



Effecten van langdurig hoog CO₂ op groei en fotosynthese bij paprika

Eindrapport van het project 'Efficiënt gebruik van CO₂'

J.A. Dieleman, E. Meinen, A. Elings, D. Uenk, J.J. Uittien, A.G.M. Broekhuijsen,
P.H.B. de Visser & L.F.M. Marcelis





Effecten van langdurig hoog CO₂ op groei en fotosynthese bij paprika

Eindrapport van het project 'Efficiënt gebruik van CO₂'

J.A. Dieleman, E. Meinen, A. Elings, D. Uenk, J.J. Uittien, A.G.M. Broekhuijsen,
P.H.B. de Visser & L.F.M. Marcelis

Plant Research International B.V., Wageningen
december 2003

Nota 274

Plant Research International B.V.

Adres : Droevendaalsesteeg 1, Wageningen
: Postbus 16, 6700 AA Wageningen
Tel. : 0317 - 47 70 00
Fax : 0317 - 41 80 94
E-mail : postkamer.pri@wur.nl
Internet : <http://www.plant.wur.nl>

Inhoudsopgave

	pagina
Voorwoord	1
Samenvatting	3
1. Inleiding	5
2. Opzet van het experiment	7
2.1 Proefopzet	7
2.2 Periodieke oogsten	7
2.3 Fotosynthesemetingen	7
2.3.1 Adaptatie	8
2.3.2 Interacties CO ₂ , temperatuur en licht	8
3. Resultaten van het experiment	9
3.1 Groei en ontwikkeling	9
3.1.1 Plantgroei	9
3.1.2 Vegetatieve groei	9
3.1.3 Generatieve groei	11
3.1.4 Vruchtoogsten	11
3.1.5 Conclusies	12
3.2 Fotosynthese	13
3.2.1 Adaptatie	13
3.2.2 Interacties CO ₂ , temperatuur en licht	13
3.2.3 Conclusies	15
4. Modelbeschrijving en calibratie	17
4.1 Modelbeschrijving	17
4.2 Calibratie van de fotosynthesemodule	17
5. Modelvalidatie	21
5.1 Vergelijking van het model met de metingen	21
5.2 Conclusies	22
6. Scenarioberekeningen	23
6.1 Berekeningen	23
6.2 Conclusies	27
7. Conclusies en aanbevelingen	29
7.1 Conclusies	29
7.2 Aanbevelingen	29
8. Literatuur	31

Voorwoord

In het kader van het convenant Glastuinbouw en Milieu (GLAMI) hebben de overheid (Ministeries van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij en Economische Zaken) en de glastuinbouwsector (LTO Nederland) afspraken gemaakt over de maatschappelijke randvoorwaarden, met als horizon 2010. Als energiedoelen zijn afgesproken dat het energiegebruik per eenheid product met 65% gereduceerd moet worden ten opzichte van 1980 en dat het aandeel duurzame energie tot 4% toegenomen moet zijn. De overheid heeft hier recent aan toegevoegd dat de glastuinbouw haar bijdrage moet leveren aan het terugdringen van de CO₂-uitstoot. Om de CO₂-uitstoot te kunnen reduceren, is het nodig te weten wat de gewaskundige mogelijkheden zijn om zo min mogelijk CO₂ te doseren zonder verlies aan productie en productkwaliteit.

Tegen deze achtergrond is in de periode van januari 2002 tot en met januari 2003 in opdracht van het ministerie voor LNV en het Productschap Tuinbouw (PT projectnummer 10976) door Plant Research International onderzoek gedaan naar de mogelijkheden om efficiënt gebruik te maken van CO₂.

Samenvatting

In het kader van de afspraken gemaakt tussen de glastuinbouwsector en de overheid (GLAMI) zal het energieverbruik in de glastuinbouw in de komende jaren (verder) afnemen door de inzet van energiebesparende maatregelen. Met de afname van het aardgasgebruik zal ook de beschikbaarheid van het relatief goedkope restproduct CO₂ afnemen. Hierdoor worden de afwegingen over de hoeveelheid CO₂ die rendabel kan worden ingezet veel kritischer. In dit project 'Efficiënt gebruik van CO₂' wordt vastgesteld wat de gewaskundige mogelijkheden zijn om CO₂ op de meest optimale manier te doseren, dus door zo min mogelijk CO₂ te doseren voor plantengroei zonder verlies aan productie en productkwaliteit. Dit rapport doet hiervan verslag.

Achtergrond

In het algemeen geldt dat een verhoging van de CO₂ concentratie in de kas zorgt voor een hogere gewasproductie. Echter, als een plant gedurende langere tijd blootgesteld wordt aan een hoge CO₂ concentratie kan de plant zich hieraan aanpassen, waardoor na enige tijd de CO₂ minder efficiënt gebruikt wordt. Deze aanpassingen kunnen bestaan uit een verminderde efficiëntie van het fotosyntheseproces of een afname van het bladoppervlak waardoor minder licht opgevangen wordt. Een mogelijke methode om aanpassing van planten aan langdurig hoog CO₂ te vermijden is CO₂ pulserend toe te dienen. Er is nog geen bewijs dat kasgewassen zoals deze in Nederland geteeld worden zich aanpassen aan langdurig hoge CO₂ concentraties.

Experiment

Om na te gaan of aanpassing van paprikaplanten aan langdurig hoog CO₂ plaatsvindt, is in 2002 een experiment uitgevoerd. In week 6 werden paprika's in 4 kascompartimenten geplant bij 18/22°C (nacht/dag) en 580 ppm CO₂. In week 10 werden de behandelingen gestart: 380 ppm continu, 580 ppm continu, 780 ppm continu en een pulserende behandeling van afwisselend 2 dagen 780 ppm, 2 dagen 380 ppm. In week 25 werd het experiment beëindigd.

Plantgroei en vruchtproductie bij continue CO₂ concentraties

Vierwekelijks werden uit alle compartimenten planten destructief geoogst. Hieruit bleek dat het drooggewicht van de totale plant (inclusief reeds geoogste vruchten) toenam met toenemende CO₂ concentratie in de kas. Drooggewicht van bladeren en stengels bleek niet beïnvloed te worden door de CO₂ behandelingen. De vruchtproductie daarentegen nam wel toe met toenemende CO₂ concentraties. Dit betekent dat CO₂ de generatieve groei stimuleert zonder de vegetatieve groei te beïnvloeden. Er werd geen effect van hoge CO₂ concentraties op bladdikte en bladoppervlakte gevonden. Dit wijst er op dat er geen adaptatie aan langdurig hoge CO₂ concentraties heeft plaatsgevonden.

Plantgroei en vruchtproductie bij pulserend CO₂ doseren

Groei en vruchtproductie bij de pulserende CO₂ behandeling (afwisselend 380 en 780 ppm CO₂) bleken lager te zijn dan bij de continue 580 ppm CO₂ behandeling ondanks het feit dat de CO₂-som voor deze behandelingen het zelfde is. In het algemeen neemt het effect van 1 ppm extra CO₂ af bij hogere CO₂ concentraties. Deze 'afnemende meeropbrengsten' zijn er de oorzaak van dat het effect van 2 dagen 380 ppm CO₂ meer negatief doorwerkt op de groei dan de 2 dagen 780 ppm CO₂ positief doorwerken, met als resultaat een mindere groei bij de pulserende behandeling dan bij 580 ppm CO₂ continu.

Fotosynthesemetingen

Tijdens het experiment werd tweewekelijks de maximale netto bladfotosynthesesnelheid gemeten. Uit de literatuur is bekend dat wanneer planten bij langdurig hoog CO₂ groeien, hun fotosynthesesnelheid kan dalen tot zelfs onder het niveau van fotosynthese van planten die groeien bij 350 ppm CO₂. In ons experiment bleef de netto fotosynthesesnelheid bij alle CO₂ concentraties, zowel de lage als de hoge,

min of meer constant in de tijd. Hieruit valt af te leiden dat het fotosyntheseprocess van de paprika-planten zich niet heeft aangepast aan de verhoogde CO₂ concentraties.

Interactieve effecten van licht, CO₂ en temperatuur

Gedurende het experiment werden 4 maal de interactieve effecten van licht, CO₂ en temperatuur op de netto fotosynthesesnelheid gemeten. Hieruit blijkt dat er een duidelijke interactie is tussen de effecten van licht, CO₂ en temperatuur. Zo blijkt het verhogen van de lichtintensiteit of CO₂ concentratie de fotosynthesesnelheid te verhogen, waarbij CO₂ een groter effect heeft bij hoog licht of hoge temperatuur dan bij laag licht of lage temperatuur. Het verhogen van de temperatuur verhoogt de fotosynthese bij hoog licht. Dit effect is sterker bij hoge CO₂ concentraties dan bij lage. Bij laag licht leidt het verhogen van de temperatuur tot een afname in netto fotosynthesesnelheid.

Modelvalidatie van het experiment

De experimentele resultaten zijn gebruikt om de fotosynthesemodule van een gewasgroeimodel voor paprika te kalibreren. Met het gekalibreerde model is het experiment nagerekend. Hieruit bleek dat het effect van de CO₂ concentratie in de kas op de groei van de paprikaplanten zoals deze door het model wordt berekend goed overeen stemt met de waarnemingen tijdens het experiment. Ook in de berekeningen werd gevonden dat de gewichtstoename van de planten groter is naarmate de CO₂ concentratie toeneemt, maar dat het gewicht van de planten bij de pulserende CO₂ behandeling lager is dan bij de continu 580 ppm CO₂. Uit het feit dat het effect van de CO₂ behandelingen door het gewasgroeimodel waarin geen adaptatie aan langdurig hoge CO₂ concentraties zit conform de waarnemingen wordt voorspeld, is te concluderen dat bij de paprikaplanten in dit experiment geen aanpassing aan langdurig hoge CO₂ concentraties heeft plaatsgevonden.

Scenariostudies

Om aan te geven hoeveel winst er vanuit de plant bezien te behalen is door de CO₂ dosering en temperatuur af te stemmen op de hoeveelheid licht werd een aantal scenario's doorgerekend met het gekalibreerde gewasgroeimodel. In deze scenario's, waarin een teeltseizoen werd doorgerekend, was de temperatuur of CO₂ concentratie constant in de tijd of verliep met het licht mee gedurende de dag (lichtverhoging). Resultaten van berekeningen met scenario's waarin CO₂ en temperatuur gedurende de dag constant gehouden werd laten zien dat de drogestofproductie toenam met toenemende CO₂ concentraties. In de praktijk is de CO₂ concentratie hoog is bij laag licht en laag bij hoog licht wanneer gelucht wordt. Bij dezelfde gemiddelde concentratie blijkt het aanhouden van een constante CO₂ concentratie de drogestofproductie met 9% te verhogen ten opzichte van deze praktijksituatie. De drogestofproductie bleek verder verhoogd te kunnen worden met 3% bij dezelfde gemiddelde CO₂ concentratie wanneer CO₂ werd verhoogd in afhankelijkheid van de lichtintensiteit. Lichtverhoging van de temperatuur bij een gelijkblijvende gemiddelde temperatuur bleek nauwelijks effect te hebben op de drogestofproductie.

Aanbevelingen

CO₂ doseren in afhankelijkheid van de straling (lichtverhoging) kan de (vrucht)productie met circa 10% verhogen ten opzichte van de huidige praktijk. Dat is nu niet te realiseren omdat in de praktijk bij hoge instraling gelucht wordt om temperatuur en luchtvochtigheid op gewenst niveau te houden. Gezien de berekende potentiële productiestijging bij efficiënt gebruik van CO₂ is het wenselijk verder te onderzoeken op welke wijze de beschikbare hoeveelheid CO₂ optimaal ingezet kan worden binnen de beperkingen van een gewenst kasklimaat en de beschikbare installaties.

Verder verdient het aanbeveling binnen onderzoek betreffende temperatuurintegratie en teelt in een (semi-)gesloten kas aandacht te besteden aan het effect van hogere CO₂ concentraties door het uitgesteld luchten respectievelijk niet te luchten.

1. Inleiding

In het kader van de afspraken gemaakt tussen de glastuinbouwsector en de overheid (GLAMI) zal het energieverbruik in de glastuinbouw in de komende jaren (verder) afnemen door de inzet van energiebesparende maatregelen. Met de afname van het aardgasgebruik zal ook de beschikbaarheid van het relatief goedkope restproduct CO₂ afnemen. Hierdoor worden de afwegingen over de hoeveelheid CO₂ die rendabel kan worden ingezet veel kritischer. In dit project wordt vastgesteld wat de gewaskundige mogelijkheden zijn om CO₂ op de meest optimale manier toe te dienen, dus door zo min mogelijk CO₂ te doseren voor plantengroei zonder verlies aan productie en productkwaliteit.

In het algemeen geldt dat een verhoging van de CO₂ concentratie in de kas zorgt voor een hogere gewasproductie (Kimball, 1986). Echter, als een plant gedurende langere tijd blootgesteld wordt aan een hoge CO₂ concentratie, kan de plant zich hieraan aanpassen, waardoor na enige tijd de CO₂ minder efficiënt benut wordt. Aanpassingen van de plant aan langdurig hoog CO₂ concentratie kunnen bestaan uit een verminderde efficiëntie van het fotosyntheseproces of een reductie van de bladoppervlakte (kleinere, dikkere bladeren) waardoor minder licht opgevangen wordt. Hoewel deze effecten voor onder andere paprika (Nederhoff & Van Uffelen, 1988), tomaat (Besford *et al.*, 1990; Yelle *et al.*, 1990), komkommer (Aoki & Yabuki, 1977) en chrysant (Mortensen, 1984) in de literatuur beschreven zijn, is er nog geen eenduidig bewijs dat adaptatie leidend tot groeivermindering daadwerkelijk optreedt bij kasgewassen zoals ze in Nederland geteeld worden.

Een mogelijke methode om aanpassing van planten aan langdurig hoog CO₂ te vermijden is het pulserend toedienen van CO₂. Bij tomaat (Dugal *et al.*, 1990), chrysant (Mortensen, 1984) en sojaboon (Clough & Peet, 1981) zijn hiermee ervaringen opgedaan. In Nederland zijn experimenten met pulserende toediening van CO₂ alleen beschreven voor paprika. Hierbij konden geen positieve effecten van pulserend CO₂ doseren op de gewasgroei en productie worden aangetoond (Nederhoff & Van Uffelen, 1988).

Effecten van CO₂ op fotosynthese vertonen interacties met andere teeltfactoren, zoals licht en temperatuur. In het algemeen kan gesteld worden dat het effect van CO₂ toeneemt bij meer licht en een hogere temperatuur (Von Caemmerer & Farquhar, 1981). Deze effecten zijn voor Nederlandse kasgewassen nog maar gedeeltelijk gekwantificeerd. Als kasgewassen zich aanpassen aan langdurig hoge CO₂ concentraties is er perspectief dat pulserend doseren van CO₂ efficiënter is dan een continu hoge dosering. Als verder rekening gehouden wordt met de interactie met licht en temperatuur op de fotosynthese zou pulserend CO₂ doseren een veel efficiënter gebruik van CO₂ tot gevolg kunnen hebben.

De doelstelling van het project wordt gerealiseerd door het uitvoeren van een experiment waarmee vastgesteld kan worden of aanpassing van paprikaplanten aan langdurig hoge CO₂ concentraties plaatsvindt. Dit wordt nagegaan met zowel metingen aan groei en ontwikkeling van het gewas als blad-fotosynthesemetingen. In dit experiment worden verder de interacties van CO₂ met licht en temperatuur op de fotosynthese vastgesteld. Als aanpassing aan langdurige hoge CO₂ concentraties plaatsvindt, dan maakt deze proef duidelijk hoeveel winst er te behalen valt door CO₂ pulserend te doseren. Als er geen aanpassing plaatsvindt, dan is alleen winst te behalen door afstemming van de CO₂ concentratie op licht en temperatuur. De gevonden interacties en eventuele plantkundige aanpassingen aan CO₂ worden gebruikt om enkele fotosyntheseparameters van een gewasgroeimodel met specifieke modules voor paprika te kalibreren. Vervolgens worden met dit model scenarioberekeningen uitgevoerd om aan te geven hoeveel winst plantkundig is te halen door CO₂ en temperatuur af te stemmen op het licht. Tenslotte worden conclusies getrokken en aanbevelingen gedaan.

2. Opzet van het experiment

2.1 Proefopzet

Paprikaplanten (ras Meteor; rood) zijn geplant op 7 februari 2002 (week 6) in 4 kascompartimenten van 50 m² elk in een airconditioned Venlo-kas. Lichttransmissie bij diffuus licht van deze kas is 50%. De planten zijn opgekweekt door kwekerij Jongerius te Houten, bij 22°C, 400-500 ppm CO₂ en 70-75% relatieve luchtvochtigheid. De planten werden geplaatst op steenwol (Grodan, type Expert) in een plantdichtheid van 3.2 planten per m². Per plant werden twee stengels aangehouden. Aan de randen van de kascompartimenten werden enkele rijen als randrijen geplaatst, binnen de rij dienden de eerste en laatste planten als randplanten. De temperatuur werd ingesteld op 22/18°C (dag/nacht), de relatieve luchtvochtigheid op 70% en de CO₂ concentratie in de compartimenten op 580 ppm. Elke 10 minuten werd het klimaat in de vier kascompartimenten geregistreerd. Gemiddeld over de hele proef werd het volgende klimaat gerealiseerd: temperatuur 20.3°C, dampdrukdeficit 0.5 kPa en globale straling buiten 11.7 MJ m⁻² d⁻¹.

Op 8 maart 2002 (week 10) begonnen de behandelingen van het experiment. De CO₂ concentraties in de vier kascompartimenten werden ingesteld op 380 ppm continu, 580 ppm continu, 780 ppm continu en afwisselend 2 dagen 780 ppm, 2 dagen 380 ppm. Op 19 juni 2002 (week 25) werd het experiment beëindigd. Over de periode 8 maart - 19 juni bleken de gerealiseerde CO₂ concentraties respectievelijk 389 ppm, 597 ppm, 793 ppm en 597 ppm gedurende de lichtperiode te zijn.

De planten werden geïrrigeerd via druppelaars met een voedingsoplossing die 18.6 mM NO₃, 2.1 mM SO₄, 1.25 mM H₂PO₄, 5.7 mM Ca, 7.8 mM K, 1.8 mM Mg en 1.25 mM NH₄ en de benodigde sporenelementen bevatte (EC = 2 mS cm⁻¹). In de proef werd preventief biologische bestrijding ingezet. Er werden geen ziektes of aantastingen geconstateerd.

2.2 Periodieke oogsten

Op 6 februari (1 dag voor plantdatum), 4 maart (voor begin van de CO₂ behandelingen), 25 maart, 22 april, 21 mei en 17 juni (eind van het experiment) werden 6 planten per compartiment destructief geoogst. Uit elke rij werd 1 plant geoogst. Om de gewasstructuur intact te houden werden in de ontstane gaten planten geplaatst afkomstig van de uiteinden van de rijen. Aan deze planten werden geen metingen verricht. Van de geoogste planten werd lengte en bladoppervlakte bepaald en vers- en drooggewichten (gedroogd bij 80°C) van bladeren, stengels en vruchten. Aan de wortels werden geen waarnemingen gedaan.

Verder werden wekelijks rijpe paprika's rood geoogst. De geoogste vruchten werden per plant geregistreerd zodat van de destructief geoogste planten ook het reeds geoogste vruchtgewicht bekend was.

2.3 Fotosynthesemetingen

Bladfotosynthese werd gemeten met een draagbare fotosynthesemeter (LCPro, ADC, Verenigd Koninkrijk) aan het zesde blad (van boven geteld) van de plant. Dit is een bijna volgroeid blad, dat niet beschaduwd wordt door hoger gelegen bladeren. De fotosynthesemeter meet de CO₂ concentratie en de dampspanning van de lucht die de bladkamer binnenkomt en van de uitgaande lucht. Op basis van het verschil wordt de fotosynthesesnelheid (μmol CO₂ m⁻² s⁻¹) berekend, evenals de geleidbaarheid van de huidmondjes voor CO₂ (mmol CO₂ m⁻² s⁻¹) en CO₂ concentratie in het blad (ppm).

2.3.1 Adaptatie

Om na te gaan of de planten zich aanpassen aan langdurig hoog CO₂ werd elke twee weken van 6 planten (1 per rij geloot) per behandeling de maximale fotosynthesesnelheid gemeten. Conditie in de bladkamer waren een lichtintensiteit van 2000 $\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en temperatuur van 22°C. In alle behandelingen werd gemeten met zowel 380 ppm, 580 ppm als 780 ppm CO₂ in de bladkamer. In de behandeling met afwisselend 380 en 780 ppm CO₂ in het kascompartiment werd alleen fotosynthese gemeten gedurende de dagen dat de CO₂ concentratie 780 ppm was.

2.3.2 Interacties CO₂, temperatuur en licht

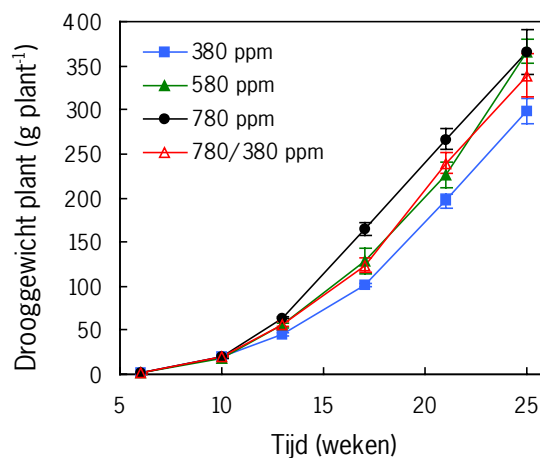
Om de interactieve effecten van licht en CO₂ op de fotosynthese te kwantificeren werd gedurende het experiment in de weken 12, 16, 20 en 23 de fotosynthese gemeten bij lichtintensiteiten van 0, 100, 250, 500, 1000 en 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR (fotosynthetisch actieve straling), elk bij CO₂ concentraties van 380, 580 en 780 ppm en een temperatuur van 22°C. Verder werd gedurende het experiment drie maal de fotosynthese bij lichtintensiteiten van 250 en 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en CO₂ concentraties van 380 en 780 ppm gemeten bij 17 en 27°C. Al deze metingen werden uitgevoerd in het kascompartiment waar de CO₂ concentratie continu 580 ppm was.

3. Resultaten van het experiment

3.1 Groei en ontwikkeling

3.1.1 Plantgroei

In het algemeen geldt dat een verhoogde CO₂ concentratie in de kas zorgt voor een hogere gewasproductie (Kimball, 1986). Ook de resultaten van ons experiment laten zien dat het totale plantgewicht toeneemt wanneer de CO₂ concentratie in de kaslucht toeneemt (Figuur 3.1). In deze figuur is de toename van het totale drooggewicht van paprikaplanten bij de verschillende CO₂ behandelingen in de tijd uitgezet. In het totale drooggewicht zijn niet de wortels meegerekend, maar wel het gewicht van alle vruchten die reeds van de planten zijn geoogst.



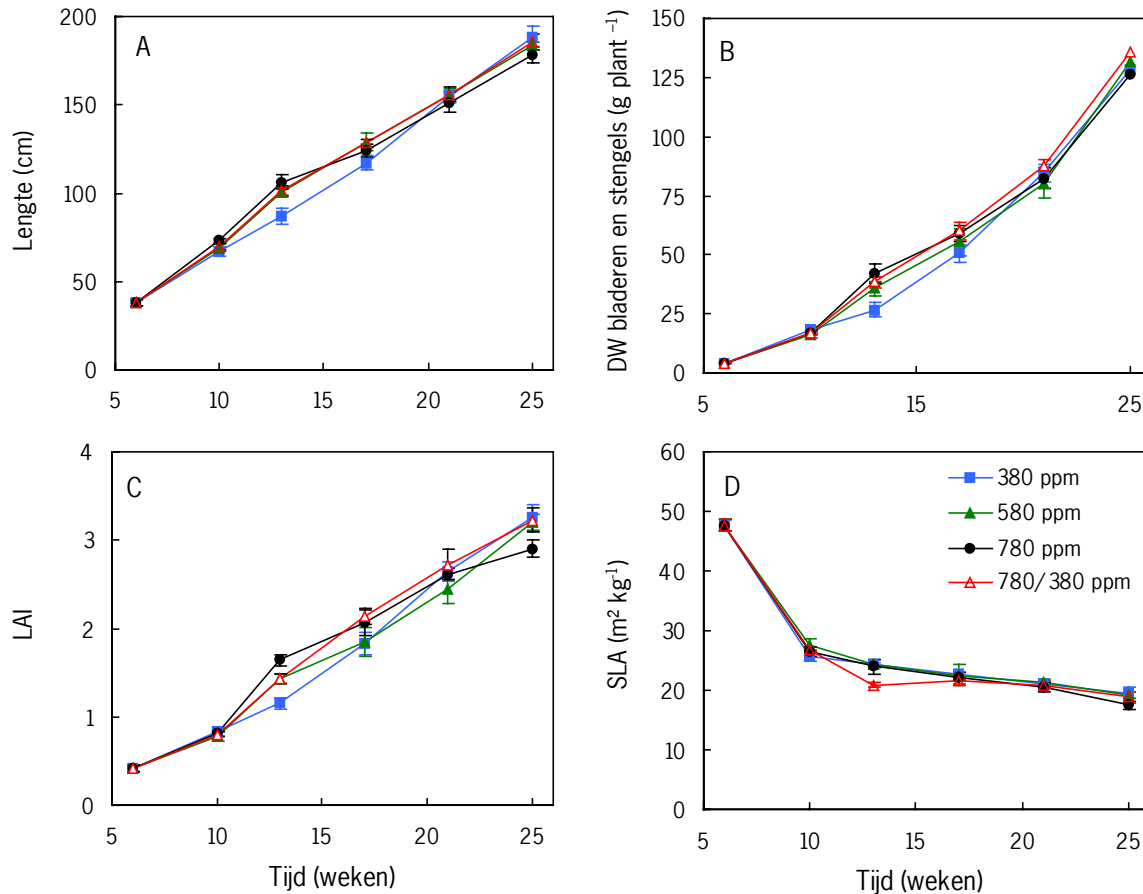
Figuur 3.1. Verloop van het cumulatieve drooggewicht van de totale plant bij de verschillende CO₂ behandelingen (zie legenda) in de tijd. Meetpunten zijn het gemiddelde van 6 planten met de standaardafwijking van het gemiddelde (se). In week 6 zijn de paprika's geplant, in week 10 zijn de CO₂ behandelingen begonnen.

Als een plant gedurende langere tijd (weken) wordt blootgesteld aan een hoge CO₂ concentratie, kan de plant zich aanpassen aan deze concentratie, waardoor na enige tijd de gedoseerde CO₂ minder efficiënt gebruikt wordt. Een mogelijke methode om deze adaptatie te vermijden is het pulserend toedienen van CO₂. In deze proef is dat gedaan door 2 dagen lage CO₂ concentratie (380 ppm) af te wisselen met 2 dagen hoge CO₂ concentratie (780 ppm). Uit Figuur 3.1 is af te lezen dat gedurende het grootste deel van het experiment de gewichtstoename van de pulserende CO₂ behandeling gelijk op gaat met de continu 580 ppm CO₂ behandeling. Bij de laatste destructieve oogst (in week 25) is het drooggewicht van de planten die bij 580 ppm continu hebben gestaan daarentegen hoger dan de pulserende CO₂ behandeling en zelfs even hoog als van de planten die bij 780 ppm CO₂ hebben gestaan. Gezien de relatief grote standaardafwijkingen van deze gemiddelde waarden zijn hieraan geen conclusies te verbinden.

3.1.2 Vegetatieve groei

In Figuur 3.2 is een aantal kenmerken van de vegetatieve groei in de tijd uitgezet. Zowel de lengte van de plant (A), het drooggewicht van de bladeren en stengels (B) als de LAI (bladoppervlakte vermenigvuldigd met de plantdichtheid; C) worden niet beïnvloed door de aangelegde CO₂ behandelingen. In

Figuur 1D is het verloop van de specifieke bladoppervlakte (SLA; bladoppervlakte gedeeld door het drooggewicht van de bladeren) voor de verschillende CO₂ behandelingen in de tijd uitgezet. Te zien is dat de bladeren in de loop van het experiment dikker worden, maar er is geen verschil in bladdikte tussen de CO₂ behandelingen.

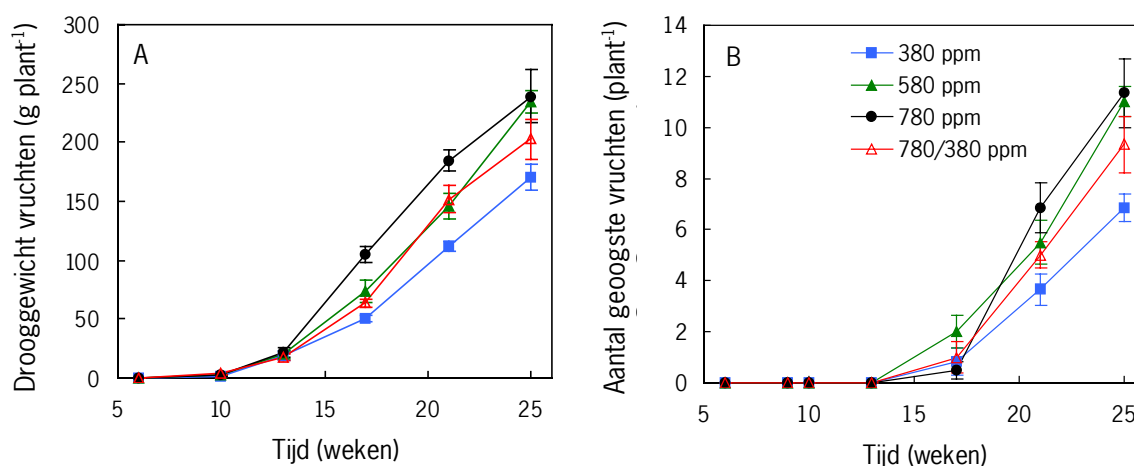


Figuur 3.2. Verloop van de lengte van de plant (A), drooggewicht van bladeren en stengels per plant (B), LAI (leaf area index; C) en SLA (specifiek bladoppervlakte; D) voor de verschillende CO₂ behandelingen (zie legenda Figuur D) in de tijd. Meetpunten zijn het gemiddelde van 6 planten met de se. In week 6 zijn de paprika's geplant, in week 10 zijn de CO₂ behandelingen begonnen.

In het algemeen kunnen aanpassingen van planten aan langdurige hoge CO₂ concentraties bestaan uit het dikker worden van de bladeren (lagere SLA) en een afname van de bladoppervlakte (lagere LAI) (Niederhoff & Van Uffelen, 1988; Besford *et al.*, 1990). Uit de Figuren 3.2 C en D blijken deze effecten in ons experiment niet op te treden. Dit wijst er op dat er geen adaptatie aan langdurig hoog CO₂ heeft plaatsgevonden.

3.1.3 Generatieve groei

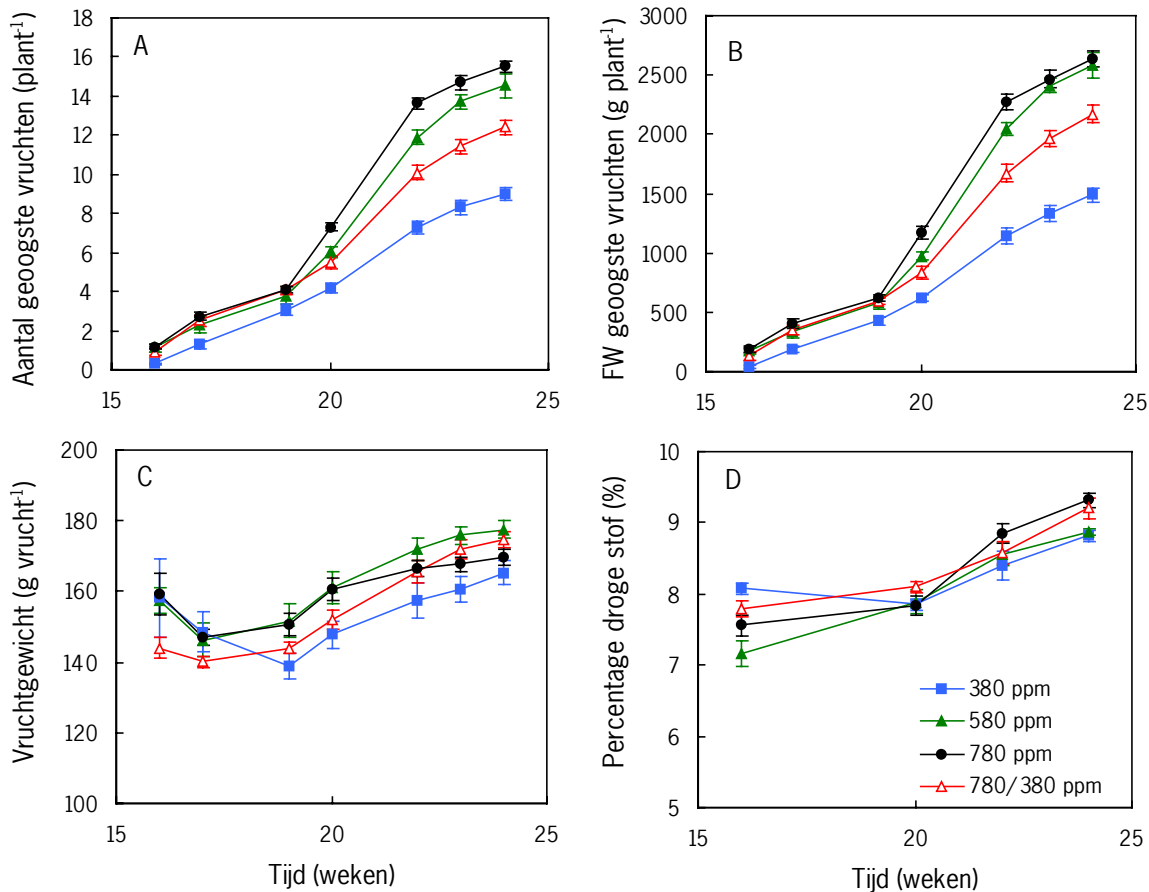
Het cumulatieve drooggewicht van de vruchten (aan de plant en reeds geoogst) neemt toe met toenemende CO₂ concentraties (Figuur 3.3A). Vergelijken van Figuur 3.1 met 3.3A en 3.3B laat zien dat de gewichtstoename van de totale plant wordt veroorzaakt door de toename van het gewicht van de vruchten bij toenemende CO₂ concentraties. Dat betekent dat CO₂ de generatieve groei stimuleert zonder de vegetatieve groei te beïnvloeden.



Figuur 3.3. Verloop van het totaal drooggewicht van de vruchten per plant (aan de plant en reeds geoogst) (A) en aantal reeds geoogste vruchten per plant (B) bij de verschillende CO₂ behandelingen (zie legenda Figuur B) in de tijd. Meetpunten zijn het gemiddelde van 6 planten met de se. In week 6 zijn de paprika's geplant, in week 10 zijn de CO₂ behandelingen begonnen.

3.1.4 Vruchtogsten

Gedurende het experiment zijn (twee-)wekelijks rijpe vruchten rood geoogst. De resultaten staan in Figuur 3.4 weergegeven. Uit Figuren 3.4A en 3.4B blijkt dat zowel het aantal vruchten als de kg productie het hoogst was bij 780 en 580 ppm CO₂. De oogst was het laagst bij 380 ppm CO₂, terwijl de behandeling met wisselende CO₂ concentraties daar tussen in zat. Het gemiddeld vruchtgewicht was het hoogst bij 780 en 580 ppm en het laagst bij 380 ppm (Figuur 3.4C). Het gemiddeld vruchtgewicht nam eerst iets af in de tijd, en daarna voor alle behandelingen toe. Ook het drogestof percentage van de vruchten nam toe in de tijd voor alle CO₂ behandelingen (Figuur 3.4D). Er werden nagenoeg geen vruchten met afwijkingen als bijvoorbeeld neusrot aangetroffen.



Figuur 3.4. Verloop van het aantal geoogste vruchten per plant (A), totaal versgewicht van de vruchten per plant (B), gemiddeld vruchtgewicht (C) en het droge stofpercentage van de geoogste vruchten (D) bij de verschillende CO₂ behandelingen (zie legenda Figuur D) in de tijd. Meetpunten zijn het gemiddelde van tenminste 42 planten met de se. In week 6 zijn de paprika's geplant, in week 10 zijn de CO₂ behandelingen begonnen.

3.1.5 Conclusies

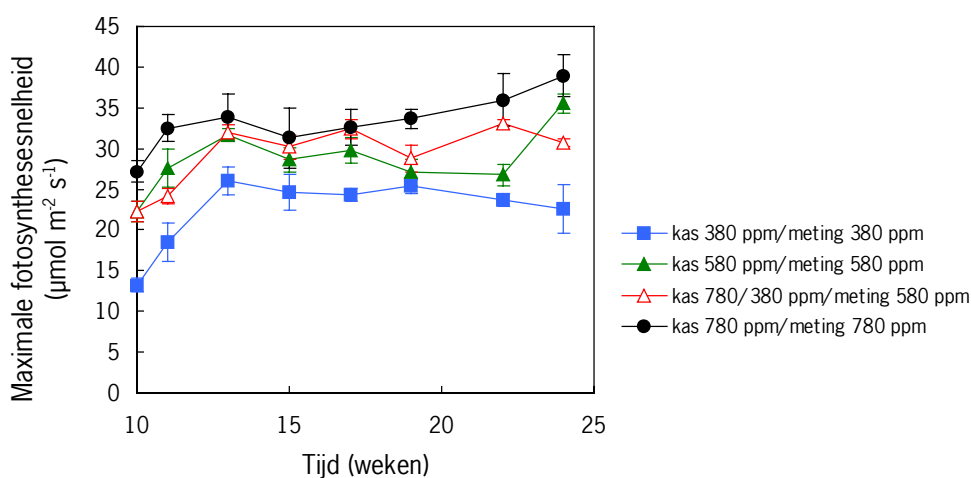
Uit de groeigegevens van het experiment komen geen aanwijzingen dat de paprikaplanten zich aanpassen aan langdurige hoge CO₂ concentraties.

Groei en vruchtproductie bij de pulserende CO₂ behandeling (afwisselend 380 en 780 ppm CO₂) is lager dan bij de continu 580 ppm CO₂ behandeling ondanks het feit dat de CO₂-som het zelfde is. In het algemeen neemt het effect van 1 ppm extra CO₂ af bij hogere CO₂ concentraties (Nederhoff, 1994). Deze 'afnemende meeropbrengsten' zijn er de oorzaak van dat het effect van 2 dagen 380 ppm CO₂ meer negatief doorwerkt op de groei dan de 2 dagen 780 ppm CO₂ positief doorwerken, met als resultaat een mindere groei bij de pulserende behandeling dan bij 580 ppm CO₂ continu.

3.2 Fotosynthese

3.2.1 Adaptatie

Om na te gaan of het fotosyntheseproces zich aanpast aan langdurig hoog CO₂ werd elke twee weken van 6 planten per behandeling de maximale netto bladfotosynthesesnelheid gemeten. In alle behandelingen werd gemeten met zowel 380 ppm als 580 ppm als 780 ppm CO₂ in de bladkamer. In de pulse-rende behandeling werd alleen fotosynthese gemeten gedurende de dagen dat de CO₂ concentratie 780 ppm was. In Figuur 3.5 staan de resultaten van de fotosynthesemetingen weergegeven, steeds gemeten bij dezelfde CO₂ concentratie als in het kascompartiment heerste. De maximale fotosynthese was hoger naarmate de CO₂ concentratie in de lucht hoger was. De fotosynthese nam bij alle behandelingen in de eerste weken toe. Daarna bleef de fotosynthese bij alle CO₂ concentraties, zowel de lage als de hoge, min of meer constant in de tijd.

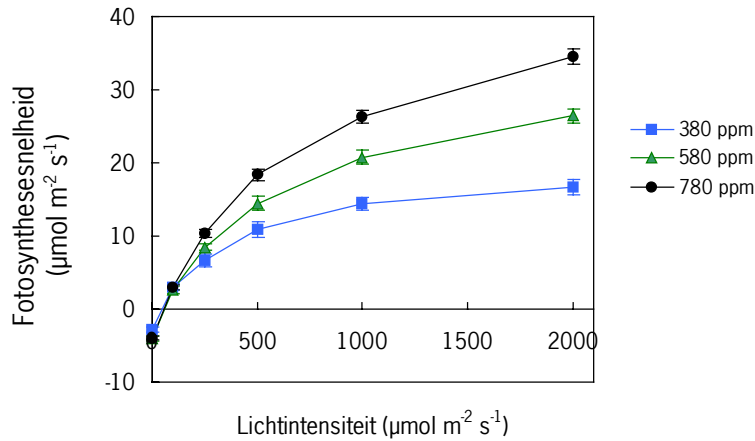


Figuur 3.5. Verloop van de maximale netto fotosynthesesnelheid van paprikabladeren bij de verschillende CO₂ behandelingen (zie legenda) in de tijd. Meetpunten zijn het gemiddelde van 6 planten met de se. In week 6 zijn de paprika's geplant, in week 10 zijn de CO₂ behandelingen begonnen.

In de literatuur is bij een aantal gewassen waaronder tomaat (Besford *et al.*, 1990; Yelle *et al.*, 1990) beschreven dat wanneer planten langdurig bij hoge CO₂ concentraties groeien hun fotosynthesesnelheid daalt, tot zelfs onder het niveau van fotosynthese van planten die groeien bij 350 ppm CO₂. De planten kunnen zich aanpassen aan langdurige hoge CO₂ concentraties door een afname in stomataire geleidbaarheid, een maat voor de huidmondjesopening, of een verlaagde Rubisco activiteit, het voornaamste enzym in de fotosynthese (Peet *et al.*, 1986; Yelle *et al.*, 1989). In ons experiment bleef de fotosynthese bij alle CO₂ concentraties min of meer constant in de tijd. Hieruit valt af te leiden dat het fotosyntheseproces van de paprikaplanten zich niet heeft aangepast aan de hoge CO₂ concentraties.

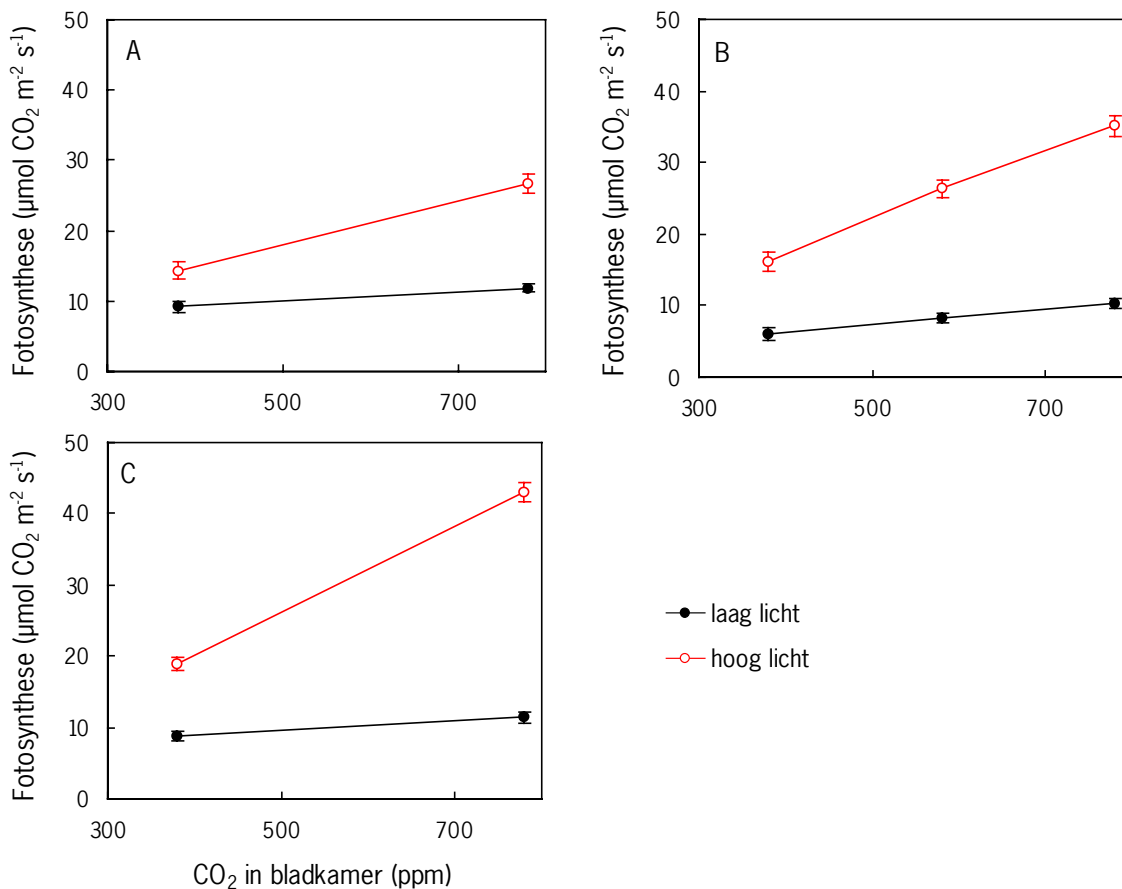
3.2.2 Interacties CO₂, temperatuur en licht

Gedurende het experiment zijn 4 maal lichtresponscurves gemeten in het kascompartiment met continu 580 ppm CO₂. In de tijd verschilden deze nauwelijks van elkaar, daarom zijn ze gemiddeld (Figuur 3.6). Er is duidelijk te zien dat zowel een hogere lichtintensiteit als verhoging van de CO₂ concentratie in de bladkamer de fotosynthese verhoogt.



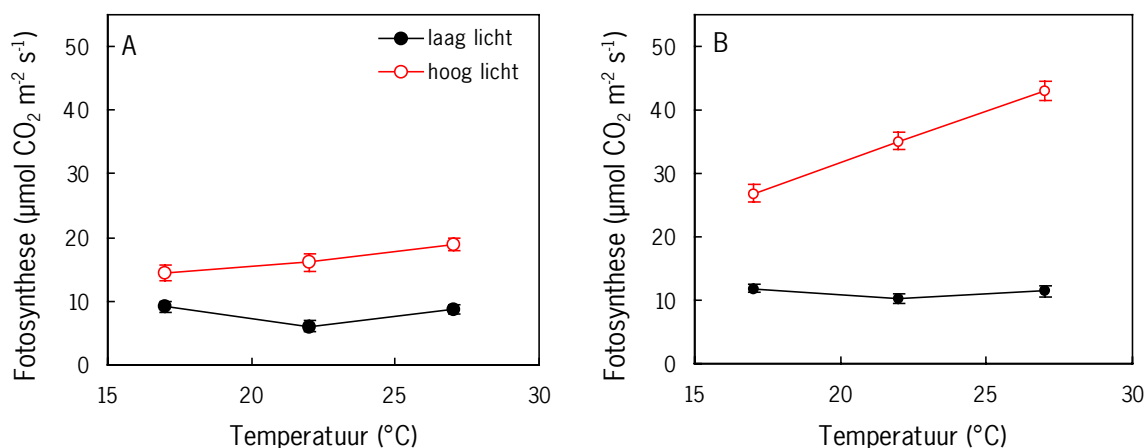
Figuur 3.6. Lichtresponscurves van paprikabladeren gemeten bij 3 CO₂ concentraties in de bladkamer (zie legenda) en 22°C. Meetpunten zijn het gemiddelde van 4 meetseries met de se.

In Figuur 3.7 zijn interacties te zien van licht en CO₂ op de fotosynthese bij 17, 22 en 27°C. Bij zowel hoog licht (2000 µmol m⁻² s⁻¹) als laag licht (250 µmol m⁻² s⁻¹) neemt de fotosynthese toe als de CO₂ concentratie in de bladkamer verhoogd wordt van 380 naar 780 ppm. Deze toename is sterker bij hoog licht dan bij laag licht. Zo wordt de fotosynthese met 70% (4.3 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹) verhoogt als de CO₂ concentratie wordt verhoogd van 380 naar 780 ppm bij een lichtintensiteit van 250 µmol m⁻² s⁻¹ en een temperatuur van 22°C. Bij een lichtintensiteit van 2000 µmol m⁻² s⁻¹ is deze verhoging van de fotosynthese 240% (24.8 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹)



Figuur 3.7. Fotosynthesesnelheid van paprikabladeren bij 17°C (A), 22°C (B) en 27°C (C) bij hoog (2000 µmol m⁻² s⁻¹) en laag licht (250 µmol m⁻² s⁻¹) en bij 2 of 3 CO₂-niveaus in de bladkamer. Meetpunten zijn het gemiddelde van 3 meetseries met se.

In Figuur 3.8 zijn interacties te zien van temperatuur en licht op de fotosynthese bij 380 en 780 ppm CO₂ in de bladkamer. Bij laag licht ($250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) leidt een verhoging van de temperatuur tot een lichte daling van de fotosynthese, bij zowel 380 als 780 ppm CO₂. Bij hoog licht ($2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) leidt een verhoging van de temperatuur tot een toename van de fotosynthese. Bij 380 ppm CO₂ en hoog licht is de fotosynthese bij 27°C 32% ($4.6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$) hoger dan bij 17°C. Bij 780 ppm CO₂ is deze stijging 60% ($16.2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$).



Figuur 3.8. Fotosynthese van paprikabladeren bij 380 ppm CO₂ (A) en 780 ppm CO₂ (B) en bij hoog ($2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en laag licht ($250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en 3 temperaturen in de bladkamer. Gemiddelde van 3 meetseries is uitgezet met se.

3.2.3 Conclusies

De maximale fotosynthesesnelheid van paprikabladeren bleef bij alle CO₂ concentraties, zowel de lage als de hoge, min of meer constant in de tijd. Hieruit valt af te leiden dat het fotosyntheseproces van de planten zich niet aangepast heeft aan de hoge CO₂ concentraties.

Uit de gemeten interacties van CO₂, licht en temperatuur op de fotosynthese blijkt dat zowel het verhogen van de lichtintensiteit als de CO₂ concentratie de fotosynthesesnelheid verhoogt. Hierbij geldt dat het verhogen van de CO₂ concentratie een groter effect heeft bij hoog licht of hoge temperatuur dan bij laag licht of lage temperatuur. Het verhogen van de temperatuur verhoogt de fotosynthese bij hoog licht. Dit effect is sterker bij hoge CO₂ concentraties dan bij lage. Bij laag licht leidt het verhogen van de temperatuur tot een afname in fotosynthesesnelheid.

4. Modelbeschrijving en calibratie

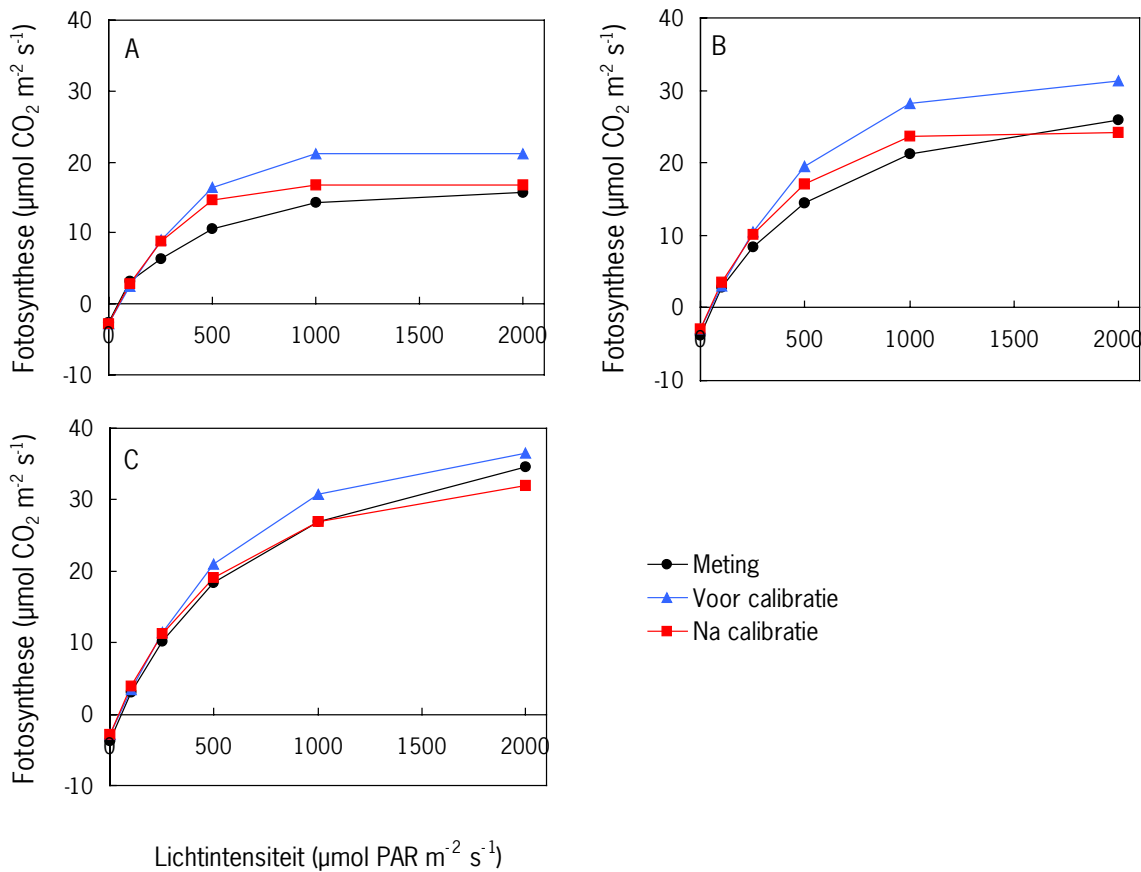
4.1 Modelbeschrijving

De gewasgroeimodellen ontwikkeld door Plant Research International kunnen aan de hand van klimaatgegevens (straling, temperatuur, CO₂ en luchtvochtigheid) en teeltgegevens (o.a. plantdatum, plantdichtheid, lichtdoorlatendheid van de kas) groei en water- en nutriëntenbehoefte berekenen. De modellen zijn mechanistisch van opzet hetgeen wil zeggen dat ze gebaseerd zijn op processen die in de plant plaats vinden zoals bijvoorbeeld fotosynthese, ademhaling, verdamping, assimilatenverdeling, bloemvorming en vruchtzetting. De groeimodellen zijn het verst ontwikkeld voor vruchtgroentengewassen waarvan de groei, vruchtproductie en verdamping vrij nauwkeurig voorspeld kunnen worden. Deze modellen zijn o.a. beschreven door Gijzen (1992, 1994), Marcelis (1994), Heuvelink (1996) en Marcelis *et al.* (1998).

4.2 Calibratie van de fotosynthesemodule

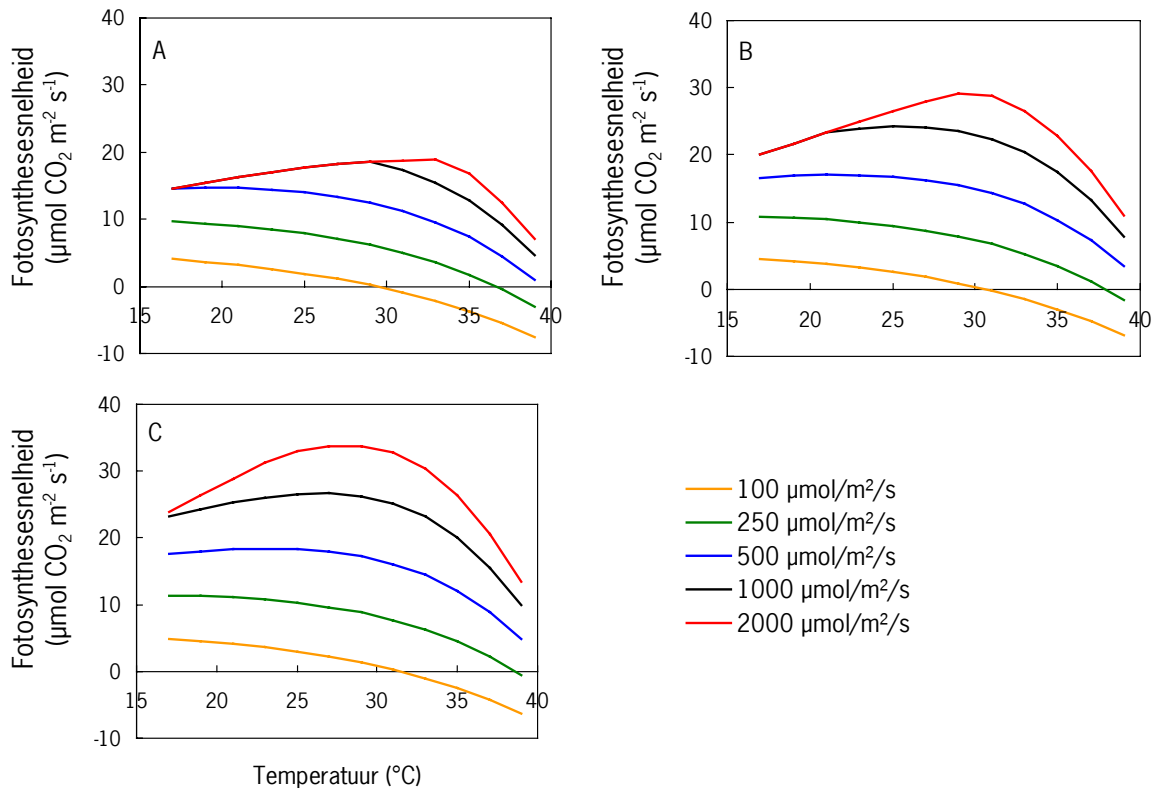
In dit project is een generiek gewasgroeimodel gebruikt met specifieke modules voor paprika. Het model is gekalibreerd op het uitgevoerde experiment. Voor de beschrijving van de bladfotosynthese maakt het gewasgroeimodel gebruik van een biochemisch model, gebaseerd op Von Caemmerer & Farquhar (1981). De belangrijkste parameters van dit model zijn $V_{C_{max}}$ (maximale carboxylatiesnelheid), J_{max} (maximale snelheid van elektronentransport), Γ (CO₂ compensatiepunt in afwezigheid van donkerademhaling), θ (kromming van de lichtresponscurve) en α (efficiëntie van lichtgebruik, initiële helling van de lichtresponscurve) (Gijzen, 1995). Calibratie is uitgevoerd met optimalisatie-software die gebruik maakt van een genetisch algoritme. In deze optimalisatieprocedure worden resultaten van de modellering van de fotosynthese vergeleken met de meetwaarden en worden de parameterwaarden berekend die het kleinste verschil opleveren tussen de berekende en gemeten waarden van de fotosynthese.

Om de fotosyntheseparameters van het model te kalibreren zijn de resultaten van de fotosynthesemetingen (paragraaf 3.2.2) gebruikt. In Figuur 4.1 staan de gemeten lichtresponscurves bij 380, 580 en 780 ppm CO₂ weergegeven. In de figuren staan verder de gesimuleerde lichtresponscurves van de fotosynthese voor en na calibratie van het model weergegeven. Duidelijk is dat de calibratie de fit op de meetwaarden heeft verbeterd, maar dat de fotosynthese bij lichtintensiteiten rond de 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en lage CO₂ concentraties door het model wordt overschat. Dit wordt veroorzaakt door het feit dat de fotosynthesesnelheid zoals die door het model berekend wordt een plateau bereikt bij een zeker lichtniveau, afhankelijk van CO₂ concentratie en temperatuur, maar dit plateau niet gemeten is.



Figuur 4.1. Lichtresponscurves van de fotosynthese gemeten tijdens het experiment en berekend met het model voor en na calibratie van het model met de gemeten lichtresponscurves bij 380 ppm CO₂ (A), 580 ppm CO₂ (B) en 780 ppm CO₂ (C)

Uit berekeningen met het gekalibreerde model blijkt dat de netto fotosynthesesnelheid bij lage lichtintensiteiten afneemt met toenemende temperatuur (Figuur 4.2). Bij temperaturen boven de 30°C is de ademhaling dermate hoog dat de netto fotosynthese zelfs negatief wordt bij 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Naarmate de lichtintensiteit toeneemt, verloopt de temperatuursafhankelijkheid van de fotosynthese als een optimumcurve. Wanneer de CO₂ concentratie in de lucht toeneemt, wordt de optimale temperatuur voor de netto fotosynthese lager.



Figuur 4.2. Temperatuurreponscurves van de fotosynthese berekend met het gekalibreerde model bij lichtintensiteiten oplopend van 100 naar 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en bij CO_2 concentraties van 380 ppm (A), 580 ppm (B) en 780 ppm (C).

Met het gekalibreerde model is de modelvalidatie gedaan (hoofdstuk 5) en is een aantal scenario's doorgerekend (hoofdstuk 6).

5. Modelvalidatie

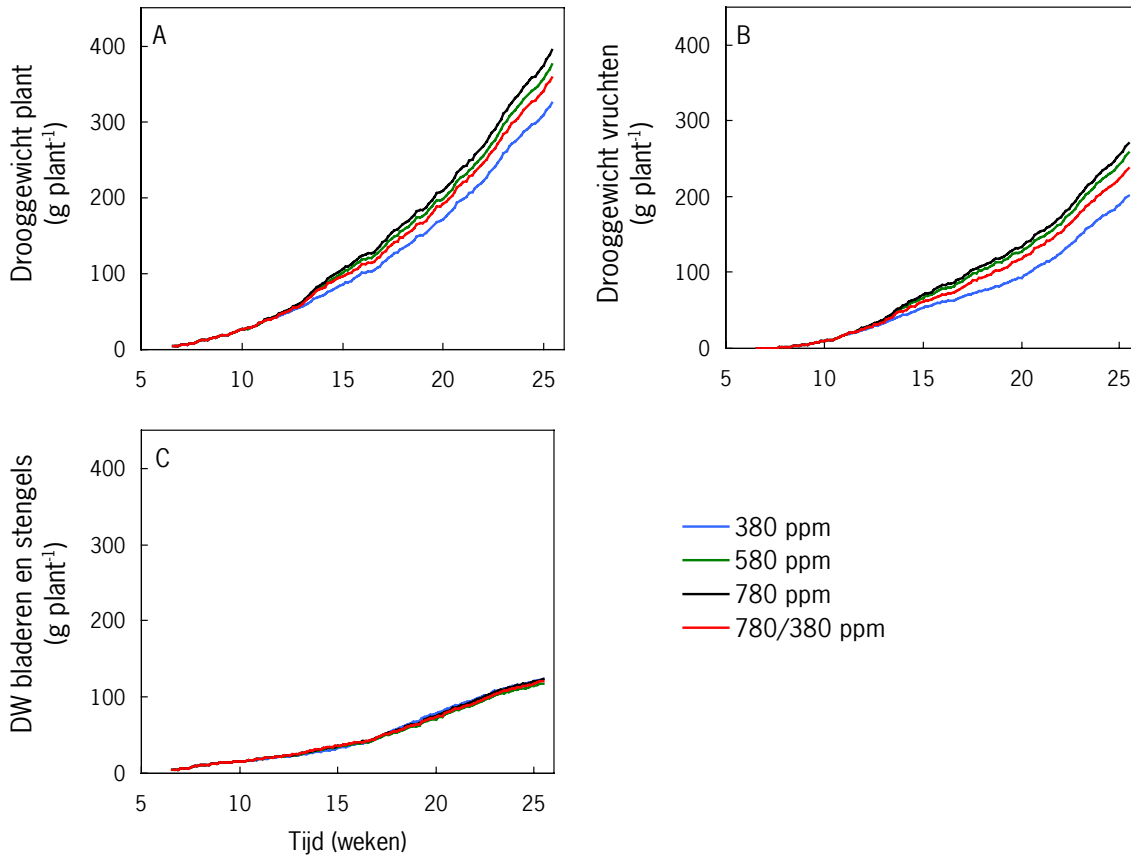
5.1 Vergelijking van het model met de metingen

In Tabel 5.1 is voor een aantal belangrijke parameters, te weten drooggewicht van de totale plant (zonder wortels), bladeren en stengel, en vruchten weergegeven wat de gemeten en de met het gekalibreerde model berekende (gesimuleerde) waarden waren. Het totaalgewicht van de plant werd met het gewasgroei-model over het algemeen goed berekend (overschatting van 1-5%). De verdeling van het gewicht over de organen bleek in de berekeningen enigszins af te wijken van de gemeten waarden. De simulaties onderschatten de gewichten van stengels en bladeren aan het einde van het experiment en overschatten het vruchtgewicht.

Tabel 5.1 Gemeten en gesimuleerde waarden voor drooggewicht van de totale plant, bladeren en stengel, en vruchten bij 4 verschillende CO₂ behandelingen aan het einde van het experiment.

CO ₂ concentratie	DW totale plant		DW bladeren en stengel		DW vruchten	
	Meting (g)	Simulatie (g)	Meting (g)	Simulatie (g)	Meting (g)	Simulatie (g)
380 ppm	299	315	129	122	171	194
580 ppm	366	364	132	116	235	248
780/380 ppm	339	348	136	119	203	229
780 ppm	366	382	126	121	239	260

Het effect van de CO₂ concentratie in de kas op de groei van de paprikaplanten zoals deze door het model wordt berekend, bleek goed overeen te stemmen met de waarnemingen tijdens het experiment (Figuur 5.1 en paragraaf 3.1). Ook in de simulaties werd gevonden dat de gewichtstoename van de plant groter is naarmate de CO₂ concentratie toeneemt, maar dat het gewicht van planten bij de pulserende CO₂ behandeling lager is dan bij de continu 580 ppm CO₂. Dit ondanks het feit dat de CO₂ som bij deze behandelingen gelijk is. Dit wordt veroorzaakt door de ‘afnemende meeropbrengsten’ van CO₂: in het algemeen neemt het effect van 1 ppm extra CO₂ af bij hogere CO₂ concentraties (Nederhoff, 1994). Hierdoor werken de 2 dagen 380 ppm CO₂ meer negatief door op de groei dan de 2 dagen 780 ppm CO₂ positief doorwerken, met als resultaat een mindere groei bij de pulserende behandeling dan bij 580 ppm CO₂ continu.



Figuur 5.1. Gesimuleerde drooggewichten van de totale plant (A), vruchten (B) en stengels en bladeren (C) bij 4 verschillende CO₂ behandelingen (zie legenda Figuur C).

5.2 Conclusies

Uit het feit dat het effect van de CO₂ behandelingen door het gewasgroeimodel waarin geen adaptatie aan langdurig hoge CO₂ concentraties zit conform de waarnemingen wordt voorspeld, is te concluderen dat bij de paprikaplanten in dit experiment geen aanpassing aan langdurig hoge CO₂ concentraties heeft plaatsgevonden.

6. Scenarioberekeningen

6.1 Berekeningen

Om aan te geven hoeveel winst er vanuit de plant gezien te behalen is door de CO₂ dosering en temperatuur af te stemmen op de hoeveelheid licht (lichtverhoging) is een aantal scenario's doorgerekend met het gekalibreerde gewasgroeimodel. Deze scenario's bestaan uit verschillende klimaatfiles waarin de temperatuur of CO₂ concentratie constant is in de tijd of met het licht mee verloopt gedurende de dag.

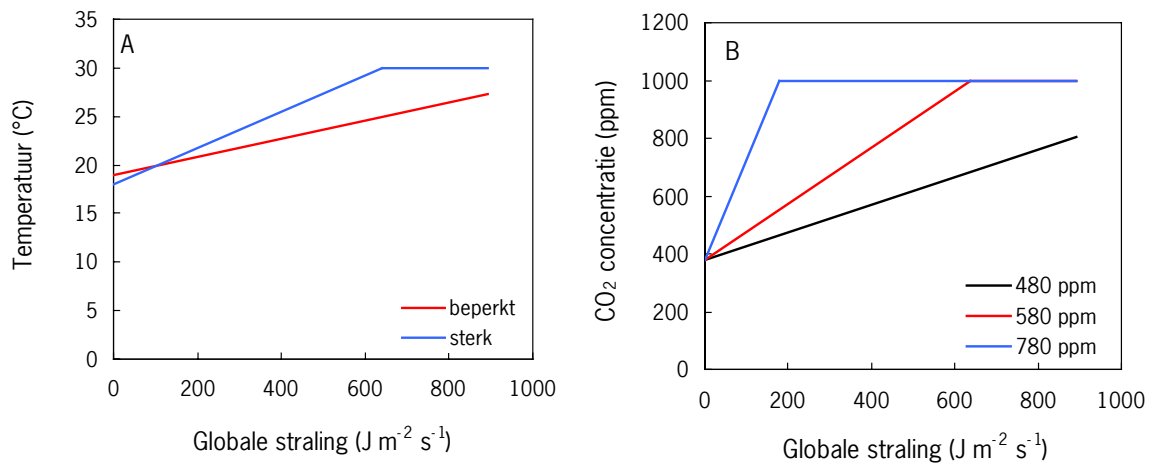
Bij de scenarioberekeningen gelden de volgende uitgangspunten:

- Paprika's worden geplant op 1 december. De teelt eindigt op 15 november van het volgende jaar.
- Lichtintensiteit in de klimaatfiles is afkomstig van een 'standaardjaar' met een representatieve variatie (Breuer & Van de Braak, 1989).
- Lichttransmissie van de kas is 70%.
- Dag/nacht ritme wordt bepaald door zon op, zon onder.
- De relatieve luchtvochtigheid wordt constant gehouden op 85%.
- Gemiddelde temperatuur tijdens de teelt is 20.3°C.

De volgende scenario's zijn doorgerekend:

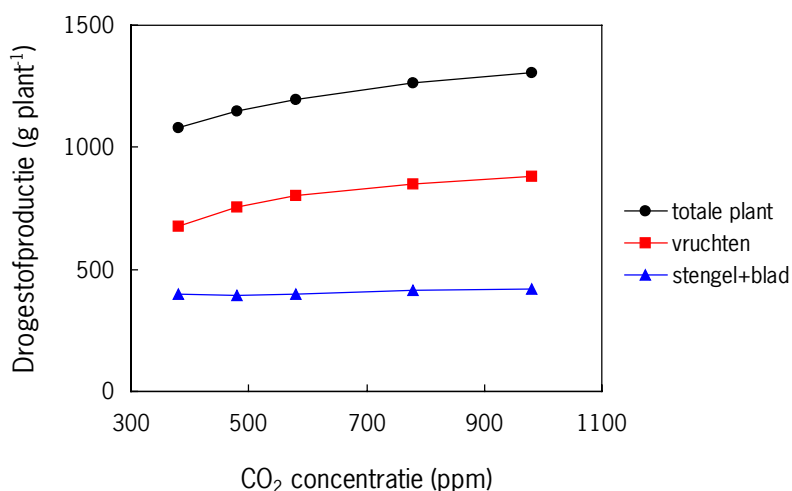
Nr	Temperatuur	CO ₂
1	Geen lichtverhoging, 22/18°C (dag/nacht)	Geen lichtverhoging, 380 ppm continu
2	Geen lichtverhoging, 22/18°C (dag/nacht)	Geen lichtverhoging, 480 ppm continu
3	Geen lichtverhoging, 22/18°C (dag/nacht)	Geen lichtverhoging, 580 ppm continu
4	Geen lichtverhoging, 22/18°C (dag/nacht)	Geen lichtverhoging, 780 ppm continu
5	Geen lichtverhoging, 22/18°C (dag/nacht)	Geen lichtverhoging, 980 ppm continu
6	Geen lichtverhoging, 22/18°C (dag/nacht)	Lichtverhoging, CO ₂ gemiddeld 480 ppm CO _{2 min} = 380 ppm, CO _{2 max} is 1000 ppm
7	Geen lichtverhoging, 22/18°C (dag/nacht)	Lichtverhoging, CO ₂ gemiddeld 580 ppm CO _{2 min} = 380 ppm, CO _{2 max} is 1000 ppm
8	Geen lichtverhoging, 22/18°C (dag/nacht)	Lichtverhoging, CO ₂ gemiddeld 780 ppm CO _{2 min} = 380 ppm, CO _{2 max} is 1000 ppm
9	Beperkte lichtverhoging, T _{min} = 19°C, T _{max} = 30°C	Geen lichtverhoging, 580 ppm continu
10	Sterke lichtverhoging, T _{min} = 18°C, T _{max} = 30°C	Geen lichtverhoging, 580 ppm continu
11	Beperkte lichtverhoging, T _{min} = 19°C, T _{max} = 30°C	Lichtverhoging, CO ₂ gemiddeld 480 ppm CO _{2 min} = 380 ppm, CO _{2 max} is 1000 ppm
12	Beperkte lichtverhoging, T _{min} = 19°C, T _{max} = 30°C	Lichtverhoging, CO ₂ gemiddeld 580 ppm CO _{2 min} = 380 ppm, CO _{2 max} is 1000 ppm
13	Beperkte lichtverhoging, T _{min} = 19°C, T _{max} = 30°C	Lichtverhoging, CO ₂ gemiddeld 780 ppm CO _{2 min} = 380 ppm, CO _{2 max} is 1000 ppm
14	Sterke lichtverhoging, T _{min} = 18°C, T _{max} = 30°C	Lichtverhoging, CO ₂ gemiddeld 480 ppm CO _{2 min} = 380 ppm, CO _{2 max} is 1000 ppm
15	Sterke lichtverhoging, T _{min} = 18°C, T _{max} = 30°C	Lichtverhoging, CO ₂ gemiddeld 580 ppm CO _{2 min} = 380 ppm, CO _{2 max} is 1000 ppm
16	Sterke lichtverhoging, T _{min} = 18°C, T _{max} = 30°C	Lichtverhoging, CO ₂ gemiddeld 780 ppm CO _{2 min} = 380 ppm, CO _{2 max} is 1000 ppm

In Figuur 6.1A is te zien hoe het verloop van de temperatuur bij toenemende globale straling is bij beperkte of sterke lichtverhoging. Bij beperkte lichtverhoging is de nachttemperatuur (geen straling) 19°C. De temperatuur loopt op naar 27°C bij 892 J m⁻² s⁻¹ globale straling, de hoogst gemeten straling in het standaardjaar. Bij sterke lichtverhoging van de temperatuur is de nachttemperatuur 18°C en wordt de maximaal toegestane temperatuur van 30°C bereikt bij 640 J m⁻² s⁻¹ globale straling. Wanneer het verloop van de CO₂ concentraties bij toenemende globale straling wordt uitgezet (Figuur 6.1B) blijkt dat bij de behandeling waarbij de gemiddelde CO₂ concentratie 480 ppm is bij de heersende globale straling nooit de maximaal toegestane CO₂ concentratie van 1000 ppm bereikt. Bij de behandelingen waarbij CO₂ gemiddeld 580 en 780 ppm zijn, wordt de CO₂ concentratie bij respectievelijk 637 en 197 J m⁻² s⁻¹ globale straling.



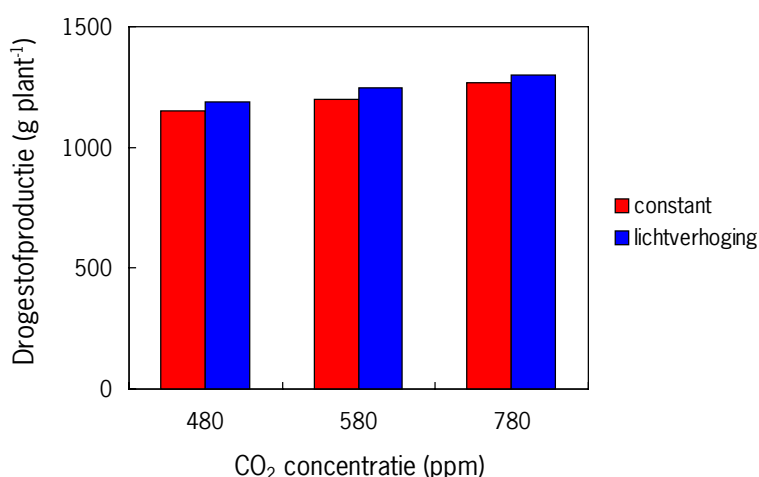
Figuur 6.1. A. Verloop van de temperatuur bij toenemende globale straling buiten als beperkte of sterke lichtverhoging wordt toegepast. Het temperatuurverloop is zodanig gekozen dat het jaargemiddelde 20.3°C blijft. B. Verloop van de CO₂ concentratie bij toenemende globale straling als lichtverhoging wordt toegepast en de gemiddelde CO₂ concentratie gedurende de teelt 480, 580 of 780 ppm CO₂ is.

Resultaten van de berekeningen met de scenario's waarin de CO₂ concentraties en temperaturen gedurende de dag constant gehouden worden (geen lichtverhoging, scenario's 1-5) laten zien dat de drogestofproductie van de totale plant (inclusief geogoste vruchten) toeneemt met toenemende CO₂ concentratie (Figuur 6.2). Het effect van 1 ppm CO₂ extra neemt af bij hogere CO₂ concentraties. Verder blijkt dat verhoging van de CO₂ concentratie niet de vegetatieve groei (stengels en bladeren) beïnvloedt, maar uitsluitend de generatieve groei (vruchten).



Figuur 6.2. Gesimuleerd verloop van de cumulatieve drogestofproductie van stengels en bladeren, vruchten en de totale plant met toenemende CO₂ concentraties

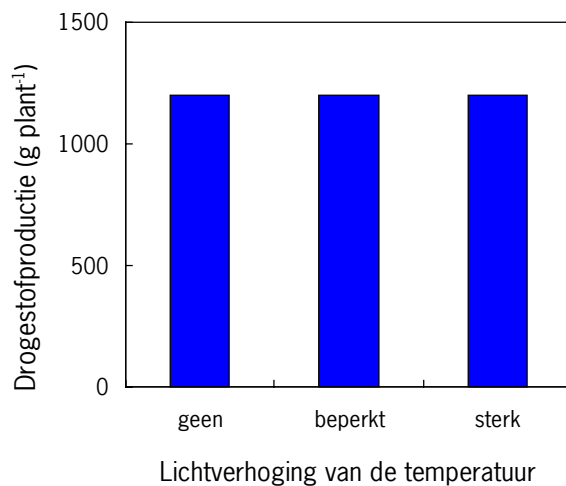
De CO₂ concentratie mee laten lopen met de straling (lichtverhoging) blijkt voor alle gemiddelde CO₂ concentraties te resulteren in een verhoging van het totaal drooggewicht van de plant met gemiddeld 3% ten opzichte van vaste CO₂ concentraties gedurende de dag (Figuur 6.3; scenario's 2-4, 6-8). Deze toename in drogestofproductie is de resultante van twee effecten. Het eerste, positieve effect op productie is de hogere CO₂ concentratie bij hoog licht bij behandelingen met lichtverhoging. Bij hoog licht heeft een verhoging van de CO₂ concentratie een sterk positief effect op de fotosynthese. Het tweede, negatieve effect op productie is het effect van wisselende CO₂ concentraties. Als gevolg van de verminderde meeropbrengst van CO₂ bij hoge concentraties is de productie bij wisselende CO₂ concentraties lager dan bij constante CO₂ niveaus. De combinatie van deze effecten leidt tot een toename van de drogestofproductie met 3% bij lichtverhoging van de CO₂ concentratie in vergelijking met een constante concentratie.



Figuur 6.3. Gesimuleerde drogestofproductie van de totale plant bij een teelt met constante CO₂ concentratie en met lichtverhoging van de CO₂ concentratie bij 3 gemiddelde CO₂ concentraties.

De hierboven uitgewerkte scenario's houden geen rekening met het feit dat de CO₂ concentratie in de praktijk hoog is bij lage lichtintensiteiten, maar dat deze daalt naarmate licht (en temperatuur in de kas) toeneemt omdat dan de ramen opengaan en de CO₂ dosering stopgezet wordt. Uit berekeningen blijkt dat wanneer de CO₂ concentratie tot een globale straling van 100 J m⁻² s⁻¹ 1000 ppm is en daarna daalt met toenemend licht tot een niveau van 350 ppm (gemiddeld 780 ppm CO₂), dit een drogestofproductie oplevert van 1163 g plant⁻¹. Dit is 9% lager dan wanneer de CO₂ concentratie continu 780 ppm is. Wanneer het zou lukken de CO₂ concentratie niet verder weg te laten zakken dan 550 ppm in plaats van 350 ppm bij een gelijkblijvende gemiddelde CO₂ concentratie, wordt de drogestofproductie 1207 g plant⁻¹. Hieruit blijkt dat ten opzichte van de huidige praktijk duidelijk winst te behalen is door CO₂ meer in afhankelijkheid van licht te doseren.

Lichtverhoging van de temperatuur met het gelijk houden van de gemiddelde temperatuur blijkt nauwelijks (< 1%) invloed te hebben op de totale drogestofproductie (Figuur 6.4; scenario's 3, 9 en 10). Dit wordt veroorzaakt door twee effecten: effect van temperatuur op fotosynthese en effect van temperatuur op de bladoppervlakte. Het eerste, positieve effect op productie is het effect van hogere kastemperaturen bij hoog licht bij toepassing van lichtverhoging. Op deze momenten zal de fotosynthese iets hoger zijn dan wanneer de temperatuur constant 22°C (geen lichtverhoging) is (Figuur 4.2B). Ook bij laag licht is de fotosynthese bij de lagere temperaturen door de toepassing van lichtverhoging iets hoger dan bij 22°C. Het tweede, negatieve effect op de productie is het effect van temperatuur op bladoppervlak. Bij toepassing van lichtverhoging is de gemiddelde temperatuur aan het begin van de teelt lager dan 22°C, waardoor planten minder bladoppervlak vormen. Zo blijkt de LAI bij de sterke lichtverhoging tot 10% kleiner te zijn dan bij behandeling zonder lichtverhoging, waardoor deze planten minder licht kunnen onderscheppen. Gezien het feit dat de drogestofproductie voor zowel geen, beperkte als sterke lichtverhoging hetzelfde is, lijkt het er op dat de positieve effecten op bladfotosynthese teniet gedaan worden door het kleinere bladoppervlak, hetgeen leidt tot een gelijkblijvende gewasfotosynthese en groei.



Figuur 6.4. Gesimuleerde drogestofproductie van de totale plant bij een teelt bij 580 ppm CO₂ continu zonder of met beperkte of sterke lichtverhoging van de temperatuur.

Wanneer de gesimuleerde drogestofproducties van de plant bij de scenario's met alleen lichtverhoging van de CO₂ concentratie (scenario's 6-8) of alleen lichtverhoging van de temperatuur (scenario's 9 en 10) vergeleken wordt met de scenario's met zowel lichtverhoging van de CO₂ concentratie als lichtverhoging van de temperatuur (scenario's 11-13 en 14-16) blijkt dat er nagenoeg geen (< 1%) additionele effecten van de lichtverhogingen optreden (data niet getoond).

6.2 Conclusies

Uit de berekeningen blijkt dat een constante CO₂ concentratie leidt tot 9% meer productie dan de praktijk waarin CO₂ concentratie hoog is bij laag licht en laag bij hoog licht. De CO₂ concentratie mee laten lopen met de straling (lichtverhoging) leidt bij gelijkblijvende gemiddelde CO₂ concentratie tot een verdere productieverhoging van 3%.

Lichtverhoging van de temperatuur leidt bij gelijkblijvende gemiddelde temperatuur niet tot een productieverhoging.

7. Conclusies en aanbevelingen

De doelstelling van dit project was een reductie in het gebruik van energie door de hoeveelheid beschikbare CO₂ zo optimaal mogelijk in te zetten. In de eerste plaats moest daarvoor het effect van verschillende continue concentraties CO₂ op de groei van paprika gekwantificeerd worden. Vervolgens werd vastgesteld of en op welke manier de plant zich aanpast aan langdurige hoge CO₂ concentraties en of deze adaptatie te voorkomen is door CO₂ pulserend te doseren. Om op korte termijn CO₂ optimaal in te kunnen zetten werden de interacties tussen de effecten van CO₂, licht en temperatuur op de fotosynthese experimenteel vastgesteld. Met deze gegevens werd het gewasgroei gekalibreerd waarna enkele scenarioberekeningen uitgevoerd werden.

7.1 Conclusies

Hieronder worden de conclusies van de verschillende onderdelen van dit project weergegeven:

- Als de CO₂ concentratie in de kaslucht toeneemt van 380 naar 780 ppm neemt de vruchtproductie met 70% toe zonder dat de vegetatieve groei (bladeren en stengels) beïnvloed wordt.
- Paprikaplanten passen zich onder de gebruikte teeltomstandigheden niet aan langdurig hoge CO₂ concentraties.
- Pulserend CO₂ doseren (afwisselend 2 dagen 780 ppm, 2 dagen 380 ppm CO₂) leidt tot een afname in vruchtproductie bij eenzelfde gemiddelde CO₂ concentratie.
- Verhogen van de lichtintensiteit of de CO₂ concentratie verhoogt de fotosynthesesnelheid. Het verhogen van de CO₂ concentratie heeft een groter effect bij hoog licht of hoge temperatuur dan bij laag licht of lage temperatuur.
- Verhogen van de temperatuur verhoogt de fotosynthese bij hoog licht. Dit effect is sterker bij hoge CO₂ concentraties dan bij lage. Bij laag licht leidt het verhogen van de temperatuur tot een afname in fotosynthesesnelheid.
- Een constante CO₂ concentratie leidt tot 9% meer productie dan de praktijk waarin CO₂ concentratie hoog is bij laag licht en laag bij hoog licht.
- CO₂ concentratie mee laten lopen met de straling (lichtverhoging) leidt bij gelijkblijvende gemiddelde CO₂ concentratie tot 3% productietoename.
- Lichtverhoging van de temperatuur leidt bij gelijkblijvende gemiddelde temperatuur niet tot een productieverhoging.

7.2 Aanbevelingen

Uit ons onderzoek blijkt dat paprikaplanten zich niet aanpassen aan langdurige hoge CO₂ concentraties. Dit houdt in dat ze in staat zijn gedurende langere tijd (maanden) met dezelfde efficiency gebruik te maken van CO₂, en dat geen 'kunstgrepen' toegepast hoeven te worden om aanpassing te voorkomen. In hoeverre dit ook geldt voor andere gewassen zoals ze in Nederlandse kassen geteeld worden is niet bekend. Het zou verder onderzoek vergen om hierover duidelijkheid te krijgen.

Uit de metingen van de interactieve effecten van licht, CO₂ en temperatuur op de fotosynthese blijkt dat het effect van een van deze factoren wordt beïnvloed door het niveau van de andere factoren. In de uitgevoerde scenarioberekeningen is hiervan gebruik gemaakt. Daaruit bleek dat wanneer CO₂ concentratie in de kaslucht constant gehouden wordt, dit een productiestijging van 9% oplevert ten opzichte van de praktijk, waarin CO₂ concentraties hoog zijn bij laag licht en laag bij hoog licht. CO₂ doseren in afhankelijkheid van de straling (lichtverhoging) kan de productie met nog enkele procenten doen toenemen. In ons onderzoek is uitsluitend vanuit plantkundig oogpunt gekeken naar het optimaal gebruik van CO₂. Maar gezien bovengenoemde resultaten is het wenselijk om verder te onderzoeken

op welke wijze de hoeveelheid beschikbare CO₂ voor gewasgroei optimaal ingezet kan worden binnen de beperkingen van een gewenst kasklimaat (temperatuur en luchtvochtigheid) en de beschikbare technische installaties.

Bij hoog licht en hoge temperatuur is het positieve effect van CO₂ op fotosynthese en drogestofproductie het grootst. Op dit moment wordt er (onder andere binnen het Energieprogramma) onderzoek gedaan naar temperatuurintegratie en teelt in een (semi-)gesloten kas. Het verdient aanbeveling binnen dergelijk onderzoek aandacht te besteden aan het effect van hogere CO₂ concentraties door uitgesteld te luchten respectievelijk niet te luchten. Dit kan een positief effect op de (vrucht)productie opleveren, zonder energiekosten.

8. Literatuur

- Aoki, M. & K. Yabuki, 1977.
Studies on the carbon dioxide enrichment for plant growth. VII. Changes in dry matter production and photosynthetic rate of cucumber during carbon dioxide enrichment. *Agricultural Meteorology* 18: 475-485.
- Besford, R.T., L.J. Ludwig & A.C. Withers, 1990.
The greenhouse effect: acclimation of tomato plants growing in high CO₂, photosynthesis and ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase protein. *Journal of Experimental Botany* 41: 925-931.
- Breuer, J.J.G. & N.J. van de Braak, 1989.
Reference year for Dutch greenhouses. *Acta Horticulturae* 248: 101-108.
- Clough, J.M. & M.M. Peet, 1981.
Effects of intermittent exposure to high atmospheric CO₂ on vegetative growth in soybean. *Physiologia Plantarum* 53: 565-569.
- Dugal, A., S. Yelle & A. Gosselin, 1990.
Influence de l'enrichissement carboné et de son mode de distribution sur l'évolution des échanges gazeux de la tomate de serre. *Canadian Journal of Plant Science* 70: 345-356.
- Gijzen, H., 1992.
Simulation of photosynthesis and dry matter production of greenhouse crops. Simulation Report CABO-TT no. 28, Wageningen, 69 pp.
- Gijzen, H., 1994.
Development of a simulation model for transpiration and water uptake and an integral growth model. AB-DLO Report 18, Wageningen, 90 pp.
- Gijzen, H., 1995.
Short-term crop responses. In: *Greenhouse climate control an integrated approach* (J.C. Bakker, G.P.A. Bot, H. Challa & N.J. van de Braak, eds). Wageningen Pers, Wageningen: 16-35.
- Heuvelink, E., 1996.
Tomato growth and yield: quantitative analysis and synthesis. Proefschrift Landbouwniversiteit Wageningen, 326 pp.
- Kimball, B.A., 1986.
Influence of elevated CO₂ on crop yield. In: *Carbon dioxide enrichment of greenhouse crops. Volume II. Physiology, yield and economics* (H.Z. Enoch & B.A. Kimball, eds). CRC Press Inc., Boca Raton, Florida: 105-115.
- Marcelis, L.F.M., 1994.
Fruit growth and dry matter partitioning in cucumber. Proefschrift Landbouwniversiteit Wageningen, 173 pp.
- Marcelis, L.F.M., E. Heuvelink & J. Goudriaan, 1998.
Modelling biomass production and yield of horticultural crops: a review. *Scientia Horticulturae* 74: 83-111.
- Mortensen, L.M., 1984.
Photosynthetic adaptation in CO₂ enriched air and the effect of intermittent CO₂ application on greenhouse plants. *Acta Horticulturae* 162: 153-158.
- Nederhoff, E.M. & J.A.M. van Uffelen, 1988.
Effects of continuous and intermittent carbon dioxide enrichment on fruit set and yield of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.). *Netherlands Journal of Agricultural Science* 36: 209-217.
- Nederhoff, E.M., 1994.
Effects of CO₂ concentration on photosynthesis, transpiration and production of greenhouse fruit vegetable crops. Proefschrift Landbouwniversiteit, 213 pp.
- Peet, M.M., S. Huber & D.T. Patterson, 1986.
Acclimation to high CO₂ in monoecious cucumbers. II. Carbon exchange rates, enzyme activities, and starch and nutrient concentrations. *Plant Physiology* 80: 63-67.

Von Caemmerer, S. & G.D. Farquhar, 1981.

Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves.
Planta 153: 376-387

Yelle, S., R.C. Beeson, M.J. Trudel & A. Gosselin, 1989.

Acclimation of two tomato species to high atmospheric CO₂. II. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and phosphoenolpyruvate carboxylase. *Plant Physiology* 90: 1473-1477.

Yelle, S., R.C. Beeson, M.J. Trudel & A. Gosselin, 1990.

Duration of CO₂ enrichment influences growth, yield, and gas exchange of two tomato species.
Journal of the American Society for Horticultural Science 115: 52-57.