden, en dan is er maar weinig gewasvraag naar extra $CO_2$.

# 5 Ontwerp van $CO_2$-zuinig teeltsysteem

Binnen de berekende scenario's zijn kanshebbers om door te groeien naar een ontwerp van een teeltsysteem waarbij met veel minder $CO_2$ kan worden geteeld. Een dergelijk systeem bevat alle elementen van Het Nieuwe Telen en energiezuinige maatregelen, zoals:

1. een juiste energie- water- en assimilatenbalans.
2. een dubbel scherm.
3. actieve ontvochtiging.
4. geen belichting.

In de oogstvoorspellingen met het model is vooral het $CO_2$-effect in deze studie van belang. Doorrekening van bovengenoemde maatregelen was geen onderzoeksdoel maar worden geadviseerd om in een eventuele demonstratieproef in ieder geval op te nemen. De modelsimulaties hebben wel maatregelen 2 en 4 expliciet meegenomen, terwijl maatregelen 1 en 3 door gebruikmaking van het Sel-jaar in het model geen rol spelen. Hieronder worden enkele kansrijke $CO_2$-efficiente scenario's samengevoegd en doorgerekend op $CO_2$-gift, gemiddelde $CO_2$-concentratie en gewasopbrengst.

## 5.1 Optimale systeem

De simulaties met een 50 kg doseercapaciteit leidden al tot een significant lagere $CO_2$-dosering. Daarbij kwamen scenario's 1 en 2 (Tabel 4.3) al dicht bij het (tamelijk willekeurige) doel van 12 kg $CO_2$ $m^{-2}$ $j^{-1}$ terwijl de overige scenario's wel weinig $CO_2$ doseerden maar de oogst te laag was voor een rendabel productiesysteem. Hier is scenario 2 als uitgangspunt genomen in het ontwerp. In deze doseerstrategie is naar mogelijkheden gezocht om nog net het stapje te maken naar 12 kg $CO_2$ en tegelijk de vruchtproductie te bevorderen. De mogelijkheden daartoe waren beperkt en zijn als volgt geïmplementeerd:

- Een wat hogere luchttemperatuur (hier +2°C) toelaten waardoor de luchtramen wat langer dicht blijven; hierbij verneveling inzetten om de plant te koelen.
- Bij raamstand kleiner dan 10% iets meer $CO_2$ doseren indien er gewasvraag naar is; hiervoor is de hogere doseercapaciteit van 100 kg (i.p.v. 50 kg) ingezet.
- Rubisco-activiteit verhoogt met 20% doordat het gewas zich aanpast aan de lagere [$CO_2$] (die orde van grootte is gevonden bij paprika, zie Hogewoning *et al.* 2015).
- Verhoogde luchtcirculatie om grenslaagweerstand te verlagen en blad te koelen tijdens ramen langer dicht.

### 5.1.1 Gift en productie

Na verhoging van de Rubisco-activiteit met 20% verhoogt de vruchtproductie met ca. 11% (systeem 2 in Tabel 5.1). Het vervolgens ook verminderen van de grenslaagweerstand door verdubbeling van de luchtcirculatie leidt volgens het model slechts tot een minieme productiestijging van 0.4%. Deze grotere luchtbeweging leidt volgens het model tot 26% meer transpiratie. Dit leidt tot afkoeling van het blad en, uiteindelijk, verkoeling en bevochtiging van de kaslucht. Hiervan is de feedback op de groei niet meegenomen want een zeer complexe berekening. Het is de vraag of de minieme toename in fotosynthese en productie zal opwegen tegen de groeireductie door lagere orgaantemperatuur. Mogelijk is dit wel gunstig als de orgaantemperatuur zich boven het temperatuuroptimum bevindt, zoals op warme zomerdagen als er niet geschermd wordt. Als in aanvulling op de verdubbelde luchtcirculatie een verdubbeling van de stomataire geleidbaarheid wordt aangenomen (systeem 4) gaat de productie nogmaals 0.4% omhoog, en de transpiratie t.o.v. systeem 1 met 46% omhoog. Dit laat zien dat met deze parameterinstellingen en klimaatcondities (met name [$CO_2$]) de stomata niet een limiterende factor voor $CO_2$-opname vormen, i.t.t. de suggesties uit de literatuur (Hfst. 2) m.u.v. de studie door Schapendonk *et al.* (2016) die ook maar kleine stijgingen van de fotosynthese vond (+2% op jaarbasis) bij verhoging van de luchtbeweging van 0.1 naar 0.5 m $s^{-1}$ waarbij net als in onze modellenstudie de verdamping enorm toenam. Extra dosering (systeem 5) geeft vervolgens 0.5% productiestijging, met als nadeel een significante verhoging van de $CO_2$-doseerhoeveelheid.

Tabel 5.1

*Meest optimale scenario's, waarbij scenario 3 (vetgedrukt) het uiteindelijke ontwerp is (Gs = stomataire geleidbaarheid).*

| Nr | Systeem | Oogst (kg $m^{-2}$ $j^{-1}$) | $CO_2$-dosering (kg $CO_2$ $m^{-2}$ $j^{-1}$) | [$CO_2$] gemiddeld (ppm) |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 50kg & 450 ppm bij raam>10%, ventilatie-temperatuur +2°C | 46.6 | 13.1 | 510 |
| 2 | Als 1 & Rubisco x 1.2 | 51.9 | 13.1 | 510 |
| **3** | **Als 2, met verdubbelde luchtcirculatie door ventilatoren** | **52.2** | **13.1** | **510** |
| 4 | Als 3, met max. Gs x 2 | 52.4 | 13.1 | 510 |
| 5 | Als 4, met 100 kg doseerflux indien zinvol | 52.7 | 17.0 | 528 |

### 5.1.2 Randvoorwaarden en risico's

De scenario's met verhoogde geleidbaarheid van de huidmondjes en de grenslaag gaan ervan uit dat dergelijke effecten daadwerkelijk bij tomaat kunnen optreden, zoals dat voor andere plantensoorten (paprika, veldgewassen) al wel experimenteel is aangetoond. Dit zal wel eerst proefondervindelijk moeten worden aangetoond met een demonstratieproef.
Risico betreft vooral de aanname dat Rubisco efficiënter wordt bij lager $CO_2$-aanbod. Hoewel dit eenduidig is aangetoond in de literatuur, is niet te zeggen of de concentratiedaling door het aanhouden van 450 ppm als setpoint groot genoeg is om dit echt te realiseren.

## 5.2 Vooruitblik

Zeker voor een onbelichte vruchtgroenteteelt is er maar een zeer klein risico op grote opbrengstderving indien de dosering naar 12 à 13 kg wordt teruggebracht. Vooral de beslissing om tijdens geopende luchtramen maar zeer beperkt te doseren levert de meeste $CO_2$-winst op. Naast verlaging van de dosering is verschuiving naar andere perioden (zowel binnen de dag als tussen de seizoenen) nauwelijks effectief (zie Hfst. 4). Mogelijkheden die zich aandienen in de state-of-the-art plantenfysiologie betreffen allen genetisch gemodificeerde planten. Het is in Europa niet gewenst om GMO-voedselproducten te leveren aan de markt, dus de GMO-aanpak lijkt op korte termijn geen oplossing. Wel kunnen m.b.v. de opgedane genetische kennis op termijn via de oude veredelingstechnieken mogelijk $CO_2$-efficientere rassen worden gekweekt.

# Literatuur


Ainsworth, E. A. & Rogers, A., 2007.
The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [$CO_2$]: mechanisms and environmental interactions. Plant, Cell and Environment 30, 258–270

Arve, Louise E. and Torre, Sissel, 2015.
Ethylene is involved in high air humidity promoted stomatal opening of tomato (Lycopersicon esculentum) leaves. Functional Plant Biology 42, 376–386

Bénard, C., Bernillon, S., Biais, B., Osorio, S., Maucourt, M., Ballias, P., Deborde, C., Colombié, S., Cabasson, C., Jacob, D., Vercambre, G., Gautier, H., Rolin, D., Génard, M., Fernie, A.R., Gibon, Y. and Moing, A., 2015.
Metabolomic profiling in tomato reveals diel compositional changes in fruit affected by source–sink relationships. J. Exp. Bot., Vol. 66, No. 11, 3391–3404,

Besford, R.T., 1993.
Photosynthetic acclimation in tomato plants grown in high $CO_2$. Vegetatio 104/105, 441-448.

Dieleman, J.A., Meinen, E., Elings, A., Uenk, D, Uittien, J.J., Broekhuijsen, A.G.M., Visser, P.H.B. de & Marcelis, L.F.M., 2003.
Effecten van langdurig hoog $CO_2$ op groei en fotosynthese bij paprika. Nota 274, Plant Research International, Wageningen.

Dippery, J.K., Tissue, D.T., Thomas R.B. & Strain, B.R., 1995.
Effects of Low and Elevated $CO_2$ on $C_2$ and $C_2$ Annuals. I. Growth and Biomass Allocation. Oecologia, Vol. 101, No. 1, 13-20

Farquhar, G.D., von Caemmerer, S. & Berry, J.A., 1980.
A Biochemical Model of Photosynthetic $CO_2$ Assimilation in Leaves of C3 Species. Planta 149, 78-90

Farquhar, G.D. & Sharkey, H.D., 1982.
Stomatal conductance and photosynthesis. Annual review of plant physiology 33, 317-345.

Geelen, P., Voogt, J. en Van Weel, P., 2015.
De basisprincipes van Het Nieuwe Telen. LTO Glaskracht Nederland, Bleiswijk.

Gelder, A. de, Campen, J.B., Elings, A., Stanghellini, C. en Meinen, E., 2006.
Luchtcirculatie en productie: Resultaten kasexperiment 2005, vervolg op deskstudie en klimaatkamer experimenten Naaldwijk : Praktijkonderzoek Plant en Omgeving B.V. (Rapporten PPO 41616052.2)

Gerhart L.M. & Ward J.K., 2010.
Plant responses to low $CO_2$ of the past. New Phytologist 188, 674–695

Hogewoning, S.W., Persoon, S.H., Trouwborst, G., Pot, C.S., Sanders, J., 2015.
Zuiniger met $CO_2$ bij gelijkblijvende of hogere productie? Plant Lighting B.V., Bunnik. 55p.

Hurd, R.G., 1968.
Effects of $CO_2$ enrichment on the growth of young tomato plants in low light. Ann. Bot. 32, 531-542.

Kim,S-H. & Lieth, J.H., 2003.
A Coupled Model of Photosynthesis, Stomatal Conductance and Transpiration for a Rose Leaf (Rosa hybrida L.). Annals of Botany, Volume 91, Issue 7, 771–781.

Kromdijk, J., *et al.* 2016.
Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection. Science 354, 857–861 (2016). doi: 10.1126/science.aai8878. pmid: 27856901

Long, Stephen P., Ainsworth, Elizabeth A., Leakey, Andrew D. B., Nosberger, Josef, Ort, Donald R., 2006.
Food for Thought: Lower-Than- Expected Crop Yield Stimulation with Rising $CO_2$ Concentrations. Science, Vol. 312, Issue 5782, pp. 1918-1921

Moore, B.D., Cheng, S.H., Sims, D., and Seemann, J.R., 1999.
The biochemical and molecular basis for photosynthetic acclimation to elevated atmospheric $CO_2$. Plant Cell Environ. 22 (6), 567–582 http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-3040.1999.00432.x.

Long, S.P., Ainsworth, .A., Rogers, A., Ort, D.R., 2004.
Annu. Rev. Plant Biol. 55, 591.

Nadal, M. & Flexas, J., 2018.
Mesophyll Conductance to $CO_2$ Diffusion: Effects of Drought and Opportunities for Improvement. In: Water Scarcity and Sustainable Agriculture in Semiarid Environment Tools, Strategies, and Challenges for Woody Crops (Eds. Iván Francisco García Tejero & Víctor Hugo Durán Zuazo), 2018, ISBN 978-0-12-813164-0. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-813164-0.00017-X, pp. 403-438.
Niinemets, Ü., Díaz-Espejo, A., Flexas, J., Galmés, J. & Warren, C.R., 2009.
Role of mesophyll diffusion conductance in constraining potential photosynthetic productivity in the field. J. Exp.Bot. 60, 2249-2270.
Polley, H.W., Johnson, H.B, Mayeux, H.S. & Malone, S.R., 1993.
Physiology and Growth of Wheat Across a Subambient Carbon Dioxide Gradient. Annals of Botany, Volume 71, Issue 4, 347–356.
Porras M.E., Lorenzo, P., Medrano, E., Sánchez-González, M.J., Otálora-Alcón, G., Piñero, M.C., del Amor, F.M. & Sánchez-Guerrero, M.C., 2017.
Photosynthetic acclimation to elevated $CO_2$ concentration in a sweet pepper (Capsicum annuum) crop under Mediterranean greenhouse conditions: influence of the nitrogen source and salinity. Functional Plant Biology 44(6), 573-586.
Pot, C.S., S.J.M. de Vreede, G. Trouwborst & S.W. Hogewoning, 2015.
Activeren van de fotosynthese door sturing op huidmondjesopening. Plant Dynamics en Plant Lighting
Qian, T., Dieleman, J.A., Elings, A., Marcelis, L.F.M., 2012,
Leaf photosynthetic and morphological responses to elevated $CO_2$ concentration and altered fruit number in the semi-closed greenhouse. Sci.Hort. 145, 1-9.
Qian, T., Elings, A. Dieleman, J.A., Gort, G., and Marcelis, L.F.M., 2016.
Estimation of photosynthesis parameters for a modified Farquhar-von Caemmerer-Berry model using simultaneous estimation method and nonlinear mixed effects model. J. Env.Exp.Bot. 82, 66-73.
Sage, R.F., Cowling, S.A., 1999.
Implications of stress in low $CO_2$ atmospheres of the past: are today's plants too conservative for a high $CO_2$ world?. In: Luo Y, Mooney HA, eds. Carbon dioxide and environmental stress. San Diego, CA, USA: Academic Press, 289–308.
Schapendonk, A.H.C.M and van Tilburg, W., 1984.
The $CO_2$ factor in modelling photosynthesis and growth of greenhouse crops. Acta Hort. 162, 83-92.
Schapendonk, A., 2016.
Effecten van grenslaagweerstand op de fotosynthese bij tomaat en freesia; theorie aangevuld met Explorer-Kasklimaat simulaties. EcoCurves rapport 23, Wageningen, 28 pp..
South, P.F., Amanda P. Cavanagh, Helen W. Liu, Donald R. Ort, 2018.
Synthetic glycolate metabolism pathways stimulate crop growth and productivity in the field. Science 363, eaat9077. DOI: 10.1126/science.aat9077
Swinkels, G.L.A.M., T.H. Gieling, F.L.K. Kempkes, H.J.J. Janssen, M.A. Bruins, 2011.
Randvoorwaarden aan het binnenklimaat glastuinbouw. EOS LT CAGIM, Team Wageningen UR Glastuinbouw, In opdracht van Agentschap NL (nu Rijksdienst voor Ondernemend Nederland) Publicatienr RVO-174-1501/RP-DUZA
Trouwborst G., C.S. Pot, A.H.C.M. Schapendonk & D. Fanourakis, 2010.
Huidmondjes in ontwikkeling: Invloed van omgevingsfactoren op de huidmondjesanatomie van bladeren, een literatuurstudie. Plant Dynamics B.V.
Ward, J.K., Antonovics. J., Thomas, R.B., Strain, B.R., 2000.
Is atmospheric $CO_2$ a selective agent on model C3 annuals? Oecologia 123: 330–341.
Ward, J.K. & Strain, B.R., 1999.
Elevated $CO_2$ studies: past, present and future. Tree Physiology, Volume 19, Issue 4-5, 211–220.
Yelle, S., Beeson, R., C., Jr., Trudel, M.J., Gosselin, A., 1990.
Duration of $CO_2$ enrichment influences growth, yield and gas exchange of two tomato species. Journal of the American Society for Horticultural Science 115, 52–57.
Yin X (2002)
Responses of leaf nitrogen concentration and specific leaf area to atmospheric $CO_2$ enrichment: a retrospective synthesis across 62 species. Global Change Biology 8, 631–642. doi:10.1046/j.1365-2486.2002.00497.

To explore the potential of nature to improve the quality of life

Wageningen University & Research,
BU Glastuinbouw
Postbus 20
2665 ZG Bleiswijk
Violierenweg 1
2665 MV Bleiswijk
T +31 (0)317 48 56 06
www.wur.nl/glastuinbouw

Rapport WPR-909

De missie van Wageningen University & Research is 'To explore the potential of nature to improve the quality of life'. Binnen Wageningen University & Research bundelen Wageningen University en gespecialiseerde onderzoeksinstituten van Stichting Wageningen Research hun krachten om bij te dragen aan de oplossing van belangrijke vragen in het domein van gezonde voeding en leefomgeving. Met ongeveer 30 vestigingen, 5.000 medewerkers en 10.000 studenten behoort Wageningen University & Research wereldwijd tot de aansprekende kennisinstellingen binnen haar domein. De integrale benadering van de vraagstukken en de samenwerking tussen verschillende disciplines vormen het hart van de unieke Wageningen aanpak.