



# Sturen op stress: wanneer is het (nog) nuttig?

Esther Meinen, Mark van Hoogdalem, Jelle Geurts en Anja Dieleman

Rapport WPR-1102

## Referaat

In dit project is een denkkader opgesteld om na te gaan welke vormen van nuttige en negatieve plantstress er in de kas voorkomen. Het doel daarvan is om meer begrip te krijgen, en daarmee energievragende bijsturing te voorkomen als het gewas "uit balans" is. Maar wat is plantstress? Een plant streeft naar homeostase: dat betekent dat alle chemische en fysische processen in evenwicht zijn met de omgeving. Bij stress worden door de plant veranderingen waargenomen in de omgeving die leiden tot verstoring van het evenwicht tussen plant en omgeving die vragen om aanpassingen in de plant en deze leiden tot een nieuwe balans (acclimatie). Dat betekent dat stress negatieve effecten kan hebben op het gewas, maar dat stress ook nuttig kan zijn. Teelthandelingen die een teler doet om zijn gewas te sturen halen de plant uit balans en sturen de plant in de gewenste richting en worden beschouwd als nuttige stress. Het Nieuwe Telen stuurt op balansen in de plant en kas om te voorkomen dat het gewas uit balans is. Het is de vraag welke acties leiden tot nuttige stress en wanneer er negatieve stress optreedt. Het monitoren van plantbalans of stress zou hierbij een hulpmiddel kunnen zijn maar roept veel vragen op met betrekking tot welke onderliggende plantprocessen gemeten moeten worden, welke grenswaarden er gelden en over welke tijdsperiode "balans" gaat.

## Abstract

In this project a conceptual framework is made about different types of plant stress in a greenhouse cultivation. The aim is to get a better understanding of plant stress and to prevent the need for energy consuming actions when a plant is "out of balance". What is plant stress? A plant strives for homeostasis: all chemical and physical processes are in balance with the environment. In a stress situation, a plant senses the change that disturbs the balance between plant and environment. The plant adapts to the new situation which leads to a new balance (acclimation). That means that stress can have a negative impact on the crop, but stress can also be beneficial. Crop and climate management both disturb the balance and steer the crop in the desired direction, which is considered as positive stress. The cultivation method "Next Generation Growing" aims for balances in crop and greenhouse. It is not always clear which actions lead to positive stress and which actions are negative for the crop. Monitoring plant balance or plant stress would be a helpful tool. But a lot is still unknown, like which plant processes should be monitored, what are critical values and what time period is needed for "a balanced crop".

## Rapportgegevens

Rapport WPR-1102

Projectnummer: 3742307800

DOI: <https://doi.org/10.18174/572985>

Thema: Kasklimaat & energie

Dit project/onderzoek is mede tot stand gekomen door de bijdrage van het programma Kas als Energiebron. Dit is het innovatie- en actieprogramma van Glastuinbouw Nederland en het ministerie van LNV.

## Disclaimer

© 2022 Wageningen, Stichting Wageningen Research, Wageningen Plant Research, Business unit Glastuinbouw, Postbus 20, 2665 MV Bleiswijk T 0317 48 56 06, [www.wur.nl/plant-research](http://www.wur.nl/plant-research). Kamer van Koophandel nr.: 09098104 BTW nr.: NL 8113.83.696.B07

Stichting Wageningen Research. Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand, of openbaar gemaakt, in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, mechanisch, door fotokopieën, opnamen of enige andere manier zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Stichting Wageningen Research.

Stichting Wageningen Research aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

## Adresgegevens

### Wageningen University & Research, BU Glastuinbouw

Postbus 20, 2665 ZG Bleiswijk

Violierenweg 1, 2665 MV Bleiswijk

T +31 (0)317 48 56 06

# Inhoud

	<b>Samenvatting</b>	<b>5</b>
<b>1</b>	<b>Inleiding</b>	<b>7</b>
<b>2</b>	<b>Plantstress</b>	<b>9</b>
	2.1 Achtergrond van de term "stress"	9
	2.2 Definities van plantstress uit de literatuur	9
	2.3 Stress definitie en toepassing in de glastuinbouw	14
	2.4 Conclusies	17
<b>3</b>	<b>Wat gebeurt er in een plant bij stress?</b>	<b>19</b>
	3.1 Waarnemen van stress	19
	3.1.1 Biotische stress	19
	3.1.2 Abiotische stress	20
	3.2 Componenten stress signalering	21
	3.2.1 Calcium	21
	3.2.2 Vrije zuurstof radicalen (reactive oxygen species; ROS)	21
	3.2.3 Plantenhormonen	22
	3.2.3.1 Abiotische stress: ABA	22
	3.2.3.2 Biotische stress: SA, JA en ethyleen	23
	3.3 Stress signalering: lokaal en systemisch	23
	3.4 Priming en stressgeheugen	25
	3.5 Stress interacties	27
	3.6 Stressreacties versus groei en ontwikkeling	27
	3.7 Conclusies	28
<b>4</b>	<b>Plantbalansen in Het Nieuwe Telen</b>	<b>29</b>
	4.1 Assimilatenbalans	29
	4.2 Energiebalans	32
	4.3 Waterbalans	35
	4.4 Plantprocessen en stress in HNT	36
	4.5 HNT en stress	41
<b>5</b>	<b>Inventarisatie onder telers</b>	<b>45</b>
	5.1 Plantstress: wat is het?	45
	5.2 Plantstress in de kas	45
	5.3 Nuttige plantstress?	46
	5.4 Stress meten	46
<b>6</b>	<b>Denkkader "stress"</b>	<b>47</b>
	6.1 Het begrip "stress"	47
	6.2 Plantstress in Het Nieuwe Telen	48
	6.3 Plantstress in de praktijk	48
	6.4 Monitoren van stress	49
	6.5 Herijking van stress	49
	6.6 Nuttige en niet nuttige stress	50
	6.7 Stress en het gebruik van energie	51

<b>7</b>	<b>Discussie, aanbevelingen en conclusies</b>	<b>53</b>
7.1	Discussie en aanbevelingen	53
7.2	Conclusies	54
	<b>Literatuur</b>	<b>57</b>

# Samenvatting

De glastuinbouw staat voor een ambitieuze doelstelling in reductie van de CO<sub>2</sub>-emissie, door het energiegebruik terug te dringen, met behoud van groei, productie en productkwaliteit. Het uitgangspunt hierbij zijn de drie balansen in Het Nieuwe Telen. In principe moeten deze balansen allemaal "in balans" zijn, anders ontstaat plantstress. Om plantstress te voorkomen worden vaak maatregelen ingezet die meer energie gebruiken, en mogelijk niet nodig zijn. Om hier grip op te krijgen is in dit project een denkkader opgesteld om na te gaan welke vormen van nuttige en negatieve plantstress er in de kas voorkomen, hoe negatieve plantstress voorkomen kan worden en hoe gebruik gemaakt kan worden van nuttige plantstress.

Eerst is het begrip "plantstress" gedefinieerd. Een plant streeft naar homeostase: dat betekent dat alle chemische en fysische processen in evenwicht zijn met de omgeving. Bij stress worden door de plant veranderingen waargenomen in de omgeving (stressoren) die leiden tot verstoring van het evenwicht tussen plant en omgeving. De plant raakt uit balans (stress) en past zich aan (stressreactie) tot een nieuw evenwicht (homeostase) gevonden wordt. Plantreacties kunnen positief zijn (nuttige stressreactie) en ongewenst (negatieve stressreactie). Dit wordt bepaald door de wensen van de teler: als de plant zich in de gewenste richting ontwikkelt dan is dit een nuttige stressreactie. Als de ontwikkeling of groei van de plant niet volgens de wens van de teler verloopt was er een negatieve stressreactie. Wat in telerstaal "gewassturing" wordt genoemd is in feite het induceren van nuttige stress, zoals sturen van de gewasstand met temperatuur of trossnoei. Deze teelthandelingen geven het gewas de juiste prikkel (stressor) om zich in de gewenste richting van de teler te ontwikkelen. Daarnaast is er negatieve stress die een teler wil voorkomen, zoals sluiting van huidmondjes of te hoge temperaturen of lichtpieken die schade veroorzaken. Uit interviews met telers kwam naar voren dat zij vinden dat vooral plotselinge veranderingen leiden tot negatieve stress en geleidelijke veranderingen minder stress opleveren. Nuttige stress werd ook onderkend door het bewust ingrijpen in het gewas en bewust tegen de natuur in telen.

Wat gebeurt er in een plant bij stress? Na het waarnemen van een stressor door een plant worden, afhankelijk van het type stressor, bepaalde signaleringsroutes geactiveerd waarbij stress signalen doorgegeven worden binnen de plant die ervoor zorgen dat deze zich aanpast aan de nieuwe situatie.

Het waarnemen van een stressor door de plant veroorzaakt een toename in de Ca<sup>2+</sup> en ROS (reactieve zuurstofverbindingen) in plantcellen en beïnvloedt de hormoonbalans. Inzicht in deze processen kan (in de toekomst) helpen om negatieve plantstress in een vroeg stadium te detecteren en te voorkomen. Uit onderzoek is gebleken dat planten over een stressgeheugen beschikken wat in sommige gevallen zelfs kan worden doorgegeven aan nakomelingen. Hierdoor kan het tijdelijk doormaken van stress er voor zorgen dat de plant in de toekomst beter bestand is tegen dezelfde of een ander type stress. Dit proces wordt priming genoemd. Het toepassen van priming biedt in potentie ook mogelijkheden voor telers om gewassen te telen die beter bestand zijn tegen negatieve stress.

De teeltstrategie Het Nieuwe Telen (HNT) streeft naar balansen in de plant (assimilatenbalans, waterbalans, energiebalans) en balansen in de kas en een balans tussen kas en plant, om optimale groeicondities aan te bieden aan het gewas met energiebesparing als logisch gevolg. Verstoring van de balans vraagt om maatregelen die mogelijk energie kosten en dat moet voorkomen worden. Toepassing van HNT betekent dat er een behoorlijke dynamiek kan zitten in de klimaatcondities (licht en temperatuur) als gestreefd wordt naar een vaste verhouding tussen assimilatenaanmaak en -verbruik. Een gewas staat dus permanent bloot aan stressoren die nuttig kunnen zijn, maar als grenzen overschreden worden negatief kunnen zijn (te veel licht, te hoge temperatuur). De grenzen zijn niet altijd duidelijk en blijken vaak achteraf. Het monitoren van plantbalansen en stress zou inzicht kunnen geven in de gewasstatus en HNT een stap verder brengen. De teler krijgt een hulpmiddel of de acties die gedaan zijn leiden tot het gewenste resultaat (nuttige stress), of dat misschien grenzen overschreden worden (negatieve stress). Ook kan het de teler vertrouwen geven in het toepassen van HNT waardoor deze minder geneigd is het gewas bij te sturen met energie vragende acties. Het monitoren van plantbalans roept tegelijkertijd ook veel vragen op: want het is onduidelijk wat je dan moet meten, en welke onderliggende plantprocessen relevant zijn, welke grenswaarden er gelden en over welke tijdsperiode "balans" gaat. Ook het interpreteren van de data is een uitdaging.

Het monitoren van de assimilatenbalans in een gewas kan inzicht geven in normale etmaalpatronen en afwijkingen hiervan kunnen een indicatie zijn van stress. Een eerste stap kan zijn om de aanmaak van assimilaten te monitoren (suiker en zetmeel) en afwijkingen te constateren. Op de iets langere termijn kan ook het meten van gehaltes van de  $\text{Ca}^{2+}$  en ROS (reactieve zuurstofverbindingen) en hormonen een mogelijkheid zijn om plantstress te monitoren. Hiermee wordt het mogelijk continu inzicht te krijgen in de status van het gewas, en daarmee te komen tot een reductie in het gebruik van energie, zonder nadelige consequenties voor groei, productie en productkwaliteit.



# 1 Inleiding

De sector heeft een ambitieuze doelstelling in reductie van de CO<sub>2</sub>-emissie. Een belangrijke pijler om de CO<sub>2</sub>-emissie te reduceren is Het Nieuwe Telen (HNT), dat uitgaat van drie balansen in de plant, namelijk de waterbalans, energiebalans en de assimilatenbalans. En van drie balansen in de kas, namelijk de energiebalans, vochtbalans en CO<sub>2</sub> balans. Verbindende factor tussen deze balansen is de huidmondjes-opening, en daarmee de verdamping en fotosynthese. In principe moeten deze balansen allemaal "in balans" zijn, anders ontstaat plantstress. Een aantal voorbeelden hiervan zijn huidmondjessluiting bij te lage luchtvochtigheid, met als gevolg te weinig fotosynthese, onbalans in nutriëntenopname (geel blad in groene potplanten) door versnellen van de teelt met licht en temperatuur, en een onbalans in de verhouding vegetatieve/generatieve groei. Deze plantstress, veroorzaakt door een onbalans wordt vaak opgelost door maatregelen in te zetten die meer energie gebruiken, dus meer ontvochtigen door te stoken of meer te belichten. Echter, plantstress is niet altijd problematisch voor het gewas. Er is ook nuttige plantstress, bijvoorbeeld een tijdelijk lage temperatuur of een belichtingsregime waarbij de dag eindigt met lamplicht in plaats van natuurlijke schemering, die zorgt voor meer plantweerbaarheid of minder strekking, dus een compactere plant. Het is echter niet altijd duidelijk wat nuttige en niet nuttige stress is, en hoe dit gemeten zou moeten worden. In dit project wordt een denkkader opgesteld om na te gaan welke vormen van nuttige en niet nuttige plantstress er in de kas voorkomen, hoe niet nuttige plantstress voorkomen kan worden en hoe gebruik gemaakt kan worden van nuttige plantstress. Het doel is om hierdoor meer begrip te krijgen voor de balansen in het Nieuwe Telen, en daarmee te voorkomen dat er energie vragende klimaatacties ingezet moeten worden om een gewas dat "uit balans is" weer in evenwicht te brengen.

Om dit mogelijk te maken, zijn in dit project de volgende stappen gezet om te komen tot een denkkader over plantstress, en het (nuttig) gebruik daarvan: we zijn gestart met het beschrijven van plantstress: wat is de oorsprong van de term en wat betekent het precies? Dit staat beschreven in hoofdstuk 2. In hoofdstuk 3 wordt beschreven wat er in een plant gebeurt bij stress. In hoofdstuk 4 wordt de verbinding gelegd met Het Nieuwe Telen. Daarin worden de balansen toegelicht, en wordt gekeken waar stress optreedt die voorkomen zou moeten worden of nuttig gebruikt kan worden. Vervolgens zijn telers geïnterviewd over hun ideeën van stress in hun gewas en wat nuttig is en wat niet (hoofdstuk 5). Dit alles leidt tot hoofdstuk 6 waar het denkkader is opgesteld. Dit denkkader is besproken met de opdrachtgevers en de discussie die daaruit voortkwam is beschreven in hoofdstuk 7, met aanbevelingen en conclusies.





## 2 Plantstress

### 2.1 Achtergrond van de term “stress”

In de glastuinbouw worden allerlei termen gebruikt om de gewasstatus te beschrijven. Ook de term “stress” wordt gebruikt, waarbij verondersteld wordt dat iedereen daar hetzelfde mee bedoelt. Als een teler praat over “stress” dan wordt er over het algemeen een negatieve situatie bedoeld die voorkomen moet worden. Dit rapport gaat over “stress” en de vraag wanneer stress nuttige stress is of dat stress ongewenst is en voorkomen zou moeten worden. Het is het belangrijk eerst het begrip “stress” duidelijk te definiëren. In dit hoofdstuk wordt eerst de term “stress” gedefinieerd aan de hand van literatuur en wordt onderscheid gemaakt tussen nuttige of positieve stress en negatieve stress. Vervolgens wordt een definitie voor de glastuinbouw geformuleerd en die definitie wordt in dit rapport gebruikt.

Het woord “stress” werd geïntroduceerd door Hans Selye (arts; endocrinoloog uit Wenen/Canada) in 1936. Hij beschreef stress als een reactie van een organisme op een verandering van omgevingsfactoren en de aanpassing van het organisme op de nieuwe situatie. Selye beschreef de gevolgen van stress, maar ook dat de perceptie van stress verschillend kan zijn. Hij introduceerde pas 40 jaar later de termen “eustress” en “distress” (1974) om onderscheid aan te brengen in respectievelijk positieve en negatieve gevolgen van stress. Deze 2 termen worden in verschillende vakgebieden nog steeds gebruikt, zoals het effect van stress op materialen, in de biologie en op mens en gedrag. Selye realiseerde zich dat dit onderscheid niet alleen voorbehouden hoefde te zijn aan de wetenschap, maar dat deze definitie een algemeen theoretisch concept is. Hij schreef een autobiografisch boek (*The Stress of My Life: A Scientist's Memoirs*) met als boodschap: “stress is niet iets wat je overkomt maar hoe je er op reageert”.

### 2.2 Definities van plantstress uit de literatuur

In de literatuur zijn verschillende definities van plantstress, afhankelijk van de benadering.

Shulaev *et al.* (2008) beschreven stress met focus op het metabolisme in een cel of organisme. Het metabolisme, ook wel stofwisseling genoemd, zijn alle biochemische processen die plaats vinden in een individu. Er wordt in een organisme gestreefd naar homeostase: dat betekent dat alle chemische en fysische processen in evenwicht zijn. De auteurs definiëren “stress” als veranderingen die leiden tot verstoring van dit evenwicht en die vragen om een aanpassing van metabolische processen tot een nieuw evenwicht (acclimatie). Het organisme past zich aan de nieuwe situatie aan, waarbij een nieuwe status van homeostase (evenwicht) wordt bereikt. In dit proces wordt als eerste de verandering waargenomen door de plant en dit leidt tot activering van verschillende “signaling pathways”. Vervolgens worden verschillende componenten/eiwitten geproduceerd om een nieuw evenwicht te bereiken (hoofdstuk 3).

Bovenstaande definitie van stress is geen negatieve definitie van stress: het is het uit balans raken waarbij vervolgens een proces gestart wordt om het (verstoorde) evenwicht te herstellen en dit resulteert in een nieuw evenwicht.

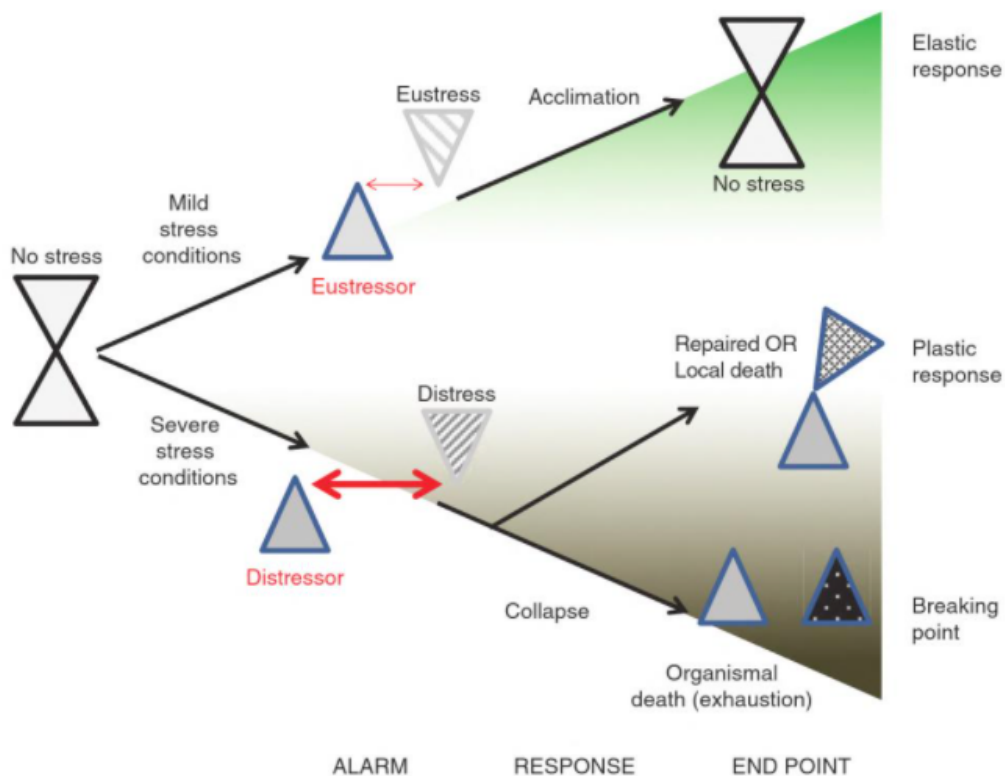
Maar wat houdt de term “stress” nou precies in; wat is de aanleiding en wat zijn de gevolgen en welke aspecten horen bij de term “stress”? Veel auteurs laten de definitie van de terminologie in het midden en gebruiken het woord “stress” voor allerlei verschillende processen die plaats vinden, zoals de veranderende omstandigheden die leiden tot een plantreactie (Jansen en Potters, 2017). Ook in bovenstaande definitie van Shulaev *et al.* (2008) omvat “stress” het hele proces van verandering, uit balans raken en herstellen van het evenwicht. Anderen gebruiken de term “stress” alleen voor het uit balans raken van het organisme door een veranderende conditie (Gaspar *et al.* 2002, Kranner *et al.* 2010, Mosa *et al.* 2017).

Voor een eenduidige terminologie in dit rapport worden de volgende termen gebruikt: een "stressor" is een prikkel (actie/verandering in groeiconditie, gebeurtenis) die de plant uit balans haalt. Vervolgens treedt er "stress" op; dat is proces van "het uit balans raken" van de plant/cel veroorzaakt door de stressor. Vervolgens worden er processen in gang gezet in de plant om tot een nieuw evenwicht te komen voor gebalanceerde groei. Deze plantreactie is een aanpassing aan de nieuwe situatie en wordt "stressreactie" genoemd.

Jansen en Potters (2017) beschrijven dat er geen algemeen aanvaarde definitie is van plantstress, terwijl het wel één van de belangrijkste onderwerpen is in de biologie. Ze citeren verschillende bronnen waarin beschreven wordt dat stress wordt veroorzaakt door omgevingscondities en leidt tot verminderde productie (Taiz en Zeiger 2010, LeClerc 2003). Jansen en Potters nuanceren deze definities van stress: de omgeving van een plant fluctueert continu en de plant past zich continu aan en deze fysiologische plasticiteit is essentieel om te overleven. Op basis van verschillende bronnen definiëren Jansen en Potters (2017) stress als een tijdelijke niet-optimale staat waarin een plant verkeert, voordat deze een nieuw evenwicht heeft gevonden of dood gaat. Ze refereren naar publicaties van Seley (1964) en Lichtenthaler (1988) die het onderscheid maakten tussen eustress en distress. Positieve stress (eustress) wordt getriggerd door een laag niveau van de stressor en Jansen en Potters (2017) noemen dit milde stress. Het metabolisme in de plant past zich aan en er wordt een nieuw evenwicht bereikt. Negatieve stress (distress) ontstaat door een te hoog niveau van de stressor; de plant kan zich niet aanpassen en dit kan tot (lokale) afsterving leiden (necrose) of zelfs tot de dood.

In figuur 1 (Jansen & Potters, 2017) wordt het verschil aangegeven in plant reactie tussen milde stress en zware stress. Milde stress condities worden veroorzaakt door een "eustressor", waarbij de plant reageert op de nieuwe situatie. Deze tijdelijke onbalans tussen stressor (omgeving) en stress (fysiologie) is dan de alarmfase van "milde stress". De plant past zich aan (acclimatie) en optimaliseert de fysiologische prestatie onder de nieuwe omstandigheden en vindt een nieuw evenwicht (elastische reactie). Een voorbeeld hiervan is het ontstaan van zonnebladeren en schaduwbladeren die aangepast zijn aan de heersende lichtcondities en dankzij de aanpassing beter kunnen functioneren. Bij negatieve stress is de onbalans tussen de stressor (omgeving) en stress (fysiologie) veel groter en het metabolisme van de plant probeert zich hierop aan te passen. Bij een plastische reactie worden herstel mechanismes ingezet en er kan een nieuw evenwicht worden bereikt, maar dit evenwicht kan met betrekking tot bepaalde eigenschappen (groei, productie) op een lager niveau liggen dan vóór de stresssituatie. Als de negatieve stress te groot is en het "breekpunt" bereikt wordt treedt er onherstelbare schade op en kan de plant zelfs doodgaan.

Intensiteit en de duur van de stressor zijn beide van belang. Ook milde stress kan op lange termijn schade aanrichten. Gaspar *et al.* (2002) stellen dat de balans tussen eustress en distress bepaalt of de plant uiteindelijk voordeel heeft en beter zal presteren of schade ondervindt.



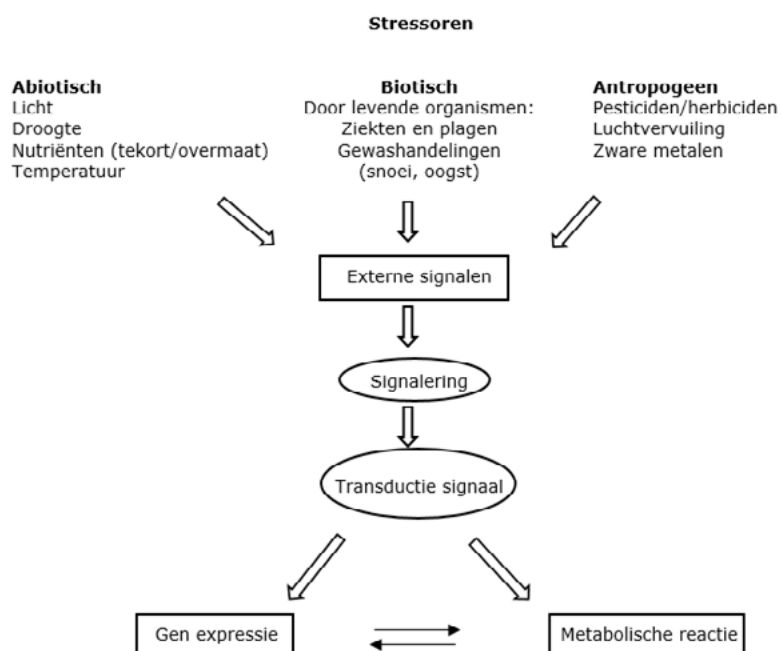
**Fig. 1.** Schematic overview of the concepts of distress and eustress, elastic and plastic stress and thermodynamic state-change. Exposure to mild stress-inducing conditions leads to an imbalance between environmental conditions (eustressor) and physiology (eustress) in the initial, alarm phase. In turn, this drives acclimation, and ultimately optimizes physiological performance under the new environmental conditions (i.e. an elastic response). Exposure to high stress-inducing conditions leads to a major imbalance between environmental conditions (distressor) and physiology (distress). The plant's metabolism cannot cope and collapses (breaking point), leading to death. If, however, damage repair mechanisms can be activated, a plastic response can be envisaged.

**Figuur 1** Schematisch overzicht van het concept van eustress en distress, elastische en plastische stress (Jansen en Potters, 2017).

Het is de vraag wanneer een veranderende conditie ook werkelijk een stressor kan worden genoemd. Planten worden namelijk continu blootgesteld aan wisselende omgevingscondities (licht, temperatuur) en die beïnvloeden daarmee groei, metabolisme en ontwikkeling. Lichtenthaler beschrijft in zijn "stress concept in plants" (1998) dat de term "stress" beter niet gebruikt kan worden bij snelle aanpassingen van metabolisme, fotosynthese snelheid, verdamping, temperatuur door wisselende omstandigheden omdat dit continue aanpassingen zijn waar een plant mee te maken krijgt gedurende de dag. Bijvoorbeeld door dag- en nachtpatronen en wisselend zonlicht. Hij noemt dit heroriëntatie of metabolische- en groeireacties van de plant. Ook Gaspar *et al.* (2002) vinden de term "stress" niet passen bij de continu variërende condities waaronder planten groeien. De flexibiliteit van het metabolisme van planten zorgt ervoor dat planten kunnen omgaan met wisselende omstandigheden. Deze fysiologische plasticiteit van planten is essentieel voor het overleven van organismen die niet kunnen verplaatsen. Pas als een conditie afwijkend is, spreken zij van een "stressor" waarbij er een kans bestaat op negatieve effecten die leiden tot een verandering van de fysiologische status die de vitale functies verzwakken. Maar door stress op deze manier te duiden, wordt er duidelijk alleen "negatieve stress" bedoeld. Niet alle auteurs gebruiken de term "stress" op deze manier. Planten kunnen bijvoorbeeld bladeren aanpassen aan donkere of lichte condities (schaduwbladeren en zonnebladeren) en die bladeren verschillen in morfologie, pigmenten en fotosynthesecapaciteit. Sommige auteurs beschouwen dit niet als een stressreactie terwijl andere auteurs dit wel beschouwen als een stressreactie (Gaspar *et al.* 2002). Hier is geen consensus over.

Deze momentane wisselingen in klimaat waar een gewas aan blootgesteld wordt beschouwen we in dit rapport wel als stressoren, ook al hoort dit volgens bovenstaande auteurs bij de continue schommelingen waar planten gewend zijn om mee om te gaan. In een kas kan het klimaat gestuurd worden (belichten, schermen, verwarmen, koelen ed.) waardoor er invloed uitgeoefend kan worden op deze factoren en deze als stressoren kunnen worden aangewend om het gewas te sturen in de gewenste richting.

Stress kan veroorzaakt worden door abiotische, biotische en antropogene factoren (figuur 2). Abiotische stress wordt veroorzaakt door niet-levende factoren, bijvoorbeeld door veranderende klimaatomstandigheden. Biotische stress wordt veroorzaakt door levende organismen, zoals ziekten en plagen (Kranner *et al.* 2010), maar ook door verstikking of beschaduwning van andere planten. In de glastuinbouw kan een teler door het uitvoeren van gewashandelingen ook beschouwd worden als een "levend organisme" die stress kan veroorzaken door het snoeien of oogsten van (delen) van de plant en is daarmee een biotische stressor. Er kan ook onderscheid gemaakt worden tussen natuurlijke stress factoren zoals klimaat, water stress, ziekten en plagen, en antropogenetische stress factoren zoals pesticiden, luchtvervuiling, zware metalen enz. (Lichtenthaler 1998). Deze stressoren worden waargenomen door de plant en leiden vervolgens tot plant reacties zoals in onderstaande figuur is aangegeven.

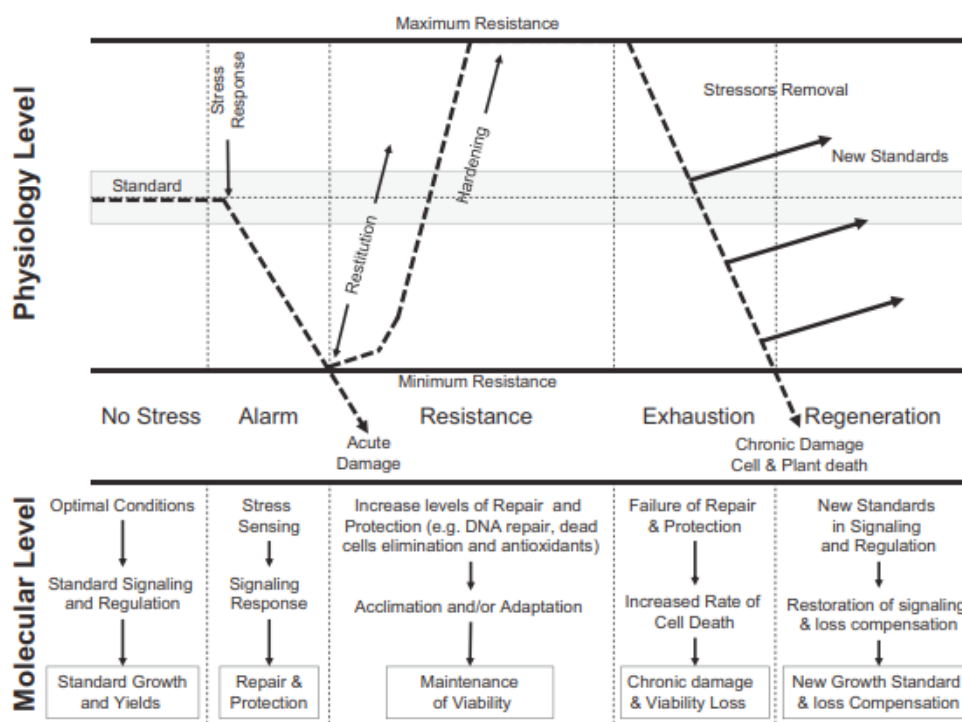


**Figuur 2** Overzicht van verschillende soorten stress en effecten in de plant (naar Lichtenthaler 1998).

De duur of intensiteit van de stressor kan bepalend zijn of het positieve of negatieve stress is. Lage doseringen van een herbicide kunnen plantgroei stimuleren en hoge doseringen kunnen dodelijk zijn (Lichtenthaler 1998). Bij kortdurende stress kan er sprake zijn van acclimatie en herstel, terwijl op lange termijn substantiële en/of onherstelbare schade kan optreden. Dat betekent dat het effect van stress wordt bepaald door de balans tussen tolerantie en de gevoeligheid wat kan resulteren in een positief effect of een negatief effect. Bijvoorbeeld, een watertekort kan fataal zijn als dit het verwelkingspunt overschrijdt. Maar kortdurende perioden van watertekorten kan planten juist "afharden" waardoor een plant later beter bestand is tegen droogte (Kranner *et al.* 2010).

Er worden in de literatuur verschillende fases beschreven op moleculair en fysiologisch niveau als gevolg van een stressor. In onderstaande figuur 3 integreren Mosa *et al.* (2017) literatuur van Lichtenthaler (1998) en Kranter *et al.* (2010). Voordat de stressor wordt waargenomen is de plant in een "standaard" fysiologische status waarbij de plant optimaal functioneert onder de heersende condities. Als de stressor wordt waargenomen (bovengronds of ondergronds) wordt er vervolgens een verandering in de plant in gang gezet. Dit is de "alarmfase" waarbij het "omgaan met stress mechanisme" in gang gezet wordt. In de volgende fase (weerstand) past de plant zich aan, herstelt en functioneert weer optimaal bij de nieuwe condities. Plant reacties op stressoren zijn vaak fysiologisch, biochemisch en moleculair van aard. Het resultaat kan hier positief zijn en de plant functioneert dan beter dan vóór de stress. Maar als de minimale weerstand te laag is, kan er directe schade optreden. Er treedt dan een fase van uitputting op. De stressreactie van de plant heeft niet tot herstel geleid maar tot schade, uitputting, en mogelijk tot de dood. Als de stressor is weggenomen kan er (deels) herstel optreden (regeneratie fase), waarbij de groei mogelijk gelimiteerd is.

Deze verschillende fases als reactie op prikkels vinden frequent plaats, zelfs dagelijks, omdat er allerlei verschillende soorten prikkels zijn. Als de intensiteit en de duur niet te lang zijn herstellen de planten zich binnen de minimale en maximale weerbaarheidsgrenzen (Figuur 3) en is er geen zichtbare schade aan de planten. Wel is het mogelijk dat er door de stress prikkel extra pigmenten worden aangemaakt of andere inhoudsstoffen om bijvoorbeeld het fotosynthese apparaat van de plant te beschermen tegen hoog licht. De stress kan ook leiden tot een lagere fotosynthese snelheid omdat (een deel) van het fotosysteem minder efficiënt werkt. Deze veranderde processen zijn niet altijd zichtbaar, maar wel soms meetbaar.



**Fig. 1.2** Plant stress response phases. The figure describes the general concepts of the phases and phase sequences induced by the plant in response to stressors at the physiological level (*top panel*) and molecular level (*lower panel*), adapted from Lichtenthaler (1996) and Kranter *et al.* (2010)

**Figuur 3** Verschillende fases in de plant als reactie op stress op moleculair(onder) en fysiologisch (boven) niveau (Mosa *et al.* 2017).

## 2.3 Stress definitie en toepassing in de glastuinbouw

In paragraaf 2.2 is een overzicht gegeven van verschillende manieren waarop plant stress beschreven worden in plantkundig onderzoek. Zoals al eerder is vermeld is er tot op heden is er geen eenduidige definitie voor plant stress die door alle wetenschappers op dezelfde manier wordt gebruikt.

Samengevat worden de termen "milde stress" of "positieve stress" gebruikt voor situaties waarbij de plant zich kan herstellen van een stressor en er een nieuw evenwicht wordt bereikt. Bij "negatieve stress" raakt de plant uit balans en heeft moeite om zich aan te passen aan de nieuwe situatie en functioneert daarna op een lager niveau of ondervindt schade of gaat zelfs dood.

Dit rapport gaat over de vraag wanneer stress nuttig is en wanneer niet. Milde stress hoeft niet hetzelfde te zijn als nuttige stress. Positieve of negatieve stress wordt in de literatuur namelijk beschreven vanuit het perspectief van de plant. Of een stress nuttig is voor een teler hangt af van het doel van de teler. We beschrijven hieronder een werkbare definitie voor nuttige en negatieve stress toegespitst op de glastuinbouw (maar die wel zo dicht mogelijk bij de literatuur blijft over plantstress) en we gebruiken deze definitie in de rest van het rapport.

Definitie van plant stress toegepast in de glastuinbouw die we in dit rapport hanteren:

Stress is het uit balans raken van de plant door waarneming van een stressor (verandering/actie/prikkel). Dit leidt tot reacties (stressreacties) in de plant waarbij een nieuw evenwicht (balans) wordt gevonden onder de nieuwe condities (acclimatie).

"Stress" is dus geen negatief beladen woord: het is het uit balans raken van de plant waardoor er een proces gestart wordt in de plant om het (verstoorde) evenwicht te herstellen. En deze plant reactie kan nuttig zijn of ongunstig voor het doel dat de teler heeft met het gewas. Dus of de stress nuttig was of voorkomen had moeten worden, is een eigen interpretatie van het proces dat de plant in gang zet om tot een nieuw evenwicht te komen. De termen "evenwicht" en "balans" zijn hierbij misleidend; het lijkt of er een stationaire fase wordt bedoeld. Maar een plant wil groeien en is hiermee voortdurend "uit balans"; de term "gebalanceerde groei" is dan een beter definitie.

In de literatuur is een stressor gerelateerd aan de omgeving van de plant, zoals veranderende klimaat condities (Jansen en Potters 2017) of biotische stress (veroorzaakt door levende organismen zoals vraat door insecten) of bijvoorbeeld door gebruik van herbiciden (Lichtenthaler 1998). Er is dan sprake van een verandering tussen plant en omgeving. In de glastuinbouw kan de verhouding tussen de plant en de omgeving ook veranderen door een gewashandeling (blad plukken, trossnoei ed.). Gewasmanagement wordt daarom ook gedefinieerd als "stressor" en wordt beschouwd als biotische stress (veroorzaakt door de mens).

Als het woord "stress" of "nuttige stressreactie" gebruikt wordt voor de glastuinbouw dan is het belangrijk om de teeltdoelen helder te formuleren. Een teler heeft een bepaald doel, bijvoorbeeld maximale productie, een compacte plant of een hoog gehalte aan vitamine C. In een kas wordt een gewas onder geconditioneerde omstandigheden geteeld en zijn er verschillende mogelijkheden om het klimaat en het gewas te sturen. Het gewas zal verschillend reageren op verschillende acties (stressoren) zoals klimaatinstellingen (temperatuur, belichting, spectrum), gewasmanagement, voeding etc. Een teler kan gebruik maken van deze "gereedschapskist" om zijn teeltdoel te bereiken. In de tuinbouw wordt hiervoor het begrip "gewassturing" gebruikt. Maar het is in feite een nuttige stressreactie van het gewas op de stressor, wat dus op hetzelfde neerkomt als "gewassturing". Een voorbeeld van gewassturing is het aanhouden van een "lange dag" om een chrysanten gewas in de eerste fase van de teelt vegetatief te houden en het aanbieden van een "korte dag" om de chrysanten in bloei te laten komen. In de chrysantenteelt zijn dit normale teeltmaatregelen, maar volgens het hierboven beschreven concept van stress is dit een nuttige stressreactie. Het doel van de teler wordt behaald door het veranderen van de daglengte tijdens de teelt. En zo zijn er veel voorbeelden te noemen van nuttige stressoren die toegepast worden in de tuinbouw, maar die niet op die manier gelabeld worden, maar die als gewone teelthandelingen/gewassturing worden beschouwd. Voorbeelden hiervan zijn: phalaenopsis in bloei laten komen door de temperatuur te verlagen en licht te verhogen, blaadje weghalen in de kop van tomaat (generatieve actie), aanhouden van negatieve DIF voor het compact houden van de plant, etc.

Als een teler maximale productie wil behalen, dan is het belangrijk alle condities optimaal te laten verlopen voor maximale productie. Alles wat daarvan afwijkt, zou je kunnen labelen als negatieve stress die je dus wilt voorkomen. Maar als een rozenteler op een bepaalde datum een maximaal aanbod rozen wil realiseren dan zal hij handelingen uitvoeren om de teelt te versnellen of juist te vertragen om op de juiste datum te kunnen leveren. Bij een vertraging van de teelt zou je objectief gezien kunnen spreken over "negatieve stress", maar in dit geval is "gewassturing" of "nuttige stress" een betere term als de teler bereikt wat hij wil. Het schept verwarring om over stress te spreken terwijl stuurmogelijkheden benut worden om doelen te bereiken. Daarom is het belangrijk onderscheid te maken tussen nuttige stress en stress die je wilt voorkomen (negatieve stress).

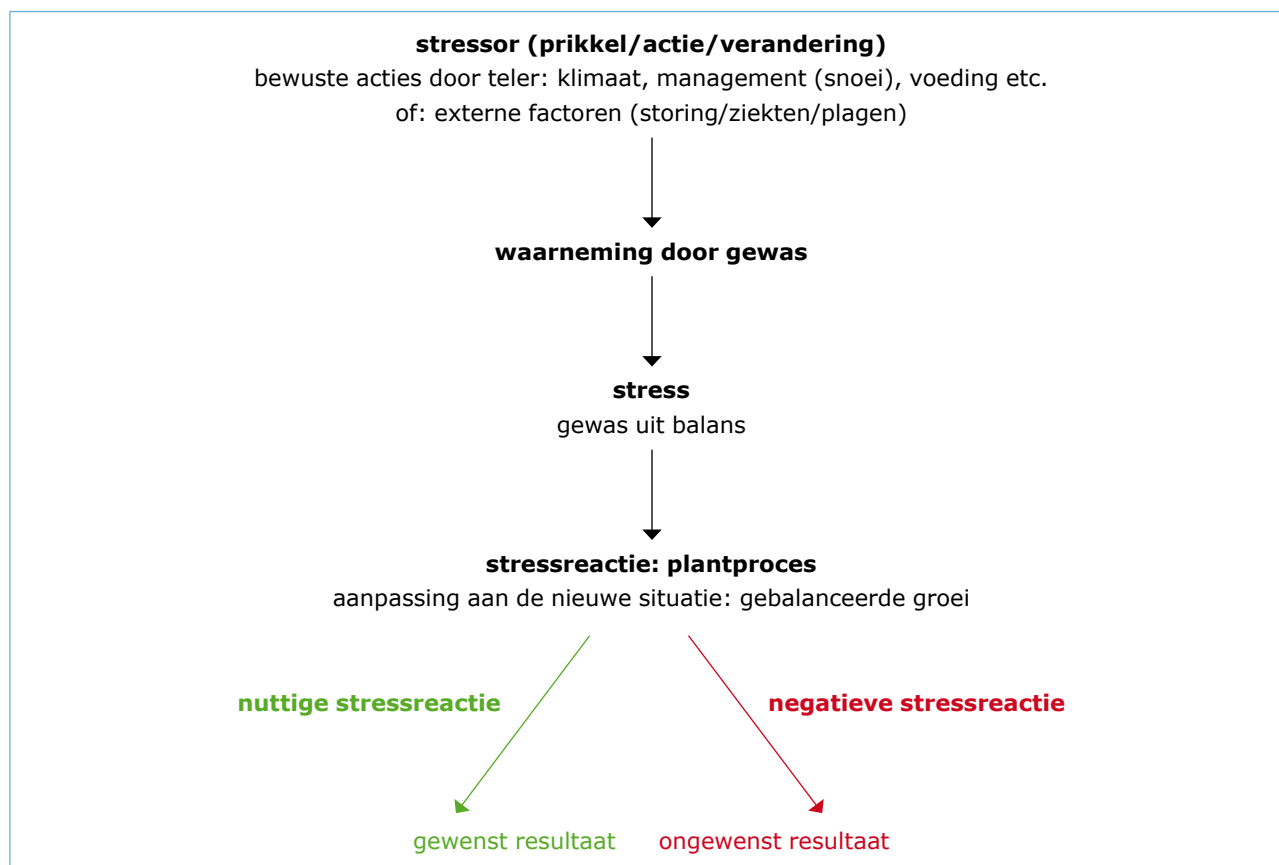
In onderstaand kader worden de termen rondom het woord "stress" gedefinieerd zoals we dit in het rapport voor de glastuinbouw gaan gebruiken. Om de definitie van "stress" zuiver te houden wordt de term "nuttige stressreactie" gebruikt en niet "nuttige stress". Stress is namelijk alleen maar het uit balans raken van de plant. Of dit nuttig was of niet is afhankelijk van de aanpassing (stressreactie) die de plant doet.

*Definities omtrent stress voor glastuinbouw:*

- Stress: het uit balans raken van de plant door waarneming van een stressor (verandering/actie/prikkel). Dit leidt tot reacties (stressreactie) in de plant waarbij gestreefd wordt naar een nieuw evenwicht (balans) onder de nieuwe condities (acclimatie) die leidt tot gebalanceerde groei
- Stressor: een verandering die waargenomen wordt door de plant zoals bijvoorbeeld een andere klimaatcondities, gewashandeling, aantasting die de plant uit zijn evenwicht (balans) brengt.
- Nuttige stressreactie: gewenste aanpassingen die de plant doet na het waarnemen van een stressor (actie/handeling/prikkel). In telerstaal wordt dit "gewassturing" genoemd.
- Negatieve stressreactie: ongewenste aanpassingen die de plant doet na het waarnemen van een stressor (actie/handeling/prikkel) die ongewenst zijn door de teler om zijn doel te behalen.



Schematische weergave van het proces:



Nuttige stress leidt in bovenstaand voorbeeld tot het gewenste resultaat. Negatieve stress leidt tot een ongewenst resultaat. De oorzaken voor dit ongewenste resultaat kunnen een verschillende oorsprong hebben. (1) Het is mogelijk dat de teler een actie heeft gedaan die niet tot het gewenste resultaat heeft geleid. Het was een bewuste actie van de teler waardoor de plant zich is gaan aanpassen, maar helaas niet met het gewenste resultaat. In dit schema wordt dit een negatieve stressreactie genoemd. Maar dit is geen stress die voorkomen had moeten worden, omdat de teler er bewust voor heeft gekozen. Het probleem was dat de teler niet wist hoe het gewenste eindresultaat bereikt kon worden. Een teler heeft een "gereedskapskist" om stress te geven die leidt tot nuttige stressreactie (tabel 1), maar het is niet altijd duidelijk of dit tot het gewenste resultaat zal leiden. (2) Een tweede oorzaak van negatieve stress die kan leiden tot een ongewenst resultaat is een onbedoelde situatie tijdens de teelt die problemen heeft veroorzaakt in het gewas. Voorbeelden hiervan zijn ziekten, plagen, lichtschade, verminderde productie die allerlei oorzaken kan hebben gehad (tabel 2). Dit zijn gevolgen van negatieve stressreacties die een teler had willen voorkomen. In beide gevallen is het wenselijk om de negatieve stressreactie in het gewas te voorkomen. Het monitoren van het gewas is belangrijk, waarbij dan onderscheid gemaakt kan worden tussen korte termijneffecten en lange termijneffecten.

Tabel 1

Voorbeelden van "nuttige stressoren" die nu toegepast worden in de glastuinbouw.

Actie	Resultaat/effect op
Licht: intensiteit	Groei, morfologie
Licht: spectrum	Morfologie (compact houden), droge stof verdeling, weerbaarheid, inhoudstoffen, sterke celwanden (tomaat)
Licht: daglengte	Gewas vegetatief of generatief sturen
Temperatuur: verlagen	Bloei inductie phalaenopsis
EC	Kwaliteit, morfologie
Irrigatie	Compact houden (droog telen)
Gewashandelingen: snoei	Morfologie

Tabel 2

Voorbeelden van "negatieve stressoren" die voorkomen moet worden

Resultaat	Oorzaak
Schade	Ziekten en plagen
Lichtschade	Te veel licht (vaak in combinatie met andere omstandigheden)
Sluiting huidmondjes (geen groei)	Meerdere: te weinig water, te warm, vpd te hoog
Donker blad/krulling in de kop	Verkeerde licht/temp balans
Watertekort	Te weinig wortelactiviteit om voldoende water op te nemen als er ineens een lichte dag is.
Verbranding bloemen/vruchten	Te veel licht. Moet dus geschermd worden (niet volgens HNT)
Heterogeniteit gewas	Te hoge dichtheid (bv potplanten, chrysant)
Nutriënten tekort of overmaat	Verkeerde balans. Telers laten plantsap metingen doen. Of wortels nemen niet goed op (slecht 'aangeslagen').
Minder productie dan verwacht	Te veel blad aangehouden; bijvoorbeeld in de winter hoge LAI en kost veel onderhoud. Of juist te weinig blad aangehouden in de zomer: te weinig koelcapaciteit waardoor huidmondjes sluiten

## 2.4 Conclusies

In dit hoofdstuk is de betekenis van het woord "stress" uitgelegd en specifiek gedefinieerd voor het gebruik van de term voor dit rapport voor de glastuinbouw. Samengevat betekent het woord "stress" het uit balans raken van de plant veroorzaakt door een stressor (prikkel, actie, handeling, verandering). Het evenwicht in een plant verandert en leidt tot aanpassingen in de plant (stressreactie) tot een nieuw evenwicht bereikt wordt voor gebalanceerde groei. De term is neutraal en heeft dus geen negatieve lading. Als de term "stress" in dit rapport gebruikt wordt is dat dus zónder lading. De stressreactie kan voor een teler nuttig zijn. In dat geval wordt de term "nuttige stress" of "nuttige stressreactie" gebruikt. Als de stressreactie ongewenst is voor een teler dan wordt de term "negatieve stress" of "negatieve stressreactie" gebruikt en dit type stress wil een teler voorkomen.



## 3 Wat gebeurt er in een plant bij stress?

In dit hoofdstuk wordt dieper ingegaan op hoe stress door een plant wordt waargenomen en via welke mechanismen dergelijke signalen worden doorgegeven in de plant en uiteindelijk leiden tot het aanpassen van de plant aan de nieuwe situatie. Daarnaast worden onderwerpen als interacties tussen verschillende soorten stress en stressgeheugen behandeld in dit hoofdstuk. In de laatste paragraaf wordt de informatie uit dit hoofdstuk nog eens kort samengevat en wordt er ingegaan op het belang van inzicht in stress signalering voor de praktijk.

### 3.1 Waarnemen van stress

Zoals in het vorige hoofdstuk is beschreven is stress onbalans in de plant waarna de plant zich zal aanpassen om deze onbalans te herstellen. Om zich aan te kunnen passen aan de veranderende omstandigheden die de stressor veroorzaken zal de plant deze veranderingen in de omgeving moeten waarnemen, of anders in ieder geval de veranderingen in de plant zelf die het gevolg zijn van deze veranderingen in de omgeving.

#### 3.1.1 Biotische stress

Biotische stress wordt veroorzaakt door levende organismen. Hierbij kan men denken aan vraat door insecten en infecties door pathogene micro-organismen. Pathogene micro-organismen zoals schimmels, bacteriën en virussen veroorzaken niet alleen stress omdat ze voedingsstoffen onttrekken aan de plant maar ook doordat hierbij vaak belangrijke fysiologische processen worden verstoord, groei wordt geremd en weefsels beschadigd raken door de productie en afgifte van giftige stoffen of enzymen die zorgen voor de afbraak van celwanden (Dou and Zhou, 2012). Om tijdig in actie te komen tegen infecties is het van belang dat een plant de aanwezigheid van pathogene micro-organismen kan waarnemen. Daarom hebben planten verschillende receptoren die immunogene signalen (of "gevaar" signalen (Tamborski and Krasileva, 2020) kunnen herkennen die duiden op de aanwezigheid van pathogene micro-organismen. Receptoren zijn eiwitten die zich in de cel(wand) bevinden en specifieke moleculen (ligands) kunnen binden. Binding van een ligand, bijvoorbeeld een molecuul dat wordt uitgescheiden door een ziekteverwekker, aan een immuun receptor zorgt ervoor dat immuunreacties in gang gezet worden zodat de plant zich kan verweren tegen de ziekteverwekkers (Zhou and Zhang 2020).

De receptoren voor het waarnemen van immunogene signalen buiten de cel worden pattern recognition receptors (PRRs) genoemd en bevinden zich in het plasmamembraan van cellen. Er zijn twee typen immunogene signalen die kunnen worden herkend door PRRs en afweerreacties uitlokken: microbe-associated molecular patterns (MAMPs) en damage-associated molecular patterns (DAMPs). MAMPs zijn moleculen of moleculaire motieven die worden geassocieerd met specifieke klasse micro-organismen en die immuunreacties uitlokken (Ausubel, 2005). DAMPs zijn plant-eigen moleculen die vrijkomen wanneer een organisme fysieke schade veroorzaakt aan plantenweefsel, bijvoorbeeld door de afgifte van enzymen die de celwand afbreken of giftige stoffen. Als gevolg van dergelijke schade komen stoffen vrij die onderdeel uitmaken van de celwand, extracellulair ATP en nicotinamide adenine dinucleotide (NAD) (Gust *et al.* 2017). Het herkennen van MAMPs of DAMPs door PRR receptoren leidt uiteindelijk tot immuunreacties waaronder een toename van de calcium concentratie in cellen, de productie van vrije zuurstofradicalen (reactive oxygen species; ROS), productie van afweerhormonen, de productie en/of activatie van bepaalde eiwitten en de activatie van afweergenen (Boller and Felix, 2009).

In de cel zelf bevinden zich ook receptoren waarmee de aanwezigheid van pathogenen kan worden gedetecteerd. Dit zijn de leucine-rich repeat receptors (NLRs) (Tamborski and Krasileva, 2020). De meeste van deze receptoren herkennen effector eiwitten. Dit zijn eiwitten die door pathogenen worden afgegeven aan de plantencel met als doel infectie door de pathogeen te ondersteunen, vaak door het onderdrukken van het immuunsysteem van de plant. Daarnaast zijn er NLR receptoren die bepaalde aanpassingen aan plant-eigen eiwitten herkennen die door deze effector eiwitten worden veroorzaakt. Het herkennen van effector eiwitten (direct of aan de hand van afwijkende eiwitstructuren) door NLR receptoren leidt tot vergelijkbare immuunreacties als die getriggert worden door geactiveerde PRR receptoren. Daarnaast kan activatie van NLR receptoren leiden tot het lokaal afsterven van cellen. Dit wordt ook wel de hypergevoelige reactie (hypersensitive response; HR) genoemd (Dodds and Rathjen, 2010).

### 3.1.2 Abiotische stress

Omdat planten zich kunnen aanpassen aan veranderende omstandigheden wordt verondersteld dat planten deze veranderingen kunnen waarnemen door middel van receptoren. Echter, op dit moment zijn er nog niet veel van deze receptoren geïdentificeerd. Waarschijnlijk de meest bekende zijn de lichtreceptoren zoals de fytochromen en cryptochromen die voornamelijk een rol spelen in het waarnemen van rood/verrood licht en blauw/groen licht, respectievelijk (Dieleman *et al.* 2020). Daarnaast blijkt fytochroom B ook als temperatuursensor te fungeren (Legris *et al.* 2016; Jung *et al.* 2016). Een andere eiwit dat als temperatuursensor dient, is het histon eiwit H2A.Z (Kumar and Wigge, 2010). Histon eiwitten zijn betrokken bij het inpakken van DNA, en spelen op die wijze een rol in de activiteit van genen. Onderzoek in *Arabidopsis* heeft aangetoond dat bij hoge temperaturen (27°C) histon eiwit H2A.Z loslaat van het DNA en er zo voor zorgt dat genen actief worden die ervoor zorgen dat de plant zich aan kan passen aan dergelijke condities.

Verder zijn er in de loop der tijd een aantal eiwitten geïdentificeerd waarvan het vermoeden bestaat dat deze dienen als receptoren voor omgevingsfactoren en een rol spelen in het waarnemen van stressvolle condities (Zhu, 2016). Zo heeft onderzoek in *Arabidopsis* geleid tot identificatie van het eiwit OSCA1 (reduced hyperosmolality-induced calcium increase 1) (Yuan *et al.* 2014). Dit eiwit zit in celmembranen en is vermoedelijk een sensor voor osmotische stress (zoutstress) en faciliteert instroom van  $\text{Ca}^{2+}$  in cellen (functioneert als kanaal) onder zoutstress condities. Toename van de  $\text{Ca}^{2+}$  concentratie in cellen is een belangrijk signaal dat stressreacties in gang zet (zie volgende paragraaf). Maar hoe deze vermoedelijke sensor precies werkt, is niet bekend. Een vermoedelijke sensor voor stress veroorzaakt door lage temperaturen is het eiwit COLD1. Onderzoek in rijst heeft aangetoond dat dit eiwit noodzakelijk is voor chilling tolerance. Dit betekent dat de plant in staat is zich aan te passen aan temperaturen van 0 tot 15°C (Ma *et al.* 2015). Net als OSCA1 bleek ook dit eiwit verantwoordelijk voor  $\text{Ca}^{2+}$  influx, alleen dan bij lagere temperaturen. Onduidelijk is of het zelf een kanaalfunctie heeft of de activiteit van een kanaal eiwit reguleert en zo de  $\text{Ca}^{2+}$  influx stimuleert.

Hoewel er (vermoedelijke) receptoren voor abiotische stress bekend zijn, hoeft in theorie stress signalering niet altijd te verlopen via receptoren die veranderingen in de omgeving waarnemen. Zo kunnen hoge omgevingstemperaturen, indien deze ook leiden tot een hogere planttemperatuur, direct van invloed zijn op het verloop van bepaalde processen omdat er fouten optreden bij het vouwen van eiwitten die deze processen reguleren. Als dergelijke fouten optreden wordt er gesproken van ER stress, waarbij ER staat voor het endoplasmatisch reticulum, de celstructuren waar de aanmaak en het vouwen van eiwitten plaatsvindt. ER stress wordt waargenomen door middel van receptoren in de cel wat er vervolgens toe leidt dat de vouwcapaciteit weer aansluit op de hoeveelheid eiwit die wordt aangemaakt en/of dat verkeerd gevouwen eiwitten worden opgeruimd (Zhu, 2016). Overigens kan ER stress ook optreden als gevolg van biotische stress.

## 3.2 Componenten stress signalering

Zodra stress wordt waargenomen, worden er in de plant signaleringsroutes geactiveerd die uiteindelijk leiden tot aanpassingen die de plant in staat stellen met de stress om te gaan. Dit kunnen aanpassingen op moleculair niveau zijn, bijvoorbeeld het produceren van bepaalde afweerstoffen in het geval van een infectie, maar ook op plantniveau, bijvoorbeeld het stimuleren van wortelontwikkeling onder droge condities. Welke signaleringsroutes geactiveerd worden, hoe deze precies verlopen en wat het eindresultaat is (de aanpassing) hangt onder andere af van het type stress dat wordt ervaren, maar ook van het tijdstip waarop deze wordt ervaren en de locatie (in welk type weefsel wordt de stress waargenomen). Echter, er is ook veel overlap tussen de verschillende stress signaleringsroutes. Zo leidt stress (zowel biotisch als abiotisch) in het algemeen tot een snelle toename van de calcium ( $\text{Ca}^{2+}$ ) concentratie in de cel en tot een toename in de productie van vrije zuurstofradicalen (reactive oxygen species; ROS). Deze gebeurtenissen beïnvloeden vaak de activiteit van eiwitten en/of genen die de plant in staat stellen met de stress om te gaan. Verder speelt de hormoonbalans een belangrijke rol in stress signalering.

### 3.2.1 Calcium

Van de meeste soorten stress is bekend dat deze leiden tot een toename in de concentratie calcium in de cel doormiddel van activatie van  $\text{Ca}^{2+}$  transporter eiwitten die  $\text{Ca}^{2+}$  de cel inpompen of doordat  $\text{Ca}^{2+}$  vrijkomt uit cellulaire structuren, zoals de celwand, die beschadigd raken als weefsel wordt aangetast (Zhu, 2016; Iqbal *et al.* 2021). Daarnaast kunnen andere stress-signaleringscomponenten zoals ROS of het hormoon abscisinezuur (ABA) ook een stijging van de cellulaire  $\text{Ca}^{2+}$  concentratie veroorzaken (Zhu, 2016). De toename in  $\text{Ca}^{2+}$  wordt waargenomen door specifieke eiwitten die kunnen binden aan  $\text{Ca}^{2+}$  en die dienen als receptoren voor de  $\text{Ca}^{2+}$  concentratie (Verma *et al.* 2016). Indien  $\text{Ca}^{2+}$  aan de receptoren binden dan worden deze geactiveerd en reguleren de activiteit van genen direct door aan het DNA te binden of indirect door de activiteit van regeleiwitten te beïnvloeden die op hun beurt genactiviteit reguleren. Daarnaast kan een stijging in de  $\text{Ca}^{2+}$  concentratie leiden tot activatie van andere type eiwitten, zoals kinase eiwitten, die de activiteit van regeleiwitten kunnen beïnvloeden (Verma *et al.* 2016).

### 3.2.2 Vrije zuurstof radicalen (reactive oxygen species; ROS)

Stress heeft vaak invloed op het metabolisme van de plant. Daarom hebben veel stoffen die aangemaakt worden door de plant een signaleringsfunctie: veranderingen in de concentratie van deze stoffen als gevolg van de externe of interne omstandigheden worden waargenomen door de plant en activeren signaleringsroutes die helpen de metabolische balans weer te herstellen. Voorbeelden van stoffen met een signaleringsfunctie in stressreacties zijn vrije zuurstofradicalen (reactive oxygen species; ROS) zoals waterstof peroxide ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) en singletzuurstof ( $^1\text{O}_2$ ). ROS zijn bijproducten van het zuurstof metabolisme en worden in verschillende delen van de cel geproduceerd, waaronder de chloroplasten waar de fotosynthese plaatsvindt (Zhu, 2016). Deze stoffen spelen een belangrijke rol in verschillende soorten stressreacties. Stress, bijvoorbeeld veroorzaakt door hoge lichtintensiteiten of een hoge temperatuur, resulteert in metabolische onbalans, wat ervoor zorgt dat de concentratie ROS in de cel zeer snel stijgt ('oxidative burst'). Een stijging van ROS in de cel hoeft echter niet direct veroorzaakt te worden door een metabolische onbalans in de cel als gevolg van abiotische stress, maar kan ook onderdeel zijn van een immuunreactie tegen bepaalde ziekteverwekkers. Zo is bekend dat het waarnemen van Flagellin 22 (flg22), een onderdeel van een bacterieel eiwit wat immuunreacties in planten activeert, resulteert in de activatie van een signaleringsroute die uiteindelijk leidt tot een toename in de productie van ROS (Qi *et al.* 2017).

ROS zijn schadelijk bij hoge concentraties doordat ze cellulaire componenten als membranen, eiwitten, stoffen als  $\beta$ -caroteen en DNA kunnen aantasten (Das & Roychoudhury, 2014). Daarnaast dienen ze als belangrijke signaalmoleculen die verschillende (stress-gerelateerde) signaleringsroutes activeren (Szymańska *et al.* 2017). ROS hebben effect op de structuur en/of activiteit van eiwitten. Zo kan het ophopen van ROS in de celwand onder zoutstress en droogte ervoor zorgen de celwanden minder flexibel worden (Zhu, 2016). Daarnaast beïnvloeden ROS de activiteit van genen door middel van het direct of indirect (de)activeren van regeleiwitten of door het faciliteren van ophoping van stoffen die afbraak van RNA onderdrukken (Waszczak *et al.* 2018).

Welke genen en eiwitten beïnvloed worden door ROS is afhankelijk van het type stress waaraan de plant is blootgesteld. Dit kunnen bijvoorbeeld eiwitten of genen zijn die betrokken zijn bij de regulatie van de hormoonbalans (Waszczak *et al.* 2018). Daarnaast zal een toename van ROS leiden tot activatie van genen die betrokken zijn bij de aanmaak van antioxidanten, die ROS helpen opruimen en zo de cellen beschermen tegen de schadelijke effecten van ROS (Szymańska *et al.* 2017). Omdat een toename van ROS vaak een signaal is voor metabolische onbalans, bijvoorbeeld in de chloroplast, zal dit ook leiden tot veranderingen in activiteit van genen die betrokken zijn bij de aanmaak van componenten van het metabolisme, zoals onderdelen van het fotosyntheseapparaat of enzymen die bepaalde metabolische omzettingen faciliteren, om zo de metabolische balans weer te herstellen. Deze vorm van signalering, waarbij veranderingen in het metabolisme in de chloroplast of mitochondria zorgt voor een verandering in activiteit van genen wordt retrograde signalering genoemd (Kleine & Leister, 2016). Er is zoiets als een ROS balans in de plant, deze verschuift bij een bepaald niveau van stress (dan krijg je een heleboel in een keer). Of er echt een drempelwaarde is wanneer je van stress spreekt is niet duidelijk (Mittler 2017).

### 3.2.3 Plantenhormonen

Plantenhormonen zijn in de natuur voorkomende organische stoffen die in lage concentraties plantprocessen kunnen beïnvloeden (Davies, 2010). Ze dienen als boodschapper stoffen die informatie over de omgeving, zoals licht- en temperatuurcondities en de aanwezigheid van ziekteverwekkers, of informatie over de status van de plant zelf, zoals de hoeveelheid beschikbare assimilaten in de plant, doorgeven en plantprocessen hier op aanpassen. Op deze manier kan een plant zich aan zijn veranderende omgeving aanpassen. Omgevingsfactoren en interne factoren beïnvloeden (lokale) concentraties van hormonen in de plant doordat ze onder andere de aanmaak, afbraak en/of transport van hormonen kunnen beïnvloeden. Veranderingen in de hormoonconcentraties worden waargenomen in de plantencel door receptoren en beïnvloeden de activiteit van reguleiwitten die activiteit van genen reguleren (Van Hoogdalem *et al.* 2021). Onder deze plantprocessen vallen processen die bijdragen aan de groei en ontwikkeling van een plant, maar ook processen die een plant helpen met verschillende soorten stress om te gaan, zoals het aanmaken van afweerstoffen bij infecties of het sluiten van de huidmondjes bij hoge temperaturen (Verma *et al.* 2016).

De belangrijkste planthormonen zijn auxines, gibberellines (GA), cytokinines, brassinosteroïden (BR), strigolactonen, abscisinezuur (ABA), salicylzuur (SA), jasmonzuur (JA) en ethyleen. Van ABA, SA, JA en ethyleen is bekend dat ze een belangrijke rol spelen in de regulatie van stress reacties. ABA speelt daarbij voornamelijk een rol bij de reactie op abiotische stress en SA, JA en ethyleen vooral bij de reactie op biotische stress (Verma *et al.* 2016). In de paragrafen hieronder wordt de rol van deze hormonen in stressreacties kort toegelicht. Overigens blijkt uit onderzoek dat andere hormonen zoals GA en auxines invloed hebben op de actie van de belangrijkste afweershormonen en zo indirect een rol kunnen spelen in afweerreacties. De meeste informatie in de volgende paragrafen is afkomstig uit het boek Plant hormones (Davies, 2010).

#### 3.2.3.1 Abiotische stress: ABA

De aanmaak van ABA vindt plaats in wortels, volwassen bladeren en zaden. ABA wordt vanuit de wortels naar andere plantdelen getransporteerd via het xyleem en vanuit bladeren naar andere plantdelen via het floëem. ABA speelt een belangrijke rol bij de reactie van planten op verschillende soorten omgevingsstress zoals kou en droogte. Zo stimuleert ABA het sluiten van de huidmondjes, wat kan helpen waterverlies te voorkomen. ABA speelt ook op andere manieren een belangrijke rol in de waterbalans van de plant. Het is aangetoond dat het ook aanmaak en activiteit van eiwitten reguleert die betrokken zijn bij watertransport in de plant (Finkelstein, 2013). Het sluiten van stomata wordt niet alleen in reactie op droogte door ABA gestimuleerd, maar ook in reactie op de aanwezigheid van ziekteverwekkers, die via geopende stomata de plant kunnen binnendringen (Sawinski *et al.* 2013). Zo speelt ABA dus ook direct een rol in de afweer van de plant. Indirect is ABA ook betrokken bij de weerbaarheid van planten tegen biotische stress doordat het op verschillende manieren de aanmaak en activiteit van JA en SA kan beïnvloeden. Over het algemeen onderdrukt ABA de aanmaak en activiteit van SA en stimuleert het de aanmaak en activiteit van JA (Zhang & Sonnewald, 2017).



### 3.2.3.2 Biotische stress: SA, JA en ethyleen

Salicylzuur (SA) wordt aangemaakt in de plant in reactie op aanvallen door biotrofe ziekteverwekkers (zoals meeldauw en roest). SA is betrokken bij het induceren van systemisch verkregen resistentie (Systemic Acquired Resistance; SAR). Dit is het proces waarbij een lokale infectie ook zorgt voor een immuunreactie in de niet-geïnfekteerde delen van de plant. Hierdoor kan de plant effectiever de infectie tegen gaan en schade beperken. SA stimuleert de afweer onder andere via het activeren van PATHOGENESIS-RELATED (PR) genen die verantwoordelijk zijn voor de productie van stoffen met een antimicrobiële werking. Terwijl SA de afweer tegen biotrofe ziekteverwekkers stimuleert, onderdrukt het de afweerreacties die lopen via jasmonzuur (JA) en ethyleen.

JA wordt aangemaakt door planten bij infectie door necrotrofe micro-organismen zoals Botrytis en Phytophthora en bij fysieke beschadigingen van de plant, bijvoorbeeld door toedoen van plantenetende insecten zoals rupsen en bladluis. De aanmaak van JA zorgt voor activatie van een specifieke afweerroute die ook wordt gestimuleerd door ethyleen en die verschilt van de afweerroute die aangeschakeld wordt door SA. De JA-afweerroute leidt onder andere tot de aanmaak van stoffen die de plant minder aantrekkelijk maken als voedsel (verminderde voedingswaarde, onsmakelijk, giftig) en van vluchtige stoffen die natuurlijke vijanden van plantenetende insecten aantrekken. Zoals SA de afweerroutes die lopen via JA en ethyleen onderdrukt, zo onderdrukt JA andersom de SA afweerroute (Bürger & Chory, 2019). Daarom kan er doorgaans maar één van de twee afweerroutes actief zijn in de plant. Naast de rol van JA in plantafweer tegen biotische stress speelt JA een rol bij het omgaan van de plant met verschillende vormen van abiotische stress (Ali & Baek, 2020).

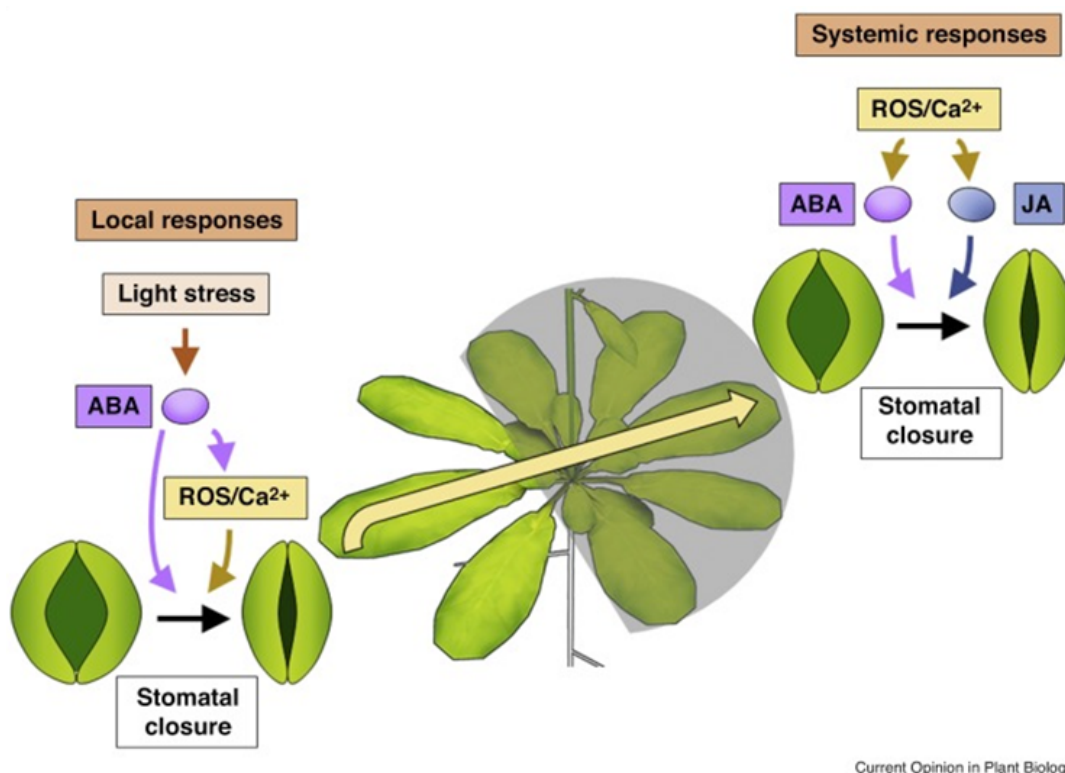
Ethyleenproductie in planten wordt gestimuleerd door verschillende vormen van abiotische stress (zoals hitte, schaduw, droogte, etc.) en biotische stress (ziekten en plagen). Ethyleen stimuleert de activiteit van een aantal eiwitten die ook door JA worden gestimuleerd (Bürger & Chory, 2019). Daarom is het hormoon, net als JA, betrokken bij de activatie van afweerreacties tegen plantetende insecten en ziekteverwekkers die plantweefsel doden (necrotrofen) en onderdrukt ethyleen, net als JA, de afweerreactie tegen ziekteverwekkers die gedijen op levend plantmateriaal (biotrofen), die via het hormoon SA verlopen (Bürger & Chory, 2019). Doordat ethyleen gasvormig is, dient het ook als communicatiesignaal tussen planten. Zo kan een toename in productie van ethyleen in de ene plant een reactie veroorzaken in andere planten in de buurt. Hetzelfde geldt overigens voor de vluchtige vorm van JA, methyl jasmonaat (MeJa). Andere processen die gestimuleerd worden door ethyleen zijn bladveroudering, abscissie (verliezen van blad e.d.), vorming en ontwikkeling van bloemen, vruchtrijping en vorming van zijwortels.

## 3.3 Stress signalering: lokaal en systemisch

Een belangrijk aspect van stress signalering is het doorgeven van stress signalen van de delen van de plant waar de stress wordt waargenomen naar andere delen van de plant zodat de plant zich als geheel kan aanpassen en zich kan verweren tegen de stress. In de vorige paragraaf is het voorbeeld van SAR al benoemd en de rol van het hormoon SA hierin. Echter, ook andere hormonen en andere stoffen (waaronder  $\text{Ca}^{2+}$  en ROS) en de interacties tussen verschillende componenten spelen een belangrijke rol in het doorgeven van stress signalen, ongeacht of het nu om biotische of abiotische stress gaat (Takahashi & Shinozaki, 2019). Welke rol de componenten spelen in het doorgeven van stress signalen hangt af van het type stress.

Zo wordt droogtestress in eerste instantie in de wortels waargenomen doordat het daar zorgt voor een vermindering in de turgordruk en osmotische stress (zoutstress), wat zorgt voor activatie van OSCA1 een eiwit dat een toename van  $\text{Ca}^{2+}$  in de cel faciliteert (zie paragraaf 3.1.2; Yuan *et al.* 2014). Zowel de verandering in turgordruk en de toename in  $\text{Ca}^{2+}$  dienen als primaire signalen voor droogtestress die zeer snel worden doorgegeven aan de bladeren waar ze de sluiting van huidmondjes stimuleren om zo waterverlies door verdamping tegen te gaan (Takahashi & Shinozaki, 2019). Hoewel bekend is dat droogte de aanmaak van ABA stimuleert en dat het hormoon het sluiten van de huidmondjes stimuleert, verloopt deze eerste, korte termijn reactie op droogtestress onafhankelijk van ABA. Daarnaast blijkt dat, hoewel ABA getransporteerd kan worden van wortels naar bladeren, ABA productie in bladeren maar niet in wortels belangrijk te zijn voor het sluiten van huidmondjes onder droogtestress (Takahashi & Shinozaki, 2019). Dus, in tegenstelling tot  $\text{Ca}^{2+}$ , speelt ABA niet direct een rol in het doorgeven van droogtestress signalen van de wortels naar de rest van de plant. Wel is het zo dat in het blad de droogtestress signalen als  $\text{Ca}^{2+}$  de productie van ABA stimuleren en op die manier de activiteit van verschillende genen te stimuleren die de plant helpen om op de langere termijn met droogtestress om te gaan.

Negatieve stress veroorzaakt door een teveel aan licht zorgt ook voor sluiten van stomata om zo fotosynthese en transpiratie te reguleren (Figuur 4; Takahashi & Shinozaki, 2019). Lokaal stimuleert lichtstress het sluiten van huidmondjes. In dit geval is deze reactie wel een gevolg van een snelle toename van ABA. Deze toename van ABA zorgt vervolgens voor een toename in ROS en  $\text{Ca}^{2+}$ , welke als stress signalen dienen die worden doorgegeven aan de andere bladeren van de plant die wellicht nog niet direct stress ervaren (Takahashi & Shinozaki, 2019). Lokaal stimuleren deze signalen vervolgens de productie van ABA en JA, wat leidt tot het sluiten van de huidmondjes en activatie van genen die de plant (op andere manieren) helpt zich aan te passen aan hoge lichtintensiteiten.

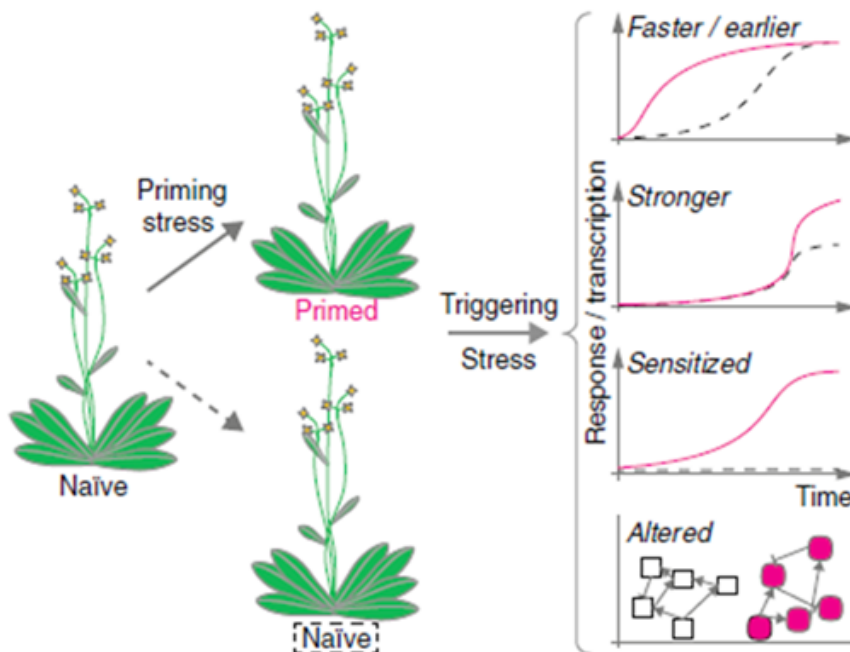


Current Opinion in Plant Biology

**Figuur 4** Lokale en systemische stressreacties als gevolg van te veel licht. Zie tekst in paragraaf 3.3 voor uitleg van figuur. Figuur afkomstig uit (Takahashi & Shinozaki, 2019).

### 3.4 Priming en stressgeheugen

Bij priming zorgt een tijdelijk stress signaal voor aanpassingen in een plant waardoor deze beter bestand is tegen een dergelijke (of een andere) stress in de toekomst (Lämke & Bäurle, 2017). Het stress signaal dat voor priming zorgt kan zowel biotisch als abiotisch zijn. Een geprimede plant is in vergelijking met een niet-geprimede (naïeve) plant beter bestand tegen toekomstige stress doordat de plant in staat is om sneller en/of sterker te reageren op een stress signaal, of doordat de plant gevoeliger is voor bepaalde stress signalen (zie Figuur 5). Daarnaast kan het zo zijn dat de reactie van een geprimede plant op een stress signaal anders verloopt dan die van een naïeve plant doordat in de geprimede plant een andere signaleringsroute wordt geactiveerd.



**Figuur 5** Effecten van priming op stressreacties in een plant. Zie tekst in paragraaf 3.4 voor uitleg van figuur. Figuur afkomstig uit (Lämke & Bäurle, 2017).

Nadat priming heeft plaatsgevonden, dus als het stress signaal niet meer aanwezig is, vangt een periode van stress geheugen aan (Lämke & Bäurle, 2017). Tijdens deze periode ligt de informatie over het stress signaal als het ware opgeslagen in de plant en zal de plant anders (sneller, sterker) reageren wanneer het een dergelijk stress signaal weer waarneemt. Deze kan enkele dagen duren maar kan ook blijvend zijn en in sommige gevallen kan het stress geheugen worden doorgegeven aan de volgende generatie (intergenerationeel) of meerdere volgende generaties (transgenerationeel). Het eerste stress signaal, of priming signaal, kan blijvende veranderingen in genexpressie veroorzaken of ervoor zorgen dat bij een volgende keer waarnemen van de stress genen sterker of juist minder sterk geactiveerd worden (Lämke & Bäurle, 2017). Dit wordt transcriptioneel geheugen genoemd. Daarnaast kan het priming signaal effect hebben op de structuur of stabiliteit van bepaalde eiwitten.

Er is nog veel onduidelijk over hoe stressgeheugen in de plant werkt, maar epigenetische aanpassingen blijken vaak een rol te spelen (Lämke & Bäurle, 2017). Dit zijn aanpassingen aan de structuur van het DNA die geen betrekking hebben op de sequentie van het DNA (de volgorde van de basenparen die het DNA vormen). Deze aanpassingen aan de structuur van het DNA kunnen de activiteit van genen beïnvloeden doordat ze bepaalde genen beter of juist minder goed bereikbaar maken voor regeleiwitten die genen activeren door aan het DNA te binden. Voorbeelden van epigenetische aanpassingen zijn aanpassingen aan histon eiwitten, die betrokken zijn bij het “inpakken” van het DNA, en methylatie van het DNA. Beide aanpassingen worden vaak geassocieerd met verminderde gen activiteit omdat door dergelijke aanpassingen regeleiwitten moeilijker binden aan het DNA en daardoor lastiger genen kunnen activeren. Epigenetische aanpassingen zijn vaak een gevolg van veranderende omstandigheden en spelen daarom een rol in veel stressreacties. Hoewel veel epigenetische aanpassingen maar van korte duur zijn, zijn er ook voorbeelden van dergelijke aanpassingen die blijvend zijn en in sommige gevallen kunnen worden doorgegeven aan de volgende generatie en dus een mechanistische basis voor stressgeheugen vormen.

Een goed voorbeeld van stressgeheugen in planten die geassocieerd wordt met epigenetische aanpassingen is hitte stress geheugen. Een korte periode van hitte stress zorgt ervoor dat bepaalde genen die geassocieerd zijn met hitte tolerantie een aantal dagen actief blijven of sterker geactiveerd worden bij een volgende periode van hittestress (Lämke *et al.* 2016). Hierdoor is de plant beter bestand tegen een volgende periode van hittestress. Dat deze zogenaamde geheugen genen anders reageren nadat de plant eerder een periode van hittestress heeft meegemaakt komt doordat hittestress aanpassingen aan specifieke histonen triggert (Lämke *et al.* 2016). Naast hitte zijn er nog andere voorbeelden van stressgeheugen aangetoond. Tabel 3 toont enkele voorbeelden.

**Tabel 3**

*Voorbeelden van stressgeheugen in planten.*

Soort	Stress/priming signaal	Effect	Maximale duur stressgeheugen	Bron
Arabidopsis	Hitte (60 min. 37°C gevolgd door 90 min. 27°C en 45 min. 44°C)	Verbeterde weerbaarheid tegen hittestress	3 dagen	Lämke <i>et al.</i> 2016
Arabidopsis	Hitte (90 min. 38°C, iedere dag, 7 dagen achter elkaar) Kou (90 min. 4°C, iedere dag, 7 dagen achter elkaar) Zout (iedere dag toevoegen 5 mM NaCl, 7 dagen)	Verbeterde weerbaarheid tegen bacterie infectie ( <i>P.s. tomato DC3000</i> )	7 dagen	Singh <i>et al.</i> 2014
Arabidopsis	Hitte (30°C gedurende 14 dagen)	Verminderde weerbaarheid tegen biotische stress	Transgenerationeel	Liu <i>et al.</i> 2019
Arabidopsis	Zoutstress (4 weken lang)	Adaptatie tegen zoutstress	Intergenerationeel	Wibowo <i>et al.</i> 2016
Arabidopsis	B-aminoboterzuur (BABA)	Verbeterde weerbaarheid tegen biotische stress	Intergenerationeel	Slaughter <i>et al.</i> 2012
Arabidopsis Tomaat	Vraat; mechanische schade; Methyljasmonaat	Verbeterde weerbaarheid tegen vraat door insecten	Transgenerationeel	Rasman <i>et al.</i> 2012
Rijst	Meerdere generaties droogtestress	Verbeterde droogte adaptatie	Transgenerationeel	Zheng <i>et al.</i> 2017
Perzikkruid	Droogtestress	Verbeterde droogte tolerantie	Intergenerationeel	Sultan <i>et al.</i> 2009

## 3.5 Stress interacties

Hoewel verschillende soorten stress verschillende reacties van de plant uitlokken, blijkt uit de paragrafen 3.2 en 3.3 dat in veel stressreacties dezelfde signaleringscomponenten zoals  $\text{Ca}^{2+}$ , ROS en plantenhormonen een belangrijke rol spelen. Daarnaast beïnvloeden verschillende hormonen elkaars activiteit. Als gevolg van deze overlap in signalering en interacties tussen verschillende stoffen zijn er veel interacties tussen verschillende soorten stressreacties: de reactie op een stress heeft vaak invloed op hoe een plant reageert op een andere stress als deze tegelijk of erna of ervoor wordt ervaren (Saijo & Loo, 2020). Zo blijkt vaak dat de reactie van een plant op meerdere typen stress tegelijk of na elkaar verschilt van de reactie op één type stress (Saijo & Loo, 2020). Er wordt bijvoorbeeld een andere set van afweergenen geactiveerd (Overmyer *et al.*, 2018). Hoe de reacties op verschillende soorten stress elkaar beïnvloeden hangt af van factoren als de soort of cultivar van de plant, het ontwikkelingsstadium, het type pathogeen (in geval van biotische stress) en de intensiteit/duur van de stress (Saijo & Loo, 2020).

Een voorbeeld waarbij twee soorten abiotische stress een negatief effect op elkaar hebben is het geval bij een combinatie van hitte en droogte, doordat droogte ertoe leidt dat een plant zich minder goed kan koelen (Overmyer *et al.* 2018). Abiotische stress kan ook invloed hebben op de weerbaarheid van een plant tegen biotische stress, en vice versa (Zhang & Sonnewald, 2017). Zo maakt in veel gevallen hittestress planten gevoeliger voor infecties. Zo is voor de tabakspplant aangetoond dat hittestress dit gewas gevoeliger maakt voor TMV (Tobacco Mosaic Virus) infectie doordat de activiteit van een belangrijk afweereiwit negatief wordt beïnvloed door hogere temperaturen (Zhu *et al.* 2010). Een voorbeeld van een abiotische stress die een plant weerbaarder maakt tegen biotische stress is kou. Koude stress leidt namelijk tot een toename van het afweerhormoon SA en afweer eiwitten (PR eiwitten), waardoor koude stress vaak leidt tot verbeterde weerbaarheid tegen biotrofe ziekteverwekkers (Griffith & Yaish, 2004). Uit een studie met tomaat is gebleken dat droogtestress ook een positief effect kan hebben op weerbaarheid tegen abiotische stress: planten die droogtestress ervaren bleken weerbaarder tegen infecties met *Botrytis cinerea* (Achuo *et al.* 2006). De verhoogde weerbaarheid tegen *Botrytis* in planten die droogtestress ervaren kan verklaard worden door het feit dat droogtestress gepaard gaat met een toename van ABA in de plant, waarvan is aangetoond dat de aanmaak van JA in de plant stimuleert en daarmee de weerbaarheid tegen necrotrofe pathogenen zoals *Botrytis* (zie ook paragraaf 3.2; Zhang & Sonnewald, 2017).

Interacties tussen verschillende soorten stress kunnen ook betrekking hebben op priming en stressgeheugen: priming door een tijdelijk stress signaal kan invloed hebben op de weerbaarheid tegen andere typen stress in de toekomst. Zo kan de weerbaarheid tegen bacteriële ziekteverwekkers worden verhoogd door herhaaldelijke gematigde periodes van hitte, kou of zoutstress (Singh *et al.* 2014). Dit komt doordat deze stress signalen (priming signalen) epigenetische aanpassingen veroorzaken die zorgen dat afweergenen veel sterker worden geactiveerd in reactie op een bacteriële infectie, mits deze plaatsvindt binnen 7 dagen na het priming signaal.

## 3.6 Stressreacties versus groei en ontwikkeling

De meeste stressreacties vragen veel energie van de plant. Denk bijvoorbeeld aan de aanmaak van hormonen en afweerstoffen bij infecties of de productie van antioxidanten om ROS op te ruimen. Om aan de energievraag voor stressreacties te kunnen voldoen geldt over het algemeen een zogenaamde "trade-off" (uitruil) tussen stressreacties aan de ene kant en groei en ontwikkeling aan de andere kant plaats (Margalha *et al.* 2019). Dat betekent dat indien een plant stress ervaart de groei en ontwikkeling van een plant worden afgeremd zodat de energie die hier anders voor zou worden gebruikt (in de vorm van assimilaten) kan worden ingezet voor de stressreactie. Deze trade-off wordt gereguleerd door hormonen en regeleiwitten (Margalha *et al.* 2019; Van Hoogdalem *et al.* 2021). Zo onderdrukken de stresshormonen ABA en JA de productie en de activiteit van het groeihormoon GA (Yang *et al.* 2012; Finkelstein, 2013). Daarnaast onderdrukt ABA de werking van het regeleiwit TOR (Target of Rapamycin), wat plantgroei en ontwikkeling stimuleert (Margalha *et al.* 2019). Toch geldt de trade-off tussen weerbaarheid en groei niet altijd. Vooral reacties op abiotische stress houden namelijk vaak in dat groei en ontwikkeling van specifieke plantdelen juist wordt gestimuleerd. Dit is bijvoorbeeld het geval bij droogtestress, dat leidt tot extra wortelgroei, of inductie van bloei in reactie op verschillende typen abiotische stress (Takeno, 2016; Margalha *et al.* 2019).

## 3.7 Conclusies

Na het waarnemen van een stressor door een plant worden, afhankelijk van het type stressor, bepaalde signaleringsroutes geactiveerd waarbij stress signalen doorgegeven worden binnen de plant en ervoor zorgen dat deze zich aanpast aan de nieuwe situatie. Hoewel verschillende soorten stress verschillende reacties van de plant kunnen uitlokken, blijkt uit de informatie in dit hoofdstuk dat er veel overlap is tussen verschillende stress signaleringsroutes. Het waarnemen van een stressor door de plant veroorzaakt een toename in de  $\text{Ca}^{2+}$  en ROS in plantcellen en beïnvloedt de hormoonbalans wat er uiteindelijk toe leidt dat de plant zich aanpast aan de nieuwe situatie. Inzicht in deze processen kan (in de toekomst) helpen om negatieve plantstress in een vroeg stadium te detecteren en wellicht negatieve consequenties van de stress op bijvoorbeeld productie en kwaliteit te voorkomen. Men kan dan denken aan het inzetten van sensoren of simpele diagnostische tests waarmee veranderingen in de hoeveelheid  $\text{Ca}^{2+}$ , ROS of de hormoonbalans zijn te detecteren. Echter, op dit moment zijn dergelijke bepalingen nog erg lastig en tijdrovend.

Door de overlap tussen verschillende stresssignaleringsroutes bestaan er interacties tussen verschillende typen stressreacties. Dit heeft onder andere tot gevolg dat de reactie van een plant op een specifieke stress de reactie op een andere stress kan beïnvloeden. Inzicht in deze interacties zou telers kunnen helpen om een gewas te telen dat beter resistent is tegen een specifieke negatieve stress, zoals een ziekteverwekker, door een andere (milde) stress te induceren waarvan de negatieve gevolgen voor het gewas vanuit het perspectief van de teler beperkt of afwezig zijn.

Uit onderzoek is gebleken dat planten over een stressgeheugen beschikken wat in sommige gevallen zelfs kan worden doorgegeven aan nakomelingen. Hierdoor kan het tijdelijk doormaken van een stress er voor zorgen dat de plant (en nakomelingen) in de toekomst beter bestand is tegen dezelfde of een ander type stress. Dit proces wordt priming genoemd. Het toepassen van priming biedt in potentie ook mogelijkheden voor telers om gewassen te telen die beter bestand zijn tegen negatieve stress. Echter, onderzoek naar priming en stressgeheugen heeft zich tot nu toe voornamelijk gericht op Arabidopsis waarin de principes zijn aangetoond. Om priming daadwerkelijk toe te passen in teelten zal er meer onderzoek moeten worden gedaan naar stressgeheugen in andere gewassen.

## 4 Plantbalansen in Het Nieuwe Telen

Het Nieuwe Telen (HNT) is een manier van telen en klimaat regelen die is gebaseerd op plantenfysiologie en natuurkunde. Het functioneren van de plant is daarbij het uitgangspunt. Met een natuurkundige basis wordt voor optimale groeicondities en een energiezuinige aanpak gezorgd. Energiebesparing is geen doel van HNT op zichzelf, dit komt voort uit de optimalisatie van het groeiklimaat van de plant. Zo is het door een betere uniformiteit van het kasklimaat mogelijk om een hogere luchtvochtigheid aan te houden met minder risico op condensatie in het gewas, en dus minder kans op teeltproblemen en het ontstaan van ziektes. In HNT worden nieuwe inzichten omtrent temperatuurgelijkheid, luchtbeweging, isolatie door het gebruik van energieschermen en het afvoeren van vocht uit de kas doorgevoerd in de teeltstrategie. Binnen HNT wordt ervan uitgegaan dat de groei van een plant voornamelijk wordt bepaald door drie plantbalansen: de assimilaten-, de energie- en de waterbalans. Deze plantbalansen zijn met elkaar verbonden via huidmondjes in de bladeren, waardoor CO<sub>2</sub> opgenomen wordt en waterdamp het blad verlaat. HNT gaat ervan uit dat optimale groei wordt bereikt wanneer er een optimale balans is tussen alle plantprocessen in de plant.

HNT is een teeltstrategie die erop gericht is de drie plantbalansen in evenwicht te houden. Daarbij wordt zoveel mogelijk gebruik gemaakt van de externe (licht) omstandigheden om evenwicht te bereiken op een hoog niveau, zodat de verdampings- en fotosynthese processen op een hoog niveau functioneren. De acties die worden genomen in de teeltstrategie, zijn erop gericht beter gebruik te maken van natuurlijk licht dan in meer traditionele teeltwijzen.

In dit hoofdstuk wordt een samenvatting gegeven van drie plantbalansen die gehanteerd worden in het nieuwe telen. De bijbehorende plantprocessen, sturingsacties en plant- en klimaatparameters worden vervolgens uitgelicht en in het kader van dit project geplaatst. Het document "De basisprincipes van Het Nieuwe Telen" (Geelen *et al.* 2015) is hierbij gebruikt als naslagwerk. Voor details en voorbeelden verwijzen wij de lezer naar dit document en de cursussen van HNT.

### 4.1 Assimilatenbalans

De assimilatenbalans van HNT omvat het evenwicht tussen de aanmaak en het verbruik van assimilaten (suikers). Assimilaten worden aangemaakt in het fotosyntheseprocess dat plaats vindt in de groene delen van de plant. De fotosynthesesnelheid, de hoeveelheid assimilaten die aangemaakt wordt per tijdseenheid, is afhankelijk van de lichtintensiteit, het CO<sub>2</sub> gehalte, de temperatuur en indirect het vochtgehalte van de kaslucht (bij een hoger vochtgehalte kunnen de huidmondjes langer openblijven waardoor meer CO<sub>2</sub> kan worden opgenomen). Volgroeide bladeren vormen een bron (source) van assimilaten, zij maken netto meer assimilaten dan dat ze verbruiken. Licht dat de kas bereikt, moet voordat het in de fotosynthese gebruikt kan worden, onderschept worden door de plant. De mate waarin het gewas licht kan onderscheppen wordt onder andere bepaald door bladoppervlakte (leaf area index) en gewasarchitectuur.



De plant gebruikt assimilaten voor de toename in drooggewicht, voor de groei. Voor de productie van droge stof uit suikers en voor de opname van nutriënten die nodig zijn voor de groei is energie nodig. Denk bij droge stof bijvoorbeeld aan de opbouw van celwanden, waar polysachariden zoals cellulose en pectine gevormd worden die de plantcellen structuur en stevigheid geven. En aan de assimilatie van eiwitten die stevigheid geven en het functioneren van de plant mogelijk maken. De plant komt aan deze energie door een deel van de gevormde assimilaten te verbranden, de groeiademhaling. Daarnaast verbruikt de plant ook assimilaten om de bestaande cellen te onderhouden, plantprocessen op gang te houden en beschadigde eiwitten te vervangen, de onderhoudsademhaling. De hoeveelheid assimilaten die beschikbaar is voor de groei is dus afhankelijk van de hoogtes van de fotosynthese en de ademhaling. Onderdelen van de plant die netto meer assimilaten verbruiken dan aanmaken, worden sinks genoemd. Voorbeelden van sinks zijn vruchten, bloemen, wortels en heel jong blad. De mate van het verbruik van assimilaten (sinksterkte; de vraag naar assimilaten) van een plant en/of orgaan wordt bepaald door de sinkomvang en de sinkwerking. De sinkomvang is afhankelijk van de plantbelasting: het aantal vruchten en/of bloemen aan een plant. De sinkwerking, de snelheid van het verbruik, is afhankelijk van de temperatuur. De verdeling van assimilaten tussen verschillende sinks (drogestof verdeling) wordt onder andere bepaald door de temperatuurverdeling tussen de verschillende onderdelen van het gewas. Met het verticaal temperatuur profiel van een gewas kan de plantbelasting theoretisch gestuurd worden. De meest effectieve sturing van de assimilatenverdeling wordt bereikt doormiddel van het snoeien/plukken van vruchten, bloemen of bladeren.

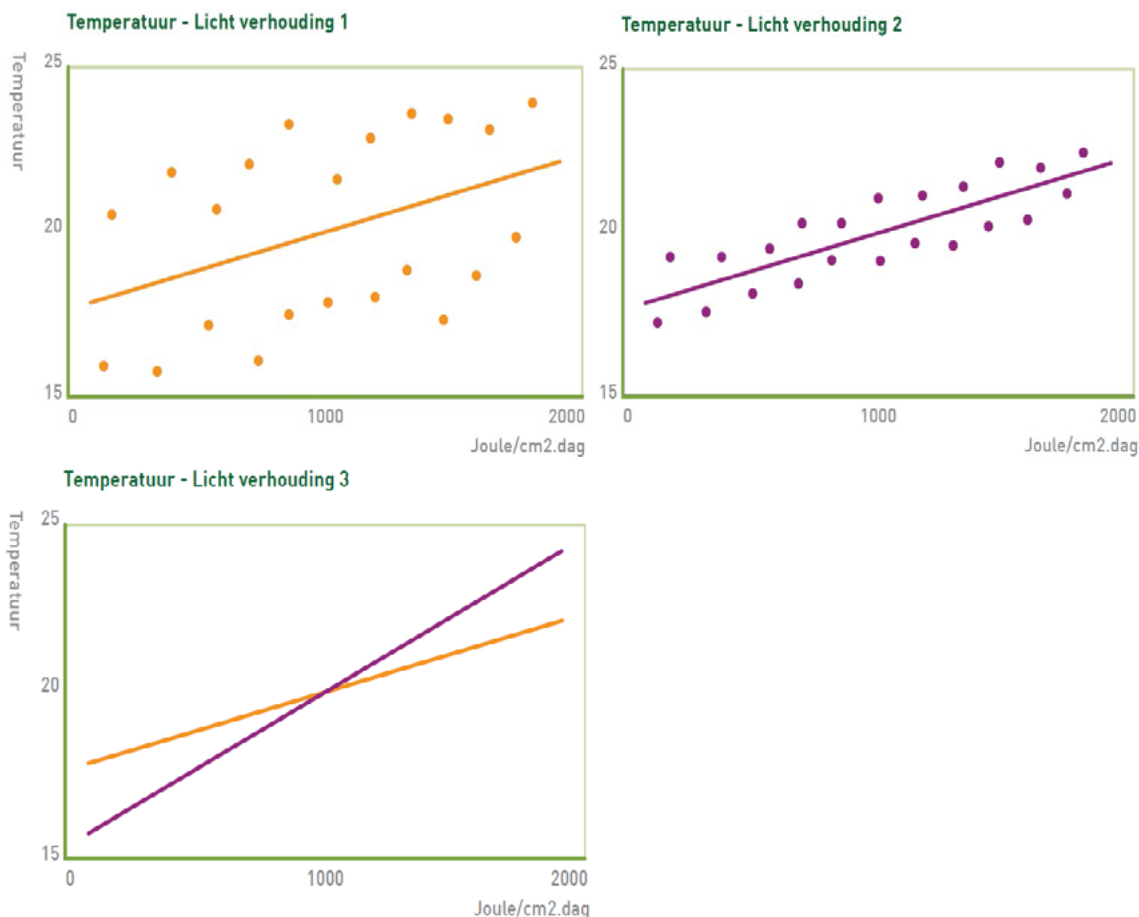
HNT focust op het sturen van de assimilaten balans door een multifactoriële benadering van de kasklimaatsturing. Het draait niet om één factor (temperatuur) maar om de combinatie van meerdere factoren (temperatuur, CO<sub>2</sub> en luchtvochtigheid). Wanneer er meer licht en/of CO<sub>2</sub> is in de omgeving van de plant, worden er meer assimilaten aangemaakt. Om het evenwicht van de assimilatenbalans te bewaren, moet tegenover een grotere aanmaak een groter verbruik worden gezet. Dit kan door de temperatuur te verhogen. De optimale temperatuur hangt dan af van het instalingsniveau en het CO<sub>2</sub> gehalte.

Deze insteek heeft gevolgen voor het ventileren. In de conventionele teelt wordt bij een hoge instraling meer geventileerd en gekoeld door de ramen te openen. Met een lagere temperatuur beperkt men het verbruik van de assimilaten. Tegelijkertijd wordt de aanmaak van assimilaten beperkt doordat CO<sub>2</sub> en vocht met de warme lucht worden afgevoerd. De assimilatenbalans bereikt daarmee een evenwicht op een lager niveau. HNT benadert de balans via de aanmaak kant en wil een evenwicht bereiken op een hoog niveau. Er wordt gekozen om bij hoge instraling een hogere kasluchttemperatuur aan te houden. Er wordt minder snel geventileerd, met als gevolg een hoger CO<sub>2</sub> en vochtgehalte. De fotosynthesecapaciteit ligt dan hoger. De assimilatenbalans is in evenwicht omdat er tegenover de hogere aanmaak een hoger verbruik van assimilaten wordt geplaatst. De instraling en bijbehorende warmte worden hierdoor beter benut.

Een handvat die HNT aanreikt voor het telen met de assimilatenbalans, is het telen met een constante temperatuur-lichtverhouding (Figuur 6). Conventioneel wordt vaak achteraf gecorrigeerd met het klimaat op wat er wordt gezien in het gewas. Hierbij haalt men het gewas telkens uit balans. De constante temperatuur-licht verhouding stelt tuinders in staat te anticiperen. Hiermee streeft HNT naar een assimilatenbalans die het grootste gedeelte van de teelt in evenwicht is en een plant die overgangen in klimaatomstandigheden aankan. Door de verhouding tussen temperatuur en licht gelijk te houden, kan het gewas makkelijker evenwicht, tussen verbruik en aanmaak van assimilaten vinden en behouden.

Om de constante temperatuur-lichtverhouding te illustreren, hanteert HNT het volgende voorbeeld. Een tuinder die geen constante temperatuur licht verhouding aanhoudt, realiseert bij een instralingsniveau verschillende temperaturen (Figuur 6 licht verhouding 1). In andere woorden bij eenzelfde aanmaak van assimilaten worden verschillende verbruiken gerealiseerd, de assimilatenbalans is telkens net anders. Wanneer een tuinder focust op het behalen van een constantere temperatuur-lichtverhouding, wordt bij één instralingsniveau één temperatuur gerealiseerd. Natuurlijk zit daar een bepaalde marge omheen maar de verhouding tussen aanmaak van assimilaten en het verbruik van assimilaten is dan meer gelijk (Figuur 6 – licht verhouding 2). Als laatste kan de tuinder meer met de natuur meetelen. Hiermee wordt de aanmaak van assimilaten beter afgestemd op het verbruik van assimilaten. Dit wordt gedaan door de verhoudingslijn steiler te maken (Figuur 6, licht verhouding 3). Bij een hoge instraling wordt dan een hogere temperatuur aangehouden dan voorheen en bij lage instraling een lagere temperatuur. Gemiddeld genomen, wordt er dan bij dezelfde temperatuur geteeld maar maak je beter gebruik van de externe omstandigheden en het fotosyntheseproces. Hierbij wordt ervanuit gegaan dat er conventioneel gezien bij hoge instraling een temperatuur werd aangehouden die lager lag dan de temperatuur die nodig is om het gebruik van assimilaten vergelijkbaar te maken met de aanmaak van assimilaten. Dat is uiteraard per tuinder verschillend.

Naast de constante temperatuur-lichtverhouding wordt de assimilatenbalans ook bepaald door het verticale temperatuurprofiel. De temperatuur in de kop van een vruchtgroentegewas bepaalt de ontwikkelingssnelheid van de kop. De afrijpingsnelheid wordt bepaald door de temperatuur bij de vruchten. Verschillende verdelingen in dit verticale profiel, resulteren in verschillende plantbelastingen en dus verschillende evenwichten tussen aanmaak en verbruik. Koud beneden en warm boven resulteert bijvoorbeeld in een langzame afrijping en een snelle ontwikkeling van nieuwe vruchten, hiermee wordt de plantbelasting vergroot. HNT mikt op een constante verdeling, deze kan gestuurd worden met verticale luchtbeweging.



**Figuur 6** Constante temperatuur-licht verhouding als middel voor een evenwichtigere assimilatenbalans. Verhouding 1 (oranje) laat voor de licht inval een wijde temperatuur realisatie zien. Bij eenzelfde instraling worden verschillende temperaturen gerealiseerd, in andere woorden bij eenzelfde aanmaak worden verschillende verbruiken gerealiseerd. Wanneer meer op de temperatuur-licht verhouding gelet wordt, kan een strakkere verhouding gerealiseerd worden, temperatuur- licht verhouding 2 (paars). Waarbij de gerealiseerde temperaturen bij verschillende instralingsniveau's veel constanter zijn. Bij verhouding 3 is in oranje een strakke licht temperatuur verhouding weergegeven. In paars wordt meer met de natuur meegeteeld. Bij hoge instraling wordt een hogere temperatuur toegelaten en bij lagere instraling een lagere instraling. Gemiddeld genomen, wordt er dan bij de zelfde temperatuur geteeld maar maak je beter gebruik van de externe omstandigheden en het fotosyntheseproces (Geelen et al. 2015).

## 4.2 Energiebalans

Doordat planten zich niet kunnen verplaatsen, zijn ze van nature goed uitgerust om met inkomende energie om te gaan. De energiebalans van HNT omschrijft het evenwicht in aan- en afvoer van energie naar en van het gewas. Planten in de kas kunnen energie aangevoerd krijgen op twee manieren, door straling en door convectie.

Straling is de overdracht van warmte die plaatsvindt zonder contact of medium (bv lucht of water). Er wordt onderscheid gemaakt tussen kortgolvlige straling, afkomstig van zon en assimilatiebelichting, en langgolvlige straling (infrarood), dat ontstaat door temperatuurverschillen tussen objecten. Kortgolvlige straling is altijd aanvoerend (Tabel 4). Langgolvlige straling kan aanvoerend óf afvoerend zijn, afhankelijk van de temperatuur van de plant ten opzichte van de omgevingstemperatuur (bodem, kasdek of energiescherm). Afvoer van energie door langgolvlige straling treedt op wanneer het gewas warmer is dan de omgeving en wordt uitstraling genoemd. Convectie is warmteoverdracht die plaatsvindt via een medium, de kaslucht. Convectie kan energie aanvoeren of afvoeren, afhankelijk van de temperatuur van het gewas in vergelijking tot de temperatuur van de kaslucht.

In de energiebalans van de plant vormt verdamping de sluitpost. Voor de verdamping van water (een faseovergang) is energie nodig. De plant ontvangt energie door straling en/of convectie. Verdamping voert deze energie af en houdt hiermee de energiebalans in evenwicht. Dit is een passief proces, de plant kan zelf geen energie leveren voor verdamping. Verdamping voorkomt dat de planttemperatuur te veel stijgt. De hoogte van verdamping wordt bepaald door de mate van instraling en/of het temperatuurverschil tussen de kaslucht, de kasomgeving en het gewas. In een evenwichtssituatie is de bladtemperatuur stabiel. De afvoer van energie door verdamping staat dan gelijk aan de toevoer van energie.

**Tabel 4**

*Samenvatting factoren die de energiebalans van het gewas beïnvloeden.*

Factoren energiebalans	Energie aanvoerend	Energie afvoerend
Kortgolvlige straling	Dit type straling voert energie aan naar het gewas	-
Langgolvlige straling	Gewas kouder dan de omgeving (kasdek, bodem, scherm)	Gewas warmer dan de omgeving (kasdek, bodem, scherm)
Convectie	Gewas kouder dan kaslucht	Gewas warmer dan kaslucht
Verdamping	-	Verdamping voert energie af van het gewas

Verdamping kan onderverdeeld worden in convectieverdamping (nattebolverdamping) en stralingsverdamping (fluitketelverdamping). Ze kunnen afzonderlijk of gelijktijdig plaatsvinden, afhankelijk van de omgevingsfactoren en de waterbalans van de plant.

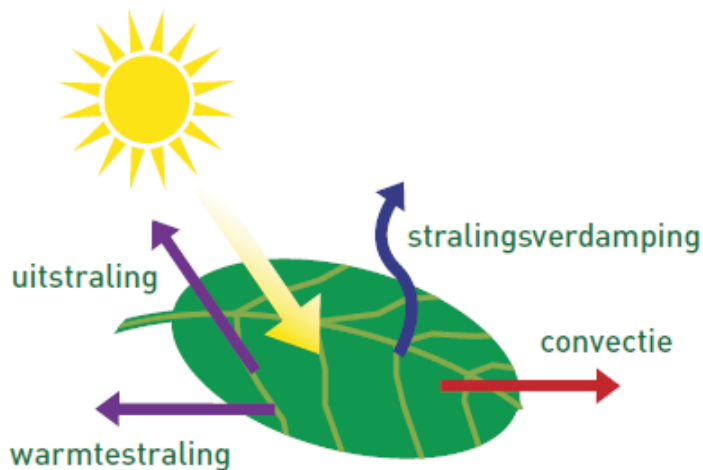
Verdamping gedreven door convectie energie vindt alleen plaats wanneer de planttemperatuur lager is dan de kasluchttemperatuur. De kasluchttemperatuur warmt dan het blad op doordat het energie aanvoert naar de plant. Daarnaast is luchtbeweging vereist, die warme lucht aanvoert en vocht afvoert. Stilstaande lucht voert geen energie aan, er is dan geen verdamping mogelijk. De mate van convectieverdamping is enkel afhankelijk van het verschil tussen blad en kasluchttemperatuur, niet van de hoogte van de temperatuur.

Verdamping gedreven door straling berust op het verschil in dampdruk tussen de bladeren en de kaslucht, ook wel dampdruktekort (vapor pressure deficit, VPD) genoemd. De onderkant van bladeren bestaat uit sponsparenchymcellen met holle ruimtes ertussen. Bij instraling wordt het blad opgewarmd en verdampt water in het blad. De waterdamp druk wordt dan hoger in het blad. Wanneer de druk in het blad hoger is dan de waterdampdruk in de kaslucht, verlaat waterdamp het blad via de huidmondjes, dit is stralingsverdamping. De hoogte van de stralingsverdamping is afhankelijk van de hoogte van instraling. Bij instraling is de verdamping onafhankelijk van de luchtvochtigheid, kasluchttemperatuur en luchtbeweging. Er treedt dan alleen stralingsverdamping op, geen convectieverdamping.

De huidmondjes spelen een grote rol in de controle van verdamping. Huidmondjes stellen een plant in staat om te reageren op de omstandigheden en de energiebalans en waterbalans in evenwicht te houden waardoor fotosynthese kan blijven plaats vinden. Dit gebeurt voornamelijk doordat de bladtemperatuur wordt aangepast ten opzichte van de kasluchttemperatuur en daarmee de grootte en richting van het aandeel convectie energie in de totale verdamping. HNT illustreert dit door energiebalansen op te stellen onder verschillende omstandigheden. Wanneer de plant beschikt over voldoende water kunnen zowel stralingsverdamping en convectieverdamping plaatsvinden. Dit resulteert in een bladtemperatuur die lager is dan de kasluchttemperatuur en de volgende energiebalans:  $\text{verdampingsenergie} = \text{stralingsenergie} + \text{convectie-energie}$  (Figuur 7). Bij dreigend watertekort sluiten de huidmondjes (gedeeltelijk) waardoor de verdamping vermindert en de bladtemperatuur stijgt (Figuur 7). Hierdoor neemt het verschil met de kasluchttemperatuur af, vermindert de energietoevoer door convectie en vermindert de convectieverdamping. Er wordt dan minder water afgevoerd waardoor de waterbalans van de plant hersteld kan worden. Als dit nog niet voldoende is om te herstellen, sluiten de huidmondjes verder en kan het blad warmer worden dan de kasluchttemperatuur, met als gevolg dat convectie energie wegneemt van de plant in plaats van dat deze energie aanvoert, waardoor de totale verdamping lager komt te liggen. De energiebalans is dan als volgt:  $\text{verdampingsenergie} = \text{stralingsenergie} - \text{convectie energie}$ . Bij volledig gesloten huidmondjes stopt de fotosynthese. Wanneer de dampdruk in het blad te veel stijgt door het sluiten van de huidmondjes, verliest de plant de controle over de verdamping. Een vuistregel hierbij is dat een VPD boven 1.5-2 kPa moet worden voorkomen, omdat de afvoer van water dan groter is dan er aangevoerd kan worden en negatieve waterstress optreedt.

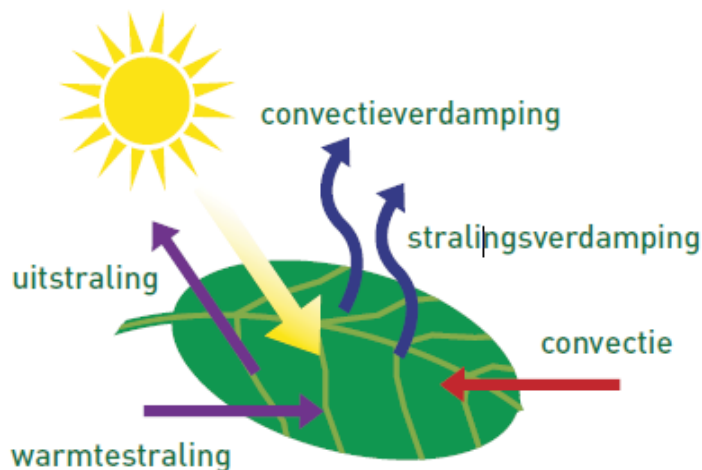
HNT reikt twee handvaten aan naar aanleiding van de energiebalans. De eerste is om overmatige verdamping te voorkomen bij hoge instraling door voor een hoge luchtvochtigheid te zorgen. Het blad kan niet kouder worden dan de natteboltemperatuur. Deze verschilt bij een hoge RV weinig van de kasluchttemperatuur, de VPD is dan dus ook lager. Hierdoor blijft het aandeel convectie verdamping lager. De bladtemperatuur hoeft maar weinig toe te nemen om de convectie energie toevoer om te zetten in convectie energie afvoer (als het blad een hogere temperatuur heeft dan de lucht). Het grote voordeel is dat dit een kleine aanpassing van de huidmondjes betreft en CO<sub>2</sub> opname en fotosynthese op een hoger niveau door kunnen gaan onder lichtrijke omstandigheden. Het tweede handvat omvat de schermstrategie en uitstraling. Uitstraling voert energie af en beperkt daarmee de verdamping in de kop. Bij hoge uitstraling kan de verdamping stil staan. Dit is onwenselijk omdat bepaalde voedingselementen dan niet meer worden opgenomen en getransporteerd. Daarbij is de kop een belangrijk deel van de plant, het bepaalt de aanleg van bijvoorbeeld bladeren en vruchten. Door te schermen kan de energie afvoer bij de kop door uitstraling beperkt worden.

### Energiebalans van een blad warmer dan de kaslucht



*Als het blad warmer is dan de kaslucht wordt het blad gekoeld door stralingsverdamping (fluitketel), convectie afgifte, warmtestraling naar de omgeving en uitstraling naar het kasdek.*

### Energiebalans van een blad kouder dan de kaslucht



*Als het blad kouder is dan de kaslucht draait de richting van de warmtestraling en van de convectie om. De verdamping wordt dan hoger omdat de component convectieverdamping erbij komt. De uitstraling draait niet om van richting omdat het kasdek nog steeds kouder kan zijn dan het blad.*

**Figuur 7** Energiebalansen van een blad warmer en kouder dan de kaslucht. Figuur afkomstig van "de basisprincipes van Het Nieuwe Telen" (Geelen et al. 2015).

## 4.3 Waterbalans

HNT verstaat onder de waterbalans de verhouding tussen wateropname en waterverlies door de plant. Waarbij waterverlies optreedt in de verdamping, het proces dat ook een rol speelt in de energiebalans. Wateropname is onder andere afhankelijk van de beschikbaarheid van water, watergift, watergehalte van het substraat, worteldruk, osmose, onderdruk door verdamping van water en de opening van de huidmondjes. De hoeveelheid verdamping is afhankelijk van de kasomstandigheden en de opening van de huidmondjes. In de waterbalans is een rol weggelegd voor de watervoorraad van het gewas. De watervoorraad treedt op als een buffer voor het gewas. Deze wordt aangesproken wanneer er meer water verdampt wordt dan kan worden opgenomen, wanneer er kans is op waterstress. Als de waterbalans sterk uit evenwicht raakt, sluiten de huidmondjes om verder vochtverlies te voorkomen en kan er geen fotosynthese plaatsvinden. Het sluiten van de huidmondjes en aanspreken van de watervoorraad zijn situaties die een tuinder probeert te voorkomen (negatieve stressreactie).

Verdamping heeft meerdere functies in een plant. Door verdamping wordt energie afgevoerd (gekoeld), worden een aantal voedingsstoffen opgenomen en worden voedingsstoffen getransporteerd. De meeste nutriënten worden actief opgenomen door de plant met behulp van carrier eiwitten. Enkele nutriënten zoals calcium worden uitsluitend passief opgenomen. Door verdamping van water bij het blad ontstaat een concentratieverschil en wordt water (met calcium) uit de houtvaten aangezogen door osmose. Calcium gaat dan met de waterstroom mee de wortels in en wordt omhoog getransporteerd. Om de passieve opname van calcium en een groei te faciliteren is daarom continu een minimum verdamping nodig.

De hoogte van de verdamping, de verdampingsvorm (straling of convectie, zie 4.2 energiebalans) en daarmee de waterbalans van een gewas zijn zeer afhankelijk van de omstandigheden waarin het gewas staat. De waterbalans vertoont bijvoorbeeld een ander verloop op een lichte dag dan op een donkere dag. Voor de aansturing van de waterbalans onderstreept HNT daarom dat het belangrijk is dat de omstandigheden in acht worden genomen. Door de waterbalans aan te sturen kan er voor een toename van versgewicht van oogstbare delen worden gezorgd. Tevens kunnen de huidmondjes opengehouden worden bij hoge instraling door in te spelen op de waterbalans. Het openhouden van de huidmondjes heeft als doel fotosynthese mogelijk te maken onder lichtrijke omstandigheden, niet de verdamping te vergroten.

HNT beschrijft de waterbalans tijdens dagen met lage instraling en dagen met hoge instraling. Op een dag met lage instraling, een donkere dag, is de verdampingssnelheid laag en wordt de verdamping hoofdzakelijk gedreven door convectieverdamping. Maatregelen om verdamping door te laten gaan, zijn luchtbeweging en het verlagen van de luchtvochtigheid. Waterstress (negatieve stress) zal op een donkere dag weinig voorkomen.

Op een dag met hoge instraling, een zonnige dag, worden twee momenten beschreven. In de ochtend bij toenemende instraling en in de middag/avond bij afnemende instraling. De waterbalans wordt dan anders aangesproken. Bij toenemende instraling, aan het begin van de dag, gaat convectie verdamping snel over in stralingsverdamping. Het versgewicht van de plant zal dan weinig toenemen. HNT reikt twee gereedschappen aan om de waterbalans in evenwicht te houden bij toenemende instraling: de watergift en de luchtvochtigheid. Wanneer de plant water opneemt, wordt de mat aangevuld met de watergift. Om negatieve waterstress te voorkomen, hangt de start van de watergift in HNT bij voorkeur af van het instralingsniveau in plaats van het matgewicht of watergehalte. Tuinders kunnen daarnaast de luchtvochtigheid op een hoog niveau houden (door bijvoorbeeld het aansturen van de raamstand en/of het gebruik van verneveling). Daardoor wordt de VPD lager gehouden en vermindert de verdamping. De huidmondjes kunnen dan openblijven, om CO<sub>2</sub> op te nemen zonder dat er teveel verdamping ontstaat. HNT onderstreept dat vroeg ingrijpen belangrijk is om negatieve waterstress te voorkomen. Bij toenemende instraling is de kans op negatieve waterstress het hoogst. Des te eerder wordt ingegrepen om negatieve waterstress te voorkomen des te effectiever wordt de hoge instraling gebruikt in de fotosynthese. Tuinders kunnen een planttemperatuurmeter gebruiken, deze geeft samen met relatief vocht en temperatuur van de kaslucht een idee van de VPD en de verdamping. Dit kan gebruikt worden om bijvoorbeeld de raamstand en de verneveling op tijd aan te sturen.

Bij erg hoge instraling kan een deel van het water dat nodig is voor verdamping uit het gewas gehaald worden. De aanwezige watervoorraad van het gewas houdt dan de waterbalans in evenwicht en de huidmondjes kunnen open blijven. Dit kan te zien zijn in een afnemende vrucht- en stengeldiameter. Voor een tuinder is dit onwenselijk.

## 4.4 Plantprocessen en stress in HNT

In de plantbalansen van HNT worden meerdere plantprocessen beschreven. Deze processen kunnen potentieel gebruikt worden als graadmeter voor onbalans in een plant en in het kader van dit project als graadmeter voor stress. De plantprocessen zijn samengevat in tabel 5.



Stress in HNT wordt gezien als iets negatiefs. In dit rapport hanteren we een neutrale definitie van stress. Het is een prikkel, een verandering in de omgeving, waaraan de plant zich aanpast. Kan de plant zich voldoende aanpassen dan leidt dit tot een optimalisatie op hoog niveau en profiteert de plant. Dit wordt gezien als positieve stress. Prikkel ontstaat bijvoorbeeld wanneer tuinders sturen op het kasklimaat. Er verandert dan een factor (stressor) in de omgeving waar de plant op moet reageren. Sturen zou dus gezien kunnen worden als een vorm van positieve stress. Kan de plant zich niet goed aanpassen dan heeft dit negatieve gevolgen voor de plant/ tuinder en vindt er bijvoorbeeld abortie plaats. Dit is negatieve stress. Afhankelijk van de duur en grootte van een stressor kan deze resulteren in een gewenst resultaat of ongewenst resultaat, respectievelijk positieve stress en negatieve stress. De stress factoren (sturing en prikkels) die een rol spelen in de plantbalansen uit het HNT zijn samengevat in tabel 6.

Tabel 5

*Samenvatting van de plantprocessen die worden genoemd in de drie plant balansen van het nieuwe telen. In het kader van dit project zijn deze processen mogelijk interessant voor het evalueren van stress/onbalans in planten. Een aantal processen spelen een rol in meerdere balansen.*

Plantprocessen	Assimilatenbalans	Energiebalans	Waterbalans
Gewasverdamping	Indirect op aanmaak assimilaten. Te hoge verdamping (waarbij de waterbalans uit evenwicht raakt en waterstress dreigt, bij te weinig water) kan sluiting van huidmondjes tot gevolg hebben waardoor fotosynthese wordt beperkt.	Convectie- en stralingsverdamping bepalen de hoogte van energie afvoer.	Convectie- en stralingsverdamping bepalen het waterverlies.
Huidmondjesopening	Reguleert de beschikbaarheid van CO <sub>2</sub> en heeft daarmee invloed op de fotosynthesesnelheid, en daarmee op de aanmaak van assimilaten. De opening van de huidmondjes bepaalt sterk of er fotosynthese kan plaatsvinden.	Reguleert de afvoer van energie via de verdamping. Doormiddel van de opening van de huidmondjes kunnen planten de richting van convectie energie regelen (afvoerend of aanvoerend).	Reguleert de afvoer van water door de verdamping. Reguleert indirect de wateropname, door osmose gedreven door onderdruk in de plant.
Wateropname (osmose, worteldruk en onderdruk verdamping)		Beschikbaarheid van water stelt de plant in staat energie af te voeren.	Bepaalt de hoogte van de water toevoer. Staat tegenover verdamping (waterverlies).
Fotosynthese	Doormiddel van fotosynthese produceert de plant assimilaten, die nodig zijn voor groei en onderhoud van de plant. De fotosynthesesnelheid is afhankelijk van CO <sub>2</sub> , licht, temperatuur en relatieve luchtvochtigheid. De plant morfologie, architectuur en LAI bepalen de mate waarin licht wordt onderschept door een plant.		
Assimilaten verdeling	Assimilaten gemaakt in het blad moeten verdeeld worden over de sinks: vruchten, bloemen, groeipunten, bladeren, stengel en wortels. De sinkomvang is afhankelijk van de plantbelasting. De sinkwerking(snelheid) is afhankelijk van de temperatuur.		
Groei- en onderhoudsademhaling	Deze processen verbruiken assimilaten. Er zijn assimilaten nodig om de organen van de plant in stand te houden. Wat overblijft kan worden gebruikt voor de groei (toename van drooggewicht).		

Tabel 6

*Samenvatting van sturing (stressor, prikkel) genoemd in de plantbalansen van het nieuwe telen (HNT). Stress wordt gedefinieerd als een stressor (prikkel) in de omgeving van de plant waarop de plant reageert. Stress kan positief zijn wanneer de plant zich kan optimaliseren aan de nieuwe omstandigheden en er een balans op een hoger niveau bereikt wordt of dat de plant zich ontwikkelt zoals de teler dat wil. Ook het sturen van het klimaat door HNT zijn stressoren om tot een beter resultaat te komen. Stress wordt negatieve stress wanneer de stressor te ernstig is en de plant zich niet goed meer kan aanpassen, waardoor deze gedeeltelijk afsteft of andere schade oploopt. De uitwerking van stress is sterk afhankelijk van de grootte en duur van een stressor. In de tabel wordt het doel van HNT en verschillende stressoren genoemd.*

Doel HNT	Assimilatenbalans	Energiebalans	Waterbalans
Negatieve stress voorkomen op de lange termijn door planten in balans te houden met ondersteuning door sturing van het klimaat.	Gelijkmatigheid in de verhouding tussen aanmaak en gebruik van assimilaten. Door minder balansverstoringen in de plant hoeft de plant zich minder aan te passen.	Energie toevoer (instraling) in balans brengen met energie afvoer (verdamping). Bij een teveel aan energie, kan de plant niet voldoende koelen en warmt deze op/ De huidmondjes zullen dan sluiten waardoor fotosynthese en opbrengst worden beperkt. Waterstress wordt voorkomen.	Waterstress (negatieve stress), een tekort aan water, voorkomen. Treedt op wanneer er meer water verdampt bij de bladeren dan dat er water wordt opgenomen bij de wortels. Bij een tekort sluiten de huidmondjes en worden fotosynthese en de opbrengst beperkt. Het doel is de fotosynthese op gang te houden tijdens hoge instraling.
<b>Stressoren</b>			
Constante temperatuur-lichtverhouding (toestaan van een hogere temperatuur bij een hoge instraling, de raamstand wordt lager gehouden. Hierdoor neemt de temperatuur, [CO <sub>2</sub> ] en luchtvochtigheid toe).	Door de temperatuur constant af te laten hangen van de hoogte van de instraling wordt het gebruik van assimilaten beter afgestemd op de aanmaak van assimilaten. Het evenwicht in de assimilatenbalans wordt op een hoger niveau bereikt, er wordt meer gebruikt gemaakt van de natuurlijke instraling (dit levert een energievoordeel op).	Het toestaan van een hogere temperatuur vergroot de energie toevoer.	Toestaan hogere temperatuur heeft effect op de verdampingssnelheid. Meer water verdampt. Dit effect wordt vermindert omdat HNT een hogere temperatuur aanhoudt. Door lagere raamstand is de relatieve luchtvochtigheid hoger, wat vervolgens het dampdruktekort (VPD) en de verdamping verkleint. Een plant zal dan langer de huidmondjes openhouden en fotosynthese.
Verhogen van de luchtvochtigheid door verneveling (bij hoge instraling).	Vergroot de aanmaak van assimilaten. Huidmondjes kunnen langer open blijven. Maakt fotosynthese mogelijk bij hoge instraling.	Verkleint dampdruktekort en daarmee de verdamping en energie afvoer. Verneveling koelt de lucht en planten. Vermindert toevoer van energie.	Verkleint dampdruktekort en daarmee de verdamping. Vermindert afvoer van water. Stelt plant in staat huidmondjes open te houden en fotosynthese uit te voeren bij hoge instraling.
Constant verticaal temperatuur profiel (verticale luchtbeweging en/of groeibuis bij vruchten)	Beïnvloedt de ontwikkeling van plantorganen en het gebruik van assimilaten. Heeft een directe invloed op de sinkwerking (snelheid). Beïnvloedt afrijping, vruchtzetting en daarmee de plantbelasting en de sinkomvang.	Beïnvloedt de verdampingssnelheid en daarmee de afvoer van energie in verschillende delen van het gewas.	Beïnvloedt de verdampingssnelheid, de afvoer van water. Een hogere temperatuur leidt tot een hogere verdamping. De plant kan de opening van de huidmondjes plant gebruiken om de verdamping te reguleren.

Vervolg Tabel 6:

Stressoren	Assimilatenbalans	Energiebalans	Waterbalans
Plantbelasting	Beïnvloedt het gebruik van assimilaten, de sinkomvang en de assimilaten verdeling.	Beïnvloedt indirect de verdamping door de grootte van de watervoorraad en daarmee de afvoer van energie.	Invloed op beschikbaarheid water. Beïnvloed de omvang van de watervoorraad van een gewas. De watervoorraad wordt aangesproken wanneer de verdamping hoger ligt dan de wateropname. Beïnvloedt het moment van sluiten van de huidmondjes, dus indirect verdamping.
Blad verwijderen	Beïnvloedt de aanmaak van assimilaten door betere benutting van het licht. Betere architectuur en LAI. Beïnvloedt het gebruik van assimilaten door het verwijderen van sinks (oud blad met verminderde fotosynthesecapaciteit). Assimilaten komen dan beschikbaar voor vruchten en bloemen.	Verlaagt de verdamping. Voordelig voor het herstellen van de watervoorraad in het gewas. Bepaalt hoeveel energie er later kan worden afgevoerd.	Verlaagt de verdamping. Voordelig voor het herstellen van de watervoorraad in het gewas en beperkt het gebruik van water.
Verneveling, raamstand, koeling (Planttemperatuur)	Invloed op het verbruik van assimilaten.	Beïnvloedt de verdampingssnelheid en daarmee de afvoer van energie in het gewas. Met de gemiddelde bladtemperatuur ten opzichte van de kasluchttemperatuur en de instraling kan de koelcapaciteit van het blad bepaald worden. Dampdruk en dampdruktekort kunnen worden bepaald. Aan de hand hiervan kan gestuurd worden met bv raamstand en verneveling.	Beïnvloedt de verdampingssnelheid en daarmee het verlies van water door het gewas.
Schermen in de avond (beperken uitstraling in de kop)	Minimale invloed. Groter verbruik assimilaten in kop. Aanmaak assimilaten is laag in de avond.	Beperkt energieverlies van de plant naar de omgeving. Hierdoor kan verdamping in de kop in stand gehouden worden.	Minimale invloed. Verdamping wordt in stand gehouden, wateropname is in deze periode groter.
Watergift		Invloed op wateraanvoer: Vergroot energieafvoer capaciteit.	Beïnvloedt wateraanvoer.

## 4.5 HNT en stress

In dit project wordt een neutrale definitie van stress gebruikt. Prikkels uit de omgeving (veranderingen in het klimaat; stressoren) halen een plant uit balans. De mate waarin een plant zich kan aanpassen aan deze balansverstoring om tot een nieuwe balans te komen, bepaalt of de stress positief of negatief is voor de plant en voor de ondernemer. In HNT wordt het woord "stress" gebruikt met een negatieve lading. Het is iets wat je wilt voorkomen. De dagelijkse veranderingen in het klimaat worden daarbij niet gezien als stressoren maar als dynamiek, waar de plant goed mee om kan gaan. Deze definitie is meer in lijn met de definities van Lichtenthaler (1998) en Gaspar *et al.* (2002). In deze paragraaf worden een aantal principes van HNT bekeken vanuit het perspectief van nuttige stress en negatieve stress. Dit biedt een ander perspectief.

We beginnen met de voornaamste stress die HNT benoemd, waterstress. Een stress die betrekking heeft op de waterbalans. Bij waterstress kan de plant te weinig water opnemen ten opzichte van de hoeveelheid water die nodig is voor verdamping, de plant verliest dan netto water. Dit kan uiteindelijk leiden tot turgordruk verlies, uitdroging van de plant en verminderde kwaliteit van het product. Dit is een ongewenste situatie en wordt een "negatieve stressreactie" genoemd. Het is hierbij belangrijk de stress in context te plaatsen. Hoe zwaar is de stressor? Hoelang houdt deze aan? Kan de plant ermee omgaan? Wanneer de waterbalans uit evenwicht dreigt te raken, bijvoorbeeld bij plotselinge hoge instraling, kan de plant zich aanpassen door de huidmondjes gedeeltelijk te sluiten om zo het verlies van water via de verdamping te beperken. De waterbalans komt dan tot een nieuw evenwicht op een lager niveau. Het is een milde stress omdat de plant zich kan aanpassen en vervolgens verder functioneert met een balans op een ander niveau zonder dat de plant hier schade van oploopt. Wanneer de verdamping hoger blijft dan de watertoevoer zal de plant de huidmondjes verder sluiten of volledig sluiten om waterverlies zoveel mogelijk te verminderen. Boven een bepaalde waterdampdruk in het blad verliest de plant de controle wat resulteert in netto verlies van water, waterstress. Langere periodes van waterstress worden in het kader van dit project gezien als negatieve stress. De plant kan zich niet aanpassen aan de omstandigheden, sluit de huidmondjes voor langere tijd waardoor (een gedeelte van de) wateropname en de fotosynthese stoppen. Het resulteert in schade bij de plant. Een ander voorbeeld van negatieve stress, die wordt genoemd in HNT, is verminderde verdamping waarbij calcium verminderd wordt opgenomen. Dit heeft uiteindelijk negatieve gevolgen voor de plant. In het interview met één van de tuinders kwam dit ook naar voren als negatieve stress: Een koude kop leidt tot minder calcium transport en uiteindelijk tot blad dat verkleurt en slap gaat hangen (zie hoofdstuk 5).

HNT streeft naar het in evenwicht houden van de drie plantbalansen, om een vitaal gewas neer te zetten dan kan omgaan met elke weersituatie en de overgangen tussen weersituaties. Om dit te bereiken wordt er planmatig geteeld. Plantbelasting wordt gepland met behulp van de verwachte lichtsom gebaseerd op een meerjarig gemiddelde. Vervolgens wordt een constante licht temperatuur verhouding gebruikt om de assimilaten aanmaak en het verbruik (de assimilatenbalans) gemiddeld gezien in balans te houden. In HNT worden acties ondernomen met het klimaat om tot een balans te komen op een hoger niveau vergeleken met conventionele teelten. Bij hoge instraling wordt bijvoorbeeld minder geventileerd. Daardoor wordt een hogere temperatuur, hogere CO<sub>2</sub> concentratie en hogere luchtvochtigheid bereikt en ontstaat een evenwicht, tussen de aanmaak en het verbruik van assimilaten, op een hoger niveau. Ondernemers zijn afhankelijk van fluctuerende externe condities (bijvoorbeeld instraling). In de neutrale definitie van stress worden deze fluctuerende externe condities gezien als stressoren die onbalans veroorzaken in plantprocessen, waar de plant zich aan moet aanpassen om weer in evenwicht te komen. Bij toenemende instraling (stressor) gaat de plant van een assimilatenbalans op laag niveau via onbalans naar een assimilatenbalans op hoger niveau. De stressoren worden door de plant waargenomen, brengen de plant uit balans, waarop vervolgens genen en moleculaire processen wordt geactiveerd, om de plantprocessen weer in evenwicht te krijgen. Uit de neutrale stressdefinitie blijkt dat de plant, ondanks dat de assimilatenbalans gemiddeld genomen evenwichtiger is door een constante temperatuur licht verhouding, nog steeds constant momentaan aan het aanpassen is aan balansverstoringen door een veranderend klimaat (temperatuur- en lichtveranderingen) en dus constant reageert op stressoren. Uit de neutrale definitie van stress volgt ook dat HNT ernaar streeft beter gebruik te maken van de externe prikkels die onbalans in de plant veroorzaken, ten opzichte van conventionele teelten. Conventionele teelten reageren namelijk op de stressor door het effect daarvan te verkleinen (ventileren bij hoge instraling) waarbij ze tot een balans komen op laag niveau. HNT maakt juist gebruik van de stressor om tot een balans te komen op een hoger niveau. Omdat de balans waar HNT naar streeft op een hoger niveau ligt en in lijn is met de teeltdoelen van de tuinder (het verhogen van de opbrengst) wordt dit gezien als positieve en nuttige stress in het kader van dit project. HNT maakt gebruik van stressoren die de plant uit balans brengen.

De grenzen van de verschillende klimaatcondities waarbinnen gewerkt wordt zijn ook van belang. HNT geeft de voorkeur aan hoge temperaturen en een lage plantbelasting. Er zijn grenzen aan de lichtintensiteiten en temperaturen die toegelaten kunnen worden op een gewas. De grenzen bepalen het moment waarop positieve stress omslaat in negatieve stress. In HNT wordt bij hoge instraling gestreefd een hogere temperatuur aan te houden. De grenzen hierbij worden niet expliciet genoemd. Als het gewas zich voldoende kan koelen door transpiratie kan het licht goed benut worden voor fotosynthese. Maar wanneer huidmondjes sluiten omdat de sapstroom ontoereikend is, kan het gewas zich onvoldoende koelen en kan er schade optreden. HNT streeft naar het meer meetelen met de natuur. Hierbij wordt beter gebruik gemaakt van de energie die de instraling van de zon met zich meebrengt. HNT speelt daarmee in op de assimilatenbalans. Er worden dan meer suikers aangemaakt en verdeeld over de plant vergeleken met conventionele teelten. In het kader van dit project is dat nuttige stress. De plant past zich succesvol aan de stressor aan en komt op een niveau die in lijn is met de teeltdoelen van de tuinder. Zolang de stressor binnen bepaalde grenzen blijft kan de plant zich optimaliseren aan de veranderende omstandigheden. Dit kan voor de groei, ontwikkeling, en opbrengst van de plant positief zijn. Ga je bepaalde grenzen over (bijvoorbeeld een té hoge temperatuur) dan kan de plant zich niet aanpassen en ontstaat er schade in de plant, wat zich kan uiten in bijvoorbeeld abortie, verminderde ontwikkeling of verminderde opbrengst. In dat geval is er sprake van negatieve stress.

De grenzen zijn dus van belang. Maar waar liggen de grenzen? Hoe ver kun je met de natuur meetelen in de constante licht temperatuur verhouding? Welke temperatuur is te hoog en vergt alsnog teveel van het gewas waarbij beter een lagere temperatuur aangehouden kan worden? Biologische processen hebben een optimum temperatuur waarbij de activiteit het hoogst is. Enzymactiviteit neemt bijvoorbeeld toe met oplopende temperatuur tot een optimumwaarde, loopt de temperatuur nog verder op dan neemt de enzymactiviteit af . Bij hele hoge temperaturen beginnen eiwitten zelfs te denatureren (Daniel *et al.* 2008; Staehr & Birkenland, 2006). Bij een hoge instraling en eveneens hoge temperatuur wordt veel energie aangedragen naar het gewas en ontstaat er een risico dat dit gewas niet genoeg energie meer kan afvoeren doormiddel van verdamping. De mate waarin een plant energie kan afvoeren is mede afhankelijk van beslissingen van de ondernemer op bijvoorbeeld watergift, plantdichtheid en aangehouden bladoppervlakte. Bij verkeerde beslissingen en/of extreme weersituaties (hoge temperaturen en hoge instraling) kan de plant zich niet voldoende meer aanpassen aan de situatie. De plant kan zich niet voldoende koelen waardoor schade ontstaat in het gewas, "negatieve stress". Ook vruchten en bloemen kunnen schade ondervinden van hoge instraling. Het is dus van belang de grenzen van de principes van HNT te kennen. De manier waarop ondernemers omgaan met de principes van HNT heeft namelijk invloed op de uitwerking van stressoren in het gewas en het uiteindelijke product.





## 5 Inventarisatie onder telers

Om een beeld te krijgen van de rol die plantstress speelt in de praktijk en hoe men hier mee omgaat is er uitgebreid gesproken met een aardbeien teler en een komkommerteler. Tijdens dit gesprek zijn verschillende thema's aan bod gekomen: wat verstaat men in de praktijk onder plantstress (wat is het? komt het overeen met de omschrijvingen in de literatuur?), voorbeelden van stress in de kas, nuttige stress (bestaat dat eigenlijk wel in de praktijk?) en het meten van stress. In dit hoofdstuk zijn de bevindingen uit deze gesprekken per thema samengevat.

### 5.1 Plantstress: wat is het?

Uit de gesprekken met de telers kwam naar voren dat zij stress zien als een reactie van de plant op een plotselinge verandering in de omgeving. Hierbij is het woord "plotseling" van belang. Een geleidelijke verandering in de omgeving hoeft naar de mening van de telers geen stress te veroorzaken. Plantstress wordt vooral geassocieerd met wat in dit rapport negatieve stress wordt genoemd. Bij stress, zo komt in de gesprekken met de telers naar voren, vinden er veranderingen in plantprocessen plaats die uiteindelijk negatieve effecten hebben op de groei en ontwikkeling van het gewas, en daarmee op hoe het gewas eruit ziet (e.g. slap hangende blad- en bloemstelen, gekruld blad), en de productie. Gevraagd naar welke plantprocessen onder stress veranderen wordt door beide telers het sluiten van de huidmondjes, verminderde CO<sub>2</sub> opname, verdamping en fotosynthese genoemd. Overigens kunnen de gevolgen van stress op een gewas op de korte termijn verschillen van gevolgen op de lange termijn. Dit kan bijvoorbeeld in aardbei, waar al ver voor de productie de trossaanleg wordt bepaald in de plant. Als de plant stress ervaart gedurende de periode van trossaanleg, kan dit invloed hebben op de periode dat de vruchten worden gezet of ontwikkelen.

In één van de gesprekken wordt ook de link tussen plantstress en onbalans in de aanmaak en gebruik van assimilaten besproken. Bijvoorbeeld doordat er meer vruchten hangen aan de plant dan dat er blad aanwezig is dat deze vruchten kan voorzien van voldoende assimilaten voor groei en ontwikkeling. Een dergelijke onbalans zorgt namelijk voor veranderingen in hormonen en beïnvloedt daarmee gewasontwikkeling en productie. Echter, hoewel deze onbalans stress kan veroorzaken hoeft dat niet altijd het geval te zijn aangezien een gewas in onbalans prima kan groeien en ontwikkelen. Zo is een aardbeienplant in de natuur ook niet in balans en kan bijvoorbeeld een heel vegetatief gewas prima groeien en niet de indruk geven stress te ervaren (plant oogt sterk en gezond, fotosynthesecapaciteit van blad is op goed niveau).

### 5.2 Plantstress in de kas

Biotische stressen als ziekten en plagen worden met enige regelmaat waargenomen in de kas en hier worden verschillende (biologische) middelen tegen ingezet. Abiotische stress wordt tijdens de teelt zoveel mogelijk voorkomen door een gelijkmatig klimaat te creëren. Echter, dit is niet altijd mogelijk waardoor in sommige situaties planttemperaturen bijvoorbeeld te hoog kunnen oplopen of juist te laag worden waardoor transport van mineralen als calcium naar jonge plantdelen beperkt wordt. Ook kunnen veranderingen in het teeltsysteem in eerste instantie leiden tot stress van het gewas, bijvoorbeeld omdat bij de keuze voor LEDs een spectrum wordt gekozen wat niet optimaal blijkt voor het gewas of aanpassingen aan het teeltklimaat.

In de aardbeienteelt, vooral de teelt van junidragers, wordt niet mee geteeld met de natuur. Hiermee wordt bedoeld dat in de natuur bloemen worden aangemaakt (dan vindt de bloei initiatie plaats) onder korter wordende dagen in september, waarna de aardbei in winterrust gaat. De winterrust wordt doorbroken door de langer wordende dagen waarna de aardbei tot bloei komt in juni. In de teelt wordt de winterrust verlengd in de koelcel tot augustus. De teler denkt dat door dit tegennatuurlijk telen de plant tijdens een teelt vaak stress ervaart.

## 5.3 Nuttige plantstress?

In de gesprekken met telers werd stress in eerste instantie vooral gezien als iets negatiefs: het heeft nadelige gevolgen voor plantgroei en ontwikkeling en daarmee productie. Echter, in de teelt van snackkomkommer worden bijvoorbeeld wel gewashandelingen gebruikt, het verwijderen van ranken/blad en dieven om de plant te sturen richting het teelt doel. Er wordt erkend dat dit een vorm van nuttige stress is. Om overmatige (negatieve) stress te voorkomen tijdens gewashandelingen wordt er bijvoorbeeld wanneer er acht blaadjes uit moeten, liever twee keer vier blaadjes verwijderd om de impact op de plant te verkleinen. Ook dieven worden het liefst zo klein mogelijk weggehaald zodat de klap minder groot is. Het liefst zou je de plant niet aanraken maar de praktijk is anders.

In de aardbeienteelt zou men kunnen stellen dat stress (tegennatuurlijk telen) wordt toegepast om het gewas te laten produceren wanneer dit gewenst is. Daar kan men dus spreken van nuttige stress. Een voorbeeld van nuttige stress die in junidragers wordt toegepast is het dichthouden van het donkerdoek voor 30 uur om zo bloei te induceren.

In de aardbeienteelt is het praktisch niet mogelijk om gewashandelingen als bladsnoei uit te voeren, terwijl de teler dit soms best zou willen om het gewas beter in balans te telen en daarmee bijvoorbeeld een gelijkmatigere productie te realiseren met doordrager rassen. In theorie zou men vlakker kunnen telen met doordragers (minder pieken en dalen in productie) door bloei te induceren met behulp van stress en zo te voorkomen dat de plant doorschiet in vegetatieve groei. De stressor kan bijvoorbeeld zijn droogte, temperatuurstress, of een bepaald lichtspectrum zijn. Hierbij is het overigens de vraag of het mechanisme van bloei inductie nog afhankelijk is van het type stress wat wordt gebruikt om bloei te induceren en of dit anders is dan wanneer bloei wordt geïnduceerd door natuurlijke, geleidelijke veranderingen in daglengte en temperatuur. Daarnaast is het belangrijk om te weten of bloei inductie onder verschillende soorten stress ook andere effecten heeft op het gewas, bijvoorbeeld de verdere (vegetatieve) groei en ontwikkeling.

## 5.4 Stress meten

Telers kunnen vaak aan het gewas zien of het last heeft gehad van stress, bijvoorbeeld doordat de plant schade vertoont, slap hangt, een afwijkende blad vorm heeft of de bloei te hoog in het gewas zit. Echter, op het moment dat het zichtbaar is dan is het eigenlijk al te laat, dan heeft de stress al plaats gevonden. Om stress te voorkomen wordt zoals eerder benoemd geprobeerd een gelijkmatig klimaat te creëren waarbij het meten van het klimaat noodzakelijk is. Naast het kasklimaat wordt bij de telers planttemperatuur gemonitord uit interesse en om hierop proberen te sturen.

Stress zelf is lastig te meten, maar in de gesprekken met telers kwam wel naar voren dat het nuttig zou kunnen zijn om gewasprocessen te monitoren die een vroege indicator zijn voor plantstress zodat er tijdig maatregelen kunnen worden genomen om de negatieve gevolgen van stress te kunnen beperken. Hierbij wordt gedacht aan het meten van huidmondjesopening maar ook metabolische processen zoals de aanmaak/afbraak van assimilaten, hormonen of andere signaalstoffen. Hierbij is het wel belangrijk dat als er methoden worden ontwikkeld om dergelijke processen te monitoren in een gewas de metingen daadwerkelijk van toegevoegde waarde moeten zijn. Met andere woorden, de metingen moeten betrouwbaar zijn en het moet duidelijk zijn hoe de meetdata op een juiste manier moeten worden geïnterpreteerd. Daarnaast mogen de metingen niet de teelt zelf verstoren en moeten de metingen representatief zijn voor de hele teelt (voldoende herhalingen).

## 6 Denkkader “stress”

### 6.1 Het begrip “stress”

Het begrip “stress” of “plantstress” is een breed begrip, dat niet altijd even duidelijk is gedefinieerd, maar wel vaak gebruikt wordt. Met name om condities aan te geven waarin het klimaat ongunstig is en men verwacht dat dit leidt tot een mindere groei en productie, of in allerlei andere omstandigheden waarin er iets in de kas gebeurt waar men geen grip op heeft. Het begrip “stress” wordt dus vaak gebruikt als de kapstok waar allerlei ongewenste situaties en plantreacties aan opgehangen kunnen worden, zonder dat het heel duidelijk is wat het precies is, en hoe erg het is.

Om grip te krijgen op het concept “stress” zijn we in dit rapport begonnen het begrip te definiëren. Als we er van uitgaan dat een plant een levend organisme is, streeft een plant naar homeostase: dat betekent dat alle chemische en fysische processen in de plant in evenwicht zijn met de omgeving. “Stress” wordt dan gedefinieerd als de veranderingen in de omgeving die leiden tot verstoring van het evenwicht tussen plant en de omgeving, en die vragen om een aanpassing van de metabolische processen in de plant totdat een nieuw evenwicht is bereikt (acclimatie). Het organisme past zich aan de nieuwe situatie aan, waarbij een nieuwe status van homeostase (evenwicht) wordt bereikt. Dit is een definitie zonder lading: stress kan zowel negatief zijn als positief. In de praktijk wordt de term stress vaak gebruikt met een negatieve lading (stress door veranderende lichtomstandigheden waardoor huidmondjes sluiten en CO<sub>2</sub> niet effectief benutten, stress door te weinig verdamping leidend tot hoge planttemperatuur, etc.). Echter, in veel gevallen is stress juist iets wat gewenst is, als we een gewas sturen richting compactheid, lichtperiode afkappen om bloei te induceren of vruchten dunnen om een hoger gemiddeld vruchtgewicht te krijgen. Ook dit zijn allemaal situaties die aan de plant opgelegd worden, waardoor deze uit balans raakt en een nieuw evenwicht moet creëren.

De conclusie is dus dat “stress” geen negatief begrip is, maar een neutraal begrip, waarmee aangeduid wordt dat de plant uit evenwicht is gebracht (bewust of onbewust) en op zoek gaat naar een nieuwe evenwichtssituatie.

Hierbij nog een keer de definities die we in dit rapport gebruikt hebben samengevat:

- Een “stressor” is een “prikkel” (actie/verandering in groei-omstandigheden, gebeurtenis) die de plant uit balans haalt.
- “Stress” is het proces van ‘het uit balans raken’ van de plant/cel veroorzaakt door de stressor.
- De “stressreactie” bestaat uit de processen die in gang gezet worden in de plant om tot een nieuw evenwicht te komen, en zich dus aan te passen aan de nieuwe situatie.

## 6.2 Plantstress in Het Nieuwe Telen

Het Nieuwe Telen (HNT) is een teeltstrategie, waarbij kasklimaat en teelt geregeld worden op basis van plantenfysiologie en natuurkunde. Het functioneren van de plant is daarbij het uitgangspunt en met een natuurkundige basis wordt voor optimale groeicondities gezorgd. Energiebesparing is daarbij geen doel op zich, maar een logisch gevolg van de optimalisatie van het groeiklimaat van de plant. In de teeltstrategie van HNT worden nieuwe inzichten omtrent temperatuurgelijkheid, luchtbeweging, isolatie door het gebruik van energieschermen en het afvoeren van vocht uit de kas ten opzichte van de traditionele teeltwijze toegepast. Binnen HNT wordt er van uitgegaan dat de groei van een plant voornamelijk wordt bepaald door drie plantbalansen: de water-, de energie- en de assimilatenbalans. Deze plantbalansen zijn met elkaar verbonden via huidmondjes in de bladeren, waardoor CO<sub>2</sub> opgenomen wordt en waterdamp het blad verlaat. HNT streeft er naar deze balansen in evenwicht te houden. De aanmaak en het verbruik van assimilaten moeten zoveel mogelijk in verhouding zijn. Dat betekent dat er een behoorlijke dynamiek kan zitten in de licht- en temperatuurcondities om de assimilaten balans te handhaven. De vraag is binnen welke grenzen deze dynamiek van klimaatfluctuaties zich mag afspelen. Een voorbeeld is het lichtniveau in de kas: gedurende het grootste deel van het jaar (op de donkerste maanden in een belichte kas na) varieert het lichtniveau in de kas continu. De plant past zich daaraan aan door het openen en sluiten van de huidmondjes en het aanmaken van meer of minder assimilaten. De temperatuur mag oplopen bij veel instraling en bij lage instraling mag de temperatuur lager worden. Binnen de definities die wij in dit rapport hanteren, is dit nuttige stress zolang de plant zich in de gewenste richting ontwikkelt. Het is de vraag binnen welke grenzen dit nog nuttige stress is en wanneer de gevolgen voor het gewas negatief zijn als licht en/of temperatuur bijvoorbeeld te hoog zijn geworden. Dat raakt aan de kern van dit project, en de verdere implementatie van HNT: waar liggen de grenzen waar de positieve gevolgen van de teeltstrategie (nuttige stressreactie) omslaan in negatieve stressreacties? Bij een negatieve stressreactie heeft niet alleen het gewas schade, maar ook de actie van de tuinder heeft waarschijnlijk energie gekost en maakt het daarmee onwenselijk.

Een ander aspect hierbij is dat we van een gewas in een kas een extreme inspanning vragen. Een productie van (bijna) 100 kg tomaten per m<sup>2</sup> is enorm hoog, en vereist per definitie dat de plant strak gestuurd wordt op de aanmaak van assimilaten en de verdeling daarvan naar zoveel mogelijk oogstbaar product. Dat betekent dat er veel gewashandelingen uitgevoerd worden: dieven, blaadje uit de kop weghalen, trossnoei, bladeren onder in het gewas plukken, extra stengels aanhouden, etc. Al deze handelingen hebben de bedoeling de plant uit zijn natuurlijk evenwicht te brengen en hem te sturen naar de eisen van de teler. Hetzelfde geldt voor het klimaat dat ingesteld wordt, waarbij belicht wordt, CO<sub>2</sub> gedoseerd wordt en een temperatuurstrategie aangehouden wordt met voornacht, nanacht, ochtenddip en hogere temperatuur aan het einde van de dag. Dit benoemen we over het algemeen niet als stress, terwijl dit volgens de definitie in dit rapport zeker wel zo is: de plant wordt permanent bewust uit balans gebracht, en past zich daaraan aan in de gewenste richting door in hoofdstengel en aanwezige vruchten te investeren, in plaats van in zijscheuten en meer, kleinere vruchten.

## 6.3 Plantstress in de praktijk

Uit de gesprekken met de telers kwam naar voren dat zij stress zien als een reactie van de plant op een plotselinge verandering in de omgeving. Hierbij is het woord "plotseling" van belang. Een geleidelijke verandering in de omgeving hoeft naar de mening van de telers geen stress te veroorzaken. Plantstress wordt vooral geassocieerd met wat in dit rapport negatieve stress wordt genoemd. Bij stress, zo komt in de gesprekken met de telers naar voren, vinden er veranderingen in plantprocessen plaats die uiteindelijk negatieve effecten hebben op de groei en ontwikkeling van het gewas, en daarmee op hoe het gewas eruit ziet (e.g. slap hangende blad- en bloemstelen, gekruld blad), en de productie. Gevraagd naar welke plantprocessen onder stress veranderen wordt door de telers het sluiten van de huidmondjes, verminderde CO<sub>2</sub> opname, verdamping en fotosynthese genoemd. Er is ook gesproken over onbalans in de aanmaak en gebruik van assimilaten. De telers geven aan dat hoewel deze onbalans stress kan veroorzaken hoeft dat niet altijd het geval te zijn aangezien een gewas in onbalans prima kan groeien en ontwikkelen. Er is ook gesproken over het feit dat je als teler juist vaak ingrijpt in het gewas (bladplukken e.d.), en bewust tegen de natuur inteelt (bijvoorbeeld aardbeien telen in najaar), en dat je dat inderdaad als "nuttige stress" zou kunnen benoemen.

## 6.4 Monitoren van stress

In de huidige glastuinbouw is een set sensoren die het kasklimaat meten standaard. In alle kassen of afdelingen hangen een of meerdere klimaatboxen, die temperatuur, luchtvochtigheid en CO<sub>2</sub> gehalte meten. En in steeds meer kassen hangen ook PAR sensoren, die de sensor die de globale straling buiten de kas meet, aanvult. Echter, het aandeel plantsensoren in de meeste kassen is nog bijzonder laag. Ook in de interviews met de telers kwam dit naar voren: de telers richten zich vooral nog op de kasklimaatgegevens, dat kennen ze en die getallen zeggen ze iets. Over plantsensoren hebben ze nog hun twijfels, omdat dit geen getallen oplevert waar ze iets mee kunnen. De meest gebruikelijke plantsensor in de kas is de planttemperatuurmeter, en indirect worden metingen gedaan aan water- en nutriëntenopname via metingen aan drainwater of in de mat. In een aantal potplantenkassen wordt ook wel gemeten of er lichtstress optreedt (via een fluorescentiesensor) om bijvoorbeeld de stand van de schermen te regelen. Overige plantwaarnemingen (ontwikkeling, stand van het gewas) worden handmatig gedaan.

Echter, wanneer het sturen op plantbalans echt inhoud moet krijgen, is het nodig om ook te weten wat deze plantbalans is en hoe deze gemeten moet worden. De eerste vraag is wat plantbalans is. Dat brengt ons terug naar de drie balansen van het gewas, namelijk de assimilatenbalans, de energiebalans en de waterbalans. Cruciale processen in deze balansen zijn:

1. Assimilatenbalans:
  - a. (Netto) aanmaak van assimilaten – gewasfotosynthese en respiratie.
  - b. Verdeling van de assimilaten over de organen – sinksterkte.
2. Energiebalans:
  - a. Verdamping.
  - b. Uitstraling.
3. Waterbalans:
  - a. Verdamping.

Deze processen goed meten blijft een uitdaging. Tot nu toe zijn er geen goede, robuuste sensoren beschikbaar die een goede inschatting geven van de gewasfotosynthese. De verdeling van assimilaten over de organen kan wel bepaald worden door destructieve metingen, maar verandert met een tijdsconstante van (meerdere) dagen, wat een heel andere tijdsconstante is dan die waarmee het klimaat geregeld wordt. Watergift en verdamping kunnen gemeten worden met een weeggoet. Ondanks het feit dat werken met een weeggoet altijd een uitdaging blijft, kan een weeggoet een redelijk accuraat beeld geven van de verdamping van een aantal planten. Goede data-analyse software is dan nodig om grote en kleine verstoringen in de data weg te filteren, zonder essentiële informatie te verliezen. Er is behoefte aan eenvoudige, robuuste sensoren die een inschatting kunnen geven van de essentiële processen (fotosynthese, assimilatenverdeling en verdamping), maar minder complex zijn.

## 6.5 Herijking van stress

Ook wanneer de juiste sensoren voorhanden zijn, blijft er nog een grote uitdaging over: het interpreteren van de data. In HNT gaan we uit van plantbalansen, en zijn verstoringen daarvan per definitie stress. De cruciale vraag is nu: wanneer meet je stress, en wanneer geeft een meetwaarde aan dat het gewas in balans is. Ook wanneer we de juiste sensoren hebben, blijft dit een uitdaging. Een voorbeeld is de assimilatenaanmaak en het gebruik daarvan. De aanmaak van assimilaten (fotosynthese) verandert (bijna) momentaan met veranderingen in het kasklimaat (licht en CO<sub>2</sub> concentratie en in mindere mate temperatuur en RV). De assimilatenverdeling wordt in de loop van de dag geregeld, en is dus een proces van minuten tot uren. Stel dat we voor beide processen sensoren zouden hebben, is de vraag bij welke meetwaardes we zouden kunnen zeggen dat de plant in balans is. Moet dan momentaan de aanmaak zo hoog mogelijk zijn, of juist constant over de dag? Of moet deze een waarde volgen die het model aangeeft op basis van de klimaatfactoren en bladoppervlakte? Dit is niet bekend, en dit betekent dus ook dat er op deze balans niet te sturen valt op dit moment. In hoeverre er (negatieve) stress optreedt op het gebied van de assimilatenbalans wordt daarmee in de praktijk dus afgeleid uit secundaire planteigenschappen, zoals "paarse koppen", kopdikte, krulling in het blad e.d. Deze eigenschappen hebben over het algemeen een reactietijd van dagen, hetgeen maakt dat er niet goed op te sturen is.

Wil je dus sturen op plantbalans en het zoveel mogelijk voorkomen van negatieve stress (aanpassingen van de plant op een onbalans) zal er gekeken moeten worden naar onderliggende plantprocessen, en hebben we kennis nodig van de gewenste waardes van die processen, en van de waardes die aangeven of er stress is. Het is te verwachten dat er naar meerdere processen gekeken zal moeten worden om een inschatting te kunnen geven van stress van de hele plant. Hier ligt nog een duidelijk kennishiaat dat ingevuld zal moeten worden. De vraag is namelijk niet alleen wat een gewenste waarde is van een proces, bijvoorbeeld huidmondjesopening. Maar een minstens zo grote vraag is welke maatregelen nodig zijn om dit proces terug te brengen naar de gewenste waarde, en hoe sterk deze maatregelen moeten zijn. Als de huidmondjes te zeer gesloten zijn, moet dan de temperatuur verlaagd worden? Met hoeveel graden? Moet de watergift verhoogd worden? Tot welk drainpercentage? Of zijn er andere maatregelen nodig? Of is het met de maatregelen die we tot onze beschikking hebben niet bij te sturen? Dan is het een kwestie van accepteren dat de groei en productie achterblijft bij wat mogelijk zou zijn.

## 6.6 Nuttige en niet nuttige stress

Zoals in dit hoofdstuk al eerder beschreven is, ondervindt een gewas in de kas permanent stress: de omgevingsfactoren veranderen continu (licht, temperatuur, CO<sub>2</sub> en luchtvochtigheid) en daarmee ook het evenwicht tussen plant en omgeving. En op de iets langere termijn verandert ook de plant, door te groeien of door teeltmaatregelen als snoeien of oogsten, waardoor ook het evenwicht tussen plant en omgeving verandert. Niet al deze stress leidt tot een vermindering van groei en productie. In veel gevallen heeft stress nauwelijks effect op de groei van het gewas, en verder kan stress ook opgelegd worden als teeltmaatregel, om planten compact te houden (planten minder water geven dan ze nodig hebben), planten te laten stoppen met het aanleggen van nieuwe bladeren en ze in bloei te krijgen (daglengte verkorten) of de assimilatenverdeling te sturen (weghalen van dieven, bladeren of vruchten).

In de definitie zoals wij die hier hanteren, stellen we dat “nuttige stress” over het algemeen het bewust uit evenwicht brengen van het gewas is, door aanpassingen in kasklimaat of door teelthandelingen, met als doel de plantopbouw te sturen. De plant gaat zich dan aanpassen aan de nieuwe omstandigheden en dit leidt tot een gewas dat beter aansluit bij de eisen van de telers (hoger gemiddeld vruchtgewicht, compact, bloei, etc.).

“Niet nuttige stress” is dan de onbalans tussen plant en omgeving, die leidt tot een vermindering van groei, productie, productkwaliteit, etc. Dat wordt in veel gevallen veroorzaakt door een verandering in de omgeving, die leidt tot een verandering in de plant, zodanig dat er een nieuw evenwicht optreedt. Een voorbeeld is een hoge temperatuur in de kas, die leidt tot de sluiting van huidmondjes en blad- of vruchtverbranding. In dit geval kan de wateropname de verdamping niet bijhouden, en zullen er maatregelen genomen moeten worden (hogere watergift, schermen, ramen openen, etc.). Dit is een voorbeeld van een stress die met een sensor waargenomen zou moeten worden, en zou moeten leiden tot acties in het klimaat die de (niet nuttige) stress verlagen, tot de plant een nieuw evenwicht heeft gevonden op een gewenst niveau.

In sommige gevallen kan een teeltactie leiden tot zowel een gewenste reactie van het gewas, als een ongewenste reactie. Een voorbeeld is het verminderen van de watergift in perkplanten. Dit leidt tot compactere planten (“nuttige stress”), maar ook tot het sluiten van de huidmondjes, en daarmee minder groei en biomassa (“niet nuttige stress”). Ook hierbij geldt dat het goed is de grootte van de stressreacties te kennen, zodat het effect van de niet nuttige stress niet groter wordt dan van de nuttige stress.

## 6.7 Stress en het gebruik van energie

Het Nieuwe Telen gaat er van uit dat het gewas in balans is, via de drie plantbalansen en de drie klimaatbalansen. HNT streeft niet direct naar besparing van het energiegebruik, maar het uitgangspunt van HNT is dat als het gewas in balans is, er geen corrigerende acties in het kasklimaat nodig zijn die veel energie kosten (bijvoorbeeld hogere temperatuur aanhouden, lagere luchtvochtigheid voor gewasgezondheid of extra belichten om plant sterker te maken). Zoals in voorgaande paragrafen al gesteld is, is een plant die groeit per definitie niet in balans, want er is een assimilatenoverschot nodig om extra plantorganen aan te leggen en te laten uitgroeien. Dat betekent dat we het beter kunnen hebben over gebalanceerde groei dan plantbalans. Verder is de discussie al gevoerd in hoeverre een stabiele assimilatenbalans beter is voor een gewas. En dan is de vraag: wat is de tijdsperiode voor het bereiken van "balans"? Als de assimilatenverdeling op dagbasis geregeld wordt, zou het goed kunnen dat het temperatuurverloop binnen een dag variabel mag zijn, als er maar een gemiddelde etmaaltemperatuur bereikt wordt, die afgestemd is op de instraling van het betreffende etmaal. Om hier grip op te krijgen moeten deze processen gekwantificeerd kunnen worden, en moeten er grenswaarden vastgesteld worden wanneer er bijstelling van bijvoorbeeld het kasklimaat nodig is. Dan kan er energie bespaard worden op basis van een planmatige teelt, waarbij de consequenties van eventuele energiebesparende maatregelen ook van tevoren kunnen worden ingeschat.





# 7 Discussie, aanbevelingen en conclusies

## 7.1 Discussie en aanbevelingen

Bij het toepassen van HNT wordt er gestuurd op een evenwicht tussen verschillende plantbalansen en worden er maatregelen genomen om het gewas te sturen. Dit leidt tot nuttige plantreacties als het gewas zich ontwikkelt volgens de wens van de teler. Nuttige stress- en ongewenste stressreacties komen beiden voor in de kas en worden vaak achteraf pas vastgesteld. Dit is te voorkomen door stressreacties te monitoren. In het geval van nuttige stress kan een teler snel vaststellen of de stressor die hij bewust geeft (actie/sturing) leidt tot de gewenste plantreactie. In het geval van ongewenste stress is de teler zich niet bewust van een stressor en is het zinvol om vroegtijdig gewaarschuwd te worden dat er negatieve stress optreedt die tot een ongewenste plantreactie kan leiden. Er is dan tijd om in te grijpen en je weet dat deze situatie de volgende keer voorkomen moet worden.

In een workshop met de coördinatoren van het programma Kas als Energiebron (Leo Oprel, Dennis Medema, Robert Solleveld), Arie de Gelder en Peter Geelen (vormgevers van HNT) is hierover van gedachten gewisseld. Het onderwerp "stress" en het voorkomen van negatieve stress, ook vanuit het oogpunt van energiebesparing, is vanuit verschillende invalshoeken bediscussieerd. Peter Geelen lichtte de uitgangspunten van HNT nog even toe. Als er volgens HNT wordt geteeld dan wordt er voor een hele teelt een teeltplan opgesteld op basis van de te verwachten lichtsom en de gewenste productie. Door te telen volgens een vaste licht/temperatuur verhouding (voor een stabiele assimilaten balans) kan de zetting en snoei bepaald worden voor bijvoorbeeld een tomatengewas. Het is in HNT belangrijk vast te houden aan dit teeltplan en niet in te grijpen zodat de lange termijn doelen kunnen worden behaald. HNT gaat er van uit dat de dynamiek die ontstaat door wisselingen in licht en daarmee ook in temperatuur binnen de grenzen blijven van de acclimatie mogelijkheden van het gewas. Dit betekent dat een teler juist niet moet ingrijpen tijdens de teelt, maar zich moet houden aan het teeltplan. Bij een lichte periode bijvoorbeeld kan een teler geneigd zijn meer vruchten aan te houden dan volgens het teeltplan was berekend, maar later in het jaar is de plantbelasting dan te hoog en groeien de vruchten onvoldoende uit.

Uit de discussie bleek vervolgens dat als je de grenzen wilt opzoeken van teeltcondities (bijvoorbeeld, welke temperatuur is maximaal toelaatbaar bij hoge instraling), of als je zoekt naar optimale teeltcondities, het toch nodig is de plantrespons meten. Je ontkomt niet aan monitoren van het gewas als grenzen verkend worden. Op dit moment is de strategie van HNT als volgt: als er schade ontstaat aan het gewas rekent de teler terug door welke actie dit werd veroorzaakt en weet dan welke condities in het vervolg voorkomen moeten worden. Dat is dus een correctie achteraf. Echter, als je momentaan weet hoe het gewas reageert op veranderende omstandigheden, zou je daar rekening mee kunnen houden in de aansturing van de teelt.

Het telen op basis van plantbalans is op dit moment een berekening van assimilaten aanmaak en verbruik. Er wordt geteeld volgens een vaste verhouding tussen licht (aanmaak) en temperatuur (verbruik). Het daadwerkelijk meten van deze assimilaten balans zou een stap voorwaarts zijn. In de eerste plaats om telers die volgens HNT willen gaan telen te laten zien wat er gebeurt met het gewas en vertrouwen te geven in HNT. In de tweede plaats zou het meten van de assimilatenbalans meer duidelijkheid kunnen geven over de grenzen: welke verhouding tussen licht en temperatuur kan een gewas goed aan waardoor de plant zich in de gewenste richting ontwikkelt (positieve stress) en wanneer wordt de stress negatief en moet een dergelijke situatie in de toekomst voorkomen worden? De principes van HNT kunnen met behulp van een gekwantificeerde assimilatenbalans ook beter op de behoeftes van verschillende gewassen (en rassen) afgestemd worden. Op deze manier is er nog meer winst te behalen in de teelt. Op dit moment zijn er situaties waarbij een teler denkt dat hij een goede actie doet zoals bijvoorbeeld langer belichten, maar die negatief uitpakt voor het gewas, omdat er bijvoorbeeld al veel suikers/zetmeel in het blad zitten en dit extra licht niet rendeert in extra aanmaak van assimilaten. Het remt mogelijk zelfs het transport van de assimilaten naar de vruchten. Dit is dan een dubbel negatief resultaat: de actie van de teler kostte energie én het is negatief voor het gewas. Deze situatie wil je voorkomen voor het gewas en uit het oogpunt van energiebesparing en daarbij zou een meting/monitoring kunnen bijdragen. Het is dan de vraag wat er precies gemeten moet worden. Eerst zouden dan "normale patronen" vastgesteld moeten worden in assimilatengehalten, waarbij het daarna pas duidelijk wordt welke waarden afwijkend zijn.

Of als er negatieve effecten op het gewas waargenomen worden, kan er teruggekeken worden bij welke waarden het fout is gegaan. Er zou bijvoorbeeld gekeken kunnen worden naar meetmethodes waarmee het zetmeel/suikergehalte snel bepaald zou kunnen worden. Maar ook inzicht in processen die in de plant plaats vinden bij stressoren zoals veranderingen in  $\text{Ca}^{2+}$ , ROS (reactieve zuurstofverbindingen) en hormonen kan (in de toekomst) helpen om negatieve plantstress in een vroeg stadium te detecteren en wellicht negatieve consequenties van de stress op bijvoorbeeld productie en kwaliteit te voorkomen.

## 7.2 Conclusies

In dit project is inzicht verkregen in nuttige en ongewenste "plantstress". Het doel is om hierdoor meer begrip te krijgen voor teeltsturing, en daarmee te voorkomen dat er energie vragende klimaatacties ingezet moeten worden om een gewas dat "uit balans is" weer in evenwicht te brengen.

Het begrip "plantstress" heeft in de glastuinbouw vaak een negatieve lading, en het is iets wat telers graag willen voorkomen. Feitelijk is het echter een neutraal begrip en de volgende definitie is opgesteld:

- Een "stressor" is een "prikkel" (actie/verandering in groeiconditie, gebeurtenis) die de plant uit balans haalt.
- "Stress" is het proces van "het uit balans raken" van de plant/cel veroorzaakt door de stressor.
- De "stressreactie" bestaat uit de processen die in gang gezet worden in de plant om tot een nieuw evenwicht te komen, en zich dus aan te passen aan de nieuwe situatie (acclimatie).

Dat betekent dat plantstress een neutraal begrip is: een plant neemt een verandering waar die de balans verstoort, en reageert hierop. Naast negatieve stress kan er ook nuttige stress zijn. Telers maken hier gebruik van en de term "gewassturing" die zij gebruiken is in feite een vorm van nuttige (gewenste) stress, zoals trossnoei, "korte dag belichting" geven bij chrysant voor bloei inductie, compactheid sturen met een lage temperatuur in de nacht, enz.

Ook HNT maakt gebruik van de acclimatiecapaciteit van het gewas door te sturen op assimilatenbalans, waarbij gestreefd wordt naar een vaste verhouding tussen licht en temperatuur. Dat betekent dat klimaatcondities sterk kunnen wisselen, maar dat de assimilatenaanmaak (licht) en -verbruik (temperatuur) in balans blijven. Hier ligt een berekening aan ten grondslag, waarbij het de vraag is of dit altijd goed gaat en of dit het beste is voor het gewas. Als een plant "uit balans" is en weer in evenwicht gebracht moet worden, kan dit energie vragende klimaatacties vragen en dat moet voorkomen worden.

Het monitoren of meten van plantbalans kan inzicht geven in de gewasstatus en kan HNT een stap verder brengen. De teler krijgt een hulpmiddel om te bepalen of de acties die gedaan zijn leiden tot het gewenste resultaat (nuttige stress), of dat misschien grenzen overschreden worden (negatieve stress). Maar het monitoren van plantbalans roept tegelijkertijd ook veel vragen op: want het is onduidelijk wat je dan moet meten, en welke onderliggende plantprocessen relevant zijn en welke tijdconstanten en grenswaarden er gelden. Het monitoren van de assimilatenbalans in een gewas zou wel inzicht geven in normale etmaal patronen en afwijkingen hiervan kunnen een indicatie zijn van stress. Een eerste stap kan zijn de aanmaak van assimilaten te monitoren (suiker en zetmeel) en afwijkingen te constateren. Ook het meten van gehalten van de  $\text{Ca}^{2+}$  en ROS (reactieve zuurstofverbindingen) en hormonen kan interessant zijn omdat deze componenten toenemen/veranderen na het waarnemen van een stressor. Op de iets langere termijn kan het gebruik maken van het stressgeheugen van planten (priming) ook mogelijkheden bieden voor telers om gewassen te telen die beter bestand zijn tegen negatieve stress. Hiermee wordt het mogelijk continu inzicht te krijgen in de status van het gewas, en daarmee te komen tot een reductie in het gebruik van energie, zonder nadelige consequenties voor groei, productie en productkwaliteit.

# Literatuur

- Achuo, E. A., Prinsen, E., & Höfte, M. (2006). Influence of drought, salt stress and abscisic acid on the resistance of tomato to *Botrytis cinerea* and *Oidium neolycopersici*. *Plant pathology*, 55(2), 178-186.
- Ali, M., & Baek, K. H. (2020). Jasmonic acid signaling pathway in response to abiotic stresses in plants. *International journal of molecular sciences*, 21(2), 621.
- Ausubel, F. M. (2005). Are innate immune signaling pathways in plants and animals conserved? *Nature immunology*, 6(10), 973-979.
- Boller, T., & Felix, G. (2009). A renaissance of elicitors: perception of microbe-associated molecular patterns and danger signals by pattern-recognition receptors. *Annual review of plant biology*, 60, 379-406.
- Bürger, M., & Chory, J. (2019). Stressed out about hormones: how plants orchestrate immunity. *Cell host & microbe*, 26(2), 163-172.
- Daniel, R. M., Danson, M. J., Eienthal, R., Lee, C. K., & Peterson, M. E. (2008). The effect of temperature on enzyme activity: new insights and their implications. *Extremophiles*, 12(1), 51-59.
- Das, K., & Roychoudhury, A. (2014). Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. *Frontiers in environmental science*, 2, 53.
- Davies, P. J. 2010. The plant hormones: their nature, occurrence, and functions. In *Plant hormones* (pp. 1-15). Springer.
- Dieleman, A., de Gelder, A., Weerheim, K., Kruidhof, M., Verkerke, W., Garcia, N., ... & Janse, J. (2020). Denkkader licht: Naar een effectief gebruik van LED belichting in de glastuinbouw (No. WPR-774). Wageningen University & Research, BU Glastuinbouw.
- Dodds, P. N., & Rathjen, J. P. (2010). Plant immunity: towards an integrated view of plant-pathogen interactions. *Nature Reviews Genetics*, 11(8), 539-548.
- Dou, D., & Zhou, J. M. (2012). Phytopathogen effectors subverting host immunity: different foes, similar battleground. *Cell host & microbe*, 12(4), 484-495.
- Finkelstein, R. (2013). Abscisic acid synthesis and response. *The Arabidopsis Book/American Society of Plant Biologists*, 11.
- Gaspar, T., Franck, T., Bisbis, B., Kevers, C., Jouve, L., Hausman, J.F. & Dommes, J. (2002). Concepts in plant stress physiology. Application to plant tissue cultures. *Plant Growth Regulation* 37: 263-285.
- Geelen, P. A. M., Voogt, J. O. & Weel, P. A. van (2015). De basisprincipes van het nieuwe telen.
- Griffith, M., & Yaish, M. W. (2004). Antifreeze proteins in overwintering plants: a tale of two activities. *Trends in plant science*, 9(8), 399-405.
- Gust, A. A., Pruitt, R., & Nürnberger, T. (2017). Sensing danger: key to activating plant immunity. *Trends in plant science*, 22(9), 779-791.
- Iqbal, Z., Iqbal, M. S., Hashem, A., Abd\_Allah, E. F., & Ansari, M. I. (2021). Plant defense responses to biotic stress and its interplay with fluctuating dark/light conditions. *Frontiers in Plant Science*, 12, 297.
- Jansen, M.A.K. & Potters G. (2017). Stress: The way of Life. In: *Plant stress Physiology*. Shabala, S. (ed.). CABI publishers; ISBN-13:987 1 78064 729 6.
- Jung, J. H., Domijan, M., Klose, C., Biswas, S., Ezer, D., Gao, M., ... & Wigge, P. A. (2016). Phytochromes function as thermosensors in *Arabidopsis*. *Science*, 354(6314), 886-889.
- Kleine, T., & Leister, D. (2016). Retrograde signaling: organelles go networking. *Biochimica Et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1857(8), 1313-1325.

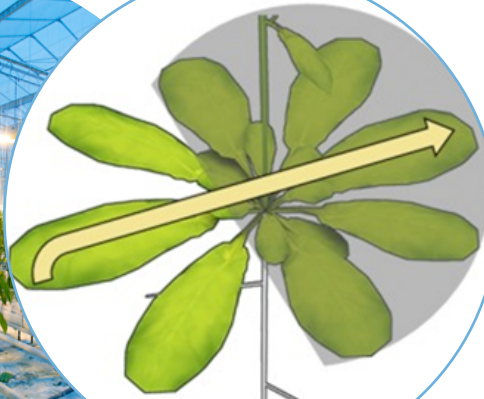
- Kranner, I., Minibayeva, F.V., Beckett, R.P. & Seal, C.E. (2010).  
What is stress? Concepts, definitions and applications in seed science. *New Phytologist* 188: 655-673.
- Kumar, S. V., & Wigge, P. A. (2010).  
H2A. Z-containing nucleosomes mediate the thermosensory response in *Arabidopsis*. *Cell*, 140(1), 136-147.
- Lämke, J., Brzezinka, K., Altmann, S., & Bäurle, I. (2016).  
A hit-and-run heat shock factor governs sustained histone methylation and transcriptional stress memory. *The EMBO journal*, 35(2), 162-175.
- Lämke, J., & Bäurle, I. (2017).  
Epigenetic and chromatin-based mechanisms in environmental stress adaptation and stress memory in plants. *Genome biology*, 18(1), 1-11.
- Leclerc, J.C. (2003).  
Plant Ecophysiology. Science Publishers, Enfield, CT/Plymouth, UK. DOI: <https://doi.org/10.1201/9781482279993>
- Legris, M., Klose, C., Burgie, E. S., Rojas, C. C. R., Neme, M., Hiltbrunner, A., ... & Casal, J. J. (2016).  
Phytochrome B integrates light and temperature signals in *Arabidopsis*. *Science*, 354(6314), 897-900.
- Lichtenthaler, H.K. (1988).  
In vivo chlorophyll fluorescence as a tool for stress detection in plants. In: Lichtenthaler, H.K., (ed.).  
Applications of chlorophyll fluorescence in photosynthesis research, stress physiology, hydrobiology and remote sensing. Springer, Dordrecht, the Netherlands, pp. 129-142.
- Lichtenthaler, H.K. (1996).  
Vegetation Stress: an introduction to the stress concept in plants. *Journal of Plant Physiology* 148: 4-14.
- Lichtenthaler, H.K. (1998).  
The stress concept in plants: an introduction. *Annals of the New York Academy of Sciences* 851(1): 187-198.
- Liu, J., Feng, L., Gu, X., Deng, X., Qiu, Q., Li, Q., ... & He, Z. (2019).  
An H3K27me3 demethylase-HSFA2 regulatory loop orchestrates transgenerational thermomemory in *Arabidopsis*. *Cell research*, 29(5), 379-390.
- Ma, Y., Dai, X., Xu, Y., Luo, W., Zheng, X., Zeng, D., ... & Chong, K. (2015).  
COLD1 confers chilling tolerance in rice. *Cell*, 160(6), 1209-1221.
- Margalha, L., Confraria, A., & Baena-González, E. (2019).  
SnRK1 and TOR: modulating growth-defense trade-offs in plant stress responses. *Journal of Experimental Botany*, 70(8), 2261-2274.
- Mittler, R. (2017).  
ROS are good. *Trends in plant science*, 22(1), 11-19.
- Mosa, K.A., Ismael, A., Helmy, M. (2017).  
Introduction to plant stress. In: Plant stress tolerance. An integrated omics approach. , pp 1-19.  
SpringerBriefs in Systems Biology. Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-59379-1\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-59379-1_1).
- Overmyer, K., Vuorinen, K., & Brosché, M. (2018).  
Interaction points in plant stress signaling pathways. *Physiologia plantarum*, 162(2), 191-204.
- Qi, J., Wang, J., Gong, Z., & Zhou, J. M. (2017).  
Apoplastic ROS signaling in plant immunity. *Current opinion in plant biology*, 38, 92-100.
- Rasmann, S., De Vos, M., Casteel, C. L., Tian, D., Halitschke, R., Sun, J. Y., ... & Jander, G. (2012).  
Herbivory in the previous generation primes plants for enhanced insect resistance. *Plant physiology*, 158(2), 854-863.
- Saijo, Y., & Loo, E. P. I. (2020).  
Plant immunity in signal integration between biotic and abiotic stress responses. *New Phytologist*, 225(1), 87-104.
- Sawinski, K., Mersmann, S., Robatzek, S., & Böhmer, M. (2013).  
Guarding the green: pathways to stomatal immunity. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 26(6), 626-632.
- Selye, H. (1964).  
From dream to discovery. McGraw-Hill. New York
- Shulaev, V., Cortes, D., Miller, G., Mittler, R. (2008).  
Metabolomics for plant stress response (review). *Physiologia Plantarum* 132: 199-208.
- Singh, P., Yekondi, S., Chen, P. W., Tsai, C. H., Yu, C. W., Wu, K., & Zimmerli, L. (2014).  
Environmental history modulates *Arabidopsis* pattern-triggered immunity in a HISTONE ACETYLTRANSFERASE1-dependent manner. *The Plant Cell*, 26(6), 2676-2688.

- Singh, A., Ganapathysubramanian, B., Singh, A.K. & Sarkar, S. (2016).  
Machine learning for high-throughput stress phenotyping in plants. *Trends in Plant Sciences* 21(2): 110-124.
- Slaughter, A., Daniel, X., Flors, V., Luna, E., Hohn, B., & Mauch-Mani, B. (2012).  
Descendants of primed *Arabidopsis* plants exhibit resistance to biotic stress. *Plant physiology*, 158(2), 835-843.
- Staehr, P. A., & Birkeland, M. J. (2006).  
Temperature acclimation of growth, photosynthesis and respiration in two mesophilic phytoplankton species. *Phycologia*, 45(6), 648-656.
- Sultan, S. E., Barton, K., & Wilczek, A. M. (2009).  
Contrasting patterns of transgenerational plasticity in ecologically distinct congeners. *Ecology*, 90(7), 1831-1839.
- Szymańska, R., Ślesak, I., Orzechowska, A., & Kruk, J. (2017).  
Physiological and biochemical responses to high light and temperature stress in plants. *Environmental and Experimental Botany*, 139, 165-177.
- Taiz, L. & Zeiger, E. (2010).  
*Plant Physiology*, 5th edn Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Takahashi, F., & Shinozaki, K. (2019).  
Long-distance signaling in plant stress response. *Current Opinion in Plant Biology*, 47, 106-111.
- Takeno, K. (2016).  
Stress-induced flowering: the third category of flowering response. *Journal of Experimental Botany*, 67(17), 4925-4934.
- Tamborski, J., & Krasileva, K. V. (2020).  
Evolution of plant NLRs: from natural history to precise modifications. *Annual review of plant biology*, 71, 355-378.
- Van Hoogdalem, M., Streminska, M., Cuesta Arenas, Y., de Gelder, A., Weerheim, K. & Dieleman, A. (2021).  
Nieuwe balansen in Het Nieuwe Telen: Hormonen en Ecologie (No. WPR-996). Wageningen University & Research, BU Glastuinbouw.
- Verma, V., Ravindran, P., & Kumar, P. P. (2016).  
Plant hormone-mediated regulation of stress responses. *BMC plant biology*, 16(1), 1-10.
- Waszczak, C., Carmody, M., & Kangasjärvi, J. (2018).  
Reactive oxygen species in plant signaling. *Annual review of plant biology*, 69, 209-236.
- Wibowo, A., Becker, C., Marconi, G., Durr, J., Price, J., Hagmann, J., ... & Gutierrez-Marcos, J. (2016).  
Hyperosmotic stress memory in *Arabidopsis* is mediated by distinct epigenetically labile sites in the genome and is restricted in the male germline by DNA glycosylase activity. *Elife*, 5, e13546.
- Yang, D. L., Yao, J., Mei, C. S., Tong, X. H., Zeng, L. J., Li, Q., ... & He, S. Y. (2012).  
Plant hormone jasmonate prioritizes defense over growth by interfering with gibberellin signaling cascade. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(19), E1192-E1200.
- Yuan, F., Yang, H., Xue, Y., Kong, D., Ye, R., Li, C., ... & Pei, Z. M. (2014).  
OSCA1 mediates osmotic-stress-evoked Ca<sup>2+</sup> increases vital for osmosensing in *Arabidopsis*. *Nature*, 514(7522), 367-371.
- Zhang, H., & Sonnewald, U. (2017).  
Differences and commonalities of plant responses to single and combined stresses. *The Plant Journal*, 90(5), 839-855.
- Zheng, X., Chen, L., Xia, H., Wei, H., Lou, Q., Li, M., ... & Luo, L. (2017).  
Transgenerational epimutations induced by multi-generation drought imposition mediate rice plant's adaptation to drought condition. *Scientific reports*, 7(1), 1-13.
- Zhou, J. M., & Zhang, Y. (2020).  
Plant immunity: danger perception and signaling. *Cell*, 181(5), 978-989.
- Zhu, Y., Qian, W., & Hua, J. (2010).  
Temperature modulates plant defense responses through NB-LRR proteins. *PLoS pathogens*, 6(4), e1000844.
- Zhu, J. K. (2016).  
Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell*, 167(2), 313-324.





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



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

Rapport WPR-1102

De missie van Wageningen University & Research is 'To explore the potential of nature to improve the quality of life'. Binnen Wageningen University & Research bundelen Wageningen University en gespecialiseerde onderzoeksinstituten van Stichting Wageningen Research hun krachten om bij te dragen aan de oplossing van belangrijke vragen in het domein van gezonde voeding en leefomgeving. Met ongeveer 30 vestigingen, 6.800 medewerkers (6.000 fte) en 12.900 studenten behoort Wageningen University & Research wereldwijd tot de aansprekende kennisinstellingen binnen haar domein. De integrale benadering van de vraagstukken en de samenwerking tussen verschillende disciplines vormen het hart van de unieke Wageningen aanpak.