

Zuiniger met CO₂ bij gelijkblijvende of hogere productie?



November 2015

S.W. Hogewoning, S.H. Persoon, G. Trouwborst, C.S. Pot en J. Sanders

Zuiniger met CO₂ bij gelijkblijvende of hogere productie?

November 2015

S.W. Hogewoning¹, S.H. Persoon², G. Trouwborst¹, C.S. Pot³ en J. Sanders⁴

¹) Plant Lighting B.V.
Veilingweg 46
3981 PC Bunnik
info@plantlighting.nl
www.plantlighting.nl

²) Inno-agro B.V.
Zwethlaan 52
2675 LB Honselersdijk
stefan@inno-agro.nl
www.inno-agro.nl

³) Plant Dynamics B.V.
Kon. Julianastraat 23
6668 AG Randwijk
sander@plant-dynamics.nl
www.plant-dynamics.nl

⁴) Proeftuin Zwaagdijk
Zwethlaan 52
2675 LB Honselersdijk

REFERAAT

S.W. Hogewoning, S.H. Persoon, G. Trouwborst, C.S. Pot, J. Sanders: Zuiniger met CO₂ bij gelijkblijvende of hogere productie? Plant Lighting B.V., Bunnik. 55p.

Uw sector investeert in dit project via het  Productschap Tuinbouw

PT projectnummer: 14891



Ministerie van Economische Zaken



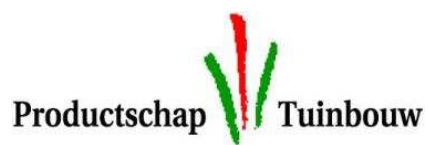
© 2015 Plant Lighting B.V.

Dit rapport is tot stand gekomen in samenwerking met het ministerie van Economische Zaken en het Productschap Tuinbouw in het kader van het programma Kas als Energiebron, ter stimulering van energiebesparende maatregelen in de tuinbouw. De resultaten mogen vrij gebruikt worden, mits de bronnen worden vermeld. Plant Lighting B.V. is niet aansprakelijk voor eventuele schadelijke gevolgen als gevolg van gebruik van gegevens uit deze uitgave.

Inhoudsopgave

SAMENWERKENDE PARTIJEN	5
SAMENVATTING.....	6
DANKWOORD.....	8
1 INTRODUCTIE	9
1.1 Achtergrond effecten van CO ₂ en 'luie bladeren'	9
1.2 Gedachtelijk onderzoek.....	12
1.3 Doelstelling project	12
1.4 Leeswijzer	13
2 MATERIAAL EN METHODEN	14
2.1 Uitvoering fase 1, najaarsteelt tomaat en paprika (2013)	14
2.2 Uitvoering fase 2, voorjaarsteelt paprika (2014).....	15
2.3 Uitvoering fase 3, voorjaarsteelt paprika (2015).....	17
2.4 Uitvoering fase 4, praktijkmetingen paprika zomer (2015).....	19
2.5 Metingen van de fotosynthese.....	20
3 RESULTATEN NAJAARSTEELT 2013	22
3.1 Tomaat	22
3.2 Paprika.....	23
3.3 Samenvattende discussie najaarsteelt tomaat en paprika.....	24
4 RESULTATEN VOORJAARSTEELT PAPRIKA 2014.....	26
4.1 Korte termijn aanpassingen van bladeren aan hoog CO ₂ ?	26
4.2 Lange termijn aanpassing van bladeren aan hoog CO ₂ ?	28
4.3 Voorkomen van 'luie' bladeren?	30
4.4 Lichtrespons bij hoog of laag RV in de middag.....	31
4.5 Samenvattende discussie voorjaarsteelt paprika	32
5 RESULTATEN VOORJAARSTEELT PAPRIKA 2015.....	34
5.1 Zijn 'luie' bladeren reversibel?	34
5.2 Samenvattende discussie reversibiliteit van Rubisco.....	36
6 RESULTATEN PRAKTIJKMETINGEN ZOMER 2015	37
7 BELANGRIJKSTE CONCLUSIES.....	41
REFERENTIES.....	42
BIJLAGE 1. FOTOSYNTHESE DE MOTOR VAN DE PLANT.....	44
BIJLAGE 2. WAAROM HEEFT CO ₂ DOSEREN ZIN?.....	45
BIJLAGE 3. DE CO ₂ -RESPONSE CURVE.....	47
BIJLAGE 4 MORFOLOGISCHE KENMERKEN.....	50
BIJLAGE 5 TECHNISCHE DETAILS CABINES	51
BIJLAGE 6A CO ₂ SETPOINTS EN GEREALISEERD T/M WEEK 31	52
BIJLAGE 6B CO ₂ SETPOINTS EN GEREALISEERD NA WEEK 31	53
BIJLAGE 7 KLIMAAT CO ₂ CABINES	54

Samenwerkende partijen



Samenvatting

Inleiding

CO₂ werkt in het algemeen productie-verhogend voor gewassen. Omdat CO₂ op veel bedrijven als restproduct beschikbaar is, geldt nogal eens de gedachte "baadt het niet, dan schaadt het niet". Echter, veel CO₂ doseren heeft ook nadelen:

1. CO₂ kan kostbaar zijn, denk aan verwarming met aardwarmte.
2. Een hoge CO₂ dosering kan tot problemen leiden door verontreinigingen (o.a. NO_x).
3. Langdurige blootstelling aan verhoogd CO₂ kan leiden tot 'luie bladeren': Oftewel, de toename in productiesnelheid door verhoogd CO₂ neemt naar verloop van tijd af.

Dit onderzoek richt zich op het als derde genoemde punt. Wereldwijd wordt onderzoek gedaan naar lange termijn effecten van verhoogd CO₂ bij o.a. akkerbouwgewassen. De algemene trend is dat langdurig verhoogd CO₂ minder productieverhoging oplevert dan men vroeger dacht, omdat planten CO₂ minder effectief gaan benutten. Voor tuinbouwgewassen is nog weinig bekend over mogelijke nadelige effecten van langdurig hoog CO₂. In de wintermaanden is CO₂ vaak continu hoog, maar als de ramen in het voorjaar opengaan, dan zakt de concentratie CO₂ in. Wat doet dat met de productiviteit?

Doelstelling

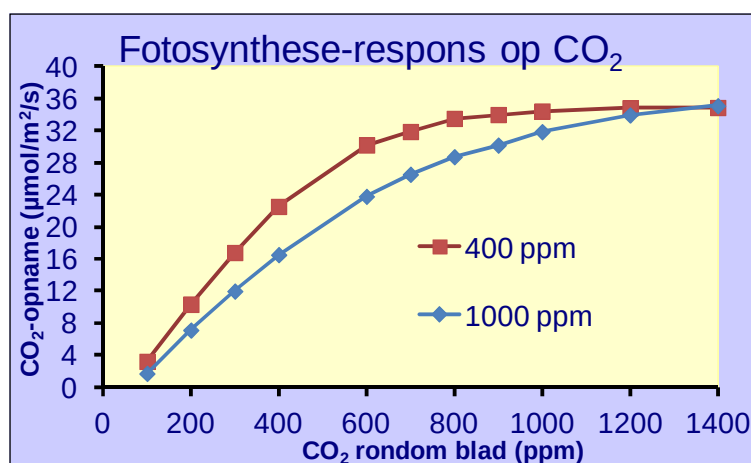
De effecten van langdurige blootstelling aan hoge CO₂-concentraties op de benutting van CO₂ voor de fotosynthese worden onderzocht bij tomaat en paprika. Het uiteindelijke doel is om CO₂ op een efficiëntere manier in de glastuinbouw in te zetten: Op jaarbasis minder CO₂ doseren en toch minimaal een gelijke productie behalen. Dit fundamentele onderzoek aan bladeren van paprika en tomaat is hierin een eerste stap.

Onderzoeksmethoden

Voor het onderzoek zijn zes glazen cabines van 1.4 m² ieder gebouwd (Demokwekerij te Honselersdijk). Hierin konden CO₂, RV en temperatuur worden gecontroleerd. In fase 1 (najaar van 2013) werd parallel tomaat en paprika geteeld bij 400, 700 en 1000 ppm CO₂. In fase 2 (voorjaar 2014) werd alleen paprika geteeld bij 400 en 1000 ppm CO₂ (in duplo). Tevens werden twee 'wisselcabines' ingericht die een warme periode in de praktijk simuleerden: 1000 ppm CO₂ dat in de middag zakte tot 400 ppm. In één van de twee wisselcabines zakte de RV mee in de middag en in de andere niet (simulatie verneveling). In fase 3 (voorjaar 2015) werd opnieuw paprika geteeld bij 400 ppm (twee cabines) en 1000 ppm (vier cabines). Na vaststelling van 'luie bladeren' bij 1000 ppm, zijn twee cabines van 1000 ppm overgegaan op een wisselregime tussen 500-1000 ppm om na te gaan of de 'luiheid' reversibel was. Met fotosynthese-meetapparatuur is bij alle behandelingen in detail gemeten hoe de bladeren de verschillende concentraties CO₂ benutten voor de fotosynthese en hoe de huidmondjes reageren. Eerst is na enige weken gemeten aan bladeren die al waren ontwikkeld bij start van de proef. Daarvan lag de blad anatomie dus al vast. Vervolgens is gemeten aan bladeren die volledig in de cabines zijn ontwikkeld.

Resultaten en conclusies

- Bladeren die al ontwikkeld waren tijdens de opkweek vertoonden geen aanpassing in de benutting van CO₂ na enige weken teelt bij continu 1000 ppm CO₂.
- Langdurige teelt bij 1000 ppm CO₂ gaf ook geen 'luie bladeren' bij tomaat.
- Tomaat was bij 600 ppm CO₂ al grotendeels verzadigd en bij 700 ppm volledig. Meer dan 600 à 700 ppm CO₂ is bij tomaat dus niet zinvol op basis van deze metingen.
- Paprika was bij 700 à 800 ppm CO₂ al grotendeels verzadigd. Meer dan 700 à 800 ppm CO₂ is bij paprika dus niet zinvol op basis van deze metingen. In de namiddag bij lagere RV is het mogelijk zinvol iets meer te doseren door een lagere huidmondjesopening.
- Langdurige paprikateelt bij 1000 ppm CO₂ gaf wel 'luie bladeren' t.o.v. 400 ppm.
 - o De bladeren van planten geteeld bij 400 ppm hadden bij 600 ppm een even hoge fotosynthese als de hoog-CO₂ aangepaste planten gemeten bij 900 ppm CO₂ (zie Figuur).
 - o Oorzaak is niet de huidmondjes, maar lagere Rubisco-capaciteit (lagere V_{cmax}).
 - o Effect groter in voorjaar dan in najaar (daling V_{cmax} respectievelijk 30% en 10 %)
 - o Wel momentaan effect van hoog CO₂ op huidmondjes: Lagere geleidbaarheid en dus ook minder verdamping. Dat bespaart energie in de winter.
 - o De 'luiheid' bleek zes dagen nadat het 1000 ppm regime gewijzigd was in een wisselregime tussen 500-1000 ppm ('voorjaarsregime') reversibel te zijn. Er is dus slechts korte tijd sprake van een lagere productiviteit van een gewas met 'luie' bladeren na zakkende CO₂-concentratie in de kas. Dus geen noodzaak tot aanpassing van de doseerstrategie in de winter. Hierbij dient wel opgemerkt te worden dat voor een hoge productiviteit van 'luie bladeren' de CO₂-concentratie ook hoog gehouden moet worden. Dit benadrukt dat doseren tot 800ppm CO₂ in winter genoeg is, ervan uitgaande dat dit leidt tot een mindere mate van 'luiheid' dan continu 1000 ppm. Dit laatste zou nog moet worden opgehelderd.



Reactie van de fotosynthesesnelheid op verschillende CO₂-concentraties rondom het blad. Gemeten is aan bladeren die ontwikkeld zijn bij continu 400 en 1000 ppm CO₂ (n=13). Bladeren aangepast aan 400 ppm kunnen lagere CO₂-concentraties beduidend efficiënter benutten dan bladeren aangepast aan 1000 ppm.

Dankwoord

Dit onderzoek is ondersteund door het programma 'Kas als Energiebron', gefinancierd door het Ministerie van EZ en het Productschap Tuinbouw.

We willen een aantal personen nog met name hartelijk bedanken voor hun bijdrage en inzet: Onderzoekscoördinatoren Leo Oprel (EZ) en Dennis Medema (LTO Glaskracht Nederland) van het programma 'Kas als Energiebron' en Ferdi van Elswijk (Prominent) voor kritische discussie over het onderzoeksvoorstel. Steef van Adrichem (tomatenteler), Kees & Rolf Vijverberg (kwekerij C. & R. Vijverberg), Daaf Steentjes (kwekerij De Wieringermeer) en Bart van der Valk (Zwingrow) voor hun betrokkenheid en input gedurende het onderzoek. Ary de Jong en collegae van de Demokwekerij voor de teeltverzorging en nuttige inhoudelijke bijdragen.

November 2015

Sander Hogewoning, Stefan Persoon, Govert Trouwborst, Sander Pot, en Jeroen Sanders

1 Introductie

Bij de meeste kasgewassen werkt het doseren van CO₂ productie verhogend. Omdat CO₂ tot dusverre op veel bedrijven als restproduct beschikbaar is, geldt nogal eens de gedachte "baadt het niet, dan schaadt het niet". Echter, veel CO₂ doseren heeft ook nadelen:

1. Een ruime beschikbaarheid van goedkoop CO₂ is in de toekomst onzeker; bij verwarming met aardwarmte zal bijvoorbeeld CO₂ moeten worden ingekocht.
2. Een hoge CO₂ dosering kan tot problemen leiden door verontreinigingen (o.a. NO_x).
3. Langdurige blootstelling aan verhoogd CO₂ kan leiden tot 'luie bladeren', dat wil zeggen: de toename in productiesnelheid door verhoogd CO₂ neemt naar verloop van tijd af.

Dit onderzoek richt zich op het als derde genoemde punt.

1.1 Achtergrond effecten van CO₂ en 'luie bladeren'

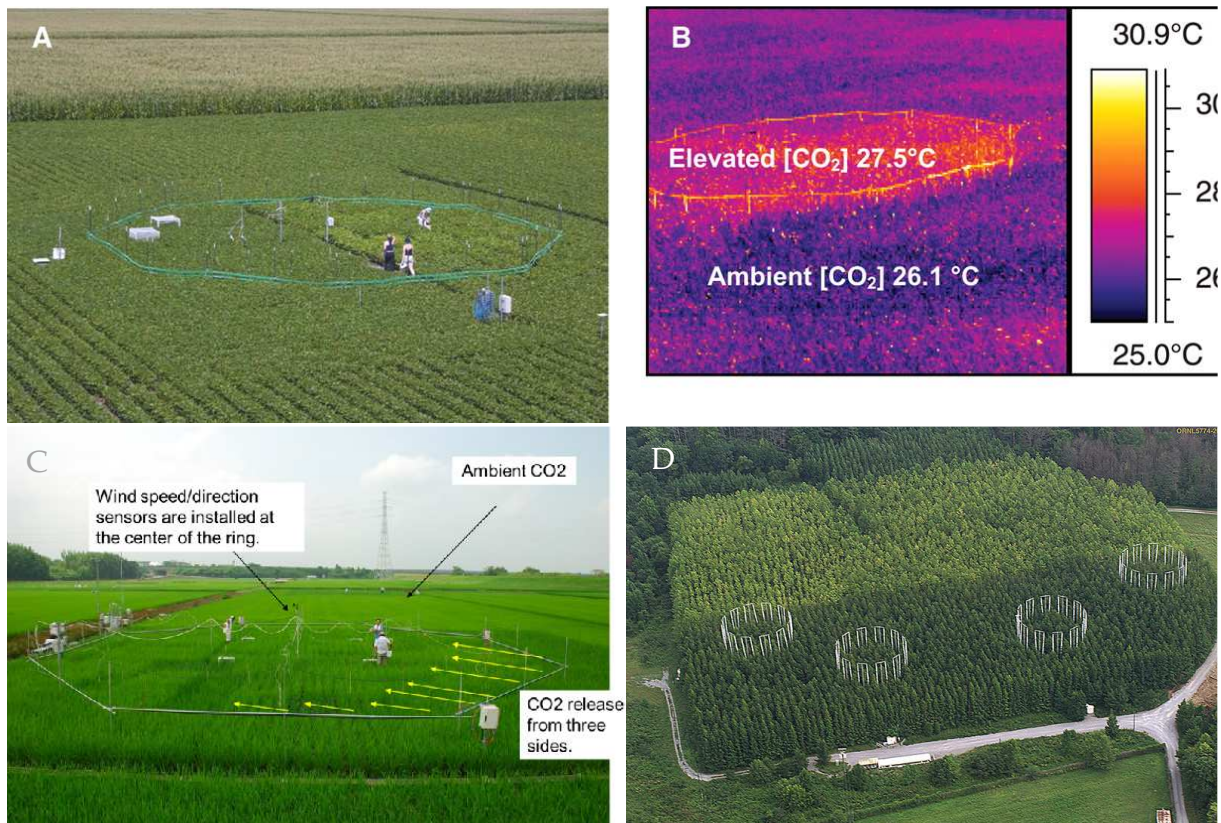
Basiskennis

Er is de afgelopen tientallen jaren veel onderzoek gedaan naar de effecten van CO₂ op de fotosynthesesnelheid in bladeren en op de oogst. Het algemene beeld is dat de fotosynthesesnelheid van C3-gewassen, waaronder ook de meeste tuinbouwgewassen vallen, fors omhoog gaat bij een toenemende CO₂-concentratie. Metingen laten zien dat de fotosynthesesnelheid bijna lineair stijgt bij een toenemende CO₂-concentratie tot ±350 ppm (zie figuur in Bijlage 3). Bij verder stijgende CO₂-concentraties wordt de toename in de fotosynthese steeds minder ('wet van de verminderende meeropbrengst'). Vanaf ±800 ppm is er bij de meeste C3-planten geen of slechts een zeer beperkte verdere toename van de fotosynthese. Bij fotosynthese-metingen waarbij een blad ingeklemd is in een bladkamer (zie Foto 2), wordt vaak een toename in de orde van 30 tot 50% gemeten bij 800 ppm ten opzichte van 400 ppm CO₂. Dit soort metingen dienen ook als input voor fotosyntheseberekeningen van veel gewasgroeimodellen.

Recentere inzichten

Vanaf de jaren '90 kwam er wereldwijd steeds meer interesse in de lange termijn effecten van een verhoogde CO₂-concentratie op gewasproductiviteit. Deze interesse was gebaseerd op de vraag wat de gevolgen van de wereldwijde klimaatveranderingen zijn voor de productiviteit van voedselgewassen en bossen. De wereldwijde klimaatverandering wordt gekenmerkt door een toename in temperatuur, gebieden met droogte en van CO₂ in de atmosfeer. Inschattingen van de gevolgen voor gewasgroei waren ten dele negatief (vooral door droogte). Echter, men berekende met modellen dat de negatieve effecten hiervan weer grotendeels gecompenseerd worden door positieve effecten van meer CO₂ op de productiviteit. In dezelfde periode begon men ook met grootschalige onderzoeken naar de lange termijn effecten van CO₂ in het open veld: De

zogenaamde 'FACE-studies' (Free Air CO₂ Enrichment; Zie Figuur 1). Dit soort onderzoeken richten zich voornamelijk op belangrijke voedselgewassen zoals tarwe rijst, mais, soja en sorghum ('kafferkoren'), en ook op verschillende boomsoorten.



Figuur 1. Free Air CO₂ Enrichment (FACE) studies op verschillende locaties in de wereld. Binnen de ringen op de foto's wordt een hogere CO₂-concentratie dan in de atmosfeer aangehouden gedurende een langere periode. Dit gebeurt door computergestuurd de juiste hoeveelheid CO₂ op het juiste moment en op de juiste positie te doseren, waarbij rekening wordt gehouden met windsnelheid en windrichting. Bovenaan: Soyface bij de universiteit van Illinois, USA (A) en een infrarood temperatuurkaart van het gewas op een zonnige dag (B), waar te zien is dat binnen de ring met een hogere CO₂-concentratie de temperatuur overdag hoger is, vanwege het remmende effect van CO₂ op de huidmondjesopening en dus de verdamping (Bron: Long et al, 2006). Onderaan (C): rijst in Tsukuba FACE Facility, Japan en (D) bladverliezende bomen in de FACE-faciliteit van Oak Ridge National Laboratory in Tennessee, USA.

In de literatuur wordt uitgebreid verslag gedaan van de lange termijn effecten van verhoogd CO₂ die voortkomen uit bovengenoemde 'FACE-studies' (zie o.a. overzichtswerk van Ainsworth & Long, 2005 en Long et al, 2010). Bij de belangrijkste C₃ voedselgewassen is de algemene trend dat de opbrengstverhoging door een hogere CO₂-concentratie ongeveer de helft is van de eerder voorspelde verhoging op basis van lab-studies. Ook het effect van CO₂ op de fotosynthesesnelheid was vaak beduidend lager in de FACE-studies dan in eerdere lab-studies. De effecten variëren overigens sterk: bij sommige plantensoorten zijn de verschillen tussen lab-studies en in de FACE-proefvelden minimaal, terwijl bij andere gewassen de benutting van CO₂ veel sterker afneemt. Ook

blijken de positieve effecten van verhoogd CO₂ op de oogst in het algemeen kleiner in proefvelden waar minder stikstof wordt bemest (Long *et al*, 2006). Dit omdat Rubisco veel stikstof vraagt (~25% van alle stikstof in ene blad) en delen van de plant concurreren om stikstof. Hierdoor kan de hoeveelheid Rubisco per bladoppervlak kleiner worden bij verhoogd CO₂ onder stikstofarme omstandigheden, zodat meer stikstof voor andere functies gebruikt kan worden (Ainsworth & Long, 2005).

Fysiologische oorzaken afname CO₂ benutting

Er zijn twee fysiologische oorzaken die vaak genoemd worden als oorzaak voor de lagere benutting van CO₂ na langdurige blootstelling van planten aan een verhoogde CO₂-concentratie: (1) de huidmondjes en (2) de hoeveelheid en capaciteit van het enzym dat CO₂ bindt (Rubisco; zie Bijlage 2 en 3 voor verdere toelichting).

Blootstelling aan verhoogd CO₂ doet in het algemeen de huidmondjesgeleidbaarheid afnemen, waardoor CO₂ moeilijker het blad binnendringt (Drake *et al*, 1997). Overigens hebben twee meta-analyses van een groot aantal onderzoeken uitgewezen dat langdurig verhoogd CO₂ geen structurele aanpassingen geeft aan de huidmondjesgeleidbaarheid (Medlyn *et al*, 2001; Ainsworth & Rogers, 2007, zie ook een literatuuroverzicht in Trouwborst *et al*, 2010). Ainsworth & Rogers (2007) rapporteren weliswaar een 22% afname in huidmondjesgeleidbaarheid door een toename van 370 naar 570 ppm CO₂ (267 toetsen), maar die afname kon niet verklaard kan worden door een afname van de huidmondjesdichtheid (huidmondjes per cm² blad). Dat wil zeggen dat als de huidmondjesgeleidbaarheid bij een gelijke CO₂-concentratie gemeten wordt, er geen verschil is in huidmondjesopening van bladeren die bij een lage of een hoge CO₂-concentratie zijn opgegroeid. De lagere huidmondjesgeleidbaarheid bij verhoogd CO₂ lijkt dus vooral een momentaan effect op de openingstoestand te zijn. Overigens waren er in een aantal studies wel grote effecten van verhoogd CO₂ op de huidmondjesdichtheid, maar in het merendeel van de studies was het effect niet significant.

Ook kan de capaciteit van het enzym dat CO₂ bindt in het blad (Rubisco) afnemen. In Bijlage 2 en 3 wordt in het kort het belang en de werking van Rubisco toegelicht. Verschillende overzichtsstudies laten zien dat de capaciteit van Rubisco afneemt in bladeren opgegroeid bij verhoogd CO₂. Een meta-analyse van 8 onderzoeken aan 11 soorten door Drake *et al* (1997) laat een gemiddelde afname in de hoeveelheid Rubisco per oppervlakte blad zien van 15% en een 24% afname in Rubisco-activiteit. De maximale snelheid waarmee Rubisco CO₂ kan binden (V_{Cmax}) is geanalyseerd voor een groep voedselgewassen die bij gemiddeld 350 ppm (laag CO₂) of 567 ppm (hoog CO₂) opgroeiden, en nam bij hoog CO₂ gemiddeld met 17% af (Ainsworth en Rogers, 2007). Een afname in V_{Cmax} werd consistent gemeten, echter, de mate waarin V_{Cmax} afnam varieerde wel sterk tussen verschillende soorten en studies.

1.2 *Gedachtelijn onderzoek*

Het is niet bekend of het fenomeen 'luie bladeren' ook een rol speelt bij gangbaar in Nederland geteelde kasgewassen. Als dit wel zo is, dan geldt de volgende gedachtelijn: Een 'lui' blad blijft waarschijnlijk productief, zolang er maar een hoge CO₂-concentratie in de kas aanwezig is. Maar zodra de luchtramen opengaan in het voorjaar, dan zakt de CO₂-concentratie in de kas. Bladeren die door langdurige blootstelling aan hoog CO₂ minder efficiënt zijn geworden in het benutten van CO₂, die zouden dan een minder hoge fotosynthesesnelheid moeten hebben dan bladeren die niet 'lui' zijn.

Minder CO₂ doseren tegen het voorjaar voorkomt dan mogelijk dat het blad 'lui' wordt en houdt de bladeren actiever. Dit zou op basis van de literatuur vooral moeten komen door behoud van een grotere capaciteit van het enzym Rubisco. Hierdoor wordt CO₂ efficiënter opgenomen als de CO₂-concentraties in de kas omlaag gaan. Dit verhoogt de gewasproductiviteit.

Het is voorafgaand aan dit onderzoek niet goed mogelijk om te voorspellen in hoeverre het fenomeen 'luie bladeren' van toepassing is voor kasgewassen. De ruime beschikbaarheid van stikstof in kasteelten zouden eraan kunnen bijdragen dat de negatieve effecten van langdurig hoog CO₂ meevallen. Echter, daartegenover is in de 'FACE-studies' vaak gewerkt met een verhoogde CO₂-concentratie van 475 tot 600 ppm (Ainsworth & Long, 2005), terwijl in de tuinbouw vaak tot 800 à 1000 ppm of zelfs nog meer gedoseerd wordt in de winter. Dit vergroot mogelijk weer de kans op het optreden van het fenomeen 'luie bladeren'.

1.3 *Doelstelling project*

In dit project worden de effecten van langdurige blootstelling van de kasgewassen tomaat en paprika aan hoge CO₂-concentraties op de benutting van CO₂ voor de fotosynthese onderzocht. Het uiteindelijke doel is om met de kennis die uit dit onderzoek voortvloeit CO₂ op een efficiëntere manier in de glastuinbouw in te zetten: op jaarbasis minder CO₂ doseren en toch minimaal een gelijke productie behalen. Dit fundamentele onderzoek aan bladeren van paprika en tomaat is hierin een eerste stap.

1.4 Leeswijzer

- Hoofdstuk 2 bevat materiaal en methoden
- Hoofdstuk 3 bevat de resultaten van de najaarsteelt met tomaat en paprika in 2013
- Hoofdstuk 4 en 5 bevatten de resultaten van de voorjaar/zomerteelt van paprika in respectievelijk 2014 en 2015.
- Hoofdstuk 6 bevat de resultaten van de fotosynthesemetingen in de praktijk tijdens dagen met hoge instraling.
- Bijlage 1, 2 en 3 gaan kort in op het basisproces fotosynthese, op de plantkundige reden waarom CO₂-doseran zin heeft, en op de achtergronden van de CO₂-response curve, Rubisco en de bepaling van de enzymactiviteit.
- Bijlage 4, 5, 6 en 7 bevatten respectievelijk morfologische details van de planten opgegroeid onder verschillende CO₂-concentraties, de technische details van de cabines, het verloop van de CO₂ over de dag en de RV en temperatuur.

2 Materiaal en Methoden

Het onderzoek in de CO₂-cabines van Demokwekerij Westland te Honselersdijk werd in drie fasen uitgevoerd. In fase 1 werd parallel de gewassen tomaat en paprika geteeld. Dit onderzoek liep in het najaar van 2013. In fase 2 en 3 werd alleen paprika geteeld. Deze onderzoeken liepen respectievelijk in voorjaar/zomer 2014 en voorjaar/zomer 2015. In fase 4 werd de CO₂-benutting onderzocht in een praktijksituatie in de zomer. Deze laatste fase stond min of meer los van de andere fasen.

2.1 *Uitvoering fase 1, najaarsteelt tomaat en paprika (2013)*

Ten behoeve van het onderzoek is gebruik gemaakt van de 'CO₂ cabins' bij Demokwekerij Westland. Dit zijn zes glazen cabines waarin CO₂, RV en temperatuur nauwkeurig kunnen worden geregeld (zie Foto 1). Voor technische details over de cabines: zie Bijlage 5. In het najaar van 2013 zijn in drie cabines jonge paprika-planten (ras: 'Nagano') geplant (week 40). Twee weken later zijn in de overige 3 cabines jonge tomatenplanten (ras: 'Brioso') geplant (week 42). De planten groeiden vervolgens bij respectievelijk 400, 700 en 1000 ppm CO₂ gedurende de dag. Gedurende de nacht lagen de CO₂-concentraties dicht bij elkaar.



Foto 1. Onderzoekscabines in Demokwekerij Westland te Honselersdijk met voor paprika en achter tomaat. De afmetingen van de cabines zijn 140 x 87 x 256 cm (lxbxh), hierin kunnen CO₂, RV en temperatuur worden gecontroleerd

Bij tomaat is 8 tot 9 dagen na plaatsing van de planten bij de verschillende CO₂ regimes gemeten hoe de bladeren CO₂ benutten (week 43). Bij paprika is 15 tot 16 dagen na planten

gemeten (week 42), vanwege de langzamere bladontwikkeling dan tomaat. Hiertoe is met de Licor-6400 fotosynthesemeter aan individuele bladeren de fotosynthese-respons op wisselend CO₂ gemeten. Uit deze metingen is de huidmondjesgeleidbaarheid en de capaciteit van het enzym dat CO₂ bindt in het blad (Rubisco) berekend (Voor details zie Bijlage 3). De metingen vonden dus plaats aan bladeren die in de opkweek al waren aangelegd (zie Foto 2 links). De paprikaplanten waren gezaaid bij Plantenkwekerij van der Lugt te Bleiswijk en verder opgekweekt in de klimaat-units van Plant Lighting te Bunnik bij 400 ppm CO₂. De tomatenplanten waren opgekweekt bij gemiddeld 500 ppm CO₂. De bladanatomie was dus al bepaald tijdens de opkweek, maar ze waren wel 8 (tomaat) en 15 (paprika) dagen blootgesteld aan verschillende CO₂-concentraties.

In week 49 is opnieuw gemeten hoe de CO₂-respons van de bladeren was. Ditmaal dus aan bladeren die gedurende 7 tot 9 weken voor respectievelijk tomaat en paprika bij de verschillende CO₂ regimes zijn gegroeid. De bladeren waaraan gemeten is, zijn dus ontwikkeld bij de verschillende CO₂ regimes (zie ook Foto 2 rechts).



Foto 2. Meting van CO₂-benutting met de LI-COR-6400 draagbare fotosynthesemeter. In het apparaat kunnen PAR, CO₂, temperatuur en vocht gevarieerd worden. Op deze manier is de fotosynthesesnelheid gemeten bij wisselend PAR of CO₂ aan een ingeklemd blad Links: Meting aan een paprikablاد dat al aangelegd was bij de plantenkweker. Rechts: Meting aan een blad dat ontwikkeld is in de onderzoekscabine.

2.2 Uitvoering fase 2, voorjaarsteelt paprika (2014)

Aanleiding

In het projectvoorstel was een verkennende fase (Fase 1) en een opschalingsfase (Fase 2) opgenomen. In Fase 2 zouden de inzichten uit Fase 1 worden gebruikt om in een kasproef te onderzoeken of een minimaal gelijke opbrengst kon worden gerealiseerd met veel minder CO₂-verbruik. De basis hiervoor is het 'trainen' van de bladeren met een lagere CO₂-concentratie dan gebruikelijk, zodat voorkomen wordt dat de bladeren 'lui' worden en daardoor lagere CO₂-concentraties bij geopende ramen slechter benutten.

Op basis van de resultaten in fase 1 (zie hoofdstuk 3) bleek het niet zinvol om een kasproef met tomaat uit te voeren. Immers, het 'trainen' van de bladeren met lager CO₂ bleek bij tomaat geen effect te hebben. Bij paprika bleek er wel een positief effect te zijn in het 'trainen' van de bladeren met lager CO₂. Echter dit effect werd onvoldoende groot geacht om een strategie voor een ander CO₂-regime op te kunnen baseren en te toetsen in een kasproef. Wel bood dit voldoende aanleiding om deze onderzoekslijn in de onderzoekscabines voort te zetten. Zoals in de discussie van hoofdstuk 3 beschreven, is in een lichtere periode mogelijk een groter effect van gewenning aan een hoge CO₂-concentratie te verwachten. Vandaar dat in fase 2 bij paprika nogmaals de effecten van langdurige blootstelling aan verschillende CO₂-concentraties is gemeten, ditmaal in een periode met veel meer natuurlijk daglicht.

Proefopzet

Vanwege de geringe mate van verschil in CO₂ benutting tussen de behandelingen in Fase 1 van dit project is gekozen om in fase 2 alleen naar de extreme behandelingenverschillen te kijken (400 en 1000 ppm). Daarnaast zijn twee behandelingen met een wisselend CO₂ en RV regime in de proef opgenomen: in beide 'wisselcabines' daalde het CO₂ niveau in het begin van de middag van 1000 ppm naar 400 ppm, evenals in de praktijk op warme dagen voor kan komen. In de ene wisselcabine daalde de RV tegelijkertijd mee van 80% tot 45 à 55%, in de andere niet (simulatie verneveling). De behandelingen in deze wissel-cabines zijn enerzijds uitgevoerd om na te gaan of het ontstaan van 'luie bladeren' kan worden tegengaan, zonder daarvoor de productievoordelen van CO₂-dosering te hoeven inleveren. Anderzijds biedt het inzicht in de effecten van verneveling op de licht-benutting voor de fotosynthese op warme middagen met een hoge VPD.

<i>Cabine 6</i>	<i>Cabine 5</i>	<i>Cabine 4</i>
400 ppm CO ₂ continu RV continu hoog	1000 ppm 's ochtends 's middags 400 ppm RV continu hoog	1000 ppm CO ₂ continu RV continu hoog
1000 ppm CO ₂ 's ochtends 's middags 400 ppm RV 's middags laag	1000 ppm CO ₂ continu RV continu hoog	400 ppm CO ₂ continu RV continu hoog
<i>Cabine 1</i>	<i>Cabine 2</i>	<i>Cabine 3</i>

Figuur 2. Plattegrond CO₂-cabines gedurende de voorjaarsteelt

Dit levert de volgende proefopzet (6 CO₂-cabines):

- De 400 ppm en 1000 ppm cabines zijn in tweevoud (cabines 2, 3, 4 en 6; Figuur 2)
- Verder nog twee 'wisselcabines' (1 en 5), waarbij net als in de praktijk op zomerse dagen de CO₂-concentratie in de middag daalt.
- In een van de twee wisselcabines daalt ook de RV, in de andere niet. Dit laatste simuleert een praktijksituatie met verneveling.

De teelt werd gestart in het voorjaar van 2014. 14 april werden de planten in cabines geplaatst, na opkweek bij gemiddeld 500 ppm CO₂ in de Demokwekerij. Op 29 april werden de behandelingen ingezet. In oktober werd de teelt beëindigd. Het gebruikte ras was 'Davos'.

Opnieuw is op twee momenten de fotosynthese gemeten:

- Korte acclimatietijd (alleen bij 400 en 1000 ppm continu): Metingen aan bladeren die anatomisch zijn gevormd in de opkweek
- Lange acclimatietijd (alle behandelingen). Bladeren anatomisch gevormd bij verschillende CO₂-concentraties.

De metingen na een korte acclimatietijd, vonden eind mei 2014 plaats. Hiertoe waren net volgroeide bladeren gelabeld bij de start van de behandelingen, ruim drie weken eerder. De volgroeide meetbladeren zaten ongeveer 30 cm onder de kop van het gewas.

De metingen na een lange acclimatietijd werden eind juli uitgevoerd, dus zo'n 11 weken na start van de behandelingen. Hierbij werden net volgroeide bladeren in de kop van de plant gemeten. Tevens zijn na het beëindigen van de proef de morfologische kenmerken van de aan de verschillende CO₂-regimes blootgestelde planten bepaald. Deze metingen zijn uitgevoerd in oktober 2014 en staan vermeld in Bijlage 4.

2.3 *Uitvoering fase 3, voorjaarsteelt paprika (2015)*

Aanleiding

Naar aanleiding van de resultaten van 2014 waarbij een groot effect van hoog CO₂ op de 'luiheid' van Rubisco werd gemeten, is de vraag gesteld of dit fenomeen reversibel is en zo ja, hoe snel. Als de 'luiheid' na enkele dagen lager CO₂ al verdwenen zou zijn, dan is de praktische relevantie hiervan kleiner en kan in de winter gewoon door gedoseerd worden tot in ieder geval 700 á 800 ppm. Als de 'luiheid' langdurig is of blijvend, dan zou moeten gedacht worden over een andere CO₂-strategie in de winter zodanig dat 'luiheid' voorkomen wordt.

Proefopzet

Jonge paprikaplanten ('Davos') werden in een kas zonder CO₂ dosering van zaailing tot plant met 4 bladeren opgekweekt in Demokwekerij Westland. Vervolgens werden de planten eind week 17 in de zes cabines geplaatst (vier planten, 8 stengels per cabine; Foto 3). Op 27 april werden de behandelingen ingezet. Opnieuw is gekozen om te werken met 400 en 1000 ppm CO₂. Twee cabines werden uitgevoerd met 400 ppm en vier cabines met 1000 ppm.



Foto 3. Paprikaplanten in de CO₂ cabines

De fotosynthesemetingen vonden vanaf eind juli plaats. Eerst werd gemeten aan bladeren die ontwikkeld waren in de cabines met 400 ppm of 1000 ppm CO₂. Dit ter bevestiging van de resultaten van het voorgaande jaar dat langdurig 1000 ppm leidt tot 'luie bladeren' (minder capaciteit Rubisco). Na meting of de 'luiheid' aanwezig was, werd op 4 augustus 2015 het CO₂-regime van twee 1000 ppm cabines zodanig ingesteld dat het:

- van 9:00 uur tot 15:00 uur 500 ppm was (gelijk aan situatie luchtramen open);
- van 15:00 uur tot twee uur voor zononder 600 ppm was (knijpend lucht)
- van twee uur voor zononder tot 9:00 uur 1000 ppm was (CO₂-dosering + respiratie CO₂ in de nacht)

Zie Bijlage 6 en 7 over details betreffende het klimaat. Na 6 en na 14 dagen vanaf het moment dat het CO₂ regime gewijzigd was werd opnieuw gemeten om vast te stellen of 'luiheid' reversibel is en zo ja, hoe snel. Eind augustus 2015 zijn ook de overige twee 1000 ppm behandelingen (cabine 2 en 5) omgezet naar het wisselregime. Vervolgens zijn herhalingsmetingen na zes dagen gedaan aan de behandelingen 400 ppm en de nieuwe wisselbehandelingen.

<i>Cabine 6</i>	<i>Cabine 5</i>	<i>Cabine 4</i>
400 ppm CO ₂ continu	1000 ppm CO ₂ continu	Wisselend CO ₂ tussen 500 en 1000 ppm
Wisselend CO ₂ tussen 500 en 1000 ppm	1000 ppm CO ₂ continu	400 ppm CO ₂ continu
<i>Cabine 1</i>	<i>Cabine 2</i>	<i>Cabine 3</i>

Figuur 3. Plattegrond CO₂-cabines gedurende de voorjaarsteelt. Het CO₂-gehalte in de wisselbehandeling was 1000 ppm van een uur voor zonsondergang tot 9:00 uur 's ochtends. Vanaf 9:00 uur tot een uur voor zonsondergang was dit ±500 ppm.

2.4 Uitvoering fase 4, praktijkmetingen paprika zomer (2015)

Aanleiding

Naar aanleiding van de resultaten van 2014 aangaande het effect van een hoge of lage VPD op de huidmondjes en de lichtbenutting op warme dagen, zijn er in de praktijk fotosynthese-metingen uitgevoerd op twee dagen met veel instraling. De vraagstelling hierbij was hoe een zomergewas in de middag en avond presteert in de praktijk, ten opzichte van de ochtend: Neemt de assimilatie af gedurende de dag? En is dit gerelateerd aan (gedeeltelijke) sluiting van de huidmondjes door een te hoge VPD gedurende de ochtend/middag? En gaan de huidmondjes dan 's avonds weer open of niet? Of ligt het mogelijke teruglopen van de assimilatie en eventueel gedeeltelijk sluiten van de huidmondjes in de loop van de dag niet aan de VPD, maar aan sink-limitatie (plant is 'vol' met suikers)? Als de plant 'vol' is, dan heeft het stimuleren van de assimilatie door sturing van de VPD (huidmondjes openen) via bijvoorbeeld bevochtiging in de middag geen zin. Ook extra CO₂ dosering is dan niet zinvol.

Proefopzet:

Om bovenstaande vragen te beantwoorden is de fotosynthese over de gehele dag gevolgd om na te gaan of de fotosynthese 's middags op hetzelfde niveau blijft doorgaan als 's ochtends. Gedurende de hele dag is de fotosynthese en de huidmondjesopening gemeten van telkens andere, volgroeide en onbeschaduwde topbladeren (Foto 4) bij 500 of 1000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ PAR en bij 500 ppm CO₂. Deze metingen zijn uitgevoerd bij de firma C. en R. Vijverberg te Berkel en Rodenrijs. Tevens is het effect van de sinksterkte op de fotosynthese getoetst door ook metingen te doen aan planten waar 50% van de vruchten waren verwijderd (14 dagen voor de metingen). Door de variatie in sink-sterkte krijgen we duidelijke aanwijzingen of die patronen wel of niet samenhangen met sink-limitatie. Als sink-limitatie de oorzaak is van een afnemende assimilatie gedurende de dag, al dan niet in samenhang met sluiting van huidmondjes, dan zullen op zonnige dagen de planten met de kleinere sink eerder zo'n afname laten zien.

De metingen werden uitgevoerd op 30 juni en 1 juli. Het kasdek bevatte een diffuus coating (D-fuse van Hermadix) dat rond de 8% van het licht wegschermde (92% transmissie). Het gebruikte ras was 'Waltz'. De gemeten patronen zijn vergeleken met het verloop van het kasklimaat.



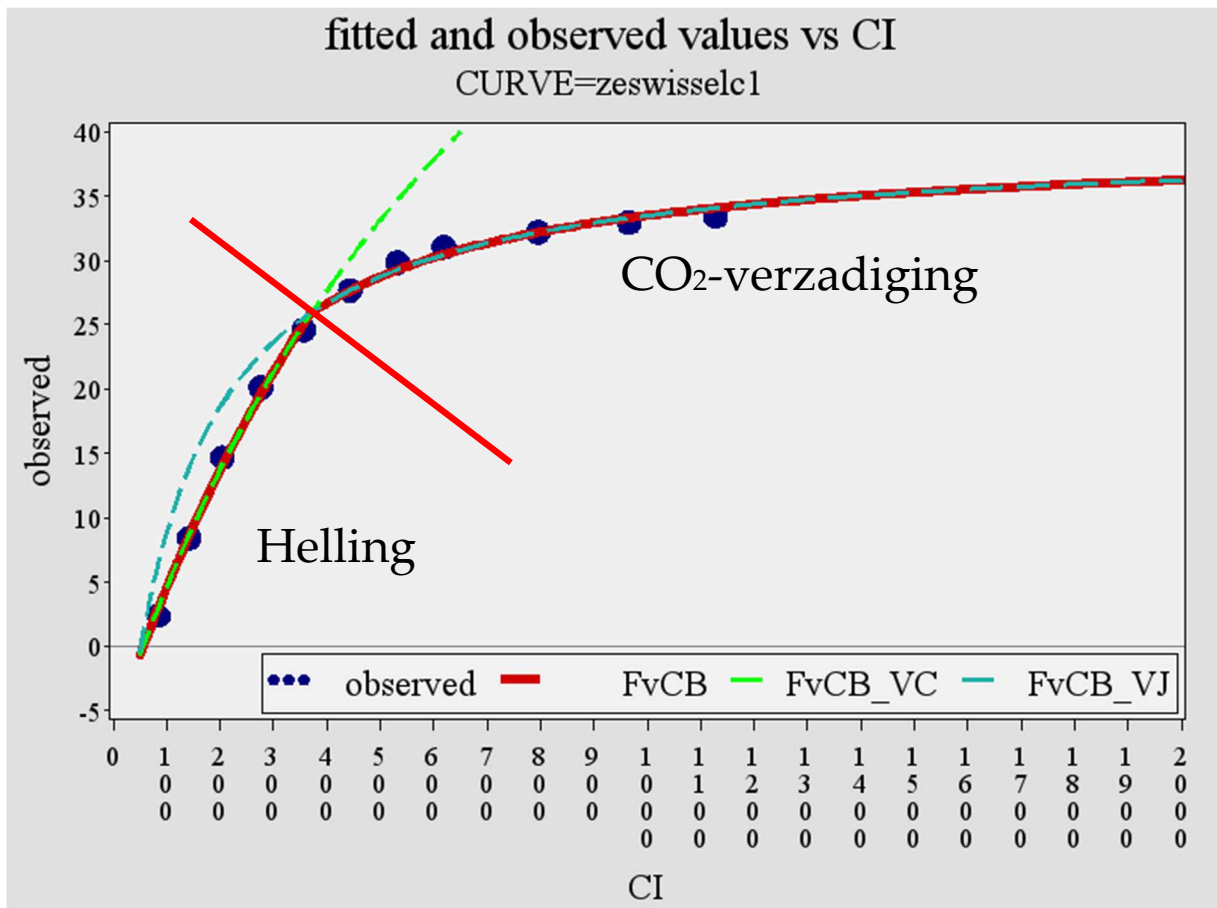
Foto 4. Meting van de fotosynthese en huidmondjesopening van onbeschaduwde topbladeren in de praktijk (locatie fa. C en R Vijverberg, ras 'Waltz').

2.5 Metingen van de fotosynthese

Alle metingen zijn verricht met een draagbare fotosynthesemeter (LI-6400, foto 2 en 3). Voor de metingen van de CO₂-respons wordt een blad ingeklemd. Vervolgens wordt de fotosynthese-snelheid bij een constant hoge lichtintensiteit en bij wisselende CO₂-concentraties in kaart gebracht. Er is gemeten bij de volgende CO₂-concentraties: 100, 200, 300, 400, 600, 700, 800, 900, 1000, 1200 en 1400 ppm. Hiermee kan de zogenaamde CO₂-respons-curve in beeld worden gebracht (Figuur 4; zie voor meer uitleg Bijlage 3).

De metingen hadden als doel om twee delen van de CO₂-respons in kaart te brengen (aangegeven in Figuur 4):

- Bij lage CO₂-concentraties voor bepaling van de helling voor het berekenen van de maximale Rubisco-activiteit (V_{Cmax} ; voor methode zie Bijlage 3).
- Bij hoge CO₂-concentraties voor bepaling van de CO₂-verzadiging. Dit levert informatie op om de CO₂-gift te optimaliseren.

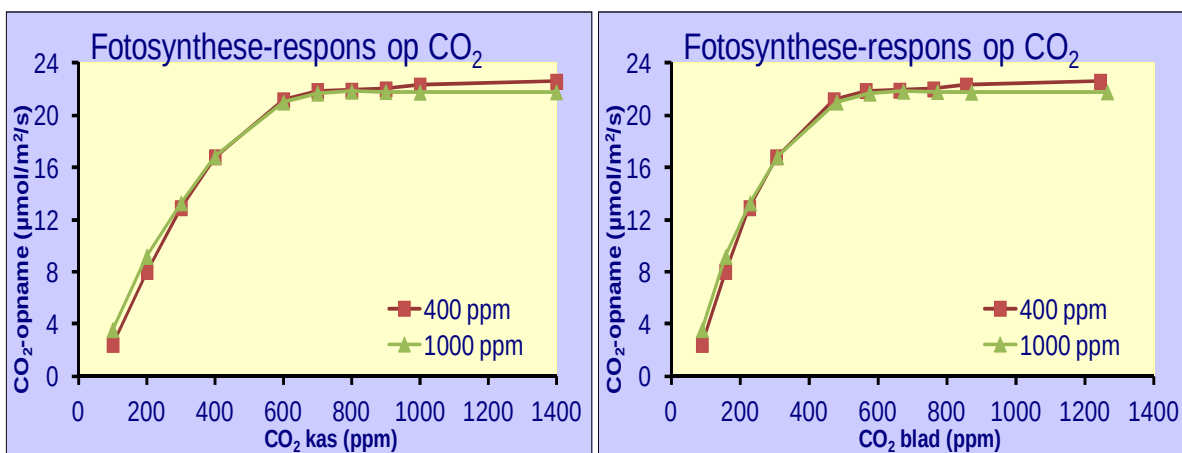


Figuur 4. Voorbeeld van een gemeten CO₂-respons curve. Het meten van de helling levert informatie over de maximale snelheid van Rubisco (V_{cmax}). Het gebied waar verzadiging optreedt, levert informatie op om de CO₂-gift te optimaliseren.

3 Resultaten najaarsteelt 2013

3.1 Tomaat

Bij tomaat is geen verschil gemeten in de benutting van CO₂ door bladeren aangepast aan de verschillende CO₂-concentraties. Zelfs niet bij de bladeren die volledig ontwikkeld zijn bij de verschillende CO₂ regimes (Figuur 5). Wel valt op dat de fotosynthese-snelheid al bij een relatief lage CO₂-concentratie verzadigde. Boven de 600 ppm is nauwelijks toename meer te zien (zie ook Tabel 1). Dit is een belangrijk gegeven voor de praktijk: Bij tomaat lijkt boven de 600 ppm doseren niet zinvol op basis van deze metingen. Mogelijk geldt dat niet voor alle tomatenrassen.



Figuur 5. Tomaat: Reactie fotosynthesesnelheid op verschillende CO₂-concentraties rondom het blad (links) en binnenin het blad (rechts). Bladeren waren ontwikkeld bij 400 (rode lijn) en 1000 ppm (groene lijn).

Tabel 1. Fotosynthesesnelheid van tomatenbladeren bij verschillende CO₂-concentraties t.o.v. 400 ppm CO₂ (=100%). Voor de bladeren ontwikkeld bij 400 ppm en bij 1000 ppm verschilt de reactie van de fotosynthese op de CO₂ dosering nauwelijks. De stoplichtkleuren drukken een advies voor CO₂ dosering uit.

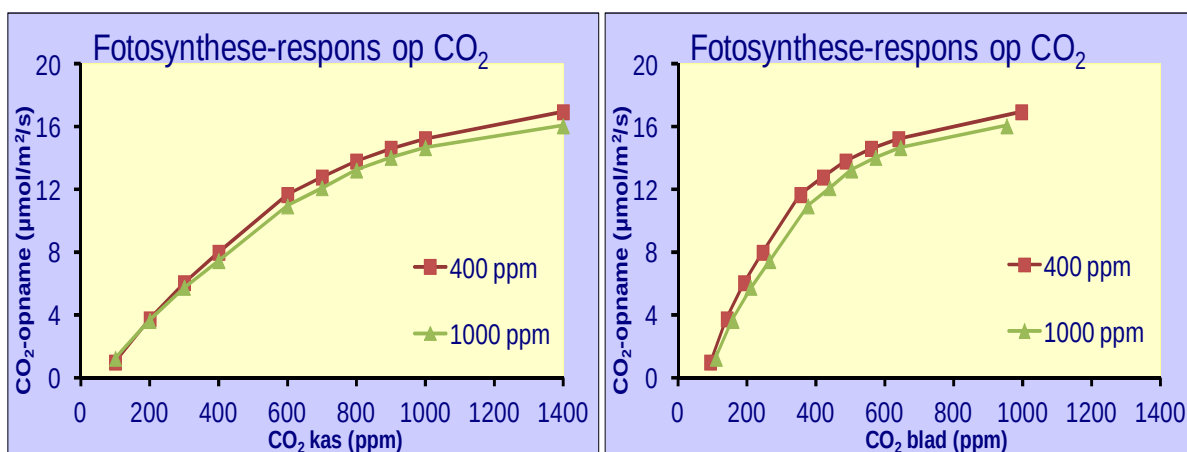
CO ₂ in kas	400 ppm bladeren % t.o.v. 400ppm	1000 ppm bladeren % t.o.v. 400ppm
100 ppm	14%	21%
200 ppm	48%	54%
300 ppm	77%	79%
400 ppm	100%	100%
600 ppm	126%	125%
700 ppm	130%	129%
800 ppm	130%	130%
900 ppm	131%	130%
1000 ppm	133%	129%

3.2 Paprika

Bij paprika is in eerste instantie gemeten aan de bladeren die al aangelegd waren voordat de CO₂ behandelingen van start gingen (korte termijn acclimatie 15-16 dagen). Van deze bladeren was de bladanatomie dus al bepaald tijdens de opkweek. Hierbij werd geen verschil gevonden in de efficiëntie waarmee de bladeren verschillende CO₂-concentraties benutten voor de fotosynthese.

Echter, bij paprika is er wel een verschil gemeten in de benutting van CO₂ door de bladeren die volledig waren ontwikkeld bij de verschillende CO₂-concentraties (lange termijn acclimatie). De bladeren ontwikkeld bij 400 ppm gingen efficiënter met CO₂ om dan de bladeren ontwikkeld bij 1000 ppm (Figuur 6). De fotosynthese is ook hoger bij een gelijke CO₂-concentratie *binnenin het blad* (dus gecorrigeerd voor huidmondjesweerstand).

In Tabel 2 wordt duidelijker wat de grootte van dit effect is: De bladeren opgegroeid bij 400 ppm CO₂ hebben een ongeveer 7% snellere fotosynthese dan de 1000 ppm bladeren bij een gelijk CO₂ niveau. Dit komt doordat Rubisco efficiënter is in de bladeren die ontwikkeld zijn bij lager CO₂. Dit is bevestigd door een V_{Cmax}-analyse: De 400 ppm bladeren hadden een 10% hogere V_{Cmax} dan de 1000 ppm bladeren (respectievelijk V_{Cmax}=40.3 en 36.3). Voor details over de bepaling van V_{Cmax}, zie Bijlage 3. Er is bij paprika dus wel degelijk sprake van 'lui' Rubisco in bladeren aangepast aan hoog CO₂.



Figuur 6. Paprika: Reactie van de fotosynthesesnelheid op verschillende CO₂-concentraties rondom het blad (links) en binnenin het blad (rechts). Gemeten is aan bladeren opgegroeid bij 400 ppm (rode lijn) en 1000 ppm (groene lijn).

Tabel 2. Fotosynthesesnelheid van paprikabladeren bij verschillende CO₂-concentraties t.o.v. 400 ppm CO₂ (=100%). Bladeren ontwikkeld bij 400 ppm hebben een ±7% hogere fotosynthese dan bladeren ontwikkeld bij 1000 ppm. Let op: Deze Tabel kan niet gebruikt worden als advies voor te doseren CO₂-concentraties voor de praktijk!

CO ₂ kas In ppm	400 ppm bladeren % t.o.v. 400ppm bij 400 ppm blad	1000 ppm bladeren % t.o.v. 400ppm bij 400 ppm blad
100	12%	15%
200	47%	46%
300	76%	72%
400	100%	94%
600	146%	137%
700	160%	152%
800	173%	166%
900	183%	176%
1000	191%	184%
1400	212%	201%

De toename in fotosynthese bij een toenemende CO₂ dosering is sowieso fors bij deze paprikabladeren (Tabel 2). Dit komt door de lage huidmondjesgeleidbaarheid in combinatie met een hoge lichtintensiteit tijdens de metingen. Daarom moet deze tabel ook niet gebruikt worden als advies voor te doseren CO₂-concentraties in de praktijk. Voor de bepaling van de snelheid waarmee Rubisco CO₂ bindt is het nodig om bij een hoge lichtintensiteit te meten (zie methode bepaling V_{Cmax} in Bijlage 3). Echter, in deze najaarsteelt zijn de bladeren niet gewend aan zulke hoge lichtintensiteiten. Daardoor is de huidmondjesgeleidbaarheid laag en geeft CO₂ een kunstmatig grote verhoging van de fotosynthese-snelheid.

3.3 Samenvattende discussie najaarsteelt tomaat en paprika

Bij tomaat is geen aanwijzing naar voren gekomen dat bladontwikkeling bij minder hoog CO₂ kan leiden tot een betere benutting van CO₂ bij lagere CO₂-concentraties (bij ramen open). Voor tomaat blijft dus het advies om CO₂ te doseren tot aan de concentratie die nog tot een verhoogde fotosynthese leidt. Er kwam duidelijk uit de metingen naar voren dat een CO₂-concentratie boven de 600 à 700 ppm geen toegevoegde waarde biedt. Daarmee bieden de fotosynthese-metingen ook een heldere fysiologische onderbouwing voor een recente demoteelt (de Gelder *et al.* 2012), waaruit bleek dat meer dan 600 ppm doseren bij

tomaat weinig toegevoegde waarde heeft. Dit is een belangrijk gegeven voor de praktijk: Bij gesloten ramen tot maximaal 700 ppm doseren. Bij open ramen blijft de optimale concentratie voor het gewas 600 à 700 ppm. Echter, het economisch optimum hangt dan natuurlijk af van de prijs van het CO₂ en het aantal kg CO₂/ha/uur dat nodig is om een zekere concentratie te handhaven.

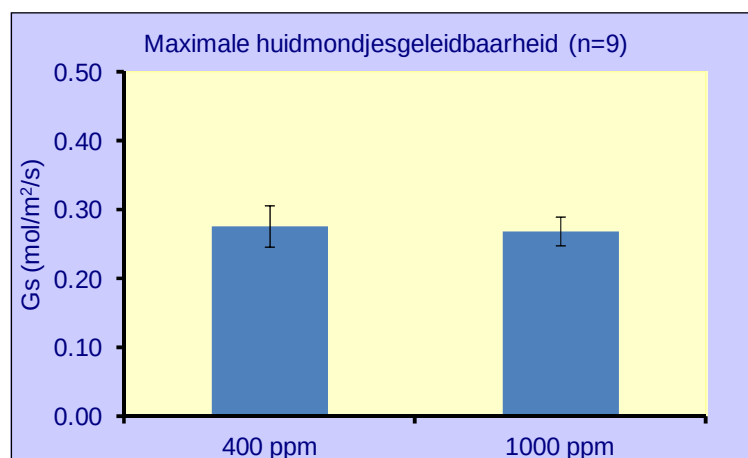
Bij paprika werd geen efficiëntere benutting van lagere CO₂-concentraties gemeten aan bladeren die al waren ontwikkeld in de opkweek, na 15-16 dagen teelt bij 400 ppm CO₂ vergeleken met 1000 ppm CO₂. Bij bladeren die volledig bij de verschillende CO₂-concentraties waren ontwikkeld is wel een effect gemeten: een 7% efficiëntere benutting van CO₂ door de 400 ppm aangepaste bladeren ten opzichte van de 1000 ppm aangepaste bladeren. Dit verschil bleek vooral te verklaren door een 10% minder efficiënt functionerend Rubisco (enzym dat CO₂ bindt) in de bladeren aangepast aan 1000 ppm.

Bij paprika is er dus een hogere fotosynthese bij een gelijk CO₂-niveau na langdurige aanpassing aan 400 ppm. Echter, met slechts 7% is die toename niet spectaculair te noemen. Immers, door CO₂ te doseren is de toename in fotosynthese veel groter dan de 7% verlies in efficiëntie door gewenning aan hoog CO₂. Hierbij dient opgemerkt te worden dat de metingen zijn verricht in een zeer donkere periode (november-december), waarbij de fotosynthese in de proefcabines dus relatief laag was. Bij meer licht wordt de interne CO₂-concentratie in de bladeren lager, en is de prikkel om Rubisco efficiënter te laten functioneren mogelijk groter. Dus mogelijk wordt in een lichtere periode een groter effect van gewenning aan een hoge CO₂-concentratie gemeten. De resultaten van de metingen bij een hoger lichtniveau worden gepresenteerd in hoofdstuk 4.

4 Resultaten voorjaarsteelt paprika 2014

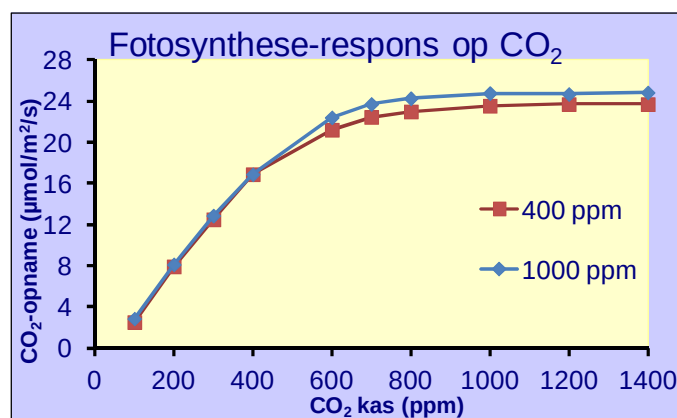
4.1 Korte termijn aanpassingen van bladeren aan hoog CO₂?

In eerste instantie is gemeten of de bladeren van paprika zich op korte termijn aanpassen aan hoog CO₂. Hiertoe is gemeten aan bladeren die anatomisch gevormd zijn onder dezelfde omstandigheden en vervolgens vier weken zijn blootgesteld aan 400 ppm of aan 1000 ppm CO₂. Er is bij die bladeren dus geen verschil in huidmondjesanatomie (grootte en aantal) te verwachten. De gemeten maximale huidmondjesgeleidbaarheid (gemeten onder langdurig hoog licht) verschilt inderdaad niet tussen de twee behandelingen (Figuur 7).



Figuur 7. Maximale huidmondjesgeleidbaarheid van bladeren die ontwikkeld zijn onder dezelfde omstandigheden en vervolgens ruim drie weken blootgesteld zijn aan 400 of 1000 ppm (n=9).

Figuur 8 laat zien dat de helling van de CO₂-respons bij een verzadigend lichtniveau (1000 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$) ook niet verschilt tussen beide behandelingen. Dit duidt erop dat de Rubisco-capaciteit (V_{Cmax}) niet verschilt tussen beide behandelingen (Tabel 3).



Figuur 8. CO₂-respons van bladeren die ontwikkeld zijn onder dezelfde omstandigheden en vervolgens vier weken blootgesteld zijn aan 400 of 1000 ppm (n=9).

Tabel 3. V_{Cmax} en J_{max} (gefitte waarden) van bladeren die ontwikkeld zijn onder dezelfde omstandigheden en vervolgens vier weken blootgesteld zijn aan 400 of 1000 ppm ($n=9$).

	V_{Cmax}	J_{max}
400 ppm	72.2 ^a	127.4 ^a
1000 ppm	70.3 ^a	133.3 ^a

Tabel 4 geeft het rendement voor de fotosynthese van CO₂-dosering weer in percentages ten opzichte van een blad dat is aangepast aan continu 400 ppm en gemeten bij 400 ppm. Opvallend is dat bij 700 ppm de fotosynthese al verzadigd raakt: de toename boven de 700 ppm is klein. Vanaf 1000 ppm neemt de huidmondjesgeleidbaarheid langzaam af. Op basis van deze tabel is het raadzaam niet boven de 800 ppm te doseren.

Tabel 4. Fotosynthesesnelheid van paprikabladeren in percentages bij verschillende CO₂-concentraties t.o.v. 400 ppm CO₂ (=100%). Voor de bladeren die vier weken geacclimatiseerd zijn bij 400 ppm en bij 1000 ppm verschilt de reactie van de fotosynthese op de CO₂-dosering nauwelijks. De stoplichtkleuren drukken een advies voor CO₂-dosering uit.

CO ₂ kas (ppm)	400 ppm bladeren % t.o.v. 400ppm bij 400 ppm blad	1000 ppm bladeren % t.o.v. 400ppm bij 400 ppm blad
100	15%	17%
200	47%	48%
300	74%	76%
400	100%	100%
600	126%	133%
700	133%	140%
800	136%	144%
1000	139%	147%
1200	140%	146%
1400	140%	147%

4.2 Lange termijn aanpassing van bladeren aan hoog CO₂?

Zoals eerder aangeven, kan het fenomeen 'luie bladeren' door continu hoog CO₂ op twee gebieden verwacht worden:

1. verandering in huidmondjesanatomie (grootte en aantal)
2. verlaging van de Rubisco-capaciteit (V_{Cmax})

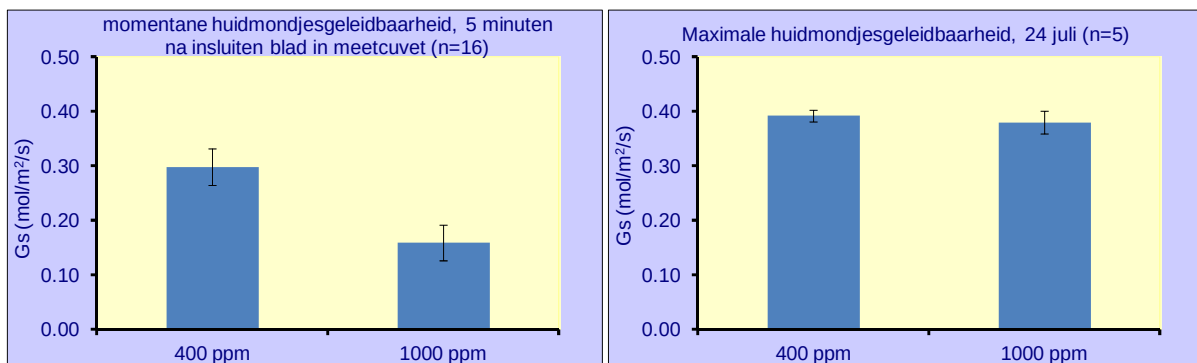
4.2.1 Aanpassing huidmondjesgeleidbaarheid

Met betrekking tot de huidmondjesgeleidbaarheid is het belangrijk onderscheid te maken tussen de volgende twee begrippen:

- Momentane huidmondjesgeleidbaarheid: openingstoestand van de huidmondjes onder de heersende klimaatcondities.
- Maximale huidmondjesgeleidbaarheid: resultaat van huidmondjesanatomie (grootte en aantal) en maximale openingstoestand (zie verder Trouwborst *et al.* 2010).

De momentane huidmondjesgeleidbaarheid was bij 1000 ppm CO₂ bijna 50% lager dan bij 400 ppm CO₂ (Figuur 9A). Echter de maximale huidmondjesgeleidbaarheid (verkregen door te meten bij hoog RV en hoog licht) verschilde nauwelijks (Figuur 9B).

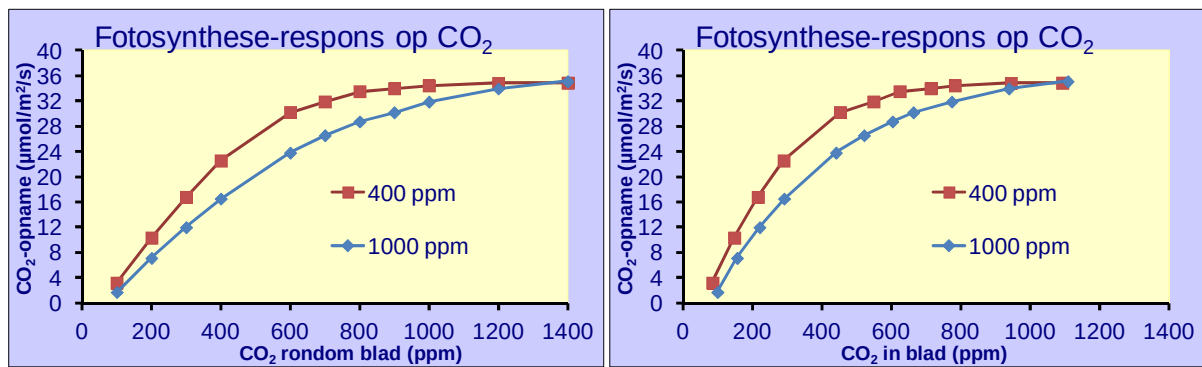
Dit duidt erop dat een blad dat bij 1000 ppm is ontwikkeld en bij opening van de ramen moet functioneren bij minder CO₂, naar alle waarschijnlijkheid geen hinder zal ondervinden van een beperkte huidmondjesgeleidbaarheid. Deze resultaten zijn in overeenstemming met de 'FACE-onderzoeken' elders in de wereld (zie hoofdstuk 1.1).



Figuur 9. Momentane huidmondjesgeleidbaarheid onder heersende klimaatcondities (links) en maximale huidmondjesgeleidbaarheid door langdurig hoog licht (rechts).

4.2.2 Aanpassing Rubisco

Figuur 10 laat de CO₂-respons van de fotosynthese bij verzadigend licht zien van bladeren die ontwikkeld zijn bij continu hoog of laag CO₂. Opvallend is dat de helling van de CO₂-respons curve een fors verschil laat zien. De Rubisco-capaciteit (V_{Cmax}) blijkt 30% lager te liggen bij bladeren die ontwikkeld zijn onder continu 1000 ppm CO₂ (Tabel 5).



Figuur 10. Reactie van de fotosynthesesnelheid op verschillende CO₂-concentraties rondom het blad (links) en binnenin het blad (rechts). Gemeten is aan bladeren die ontwikkeld zijn bij continu 400 en 1000 ppm CO₂ (n=13).

Voor het fitten van V_{Cmax} (zie ook Bijlage 3) zijn de data per behandeling in drie klassen van A_{max} (30-35-40) verdeeld en per klasse vergeleken. Dit is gedaan om het effect van de variatie in grootte van de fotosynthese-capaciteit ('machinecapaciteit') op de helling te minimaliseren. In Tabel 5 staat het gemiddelde van de drie klassen weergegeven.

Tabel 5. V_{Cmax} en J_{max} (gefitte waarden) van bladeren die ontwikkeld zijn bij 400 ppm of 1000 ppm CO₂. De getoonde waarde is gemiddeld uit drie klassen van A_{max} met per klasse 3-5 herhalingen (totaal 13). De letters (a of b) geven aan of de gemiddelde statistisch significant van elkaar verschillen (T-toets, n=3, $\alpha < 0.05$).

	V_{Cmax}	J_{max}
400 ppm	91.6 ^a	179.9 ^a
1000 ppm	64.4 ^b	169.8 ^b

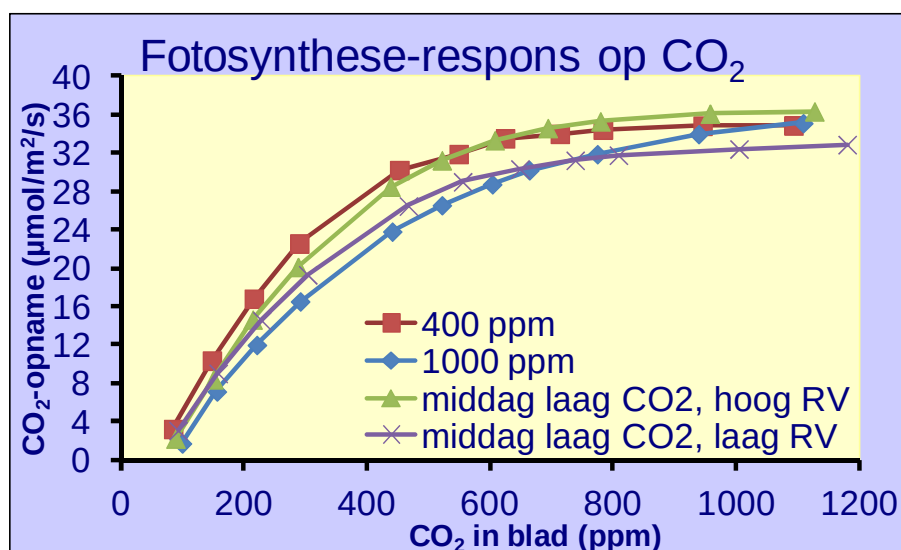
Tabel 6 geeft het rendement van CO₂-dosering voor de fotosynthese weer in percentages ten opzichte van een blad dat is aangepast aan continu 400 ppm en gemeten bij 400 ppm. Opvallend is dat verzadiging van CO₂ bij bladeren die ontwikkeld zijn bij 1000 ppm pas veel later optreedt vergeleken met bladeren die ontwikkeld zijn bij 400 ppm CO₂. De bladeren die ontwikkeld zijn bij 400 ppm CO₂ gaan veel efficiënter om met het beschikbare CO₂ dan de bladeren die ontwikkeld zijn bij 1000 ppm. Dusdanig dat 600 ppm net zo efficiënt is bij 400ppm-bladeren, als 900 ppm bij 1000ppm-bladeren. In Tabel 6 is dit met de kleuren geel en donkergeel weergegeven.

Tabel 6. Fotosynthesesnelheid van paprikabladeren bij verschillende CO₂-concentraties t.o.v. 400 ppm CO₂ (=100%). Voor de bladeren ontwikkeld bij 400 ppm en bij 1000 ppm verschilt de reactie van de fotosynthese op de CO₂-dosering fors.

CO ₂ kas In ppm	400 ppm bladeren % t.o.v. 400ppm bij 400 ppm blad	1000 ppm bladeren % t.o.v. 400ppm bij 400 ppm blad
100	14%	8%
200	46%	32%
300	74%	53%
400	100%	73%
600	134%	106%
700	141%	118%
800	149%	127%
900	151%	134%
1000	153%	141%
1200	155%	151%
1400	155%	156%

4.3 Voorkomen van 'luie' bladeren?

Door middel van twee cabines waarin 's middags de CO₂-concentratie van 1000 ppm daalde tot 400 ppm, is verkend of door het variëren van het CO₂-niveau voorkomen kan worden dat bladeren 'lui' worden. In één van de cabines bleef de RV 's middags gelijk aan 's ochtends (±80%) terwijl in de andere cabine de RV daalde tot 45-55%. De helling van deze CO₂-responscurves lag tussen beide behandelingen in (Figuur 11 en Tabel 7).



Figuur 11. CO₂-respons van bladeren die ontwikkeld zijn bij continu 400 en 1000 ppm CO₂ (n=13) en bladeren waar 's middags de CO₂ daalde tot 400 ppm (n=5).

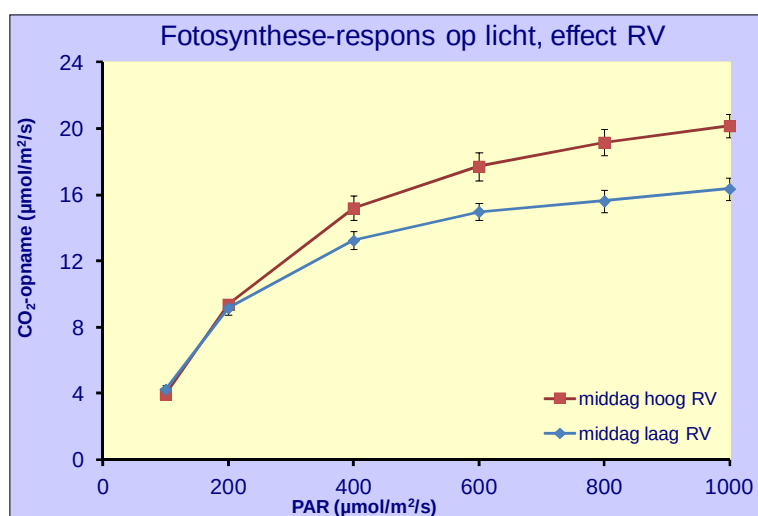
Tabel 7. Gefitte waarden van de V_{Cmax} van bladeren die ontwikkeld zijn bij 400 ppm en 1000 ppm CO_2 of bij wisselend CO_2 met 's middags een hoge of lage RV. De getoonde waarde is gemiddeld uit drie klassen van A_{max} .

	V_{Cmax}
400 ppm	91.6 ^a
1000 ppm	64.4 ^b
Middag laag CO_2 , hoge RV	83.9 ^a
Middag laag CO_2 , lage RV	75.6 ^{ab}

De maximale huidmondjesgeleidbaarheid (bereikt door langdurig hoog licht) verschilde niet tussen beide behandelingen. Doordat er geen sprake is van herhalingen voor de twee 'wisselcabines' moeten deze metingen worden beschouwd als verkennende metingen.

4.4 Lichtrespons bij hoog of laag RV in de middag

's Middag is de lichtrespons gemeten van bladeren die op dat moment een hoge of een lage RV kregen (Figuur 12). Vanaf 400 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ PAR en hoger lag de fotosynthese fors onder laag RV fors lager. Dit wordt deels veroorzaakt door een lagere G_s maar ook een lagere elektronentransport (ETR: de door licht opgewekte energiestroom die aangewend kan worden om suikers te maken). De momentane huidmondjesgeleidbaarheid (G_s) was onder lage RV fors lager dan onder hoge RV: $G_s \approx 0.2 \text{ mol}/\text{m}^2/\text{s}$ in plaats van $G_s \approx 0.3 \text{ mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Een G_s van 0.2 $\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ is echter niet uitzonderlijk laag te noemen en het is dan ook de vraag of deze waarde limiterend was voor CO_2 -opname onder de heersende lichtomstandigheden. Wat ook bleek is dat het maximale elektronentransport lager lag dan bij hoog RV ($ETR_{max} \approx 125 \text{ } \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ in plaats van $ETR_{max} \approx 155 \text{ } \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$). De reden waarom de ETR_{max} bij de laag RV-behandeling lager ligt, is niet duidelijk.



Figuur 12. Lichtrespons van bladeren die ontwikkeld zijn onder continu hoog RV of laag RV in de middag ($n=8$ en 5). Het CO_2 -niveau in de cabine was bij beide behandelingen 's ochtends hoog en 's middags laag.

Wat ook opviel was dat de huidmondjes heel gevoelig waren voor fysieke aanraking: Bij een aantal metingen (die hier niet getoond zijn) liepen de huidmondjes heel snel dicht, waardoor er een zeer lage fotosynthese werd gemeten. Dit probleem speelde niet onder hoge RV. De consequenties voor de praktijk van deze toegenomen gevoeligheid voor aanraking zijn vooralsnog niet duidelijk. Als dit fenomeen ook voorkomt in de praktijk, dan zouden aanrakingen tijdens gewaswerkzaamheden op warme dagen in de middag (lage RV) een negatief effect kunnen hebben op de productiviteit.

Doordat er geen sprake is van herhalingen voor de twee 'wisselcabines' moeten deze metingen worden beschouwd als verkennende metingen. Uit deze verkennende metingen blijkt dat RV een belangrijke factor is voor de momentane huidmondjesopening bij paprika. Bij welke grenswaarde van RV (of beter VPD) de huidmondjes gaan 'knijpen' en er mogelijk verneveld moet gaan worden is nog niet duidelijk. Aanvullende praktijkmetingen op warme zomerdagen verschaffen aanvullende informatie over dit onderwerp en staan omschreven in hoofdstuk 2.4 en 6.

4.5 *Samenvattende discussie voorjaarsteelt paprika*

In de voorjaarsteelt had 1000 ppm CO₂ gedurende enige weken geen negatief effect op de CO₂ benutting van de al ontwikkelde bladeren in de opkweek. Dit is in overeenstemming met de najaarsteelt (hoofdstuk 3). Bladeren die volledig ontwikkeld waren bij 400 ppm of 1000 ppm CO₂ vertoonden wel een groot verschil in CO₂-benutting. De oorzaak werd gevonden in een minder efficiënt functionerend Rubisco bij de 1000ppm-bladeren, uitgedrukt door een $\pm 30\%$ lagere V_{Cmax} . De huidmondjes zijn weliswaar ook minder ver geopend bij 1000 ppm dan bij 400 ppm, maar dit bleek een momentaan effect te zijn want de maximale opening verschilde niet. Dat wil zeggen dat bij blootstelling van 1000ppm-aangepaste bladeren aan een lager CO₂-niveau niet is te verwachten dat de huidmondjes de CO₂ benutting belemmeren, omdat de huidmondjes dan 'gewoon' verder open gaan. De lange-termijn resultaten zijn in overeenstemming met onderzoek aan akkerbouwgewassen zoals rijst, mais, soja, aardappel en onderzoek aan bomen (zie o.a. Drake *et al*, 1997; Schapendonk *et al*, 2000. Medlyn *et al*, 2001; Ainsworth & Rogers, 2007).

De afname in CO₂ benutting door de 1000ppm-bladeren die in het voorjaar gemeten is ($\pm 30\%$ lagere V_{Cmax}) is veel groter dan de afname gemeten in het najaar ($\pm 10\%$ lagere V_{Cmax}). Mogelijk kan dit verschil verklaard worden door het verschil in licht tussen de najaarsteelt (weinig licht) en de voorjaarsteelt (veel licht). In een eerder onderzoek concludeerden Dieleman *et al* (2003) dat de fotosynthese van paprika zich niet aanpast aan hoge CO₂-concentraties. Een mogelijke oorzaak voor de tegenstrijdige resultaten met deze studie kan liggen in het feit dat in de proef van Dieleman *et al* (2003) de hoogste concentratie CO₂ 780ppm was, en in deze studie 1000 ppm.

De resultaten betreffende het effect van CO₂ op de lange termijn bij paprika laten dus een aantal tegenstrijdigheden zien. Bovendien missen de antwoorden op een aantal basale vragen nog. Dat maakt het lastig om op de resultaten die we nu hebben een voor de praktijk bruikbare strategie te baseren. Voor alle helderheid: dat was ook niet de insteek van dit fundamentele deel van het onderzoek. Feit is dat met dit onderzoek een belangrijke stap is gemaakt: er is duidelijk aangetoond dat langdurig hoog CO₂ kan leiden tot een verliespost doordat lagere CO₂-concentraties minder efficiënt benut worden. De volgende vragen zijn nog niet beantwoord, maar wel belangrijk om tot een nieuwe CO₂-doseer strategie te komen:

- Voorkomt een matigere CO₂-concentratie (bijvoorbeeld 700 ppm) het optreden van 'luie bladeren'?
- Gaat een alternerende CO₂-concentratie gedurende de dag of week het optreden van 'luie bladeren' tegen?
- Kunnen 'luie bladeren' weer actief worden nadat ze van een continu hoog CO₂ regime in een ander CO₂ regime terecht komen? Zo ja, hoe snel gaat dat dan?

Een antwoord op bovenstaande vragen maakt het mogelijk om modelmatig een kosten-baten analyse te maken voor verschillende CO₂-doseer-strategieën in relatie tot productie. De resultaten van het najaar 2013 (metingen bij 700 ppm) en de resultaten van Dieleman *et al* (2003) lijken een indicatie te geven dat het optreden van 'luie bladeren' wellicht meevalt bij 700 à 800 ppm in plaats van 1000 ppm CO₂. Hard bewijs ontbreekt echter. Evenzo geldt dat de 'wisselcabines' waar het CO₂ in de middag daalde van 1000 ppm naar 400 ppm een minder grote daling laten zien van $V_{C_{max}}$ (minder 'luie' bladeren). Dus alternerend CO₂ over de dag lijkt het optreden van 'luie' bladeren te temperen, maar er waren geen herhalingen bij de 'wisselcabines'. De derde vraag is in fase 3 van dit project onderzocht (zie hoofdstuk 5).

Vast staat dat het verstandig lijkt om bij paprika niet meer dan 800 ppm CO₂ te doseren (Tabel 4). Een nog hogere concentratie CO₂ levert vrijwel geen extra fotosynthese op, maar kan mogelijk wel nadelige effecten op de lange-termijn stimuleren (niet alleen 'luie bladeren', maar ook door rookgasverontreiniging).

5 Resultaten voorjaarsteelt paprika 2015

5.1 Zijn 'luie' bladeren reversibel?

Naar aanleiding van de resultaten van 2014 waarbij een groot effect van hoog CO₂ op de 'luiheid' van Rubisco werd gemeten, is de vraag gesteld of dit fenomeen reversibel is en zo ja, hoe snel. Als de 'luiheid' na enkele dagen lager CO₂ al verdwenen zou zijn, dan is de praktische relevantie minimaal en kan in de winter gewoon gedoseerd worden tot 700 á 800 ppm. Als de 'luiheid' langdurig is of blijvend, dan zou gedacht moeten worden over een andere CO₂-strategie in de winter.

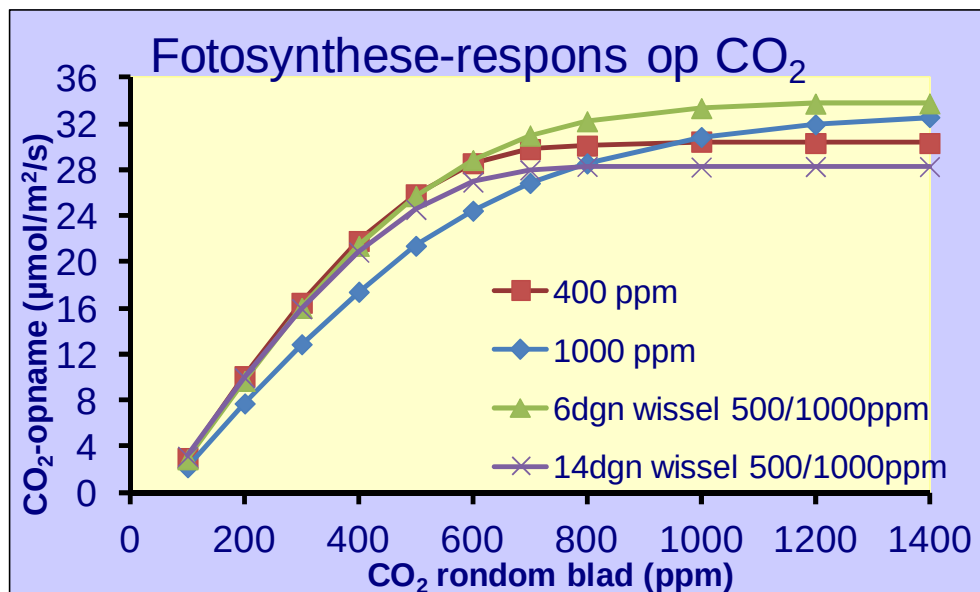
Eerst werd gemeten aan bladeren die ontwikkeld waren in cabines met 400 ppm of 1000 ppm CO₂. Dit ter bevestiging van de resultaten van het voorgaande jaar dat langdurig 1000 ppm leidt tot 'luie bladeren' (minder capaciteit Rubisco). Figuur 13 laat zien dat er 24% verschil is in Rubisco-capaciteit is bij 400 en 1000 ppm geacclimatiseerde bladeren. Het verschil is inderdaad vergelijkbaar met de voorjaarsteelt van 2014 (Tabel 8; zie ook hoofdstuk 4, Tabel 5). Na deze metingen werd op 4 augustus 2015 het CO₂-regime van twee 1000 ppm cabines zodanig ingesteld dat het:

- van 9:00 uur tot 15:00 uur 500 ppm was (gelijk aan situatie luchtramen open);
- van 15:00 uur tot twee uur voor zononder 600 ppm was (knijpend lucht)
- van twee uur voor zononder tot 9:00 uur 1000 ppm was (CO₂-dosering + respiratie CO₂ in de nacht)

Na zes en na veertien dagen werden opnieuw fotosynthese-metingen uitgevoerd om mogelijke reversibiliteit van de 'luiheid' te toetsen. Vervolgens zijn de twee laatste 1000 ppm cabines ook omgezet naar het als boven genoemde wisselende regime en is er opnieuw na zes dagen gemeten. Verrassend genoeg bleek na de verandering van 1000 ppm CO₂ naar een wisselend CO₂-regime dat na zes dagen de Rubisco-capaciteit fors was gestegen (Figuur 13). De Rubisco-capaciteit van de 400 ppm bladeren werd zelfs benaderd (Tabel 8). Dit resultaat werd na 14 dagen bevestigd.

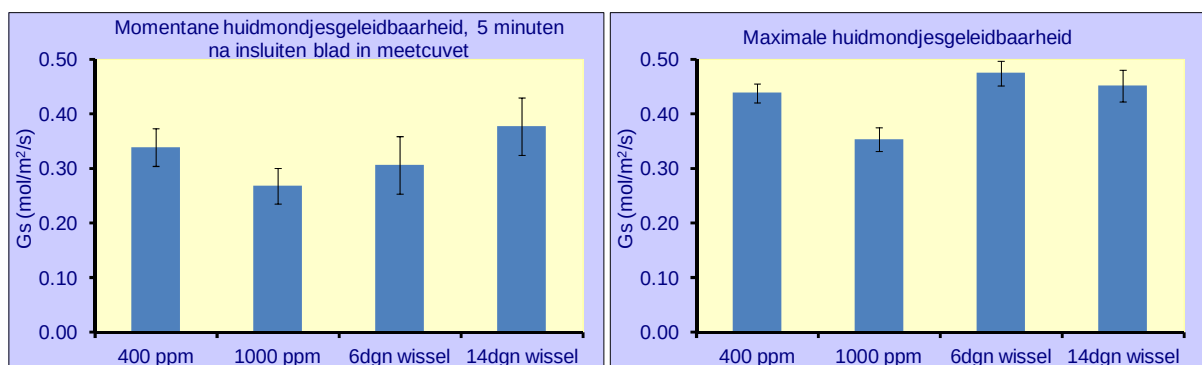
Tabel 8. Gefitte waarden van de V_{Cmax} van bladeren die ontwikkeld zijn bij 400 ppm en 1000 ppm. De bladeren uit behandelingen bij wisselend CO₂ overdag waren ontwikkeld bij 1000 ppm CO₂. Significante verschillen tussen de verschillende waarden worden aangeduid met verschillende letters (a, b; T-toets bij $N \geq 10$)

V_{Cmax}	
400 ppm	89.6 ^a
1000 ppm	68.3 ^b
6 dagen wisselend regime tussen 1000 en 500 ppm (1000 ppm gedurende bladontwikkeling)	84.2 ^a
14 dagen na wisselend regime tussen 1000 en 500 ppm (1000 ppm gedurende bladontwikkeling)	85.2 ^a



Figuur 13. CO₂-respons van bladeren die ontwikkeld zijn bij continu 400 en 1000 ppm CO₂ (n=40 voor 400 ppm en n=30 voor 1000 ppm) en van bladeren die ontwikkeld zijn bij 1000 ppm CO₂ waar 's middags de CO₂ daalde tot 500 ppm (n=20 voor 6 dagen wissel en n=10 voor 14 dagen wissel).

De momentane huidmondjesgeleidbaarheid was bij 1000 ppm CO₂ zo'n 20% lager dan bij 400 ppm CO₂ (Figuur 14 links). Dit gold ook voor de maximaal gemeten huidmondjesgeleidbaarheid (verkregen door te meten bij hoog RV en hoog licht). Dit suggereert dat er aanpassingen zijn in de anatomie van de bladeren opgegroeid onder 1000 ppm CO₂ waardoor, de maximale geleidbaarheid lager blijft. Echter, uit de metingen van de maximale geleidbaarheid 6 en 14 dagen na inzet van de wisselbehandelingen blijkt dat dezelfde waarde wordt bereikt als van de behandeling met continu 400 ppm CO₂. Mogelijke effecten van hoog CO₂ op de huidmondjesanatomie (grootte en aantal) hebben dus geen invloed op de huidmondjesgeleidbaarheid. Een blad dat bij 1000 ppm is ontwikkeld en bij opening van de ramen moet functioneren bij minder CO₂, zal naar alle waarschijnlijkheid geen hinder ondervinden van een beperkte huidmondjesgeleidbaarheid.



Figuur 14. Momentane huidmondjesgeleidbaarheid onder heersende klimaatcondities (links) en maximale huidmondjesgeleidbaarheid door langdurig hoog licht (rechts).

5.2 *Samenvattende discussie reversibiliteit van Rubisco*

5.2.1 Gevolgen voor de teelt van paprika in de praktijk

Verrassend genoeg was de Rubisco-capaciteit in zes dagen weer vrijwel op het niveau van de 400 ppm bladeren. Tevens werd er (opnieuw) geen negatief effect van langdurig 1000 ppm op maximale huidmondjesopening gemeten. Dit heeft als consequentie dat er dus slechts een korte tijd sprake is van een lagere productiviteit van een ‘verwend’ gewas met ‘luie’ bladeren nadat de CO₂-concentratie daalt in de kas. De problemen door ‘luie’ bladeren zijn dus relatief kort en behoeven mogelijk geen aanpassing van de doseerstrategie in de winter. Daarbij dient wel opgemerkt te worden dat voor een hoge productiviteit van ‘luie bladeren’ wel veel CO₂ nodig is (zie Tabel 6 in hoofdstuk 4). Dit benadrukt nog eens dat doseren tot 800ppm CO₂ in winter genoeg is, ervan uitgaande dat dit leidt tot een mindere mate van ‘luiheid’ dan continu 1000 ppm. Dit laatste is een veronderstelling en zou nog moeten worden opgehelderd.

5.2.2 Theoretische achtergrond voor de reversibiliteit van Rubisco

De snelheid waarmee Rubisco CO₂ bindt is, behalve de factoren temperatuur en CO₂-concentratie in het blad, afhankelijk van vier factoren (zie ook Bijlage 3):

1. De hoeveelheid Rubisco per bladoppervlak
2. Het percentage actief Rubisco. Het enzym heeft namelijk de eigenschap dat het ‘aan’ of ‘uit’ kan staan (wel/niet actief). Hoe hoger het lichtniveau hoe meer Rubisco geactiveerd wordt. Dit wordt gedaan door het enzym Rubisco-activase.
3. De enzymactiviteit van Rubisco (katalytische efficiëntie, k_{cat} ; Sage, 2002).
4. De specificiteit (=gevoeligheid) van Rubisco. Rubisco heeft een bepaalde specificiteit (K_m ; Sage, 2002) om CO₂ of O₂ te binden (zie Bijlage 2).

Een toename in V_{Cmax} zoals waargenomen bij de wisselbehandelingen kan dus veroorzaakt zijn door één of meerdere van de vier genoemde factoren. Het is bijvoorbeeld bekend dat in stikstofrijke omstandigheden planten Rubisco gebruiken als bewaar-eiwit voor stikstof. Dit Rubisco is inactief zodat het percentage actief Rubisco lager wordt (Cheng & Fuchigami, 2000). Het zou dus mogelijk zijn dat er door enkele dagen een lager CO₂-gehalte meer inactief Rubisco is geactiveerd. Het is namelijk ook bekend dat onder lagere CO₂-gehalten het enzym Rubisco-activase dat Rubisco activeert, actiever is (Crafts-Brandner & Salvucci 2000). De precieze oorzaak zou achterhaald kunnen worden via chemische analyse van Rubisco in een laboratorium waar bovenstaande parameters *in vitro* gemeten kunnen worden en ligt buiten de focus van dit onderzoek.

6 Resultaten praktijkmetingen zomer 2015

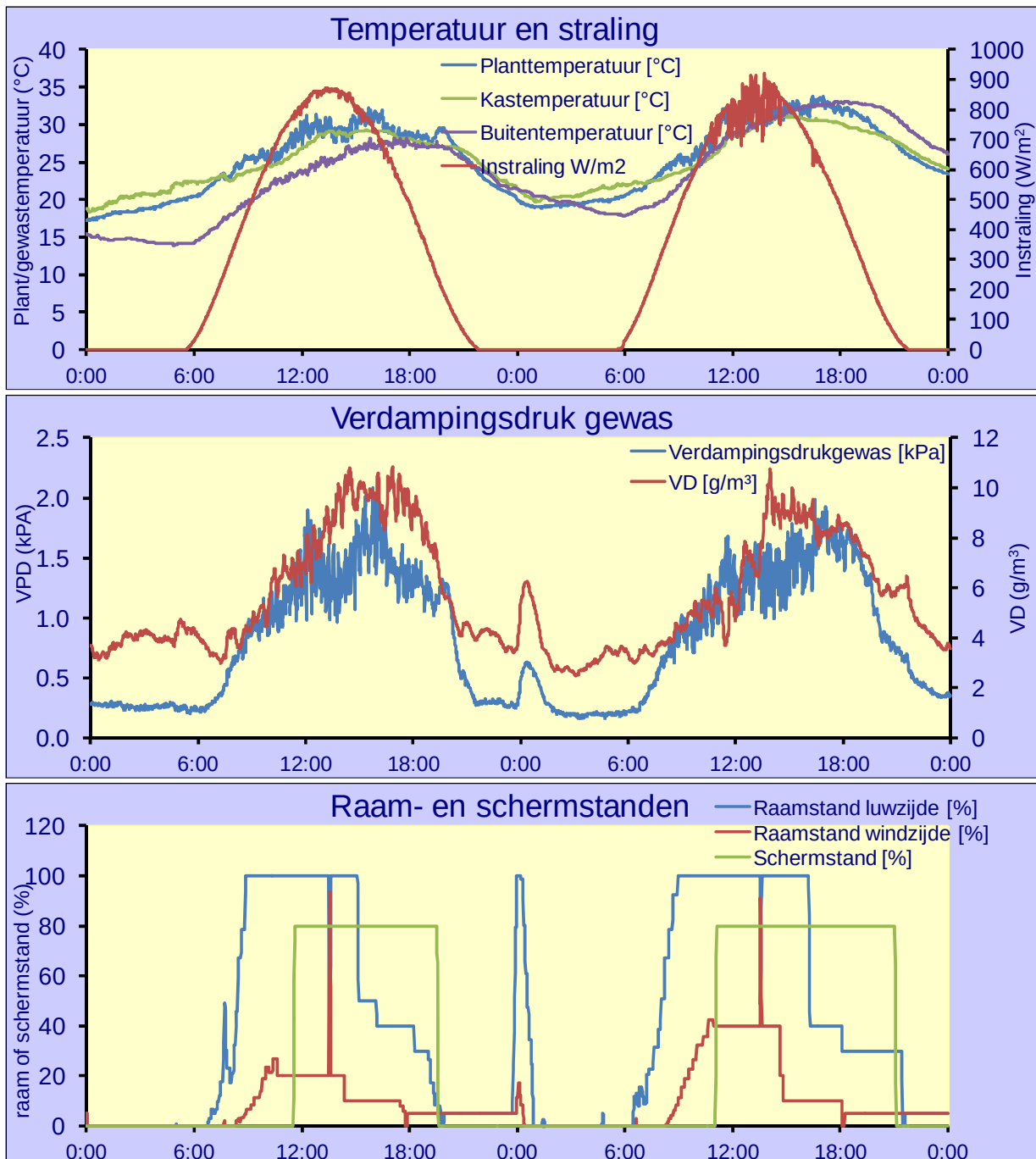
De vraagstelling met betrekking tot de praktijkmetingen bij paprikakwekerij C. en R. Vijverberg was hoe een zomergewas in de middag en avond presteert in de praktijk, ten opzichte van de ochtend. De volgende vragen werden hierbij gesteld: Neemt de assimilatie af gedurende de dag? En is dit gerelateerd aan (gedeeltelijke) sluiting van de huidmondjes door een te hoge VPD in de loop van de ochtend/middag? En gaan de huidmondjes dan 's avonds weer open of niet? Of ligt het mogelijke teruglopen van de assimilatie en eventueel gedeeltelijk sluiten van de huidmondjes in de loop van de dag niet aan de VPD, maar aan sink-limitatie (plant is 'vol' met suikers)? Als de plant 'vol' is, dan heeft het stimuleren van de assimilatie door sturing van de VPD (huidmondjes openen) via bijvoorbeeld bevochtiging in de middag geen zin. Ook extra CO₂ dosering om te stimuleren dat ondanks hoge weerstand van de huidmondjes toch voldoende CO₂ naar binnen komt via diffusie, is dan niet zinvol. Zie verdere proefomschrijving in hoofdstuk 2.4.



Foto 5. Behandelingen met 100% sinksterkte (links; 5-8 vruchten per plant) en 50% sinksterkte (rechts; 2-3 vruchten per plant door vruchtdunning). Vruchten vanaf een grootte van een euromunt werden meegeteld.

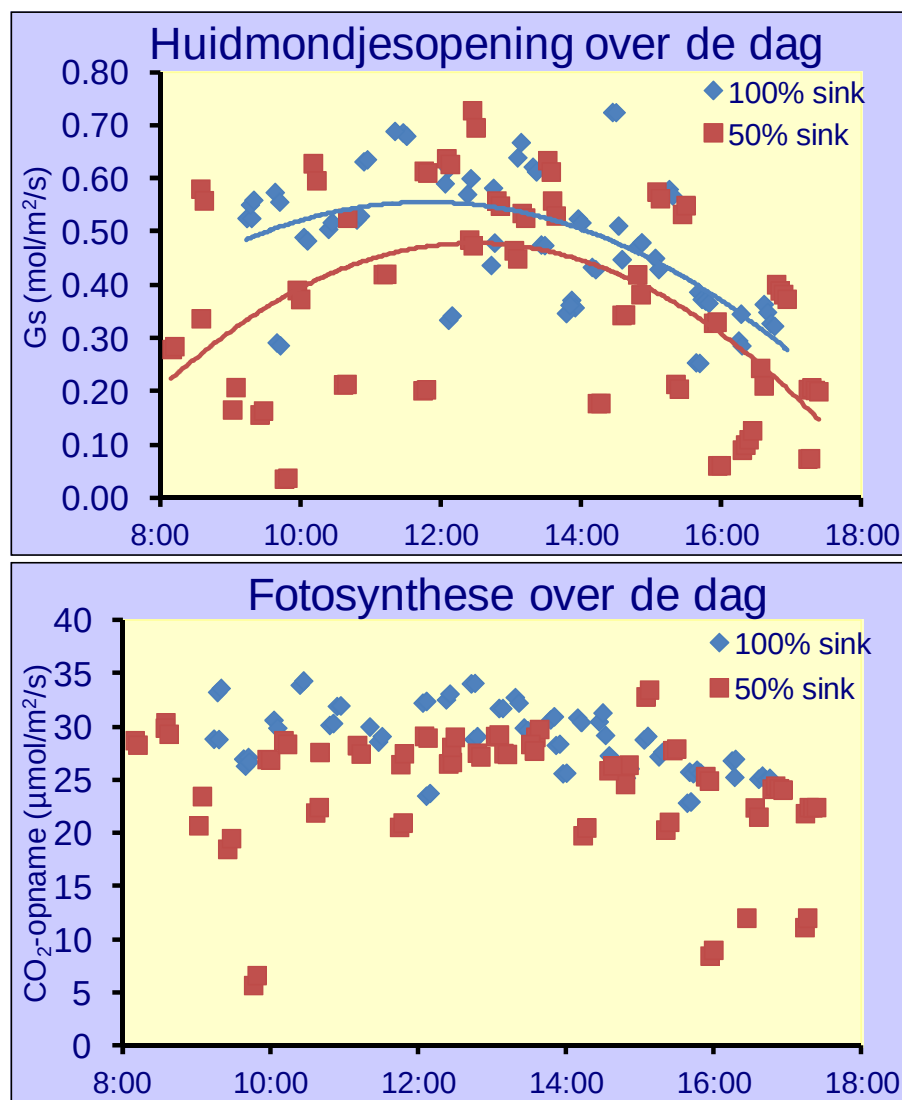
Er is gemeten op 30 juni en 1 juli (weerstation Rotterdam: T-etmaal 21.6 en 27°C; Tmax 27.7 en 34.4 °C; PARsom buiten 66 mol). Gedurende de hele dag is de fotosynthese en de huidmondjesopening gemeten aan telkens nieuwe, onbeschaduwde topbladeren (Foto 3 hoofdstuk 2.4). Er is gemeten bij 500 en 1000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ licht en bij 500 ppm CO₂. Deze

waarden zijn instelbaar in de Licor 6400 fotosynthesemeter. De metingen zijn gedaan aan planten met een volle sinksterkte en een halve sinksterkte (5-8 vruchten groter dan een euromunt ten opzichte van 2-3 vruchten; Foto 5). Voor de behandeling met de halve sinksterkte zijn de vruchten 14 dagen voor de metingen geplukt. De gemeten patronen zijn vergeleken met het verloop van het kasklimaat. Het kasklimaat staat weergegeven in figuur 15. Opvallend is dat de ramen aan de windzijde behoorlijk ‘geknepen’ staan.



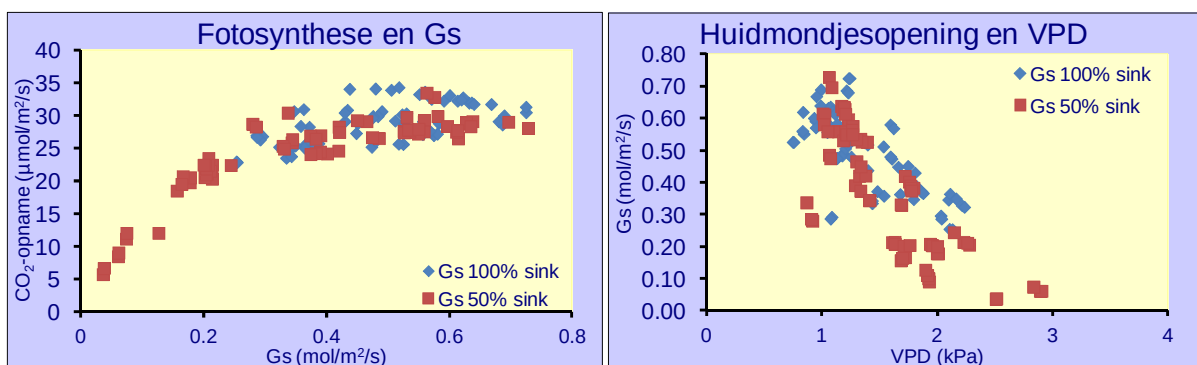
Figuur 15. Klimaat en raam- en schermstanden op 30 juni en 1 juli bij de praktijkmetingen. Opvallend is dat ondanks de hoge instraling de verdampingsdruk nauwelijks boven de 1.5 kPa uitkomt. Het gebruikte scherm was van het type Phormitex Clear (3 jaar oud; nieuwwaarde transmissie 87%). Het kasdek was gecoat met D-fuse (Hermadix coatings BV; transmissie van 92%).

Gedurende de meetdagen werd er bij de 100% sink behandeling de hoogste huidmondjesgeleidbaarheid (G_s) gemeten (Figuur 16 boven; blauwe punten). In de namiddag nam dit af tot zo'n 0.25. Deze geleidbaarheid is nog nauwelijks beperkend voor de fotosynthese bij $1000 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ PAR (blauwe punten in Figuur 16 onder). Dit laat zien dat het gewas zich de hele dag goed hield en in staat was zichzelf te koelen. Opvallend was dat de bladeren van de 50% sink behandeling (rode punten in figuur 16) veel meer variatie vertoonden. Overdag werden er zelfde waarden als de 100% sink behandeling gemeten maar ook veel lagere waarden. De afname in huidmondjes-geleidbaarheid in de namiddag was bij 50% sink ook sterker en er werd bij een gedeelte van de gemeten bladeren een duidelijk lagere fotosynthese waargenomen. Dit laatste lijkt erop te duiden dat de plant 'vol' met assimilaten begint te raken. Dieleman *et al* (2007) namen geen effect van sinksterkte op de fotosynthese waar. Hier is wel een effect van sinksterkte gemeten in de namiddag, maar niet midden op de dag (Figuur 16).



Figuur 16. Huidmondjesopening (G_s) en fotosynthese bij $1000 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ PAR en 500 ppm CO_2 over de dag. De lijnen geven een ruwe trend weer.

In Figuur 17 staat de gemeten fotosynthese in afhankelijkheid van de huidmondjesopening (G_s) weergegeven (zelfde data als figuur 16). In eerste instantie stijgt de fotosynthese naarmate de huidmondjesopening toeneemt. Boven een G_s van zo'n 0.25 neemt de fotosynthese (bij 1000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ PAR en 500 ppm CO_2) nauwelijks meer toe. Opvallend is dat er bij de 100% sink behandeling (blauwe punten) geen waarden zijn gemeten met een G_s onder de 0.25 wat opnieuw bevestigt dat het gewas zich onder deze hete dagen met een hoge instraling goed hield. Een toenemende VPD vertoont een negatieve correlatie met de huidmondjesopening (Figuur 17 rechts). Hierbij moet opgemerkt worden dat de hoge VPD samen viel met de namiddag, zodat er formeel geen duidelijke oorzaak en gevolg relatie benoemd mag worden. Bij een zelfde VPD heeft de 50% sink behandeling regelmatig een lagere G_s .



Figuur 17. Fotosynthese bij 1000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ PAR en 500 ppm CO_2 in afhankelijkheid van de huidmondjesopening (G_s ; links) en afhankelijkheid van de huidmondjesopening ten opzichte van de verdampingsdruk (VPD; rechts). Opvallend is dat er bij de 100% sink behandeling er geen punten zijn gemeten met een G_s onder de 0.25.

Deze metingen hebben duidelijk gemaakt dat paprika ook op hete dagen met een hoge instraling in staat is zichzelf te blijven koelen. De huidmondjes bleven goed open, waardoor het gewas kon blijven verdampen (koeling) en CO_2 opnemen (behoud assimilatie, voorkomen lichtstress). Het behoud van een redelijk hoog vochtgehalte in de kas zal hier zeker aan hebben bijgedragen. Belangrijke maatregelen om een verdampend gewas te behouden zijn het gebruik van de diffuus-coating, het schermen op de momenten met extreme straling en het beperken van de raamopening aan windzijde. Een bijkomend voordeel van het beperken van de raamopening aan windzijde is dat er een hogere CO_2 -concentratie behouden kan worden, waardoor er bij het gegeven lichtniveau meer assimilaten gevormd worden.

Het zou interessant zijn om op vergelijkbare warme dagen met veel instraling vergelijkende metingen van fotosynthese en huidmondjesopening te doen bij een bedrijf dat wel en bij een bedrijf dat niet dergelijke maatregelen neemt. Dan wordt duidelijk in hoeverre diffuus licht, het schermen op de momenten met extreme straling en het beperken van de raamopening aan windzijde echt het verschil maken.

7 Belangrijkste conclusies

- Bladeren die al ontwikkeld waren tijdens de opkweek vertoonden geen aanpassing in de benutting van CO₂ na enige weken teelt bij continu 1000 ppm CO₂. Dus op de korte termijn geen 'luie bladeren'.
- Langdurige teelt bij 1000 ppm CO₂ gaf geen 'luie bladeren' bij tomaat.
- Tomaat was bij 600 ppm CO₂ al grotendeels verzadigd en bij 700 ppm volledig. Meer dan 600 à 700 ppm CO₂ is bij tomaat dus niet zinvol op basis van deze metingen.
- Paprika was bij 700 à 800 ppm CO₂ al grotendeels verzadigd. Meer dan 700 à 800 ppm CO₂ is bij paprika dus niet zinvol op basis van deze metingen. In de namiddag bij lagere RV is het mogelijk zinvol iets meer te doseren door een lagere huidmondjesopening.
- Langdurige teelt paprika bij 1000 ppm CO₂ gaf wel 'luie bladeren' t.o.v. 400 ppm.
 - o De laag-CO₂ aangepaste planten hadden bij 600 ppm een even hoge fotosynthese als de hoog-CO₂ aangepaste planten bij 900 ppm CO₂.
 - o Effect groter in voorjaar dan in najaar (daling V_{Cmax} respectievelijk 30% en 10 %)
 - o Oorzaak niet de huidmondjes, maar lagere Rubisco-capaciteit (lagere V_{Cmax}).
 - o Wel momentaan effect hoog CO₂ op huidmondjes: Lagere geleidbaarheid en dus ook minder verdamping. In de winter biedt dit kansen voor energiebesparing.
 - o De 'luiheid' bleek zes dagen nadat het 1000 ppm regime gewijzigd was in eenwisselregime tussen 500-1000 ppm ('voorjaarsregime') reversibel te zijn. Er is dus slechts korte tijd sprake van een lagere productiviteit van een 'verwend' gewas met 'luie' bladeren na een daling van de CO₂-concentratie in de kas. Dus geen noodzaak tot aanpassing van de doseerstrategie in de winter. Daarbij dient wel opgemerkt te worden dat voor een hoge productiviteit van 'luie bladeren' de CO₂-concentratie ook hoog gehouden moet worden. Dit benadrukt dat doseren tot 800ppm CO₂ in winter genoeg is, ervan uitgaande dat dit leidt tot een mindere mate van 'luiheid' dan continu 1000 ppm. Dit laatste is een veronderstelling en zou nog moeten worden opgehelderd.
- Lage RV in de middag (wisselcabine) gaf zeer gevoelige huidmondjes.
- Praktijkmetingen lieten zien dat mits de juiste maatregelen worden getroffen (gebruik van scherm en diffuus coating) zelfs op warme dagen paprika niet stopt met verdampen, waardoor de fotosynthese op gang blijft. Het zou interessant zijn om op vergelijkbare warme dagen met veel instraling vergelijkende metingen van fotosynthese en huidmondjesopening te doen bij een bedrijf dat wel en bij een bedrijf dat niet dergelijke maatregelen neemt.

Referenties

- Ainsworth EA, Long SP.** 2005. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytologist* 165, 351-372.
- Ainsworth EA, Rogers A.** 2007. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising CO₂: mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell and Environment* 30, 258-270.
- Crafts-Brandner SJ, Salvucci ME.** 2000. Rubisco activase constrains the photosynthetic potential of leaves at high temperature and CO₂. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97, 13430-13435.
- Cheng L, Fuchigami LH.** 2000. Rubisco activation state decreases with increasing nitrogen content in apple leaves. *Journal of Experimental Botany* 51, 1687-1694.
- Dieleman JA, Meinen E, Elings A, Uenk D., Uittien JJ, Broekhuijsen AGM, de Visser PHB, Marcelis LFM.** 2003. Effecten van langdurig hoog CO₂ op groei en fotosynthese bij paprika. Plant Research International, Wageningen, 32p.
- Dieleman JA, Zwinkels J, De Gelder A, Kuiper I, de Zwart F, Van Dijk C, Dueck T.** 2007. CO₂ bij paprika: meerwaarde en beperkingen. Plant Research International, Wageningen, 88p.
- Drake BG, Gonzalez-Meler MA, Long SP.** 1997. More efficient plants: a consequence of rising atmospheric CO₂? *Annual Review of plant physiology and plant molecular biology* 48, 609-639.
- Farquhar GD, Caemmerer SV, Berry JA.** 1980. A biochemical-model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C-3 species. *Planta* 149, 78-90.
- Gelder, A. de, Warmenhoven, M.G., Kromdijk, J., Meinen, E., Zwart, H.F. de, Stolker, H., Grootcholten, M.,** 2012. Gelimiteerd CO₂ en het nieuwe telen tomaat. Wageningen UR Glastuinbouw, rapport GTB 1159, 76pp.
- Long SP, Bernacchi CJ.** 2003. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *Journal of Experimental Botany* 54, 2393-2401.
- Long SP, Ainsworth EA, Leakey ADB, Nösberger J, Ort DR.** 2006. Food for thought: lower-than-expected crop yield stimulation with rising CO₂ concentrations. *Science* 312, 1918-1921.
- Medlyn BE, Barton CVM, Broadmeadow MSJ, Ceulemans R, De Angelis P, Forsteuter M, Jackson SB, Kellomaki S, Laitat E, Rey A, Roberntz P, Sigurdsson BD, Strassemeier J, Wang K, Curtis PS, Jarvis PG.** 2001. Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO₂ concentration: a synthesis. *New Phytologist* 149, 247-264.
- Sage RF.** 2002. Variation in the k_{cat} of Rubisco in C3 and C4 plants and some implications for photosynthetic performance at high and low temperature. *Journal of Experimental Botany* 53, 609-620.

- Schapendonk AHCM, Van Oijen M, Dijkstra P, Pot CS, Jordi WJRM, Stoop GM.** 2000. Effects of elevated CO₂ concentration on photosynthetic acclimation and productivity of two potato cultivars grown in open-top chambers. *Australian Journal of Plant Physiology* 27, 1119-1130.
- Sharkey TD, Bernacchi CJ, Farquhar GD, Singsaas EL.** 2007. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C-3 leaves. *Plant Cell And Environment* 30, 1035-1040.
- Trouwborst G, Pot CS, Schapendonk AHCM, Fanourakis D.** 2010. Huidmondjes in ontwikkeling: Invloed van omgevingsfactoren op de huidmondjesanatomie van bladeren, een literatuurstudie. Plant Dynamics B.V., Wageningen. 29p.
- Trouwborst G, Hogewoning SW, Harbinson J, van Ieperen W.** 2011. Photosynthetic acclimation in relation to nitrogen allocation in cucumber leaves in response to changes in irradiance. *Physiologia Plantarum* 142, 157-169.

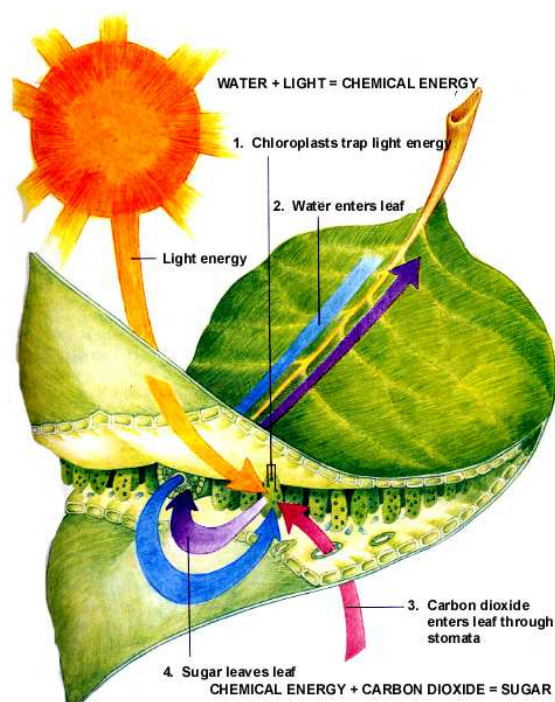
Bijlage 1. Fotosynthese de motor van de plant

Voor de fotosynthese is het volgende nodig (Figuur 18):

- Wateropname via de wortels
- CO₂-opname via huidmondjes in het blad
- Het enzym Rubisco bindt CO₂
- Vervolgens is er lichtenergie nodig om CO₂ en water om te zetten in suikers

Hoofdreactie fotosynthese:

CO₂ + water $\xrightarrow{\text{lichtenergie}}$ suikers + water



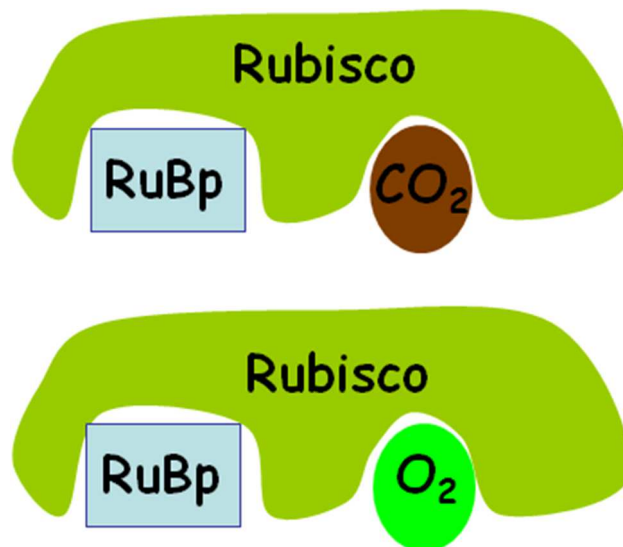
Figuur 18. Fotosynthese: Lichtenergie wordt geabsorbeerd door het blad (1). Water komt binnen via de nerven (2). Tevens komt er CO₂ binnen via de huidmondjes (3). Met behulp van de lichtenergie worden er suikers gemaakt (4).

Bijlage 2. Waarom heeft CO₂ doseren zin?

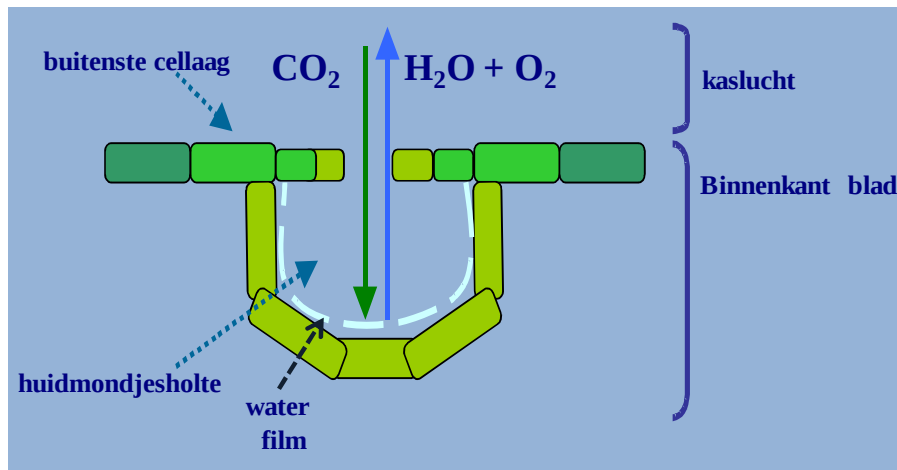
Waarom is het CO₂-gehalte in de buitenlucht niet voldoende?

Het probleem is het enzym Rubisco:

- Rubisco is het enzym (Figuur 19) dat CO₂ bindt nadat het via de huidmondjes (Figuur 20) in het blad gekomen is.
- Rubisco kan ook O₂ (zuurstof) binden en hierdoor komt er CO₂ vrij. Dit proces heet fotorespiratie.
- Zonder CO₂-dosering vindt er tenminste 30% fotorespiratie plaats. Dit is een verliespost.
- Verhouding fotosynthese/fotorespiratie wordt bepaald door de verhouding CO₂/O₂ in het blad.
- Bij slecht geopende huidmondjes is er nog veel meer fotorespiratie!
- Hoe meer CO₂ in het blad, hoe meer de fotorespiratie wordt onderdrukt en dus de fotosynthese stijgt. Hierdoor is het plantkundig gezien nuttig om extra CO₂ te doseren.



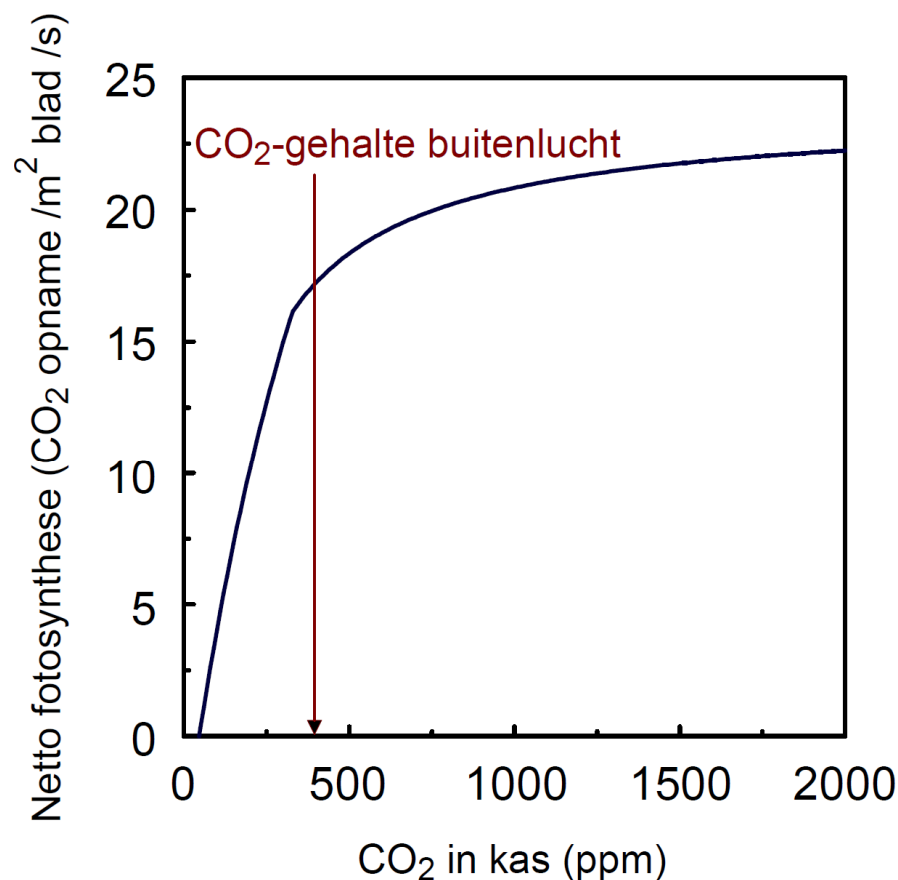
Figuur 19. Schematische tekening van de werking van het enzym Rubisco. Rubisco bindt CO₂ aan RuBp om suiker te maken. Als Rubisco O₂ bindt gaat het mis. Dat proces heet fotorespiratie. Daardoor wordt de fotosynthese lager. Hoe hoger de concentratie CO₂, hoe minder fotorespiratie er plaats vindt (bron: college Linus van der Plas, vakgroep Plantenfysiologie van Wageningen Universiteit).



Figuur 20. Schematische tekening van een huidmondje. Hoe kleiner de opening, hoe moeilijker het CO_2 het blad binnen komt. Hierdoor stijgt de fotorespiratie en daalt de fotosynthese.

Bijlage 3. De CO₂-response curve

Door middel van fotosynthesemetingen waarbij het CO₂-gehalte gevarieerd wordt, kan de CO₂-respons van de blad-fotosynthese worden vastgelegd. Een voorbeeld van de CO₂-respons op de fotosynthese staat weergegeven in Figuur 21. De CO₂-response lijkt op de lichtrespons: bij laag CO₂ stijgt de fotosynthese scherp als de CO₂-concentratie toeneemt, maar naarmate de CO₂-concentratie stijgt, vlakt de toename af. Uiteindelijk wordt CO₂-verzadiging bereikt. Afhankelijk van de gewassoort, ligt het CO₂-niveau waarbij de fotosynthese-respons grotendeels CO₂-verzadigd is tussen de 600 en 900 ppm.



Figuur 21. Voorbeeld van een CO₂-respons curve bij een constant lichtniveau. De snelheid van de fotosynthese is hierbij afhankelijk van (1) de hoeveelheid beschikbare energie uit licht, (2) de hoeveelheid CO₂ (3) de hoeveelheid en eigenschappen van het enzym Rubisco en de temperatuur.

De snelheid van de fotosynthese wordt bepaald door:

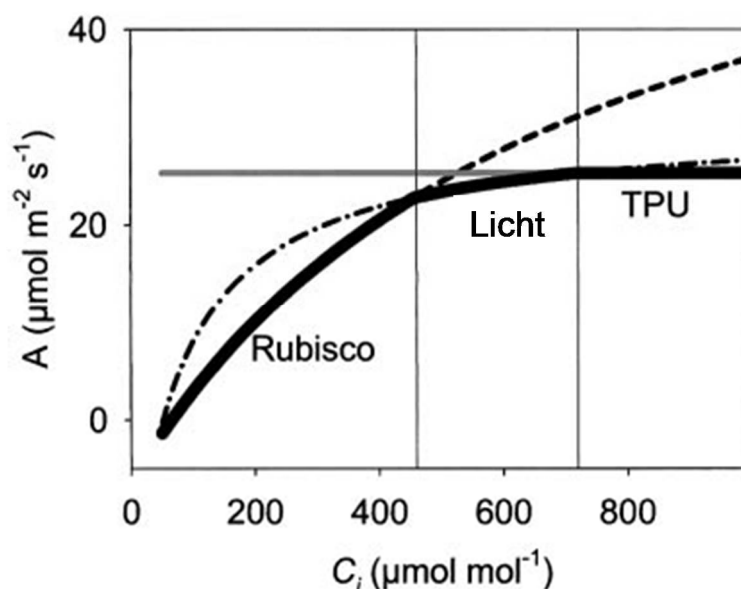
- de hoeveelheid energie (ATP en NADPH uit de lichtreactie)
- de hoeveelheid CO₂ ('bouwstof') in verhouding tot de concentratie O₂ (zie Bijlage 2)
- de snelheid van het enzym Rubisco ('machinecapaciteit')
- de temperatuur

Rubisco is het enzym dat CO₂ of O₂ bindt, nadat het via de huidmondjes in het blad gekomen is (zie Bijlage 1 en 2). De snelheid (V_c) waarmee Rubisco werkt, is buiten de factor temperatuur om, afhankelijk van vier factoren:

1. De hoeveelheid Rubisco per bladoppervlak
2. Het percentage actief Rubisco. Het enzym heeft namelijk de eigenschap dat het 'aan' of 'uit' kan staan (wel/niet actief). Hoe hoger het lichtniveau hoe meer Rubisco geactiveerd wordt. Dit wordt gedaan door het enzym Rubisco-activase.
3. De katalytische efficiëntie van Rubisco (k_{cat} ; Sage, 2002)
4. De specificiteit (=gevoeligheid) van Rubisco. Rubisco heeft een bepaalde specificiteit (K_m ; Sage, 2002) om CO₂ of O₂ te binden(Bijlage 2).

Deze eigenschappen van Rubisco kunnen via een chemische analyse *in vitro* worden bepaald. Hiervoor moeten er destructieve metingen aan de bladeren worden gedaan. Echter, door de fotosynthese-snelheid te meten onder verzadigend licht, bij een vaste temperatuur en bij een reeks CO₂-concentraties, kan de maximale snelheid van Rubisco (V_{Cmax}) bepaald worden zonder destructieve metingen aan de bladeren. In onderstaande wordt kort toegelicht hoe dit in z'n werk gaat.

De maximale snelheid van Rubisco (Rubisco-capaciteit; V_{Cmax}) kan helaas niet zomaar uit een CO₂-respons-curve worden afgelezen, want de fotosynthese wordt van laag naar hoog CO₂ gelimiteerd door respectievelijk Rubisco, lichtenergie en TPU (TPU=triose-fosfaat (Figuur 22). De CO₂-respons wordt dus alleen bij een laag CO₂-niveau bepaald door de enzymsnelheid



Figuur 22. Theoretisch voorbeeld van een CO₂-respons-curve. De CO₂-respons wordt onder laag CO₂ vooral beperkt door de activiteit van het Rubisco, vervolgens wordt bij hoog CO₂ het licht beperkend. Bij heel hoog CO₂ wordt triose-fosfaatbenutting (TPU) beperkend. Deze wordt verder buiten beschouwing gelaten. Bron: Long & Bernacchi 2003.

Door middel van curve-fitting kan V_{Cmax} bepaald worden. De formules worden in Figuur 23 weergegeven en verder niet meer toegelicht. Voor uitgebreidere toelichting op de formules, zie bijvoorbeeld Farquhar *et al.* 1980; Long & Bernacchi, 2003; en Sharkey *et al.* 2007.

$$A = \min\{w_c, w_j, w_p\} \left(1 - \frac{\Gamma^*}{C_i}\right) - R_d \quad (6)$$

where:

$$w_c = \frac{V_{c,max} C_i}{C_i + K_c(1 + O/K_o)} \quad (7)$$

$$w_j = \frac{J C_i}{4.5 C_i + 10.5 \Gamma^*} \quad (8)$$

$$w_p = \frac{3 V_{tpu}}{\left(1 - \frac{\Gamma^*}{C_i}\right)} \quad (9)$$

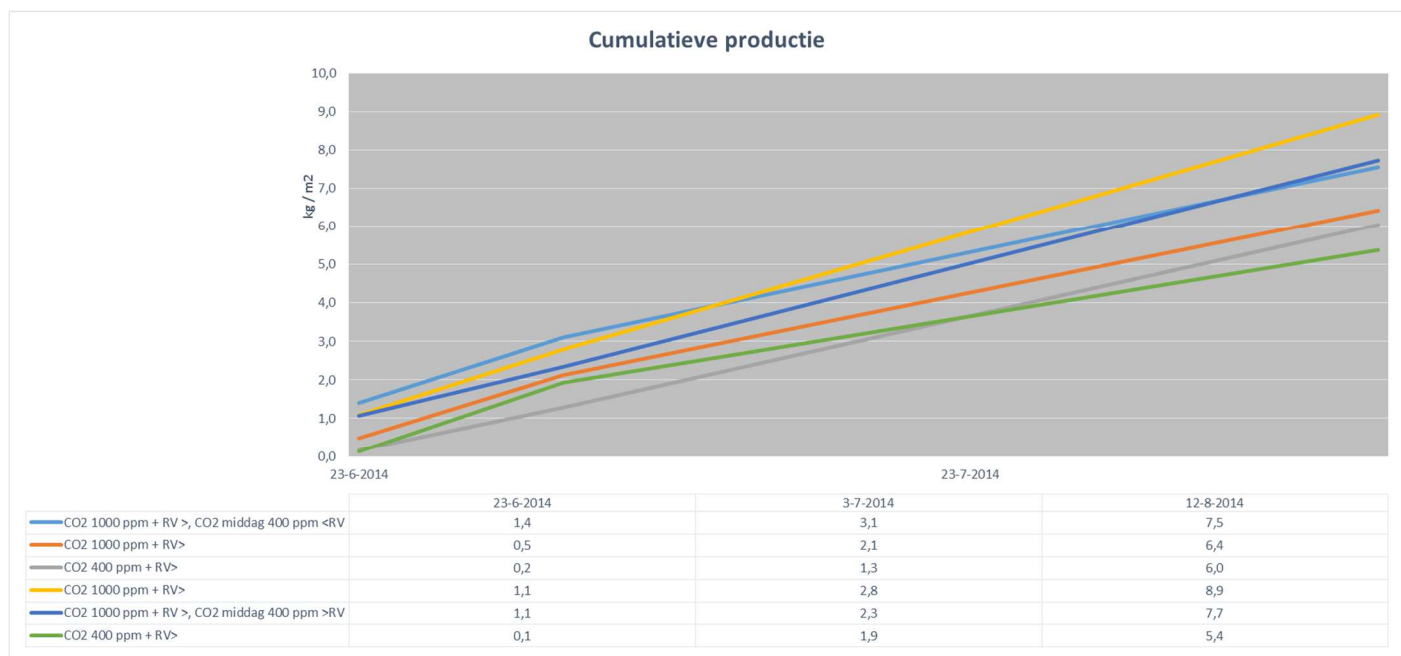
Figuur 23. Gebruikte te formules voor de bepaling van V_{cmax} , J_{max} en TPU (bron: Long & Bernacchi, 2003). De TPU wordt verder buiten beschouwing gelaten.

Er is gebruik gemaakt van een curve-fittingsmodel dat simultaan V_{Cmax} en J_{max} bepaalt. Voor de curve-fitting is gebruik gemaakt van de non-lineaire fittingsprocedure NLIN in SAS. Voor details zie Trouwborst *et al.* 2011.

Bijlage 4 Morfologische kenmerken

3-10-2014 (final assessment)	Stengellengte sectie B (cm)	Totale stengelle ngte (cm)		Bladeren sectie B (#)		Totaal aantal bladeren (#)	Rode vruchten sectie B (#)		Totaal gewicht rode vruchten sectie B (g)	
CO2 1000 ppm + RV >, CO2 middag 400 ppm <RV	101,5	242,5	b	105,0	c	186,5	6,0	a	982,5	ab
CO2 1000 ppm + RV>	77,0	222,5	a	110,5	c	218,5	12,0	b	1377,5	b
CO2 400 ppm + RV>	114,0	253,0	b	121,0	c	191,5	4,5	a	762,5	a
CO2 1000 ppm + RV>	87,5	249,0	b	49,5	a	211,0	4,5	a	707,5	a
CO2 1000 ppm + RV >, CO2 middag 400 ppm >RV	88,0	247,5	b	77,0	b	246,5	4,0	a	702,5	a
CO2 400 ppm + RV>	93,5	242,0	ab	70,0	b	155,5	4,0	a	617,5	a
fprob	0,343	0,082		0,001		0,474	0,013		0,059	
lsd	38,6	19,9		17,5		109,8	3,6		478,3	

3-10-2014 (final assessment)	Versgewicht 10 bladeren sectie B (g)	Blad opp. 10 bladeren sectie B (cm2)	SLA sectie B (cm2/g)	Drogestof blad sectie (B)	
CO2 1000 ppm + RV >, CO2 middag 400 ppm <RV	51,6	1781,0	35,2	7,6	b
CO2 1000 ppm + RV>	47,1	1468,7	31,2	7,4	b
CO2 400 ppm + RV>	52,2	1632,1	31,3	7,5	b
CO2 1000 ppm + RV>	47,1	1455,9	31,1	7,5	b
CO2 1000 ppm + RV >, CO2 middag 400 ppm >RV	50,3	1491,3	29,7	8,3	b
CO2 400 ppm + RV>	49,5	1632,6	33,1	6,0	a
fprob	0,970	0,599	0,756	0,026	
lsd	20,2	521,8	9,8	1,0	



Bijlage 5 Technische details Cabines

Fabrikant	Diversen; zelfbouw	Licht transmissie t.o.v. buitenlicht	40%
Afmeting cabine	1400x870x256 (lxbxh)		
Watergift	2L druppelaars	CO₂ absorptie	Absorbent
Verwarming	Elektrische luchtverw.	CO₂ gift	Vloeibaar
Koeling	Airconditioning	CO₂ regelbereik	+/- 20 ppm



Foto 1: CO₂ cabines Demokwekerij



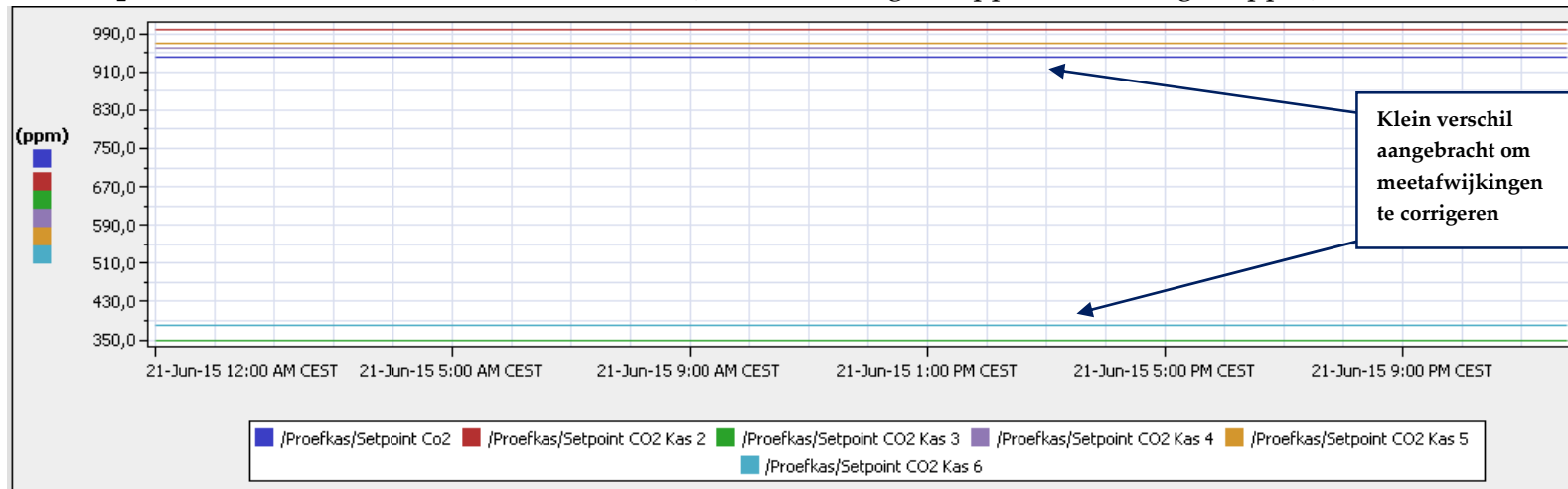
Foto 2: Luchtbehandelingskast



Foto 3: CO₂ absorbent

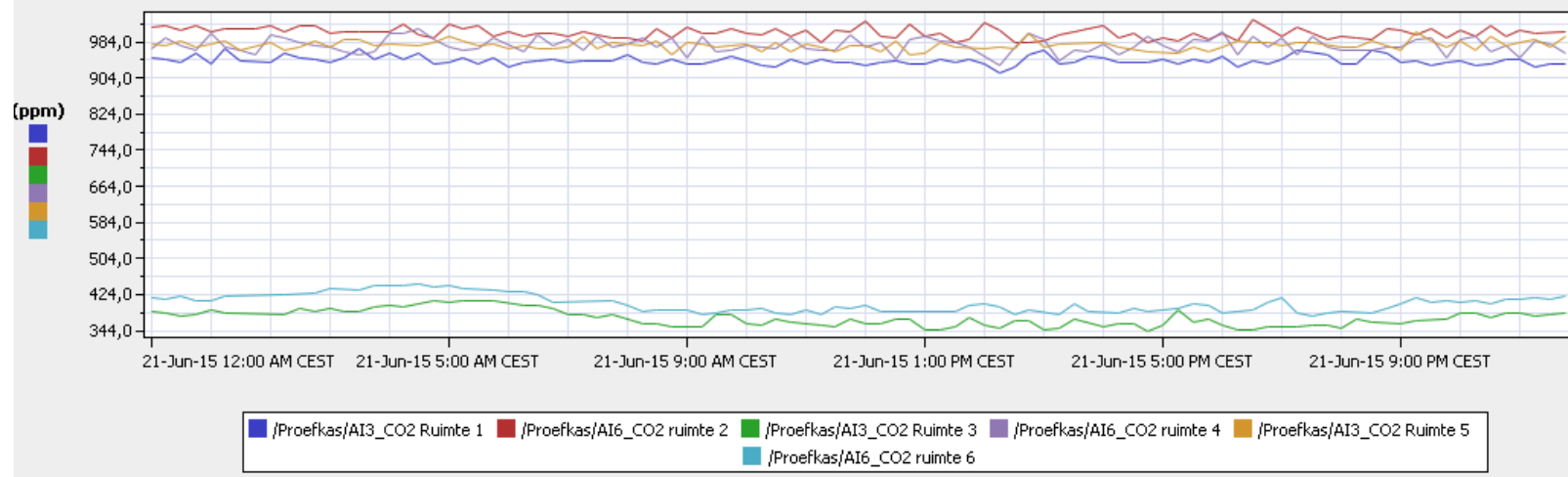
Bijlage 6a CO₂ setpoints en gerealiseerd t/m week 31

CO₂ Setpoint WK 17 t-m WK 31 Ruimte 1 t/m 6 (1,2, 4 en 5 hoog 1000ppm; 3 en 6 laag 400ppm)



CO₂ Gerealiseerd WK 26*

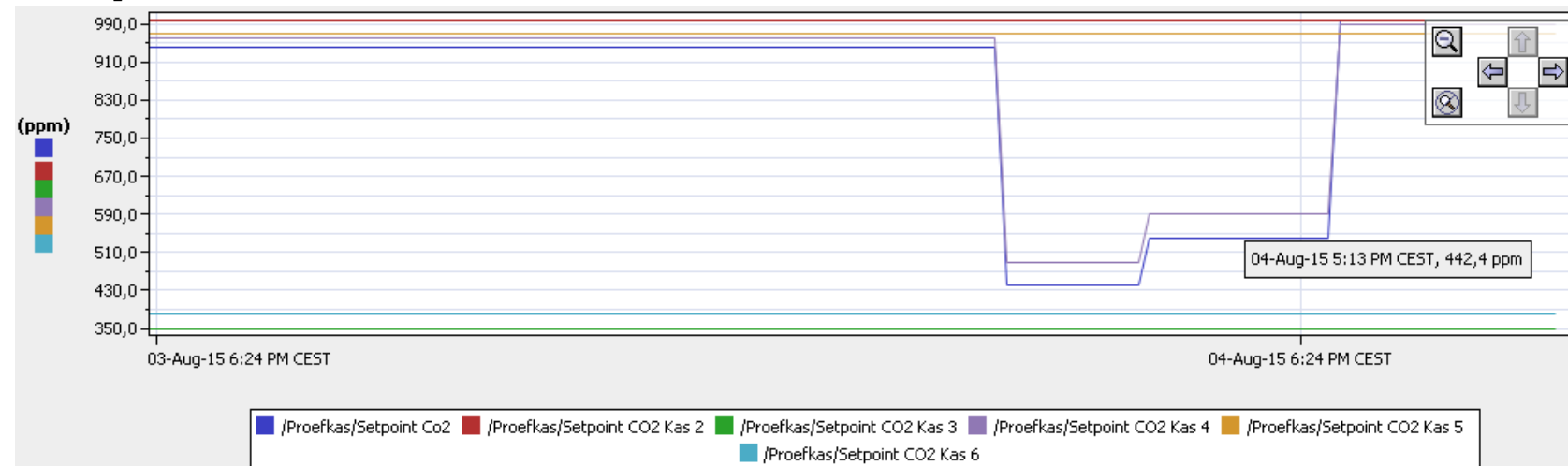
Ruimte 1 t/m 6 (1000 ppm in 1, 2, 4 en 5 en 400 ppm in 3 en 6)



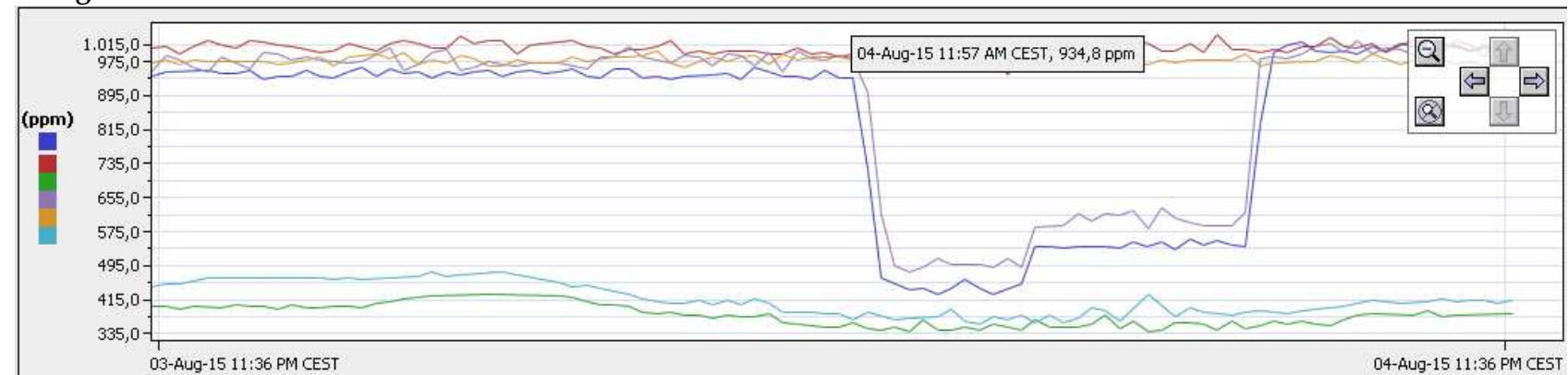
* overige weken idem

Bijlage 6b CO₂ setpoints en gerealiseerd na week 31

CO₂ setpoint na WK 31

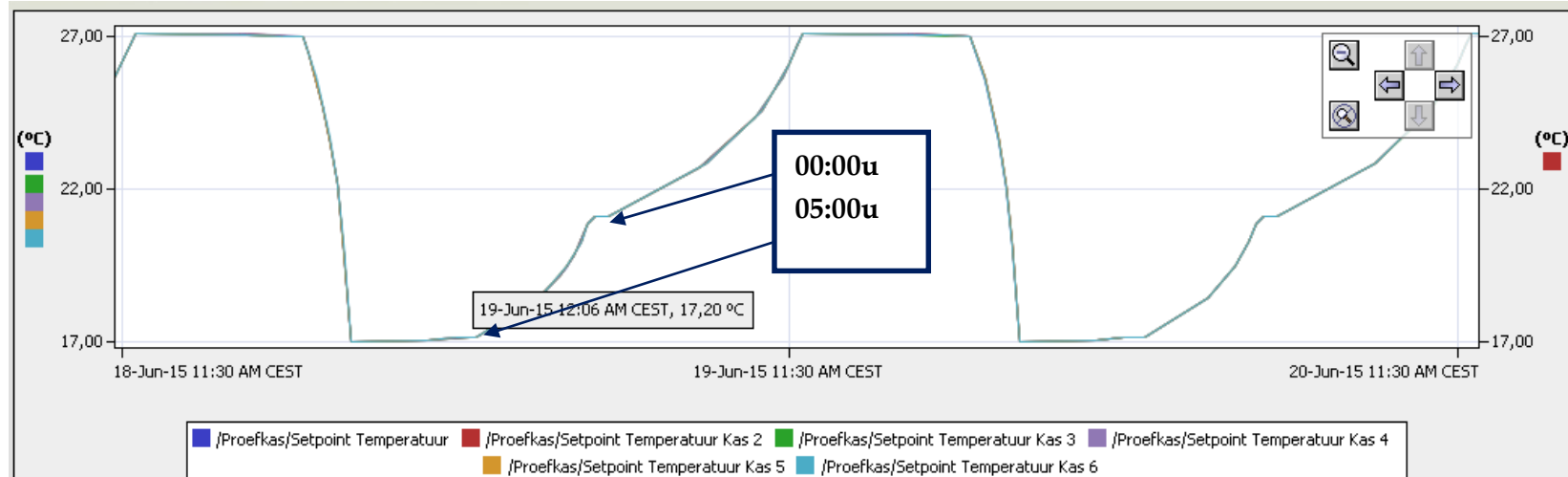


CO₂ gerealiseerd na WK 31

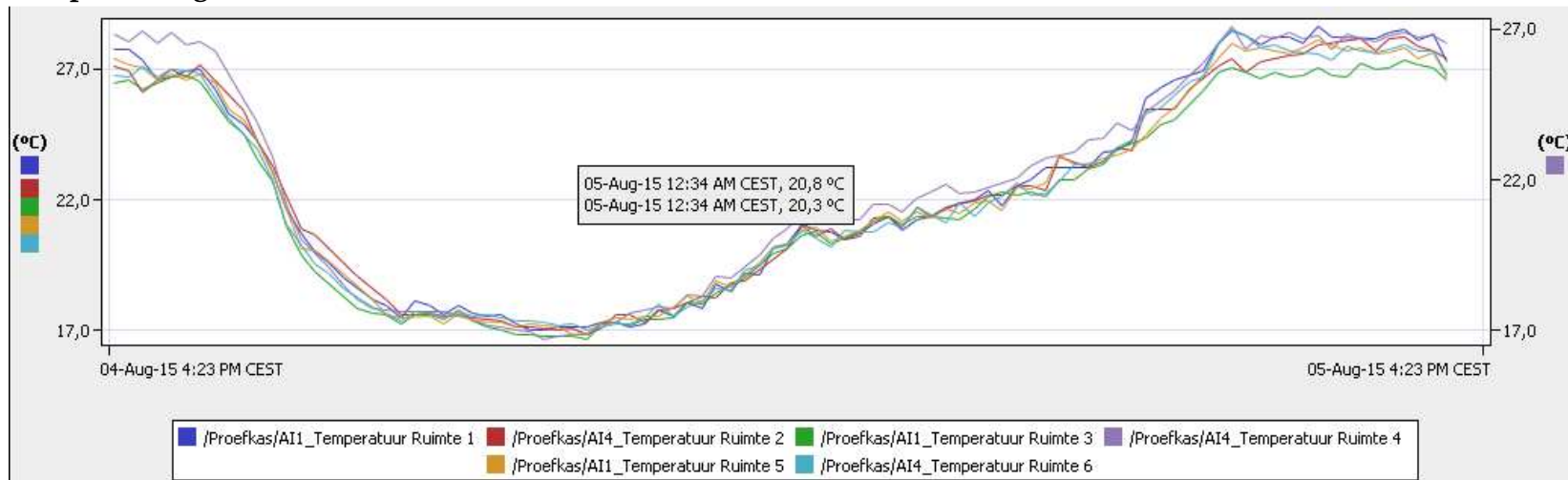


Bijlage 7 Klimaat CO₂ cabines

Temperatuur setpoints (detail 18 juni 2015, maar altijd gelijk gebleven)

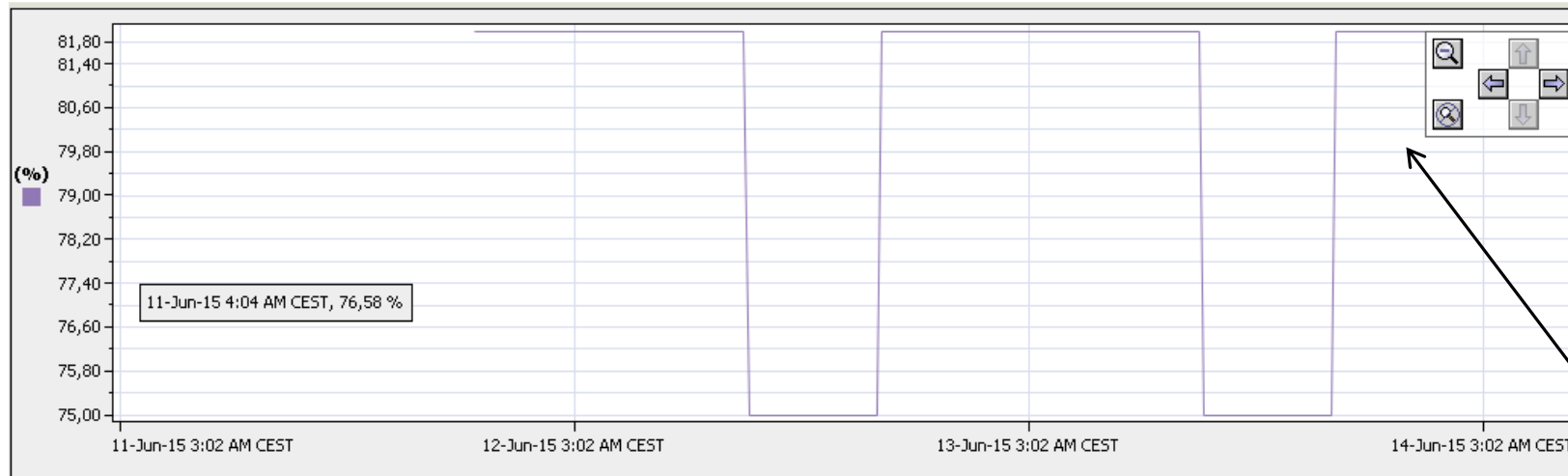


Temperatuur gerealiseerd



RV setpoint

Dagperiode vanaf 12u op 75% RV (alle ruimtes idem)



Detail

RV gerealiseerd

