

모델식에 의한 겨울철 토마토 수경재배 온실의 환기율, 작물의 이산화탄소(CO₂) 흡수율, 환기에 의한 CO₂ 손실량 및 공급량 계산

최수현¹ · 우영회² · 장동철^{3,4} · 정영애¹ · 김대현^{4,5} · 서호석⁶ · 최은영^{1*}

¹한국방송통신대학교 대학원 농업생명과학과, ²국립한국농수산물대학교 원예환경시스템학과, ³강원대학교 원예학과, ⁴강원대학교 스마트농업융합학과, ⁵강원대학교 에너지공학과, ⁶(주)시드웨어

Model-based Calculations of Ventilation Rate, Carbon Dioxide (CO₂) Absorption Rate by Plants, and Amounts of Ventilated and Supplied CO₂ for Tomato Hydroponic Greenhouse during a Winter Season

Su-Hyun Choi¹, Young-Hoe Woo², Dong-Cheol Jang^{3,4}, Young-Ae Jeong¹, Dae-Hyun Kim^{4,5}, Ho-Seok Seo⁶, and Eun-Young Choi^{1*}

¹Department of Agriculture and Life Science, Korea National Open University, Seoul 03087, Korea

²Department of Horticulture Environment System, Korea National College of Agriculture and Fisheries, Jeonju 54874, Korea

³Department of Horticulture, College of Agriculture and Life Science, Kangwon National University, Chuncheon 24341, Korea

⁴Department of Interdisciplinary Program in Smart Agriculture, Kangwon National University, Chuncheon 24341, Korea

⁵Department of Biosystems Engineering, College of Agriculture and Life Science, Kangwon National University, Chuncheon 24341, Korea

⁶Seedware Ltd., Chuncheon 24232, Korea

*Corresponding author: ch0097@knou.ac.kr

Received: January 31, 2023

Revised: February 15, 2023

Accepted: March 15, 2023

 OPEN ACCESS



HORTICULTURAL SCIENCE and TECHNOLOGY
41(4):379-389, 2023
URL: <http://www.hst-j.org>

pISSN : 1226-8763
eISSN : 2465-8588

This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Copyright©2023 Korean Society for Horticultural Science.

본 연구는 재단법인 스마트팜연구개발사업단(농림식품기술기획평가원 과제번호: 421040-04)의 지원을 받아 수행되었음.

Abstract

This study aimed to calculate ventilated carbon dioxide (CO₂) and CO₂ absorption by plants in a carbon dioxide (CO₂) supplemental greenhouse for tomato cultivation during the winter season using a model equation in order to predict the current CO₂ concentration and next CO₂ supply. A targeted CO₂ concentration (600 μmol·mol⁻¹) was supplied from 10 a.m. to 13 p.m. from January 18, 2022 to March 12, 2022 using a CO₂ type of fertilizer operated with LPG (liquefied petroleum gas). The ventilation rate ranged from 9.66 to 26.49 m³·m⁻²·h⁻¹ at greenhouse temperature of 16 to 34°C and relative humidity (RH) of 65 to 93%. The external temperature was in the range of 3 to 20°C and external RH was 42 to 95%. The calculated net assimilation rate was in the range of 5.6 to 11.1 g·m⁻²·h⁻¹, and the amount of ventilated CO₂ ranged from 1.35 to 3.88 g·m⁻²·h⁻¹. When the CO₂ concentration (C_i) was lower than the target CO₂ concentration (C_g) at the starting time of CO₂ fertilization, the calculated first CO₂ supply was in the range of 17.79 to 28.18 g·m⁻²·h⁻¹. When the

CO₂ concentration at a certain time (C_t) was lower than the targeted CO₂ concentration (C_g) after t hours of supply, the next CO₂ supply was between 3.0 and 32.6 g·m⁻²·h⁻¹. The photosynthesis rate measured at the 83 DAT showed the maximum increase with the 600 μmol·mol⁻¹ of CO₂ supplement under the 400 μmol·m⁻²·s⁻¹ of PPFD, whereas the 800 μmol·mol⁻¹ of CO₂ supplement results into its maximum increase under all the PPFD levels higher than 600 μmol·m⁻²·s⁻¹. Integrating all of the results suggests that during the winter season given the low light intensity, a CO₂ supply exceeding 800 μmol·mol⁻¹ does not proportionally increase the net assimilation rate; thus, the CO₂ supply efficiency appears to be affected more by the ventilated CO₂ loss than by the net assimilation rate. These model equations can be used to control the CO₂ fertilization in order to improve the yields of fruit vegetables in greenhouses.

Additional key words: energy exhaust, enthalpy, hydroponics, net assimilation rate, photosynthesis model

서 언

시설원예에서 이산화탄소(CO₂) 시비는 작물의 생육을 촉진하고 생산량과 품질을 향상시킨다. CO₂ 보상점은 CO₂ 흡수량과 호흡으로 인한 방출량이 같은 농도로, 이 수준에서는 광합성 산물이 축적되지 않고 식물 생육이 저해되며, 온도, 광, 식물 생육단계 등에 따라 보상점이 달라진다(Smith et al., 1976). 저온기 시설재배에서 오전 중 온도 하강을 막기 위해 환기를 하지 못하는 경우 일출 후 작물에 의한 CO₂ 흡수가 증가하면 온실 내 CO₂ 농도가 보상점 수준으로 되고 생산량에 부정적인 영향을 주게 된다(Slack and Hand, 1985; Nederhoff, 1994). 유리온실의 CO₂ 공급 농도를 겨울재배는 무처리, 400 또는 1000vpm으로, 여름재배는 350, 380, 400 또는 450vpm으로 설정하였을 때, 겨울재배 CO₂ 1000vpm 처리에서 4월 중순까지의 수확량이 무처리보다 3배로 높았고 여름재배 수확량은 평균 CO₂ 농도가 318–455vpm 범위일 때, 1.0vpm 증가할 때마다 54g·m⁻² 증가한다고 하였다(Slack and Hand, 1985). 토마토 봄-가을재배에서 CO₂ 처리(CeLn, 800 μmol·mol⁻¹) 또는 보광 처리(CaLs, 200 ± 20 μmol·m⁻²·s⁻¹)를 각기 단독으로 처리한 것보다 보광+CO₂ 혼합 처리(CeLs)에서 순광합성율, 수분이용효율(WUE), 과실 생체중과 수량이 높다고 하였다(Pan et al., 2019). 반면, 높은 CO₂ 농도 조건에서 토마토의 ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) 활성은 현저히 감소되고 광합성율이 낮아진다고 하였는데 이는 높은 CO₂ 농도로 인한 탄수화물의 과도한 축적이 광합성 능력을 오히려 저해한다고 하였다(Peet and Willits, 1987; Yelle et al., 1989; Besford et al., 1990; Sanchez-Guerrero et al., 2005). Morita et al. (2016)은 벼 잎집에서 전분 합성 조절에 관여하는 CO₂-responsive CCT protein(CRCT) 발현을 감소시킨(RNAi-knockdown) 쌀이 높은 CO₂ 농도에서 재배되었을 때 잎의 가용성당 함량과 전분 함량은 증가하고 광합성 속도는 감소한다고 하였다. 하지만, 전분 합성 조절제인 CRCT를 과발현시켰을 때는 높은 CO₂ 조건에서 벼 잎집의 전분 합성에 대한 sink 용량이 향상되어 광합성 능력이 높아진다고 하였다. Koch and Mooney(1996)도 CO₂ 농도를 높여서 오랫동안 사용하면 과실의 생산량과 품질이 감소된다고 하였고, Keutgen et al.(1997)는 CO₂ 600ppm 수준에서는 광합성률이 촉진되지만 750ppm 이상으로 증가되면 최적 양자 수율(optimal quantum yield)과 순광합성률이 감소된다고 하였다. 적정 CO₂ 공급량은 봄과 가을 재배의 채소류는 40–80m³·ha⁻¹·h⁻¹, 절화류와 분화류는 40–60m³·ha⁻¹·h⁻¹ 수준이며(Esmeijer, 1999), 작물의 광합성에 의한 CO₂ 소모량은 40–60kg·ha⁻¹·h⁻¹이라고 하였다(Vermeulen, 2014). 작물의 광합성 능력은 온실 내 온도, 광, 근권수분이 적정 수준으로 충족된 조건에서 CO₂ 농도가 증가하였을 때 촉진되지만 공급량에 비례적이지 않으며(Esmeijer, 1999), 온실의 환기율에 의해 최적 CO₂ 농도 설정점은 달라질 수 있다고 하였다(Sanchez-Guerrero et al., 2005; Kläring et al., 2007). 본 연구팀의 선행연구에서 반밀폐형 온실의 CO₂ 사용 효율은 공조실을 통한 환기로 인해 CO₂가 외부로 유출되지 않으면서 재사용되므로 일반 온실에 비해 효율이 높다는 것을 확인할 수 있었다(Jeong et al., 2022). 하지만 일반 벼온실에서는 광도와 온도에 따라 환기를 조절하므로 이에 대한 능동적인 CO₂ 공급량 조절이 필요할 것으로 판단하였다.

따라서, 효율적인 CO₂ 공급 제어 방법이 온실 작물의 수량과 품질을 향상시키는데 필요하다(Kläring et al., 2007). 현재까지

CO₂ 공급을 최적화하기 위한 모델식이 개발되었으나, 몇가지 모델식만 제어에 적용하여 실험되고 있다(Ioslovich et al., 1995; Trigui et al., 2001; Chalabi et al., 2002). 본 연구는 작물에 의한 CO₂ 흡수율을 계산할 수 있는 광합성 모델식과 환기율, 환기에 의한 CO₂ 손실량, 현재 CO₂ 농도와 다음 공급량을 계산할 수 있는 모델식을 겨울철 토마토 수경재배 온실에 적용하여 시뮬레이터 개발을 위한 기초연구가 되고자 수행하였다.

재료 및 방법

식물재배 및 재배환경

본 연구는 제주시 구좌읍 감녕리 폴리올레핀(Polyolefin, PO(0.15mm), Dabong, IhlshinChemical, Ansan-si, Korea) 단동형 비닐 복합환경제어 온실 [면적:168m², 규격: 6m(W) × 28m(L) × 4.6m(H)]에서 2021년 11월 21일부터 2022년 3월 31일까지 실시하였다. 정식은 여주육묘장에서 60일 재배된 토마토 [*Solanum lycopersicum* L. ‘minichal’(scion), *Solanum lycopersicum* L. ‘tankone’(rootstock)] 모종을 암면 블록(10 × 10 × 6.5cm, Rockwool, Grotop expert, Grodan Co. Roermond, The Netherland)에 이식하여 코코피트 배지(100cm × 20cm × 10cm, chip:dust 5:5, Kyungnong, Seoul, Korea)에 2주씩 심어 총 241주를 정식하였다. 코코피트 배지의 포수는 정식 전날 수돗물로 배지 EC가 0.5dS·m⁻¹ 이하가 되도록 충분하하였고 배지 하단에 배수구는 3cm 크기로 4개가 되도록 하였다. 토마토 재배는 주지와 측지 1개를 유인하여 2줄기로 재배하였으며 그 후 발생하는 측지는 지속적으로 제거하였고 착과 촉진을 위하여 오전 10시 이전에 유인줄을 흔들어 주었다. 적과는 착과 후 화방별로 10과만 남겨 두었으며 적심은 7화방 위 2엽을 남기고 하였다. 급액은 Yamazaki 토마토 배양액 {KNO₃ 40.4kg, Ca(NO₃)₂·4H₂O 35.4kg, Fe-EDTA 1.53kg, KNO₃ 20.2kg, NH₄H₂PO₄ 7.6kg, MgSO₄·7H₂O 24.6kg, H₃BO₃ 114g, [MnSO₄·4H₂O] 81g, [ZnSO₄·7H₂O] 9g, [CuSO₄·5H₂O] 4g, [Na₂MoO₄·2H₂O] 1g(1000L 100배)}의 pH와 EC 수준을 각각 6.0, 1.8–2.4dS·m⁻¹로 생육 시기별로 조정하여 자동급액시스템(Koasis-5000, Seowon Co. Ltd., Bucheon, Korea)으로 공급하였으며 급액량은 누적 광량이 오전 7시 30분부터 900–1,800kJ에 도달하였을 때 1회 급액량이 100–180mL가 되도록 설정하였고 급액 최대

Table 1. Monthly maximum, minimum and average air temperatures and relative humidity levels both inside and outside of the greenhouse as well as the humidity deficit, photosynthetically active radiation (PAR) and carbon dioxide (CO₂) concentration in the greenhouse and solar irradiance outside of the greenhouse in January, February and March of 2022

Date	Greenhouse air					Outside air			
	Air temp. (°C)	Relative humidity (%)	Humidity deficit (g·m ⁻³)	PAR (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	CO ₂ (μmol·mol ⁻¹)	Air temp (°C)	Relative humidity (%)	Solar irradiance (W·m ⁻²)	
Jan.	Max.	34.1	90.6	15.81	600	983	13.8	93.4	807
	Min.	8.8	32.6	2.57	0	165	-0.1	29.2	0
	Ave.	16.3	68.1	6.03	73	444	5.6	66.1	104
Feb.	Max.	38.1	95.7	7.53	890	898	15.2	76.4	953
	Min.	11.8	21.8	0.50	0	174	0.2	28.0	0
	Ave.	17.1	69.9	2.78	82	413	5.0	57.5	137
Mar.	Max.	34.7	97.7	20.00	1027	966	23.6	99.6	1030
	Min.	12.8	26.6	0.52	0	174	3.2	32.0	0
	Ave.	18.5	78.0	4.66	82	405	10.5	73.2	164

대기시간을 2시간, 최소 대기시간을 30분으로 설정하여 오후 3시 전에 급액이 종료되도록 하였다. 난방은 공기열 히트펌프(SFC-120TFV, Mungung Ref. and Heat industrial co., LTD., Yangju, Korea)를 이용하여 열이 온실 내부에 덕트로 균일하게 분배되도록 하였으며 최저온도가 15°C가 되도록 하였다. 탄산시비는 2022년 1월 18일부터 3월 12일까지 LPG 연소형 이산화탄소 발생기(KCH-21SV, KATSURA, Long An, Vietnam)를 이용하여 목표 CO₂ 농도를 600µmol·mol⁻¹으로 설정하여 오전 10시부터 13시까지 수행하였다. 전 실험 기간동안 시설 내·외부 기상환경(온도, 습도, 외부 일사량)은 스마트팜 복합환경 제어반(HRT1000, Hyorimtech Co. Ltd., Jeju, Korea)에 기록되었고, 식물체 생장점 상단의 CO₂ 농도는 CO₂ 센서(SH-VT260, SOHA-TECH Ltd., Seoul, Korea), 일사량은 광센서(S-LIB-M003, Logger H21-USB, Bourne, MA, USA), 광합성유효광량(photosynthetically active radiation, PAR)은 광센서(LightScout Quantum Light 6, Spectrum Technologies, Inc, USA)와 데이터로거(WatchDog 2450, Spectrum Technologies, Inc, USA)로 측정하였다.

재배기간 중 온도는 온실 내부의 경우 최저 8.8°C, 최대 38.1°C이고 외부는 최저 -0.1°C, 최대 23.6°C였으며 내부 상대습도(relative humidity, RH)는 최저 21.8%, 최대 97.7%, 외부 RH는 최저 28.0%, 최대 93.4%를 보였다(Table 1). 월별 평균 수분부족(HD, Humidity deficit)은 1월에 6.03g·m⁻³, 2월에 2.78g·m⁻³, 3월에 4.66g·m⁻³으로 1월에 가장 높았으며, 2월에 가장 낮았다. 온실 외부 광도의 최대값은 1월에 807w·m⁻², 2월에 953w·m⁻², 3월에 1030w·m⁻²였고, 내부 PAR의 최대값은 1월에 photosynthetic photon flux density(PPFD) 600µmol·m⁻²·s⁻¹, 2월에 890µmol·m⁻²·s⁻¹, 3월에 1027µmol·m⁻²·s⁻¹이었다. 온실 내부 CO₂ 일평균값은 1월에 444µmol·mol⁻¹, 2월에 413µmol·mol⁻¹, 3월에 405µmol·mol⁻¹이었다(Table 1).

측정항목 및 측정 방법

식물 생육조사는 완전임의배치법으로 재배된 식물 241개체 중 4개체를 선정하여 4반복으로 정식 후 80일 이후(2월 8일)부터 7일 간격으로 126일(3월 26일)까지 수행하였다. 초장은 지체부에서 생장점까지 길이, 엽수는 지체부부터 생장점 아래 완전히 전개한 잎의 수, 엽장과 엽폭은 생장점 아래 완전히 전개한 엽에서 5번째에 해당하는 엽의 길이와 폭, 줄기 굵기(경경)는 생장점으로부터 개화 위치 사이의 줄기 굵기와 지체부 줄기 굵기, 화방높이는 생장점 아래에서 개화 위치까지 길이를 측정하였다. 엽면적은 잎의 모든 잎을 엽병을 포함하여 절단하여 엽면적 측정기(LI-3100, LI-COR Inc., Nebraska, USA)를 이용하여 측정하였다. 착과수는 토마토 개체당 측정하였고 과실 수량과 당도는 12개 식물에서 1화방에서 7화방까지 수확된 과실로 측정하였다. 적심은 정식 후 87일(2월 15일)에 실시하였다. 생체중은 최종 수확일에 식물 4 개체를 대상으로 측정하였다. 급액량은 자동급액장치에 저장된 기록을 사용하였고 배액량은 배지 밑면에 필름을 설치하여 배지 배수구에서 흘러나온 배액을 필름 끝자락에 받쳐진 비이커에 집수 되도록 하여 측정하였고 2배지에 대해 2반복 측정하였다. 잎의 CO₂ 농도와 광량 변화에 따른 광합성 곡선(A-Ci curve) 반응은 2022년 1월 29일부터 2월 15일까지 광합성 측정기(LI-6400XT; Li-Cor, Inc., Lincoln, NE, USA)로 총 4회 정단부에서 충분히 전개된 다섯 번째 잎으로 수행하였다. A-Ci curve 측정을 위해 엽은 25°C 조건에서 CO₂ 농도는 50, 100, 200, 300, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1500µmol·mol⁻¹ 범위에서, 광합성유효광(photosynthetic active radiation, PAR)은 PPFD 200, 400, 600, 800, 1000, 1200µmol·m⁻²·s⁻¹ 범위로 설정하였다.

CO₂ 흡수율, 환기에 의한 CO₂ 손실량, 현재 CO₂ 농도, 및 CO₂ 공급량 모델식

$$A_n = (1 - 0.5 \phi) V_{cmax} - R_d \quad \text{Eq. (1)}$$

$$\phi = \frac{O_a}{\tau C_{as}} = \frac{210000}{2600 \times 245} \quad \text{Eq. (1-1)}$$

$$R_d = 0.015 \times 78.2 \times f(T_f) \times fH(T_f) \quad \text{Eq. (1-2)}$$

$$P_n = A_n \times 0.000044 \times 3600 \quad \text{Eq. (2)}$$

$$\text{Ventilation rate} \left(\frac{\text{m}^3}{\text{m}^2} \cdot \text{h}^{-1} \right) = \frac{\text{Energy exhaust} \left[\frac{\text{w}}{\text{m}^2} \right] \times 3600/1000}{\text{Enthalpy Greenhouse} - \text{Enthalpy Outside} \left[\frac{\text{kJ}}{\text{m}^3} \right]} \quad \text{Eq. (3)}$$

$$\text{Enthalpy} \left(\frac{\text{kJ}}{\text{m}^3} \right) = \text{Enthalpy} \left(\frac{\text{kJ}}{\text{kg}} \right) \times 4.184 \times y \quad \text{Eq. (3-1)}$$

$$\text{Enthalpy} \left(\frac{\text{kJ}}{\text{kg}} \right) = (0.240 \times DT) + (597.3 + 0.441 \times DT) \times x \quad \text{Eq. (3-2)}$$

$$x \left(\frac{\text{kg}}{\text{kg}} \right) = \frac{0.622 \times e}{(1013.3 - e)} \quad \text{Eq. (3-3)}$$

$$y \left(\frac{\text{kg}}{\text{m}^3} \right) = (0.00001 \times DT^2) - (0.0046 \times DT) + 1.2922 \quad \text{Eq. (3-4)}$$

$$e(\text{mb}) = \frac{es \times RH}{100} \quad \text{Eq. (3-5)}$$

$$es(\text{mb}) = 6.1078 \times \exp \left[\frac{17.2693882 \times DT}{DT + 237.3} \right] \quad \text{Eq. (3-6)}$$

$$W_C = V \times h \times \rho \times \int_{t=t_1}^{t=t_2} [(C_a(t) - C(t)) dt] \quad \text{Eq. (4)}$$

$$\frac{d}{dt} C(t) = (G_C + S_C - P - W_C) \div (h \times \rho) \quad \text{Eq. (4-1)}$$

$$C(t) = \int ((G_C + S_C - P - W_C) \div (h \times \rho)) \times dt \quad \text{Eq. (4-2)}$$

$$Q = V(C_g - C_i) + P_n \quad \text{Eq. (5)}$$

$$\text{Next } Q = V(C_g - C_i) + P_n \quad \text{Eq. (6)}$$

Eq. (1)에서 A_n 는 CO₂ 순동화율($\mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) (Collatz et al., 1991; Bonan, 2019), Eq. (1-1)에서 \emptyset 는 oxygenation 속도에 대한 carboxylation 속도의 비, O_a 는 공기중의 산소농도(=210,000), τ 는 CO₂/O₂ rubisco의 specificity factor(=2600), C_a 는 기공 내부 air space CO₂농도(=245 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), V_{cmax} 는 최대 카르복실화 속도($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) (=78.2 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ at 25°C for C₃ plant)이다. Eq. (1-2)에서 R_d 은 암호흡($\mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)이고 f 는 아레니우스 함수, T_l 은 엽온, f_H 는 비활성 에너지(deactivation energy)(J $\cdot\text{mol}^{-1}$)이다(Farquhar et al., 1980; Choi et al., 2021). Eq. (2)에서 P_n 은 g으로 환산한 CO₂ 순동화율(g $\cdot\text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)이다. Eq. (3)에서 Ventilation rate은 환기율이고(Geelen et. al., 2018), Eq. (3-1)과 Eq. (3-2)는

enthalpy 계산식으로 Eq. (3-3)에서 x 는 절대습도, Eq. (3-4)에서 y 는 온도에 따른 건공기 밀도, Eq. (3-5)에서 e 는 수증기압(mb), Eq. (3-6)에서 e_s 는 포화수증기압(mb), energy exhaust($w \cdot m^{-2}$)는 내부 광량이다. Eq. (4)에서 W_c 는 환기에 의한 CO₂ 손실량($g \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$) (Nederhoff and Vegter, 1994)이고, $C_{(t)}$ 는 현재 CO₂ 농도($C_{(t)}$, $\mu mol \cdot mol^{-1}$, the CO₂ concentration at a certain time(t) inside greenhouse), $C_a(t)$ 는 현재 온실 외부 CO₂ 농도($C_{a(t)}$, $\mu mol \cdot mol^{-1}$, the CO₂ concentration at a certain time (t) outside greenhouse), V 는 환기율(Ventilation rate (Eq. 3) (Geelen et. al., 2018), h 는 온실 평균 높이(4.6m), ρ 는 CO₂ 밀도다($1.83 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ at 20°C and 101.3 kPa). Eq. (4-1)과 Eq. (4-2)에서 현재 온실 내부 CO₂ 농도($C_{(t)}$, $\mu mol \cdot mol^{-1}$, the CO₂ concentration at a certain time (t) inside greenhouse)이고(Nederhoff and Vegter, 1994), G_c 는 지면으로부터 방출되는 CO₂의 비율(수경재배에서는 무시함), P 는 지면 면적당 CO₂동화율(순광합성율)($g \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$), S_c 는 CO₂ 공급량($g \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$), W_c 는 환기($g \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$)에 의한 CO₂ 손실량($g \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$), h 는 온실 높이(4.6m), ρ 는 CO₂ 밀도다($1.83 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ at 20°C and 101.3 kPa). Eq. (5)에서 Q 는 첫 CO₂ 공급량(Q) ($g \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$)이며 V 는 환기율(Ventilation rate (Eq. 3), C_g 은 CO₂ 사용목표농도($g \cdot m^{-3}$), C_i 는 온실 내 센서로 측정되는 현재 CO₂ 농도($g \cdot m^{-3}$), P_n 는 바닥면적 $1m^2$ 위에 있는 작물의 순광합성량($g \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$) (三原義秋, 1980)이다. Eq. (6)에서 다음 CO₂ 공급량(Next Q) ($g \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$)은 Eq. (5)와 동일하되 C_i [온실 내 센서로 측정되는 현재 CO₂농도($g \cdot m^{-3}$)] 대신 예측된 현재 CO₂ 농도($C_{(t)}$)를 대입하여 계산한다.

결과 및 고찰

온실 일평균 CO₂ 농도는 목표 CO₂ 농도를 $600 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 로 설정하여 공급하였을 때 정식 59일부터 111일까지 $400 - 500 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 범위에서 변화폭을 보였다(Fig. 1). 본 연구에서 목표 CO₂ 농도를 $600 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 로 설정한 이유는 본 연구팀의 선행연구에서 토마토 잎의 A-Ci curve(net CO₂ assimilation rate, A, versus calculated substomatal CO₂ concentration, Ci)가 PAR $200 - 800 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 수준에서 CO₂ $600 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 까지 비례적으로 증가한 결과를 반영하였다(Choi et al., 2021). 온실 내·외부의 공기 엔탈피(Enthalpy, $kJ \cdot m^{-3}$) 차이인 Delta enthalpy는 온실 온도 $16 - 34^\circ \text{C}$, RH $65 - 93\%$, 외부 온도 $3 - 20^\circ \text{C}$, 외부 RH $42 - 95\%$ 조건에서 $12.8 - 78.1 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-3}$ 범위였으며 계산된 환기율(Ventilation rate)(Eq. 3)은 $9.70 - 26.5 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 범위를 보였다. 환기율이 높은 날은 광량이 높고 내부 상대습도는 낮아서 환기율은 내부 광량(Energy exhaust)과는 비례적, 내부 상대습도와는 반비례적 관계인 것을 알 수 있다(Table 2). 온실의 환기율은 환기 용량의 주요 지표로 Baptista et al.(1999)는 풍압 환기율, 열압 환기율 및 기체이동 추적(tracer gas)을 이용한 총 환기율을 조사하였다. 본 연구에

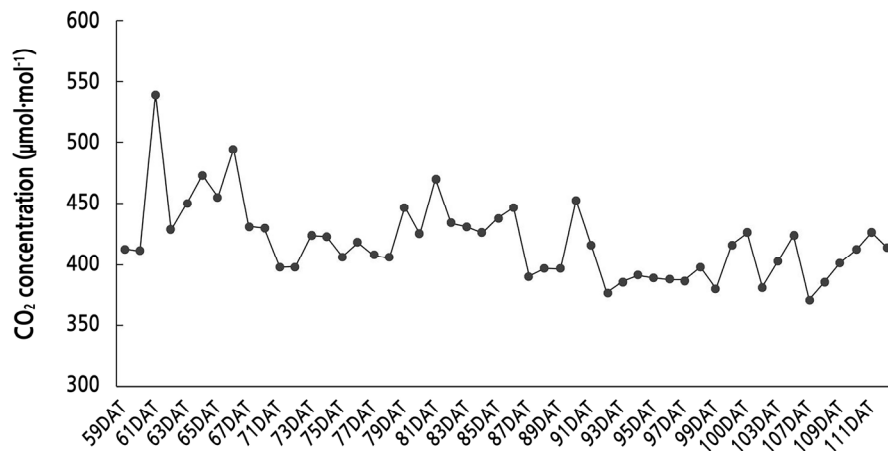


Fig. 1. Daily averages of the CO₂ concentration from the 18th of January to 8th of March, 2022.

서는 Eq. (3)에 명시된 것과 같이 온실 내·외부 온습도와 내부 광량 데이터를 이용하여 광량에 의한 열을 배기하는데 필요한 환기율을 계산하는 식을 사용하였다(Geelen et al., 2018). Enthalpy(kJ·m⁻³)는 온도와 습도에 따라 달라지며, 60W·m⁻²를 환기팬으로 배기하는데 필요한 환기율은 16–25°C 온도 범위에서 4.5–36.0m³·m⁻²·h⁻¹ 범위라고 하였다(Geelen et al., 2018). 본 연구에서는 온실 내부 Enthalpy는 온실 내부 온도와 비례적 관계를 가지며(R²= 0.82), 52–111kJ·m⁻³ 범위를 보였고 환기율은 16–34°C 온도 범위에서 9.0–26.0m³·m⁻²·h⁻¹ 범위였다(Table 2). Table 2에서 광량 조건이 일정하고 온실 온도가 낮을 때 외부 공기의 상대습도가 높으면 낮은 경우보다 delta enthalpy값이 낮아 환기율이 높아진다. 따라서, 겨울철 온실 온도가 낮을

Table 2. Estimated ventilation rate depending on the environmental conditions both inside and outside of the greenhouse during the experimental periods

Air temp. (°C)	Greenhouse air			Outside air			Difference	Ventilation rate (m ³ ·m ⁻² ·h ⁻¹)
	Relative humidity (%)	Enthalpy (kJ·m ⁻³)	Energy exhaust (w·m ⁻²)	Air temp. (°C)	Relative humidity (%)	Enthalpy (kJ·m ⁻³)	Delta enthalpy (kJ·m ⁻³)	
16	93	51.28	50	11	95	38.47	12.81	14.11
17	80	51.53	156	3	63	13.23	38.30	14.63
18	86	56.48	100	12	60	31.88	24.60	14.68
19	86	59.07	104	11	90	37.13	21.94	17.02
20	91	65.76	154	13	86	40.28	25.48	21.69
21	85	67.29	175	13	62	34.18	33.11	19.03
22	77	64.48	96	11	58	28.85	35.63	9.66
23	75	66.70	233	6	61	19.27	47.43	19.18
25	77	76.20	204	19	61	48.42	27.77	26.49
26	78	81.74	224	12	56	30.75	50.99	15.80
27	75	82.21	230	11	56	28.37	53.84	15.40
28	81	92.06	194	14	45	31.73	60.33	11.56
29	77	93.59	213	19	62	48.48	45.11	17.01
30	76	95.01	154	19	63	48.95	46.06	12.06
31	76	98.09	233	19	64	48.81	49.28	17.03
32	81	111.05	226	20	62	50.43	60.62	13.40
33	69	102.56	400	12	45	26.61	75.95	18.96
34	65	104.76	464	12	42	26.71	78.05	21.39

Table 3. Average ventilation rate, net assimilate rate, and amounts of ventilated and supplied CO₂ for 10 days.

Observation	Ventilation rate (m ³ ·m ⁻² ·h ⁻¹)	Net assimilate rate (gCO ₂ ·m ⁻² ·h ⁻¹)	CO ₂ supply (Q) (g·m ⁻² ·h ⁻¹)	Vent. CO ₂ (g·m ⁻² ·h ⁻¹)
1	13.00	5.64	9.45	2.33
2	13.54	8.59	13.69	2.15
3	14.59	6.50	11.39	1.64
4	18.61	10.74	14.72	1.45
5	18.95	6.03	12.96	2.71
6	19.62	11.09	16.96	1.35
7	20.85	9.90	15.37	2.22
8	28.30	10.25	22.10	2.65
9	31.80	10.43	24.93	3.63
10	33.78	9.39	23.22	3.88

때 외부 공기의 상대 습도가 중요한 역할을 한다는 것을 알 수 있고 온실 온도를 적정수준으로 높여주면 필요한 환기율을 최소화할 수 있다는 것을 알 수 있다.

CO₂ 공급 시간대에 일별 평균 환기율은 13.00–33.78m³·m⁻²·h⁻¹, CO₂ 순동화율은 5.64–11.09g·m⁻²·h⁻¹, CO₂ 공급량은 9.45–24.93g·m⁻²·h⁻¹, 환기에 의한 CO₂ 손실량은 1.35–3.88 g·m⁻²·h⁻¹ 범위를 보였다(Table 3). 환기율은 온도와 광량이 높을 때 증가하였는데 환기율이 증가할 수록 CO₂ 손실량이 증가하였다. 환기율이 20.85에서 33.78 m³·m⁻²·h⁻¹로 62% 증가하였을 때 CO₂ 손실량은 2.22에서 3.88 g·m⁻²·h⁻¹로 75%로 증가하였다. 공급된 CO₂의 56%는 광합성에 소모되고 16%는 환기로 손실되었다(Table 3). 본 실험에서 CO₂ 순동화율(5.64–11.09g·m⁻²·h⁻¹)은 엽온과 정의 상관관계(R²= 0.995)를 보이는데(자료 미제출), 이는 엽온 요인을 기준한 모델식을 사용하였기 때문이다(Collatz et al., 1991; Bonan, 2019). Esmeijer(1999)는 생육 최대 단계의 작물(fully grown active crops)이 800w·m⁻² 광량 조건에서 흡수하는 CO₂량은 5.0–8.0g·m⁻²·h⁻¹ 수준이라고 하였는데 본 실험에서 계산된 순동화율과 유사하다. 본 실험에서 계산된 CO₂ 공급량은 9.45–24.93g·m⁻²·h⁻¹ 범위인데 온실 채소류의 적정 공급량으로 제안된 40–80m³·ha⁻¹·h⁻¹(Esmeijer, 1999) 수준을 환산하면(1.0 kg CO₂ = 0.56m³) 7.14–14.3g·m⁻²·h⁻¹ 범위로 유사한 수준이다.

탄산시비 개시 시점에서 온실 CO₂ 농도(C_i)가 목표 CO₂ 농도(C_g)보다 낮을 때 이를 고려하여 계산된 첫 CO₂ 공급량은 17.79–28.18g·m⁻²·h⁻¹ 범위를 보였고 공급 t시간 후 온실 CO₂ 농도(C_t)를 계산하고 t시간 후 온실 CO₂ 농도(C_t)가 목표 CO₂ 농도(C_g)보다 낮을 때 계산된 다음 CO₂ 공급량은 3.0–32.6g·m⁻²·h⁻¹ 범위를 보였다(Table 4). Table 4에서 계산된 CO₂ 농도(C_t)와 센서로 측정된 실측값 간의 상관관계(R²)는 0.73(n = 26)으로 높게 나타났으나(자료 미제출) 온실 유형별 추가적 검증실험이 필요하다. Kläring et al.(2007)는 광량과 외부 온도가 상승하면 환기로 인한 CO₂ 공급 효율이 감소하므로 모델식에 기반한 CO₂

Table 4. Calculated and measured CO₂ concentrations at certain times and calculated amounts of first and next CO₂ supply levels during daily CO₂ supplementation for four days

Observation	CO ₂ supplementation		dt	First CO ₂ supply (Q) (g·m ⁻² ·h ⁻¹)	Measured CO ₂ conc. at a certain time (μmol·mol ⁻¹)	Calculated CO ₂ conc. at a certain time (μmol·mol ⁻¹)	Next CO ₂ supply (g·m ⁻² ·h ⁻¹)
	Starting	Ending					
1	10:00	10:16	16	17.79	367	288	22.0
	10:48	11:03	15	24.78	377	340	27.2
	11:38	11:50	12	24.51	435	349	31.4
	12:10	12:20	10	22.54	378	243	31.1
	12:40	12:52	12	26.49	241	194	28.4
2	10:26	10:34	8	19.58	398	152	31.7
	11:25	11:36	11	25.04	379	249	32.9
	11:56	12:10	14	29.27	343	376	26.8
	12:28	12:39	11	21.50	373	197	29.8
	12:53	13:04	11	20.56	254	133	24.1
3	10:48	10:59	11	26.03	354	284	30.7
	10:28	11:39	12	26.12	367	278	31.7
	12:25	12:36	11	28.18	340	270	32.6
4	12:45	13:00	15	23.12	295	209	26.8
	11:11	11:30	19	22.97	445	552	15.0
	11:36	11:55	19	22.69	453	594	11.6
	12:03	12:28	25	20.88	448	713	3.0
	12:37	12:55	18	20.11	307	173	24.7

공급량 설정이 필요하다고 하였다. Ferentinos et al.(2000)는 온실 상추재배에서 모델식에 기반하여 누적 PAR 광량에 따른 최적 CO₂ 농도를 공급하였을 때 비용을 절감할 수 있다고 하였고 Ioslovich et al.(1995)는 여름재배에 환기율이 높을 때 CO₂ 농도를 높게 유지하는 것이 어렵다고 하였다.

재배 기간 중 측정된 CO₂ 농도에 따른 광합성 반응곡선(A-Ci curve)은 정식 후 70일(70DAT)에 모든 PPFD 범위에서 CO₂ 600 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 농도까지 최대 증가폭을 보였다(Fig. 2A). 하지만, 83DAT에는 PPFD 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 경우는 CO₂ 600 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 에서 광합성율이 최대 증가폭을 보여 13.24 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 수준이었으며, PPFD 600 이상의 광량에서는 CO₂ 800에서 최대 증가폭을 보였다. PPFD 800 광도와 CO₂ 800 조건에서 광합성율은 22 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 이었고 CO₂를 1000이상으로 높여도 광합성율은 큰 폭으로 증가하지 않았다(Fig. 2B). 따라서, 겨울철 광합성율은 적정 온도에서는 광량의 영향을 크게 받고 PPFD 600 이상의 광량에서는 CO₂ 800이상 투여하여도 증가 폭이 크지 않다는 것을 알 수 있다. 낮은 광량(< PPFD 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)에서는 CO₂ 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 이상으로 공급하여도 광합성율이 증가하지 않았다. 실험기간 동안 비가 오는 날의 온실 내부 PPFD는 40 - 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 수준으로 PPFD 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 이하에서는 탄산시비 효과가 낮다는 것을 알 수 있는데 이는 오전 중 탄산시비 개시 시점을 설정할 때 고려해야 될 것으로 보인다. 본 실험에서 CO₂ 시비 종료시점은 엽면적 지수(LAI)가 최대점인 적심 후 31일(117 DAT)로 설정하였는데(Table 5) 공급 효율에 영향을 주는 다른 요인 중 하나가 전 재

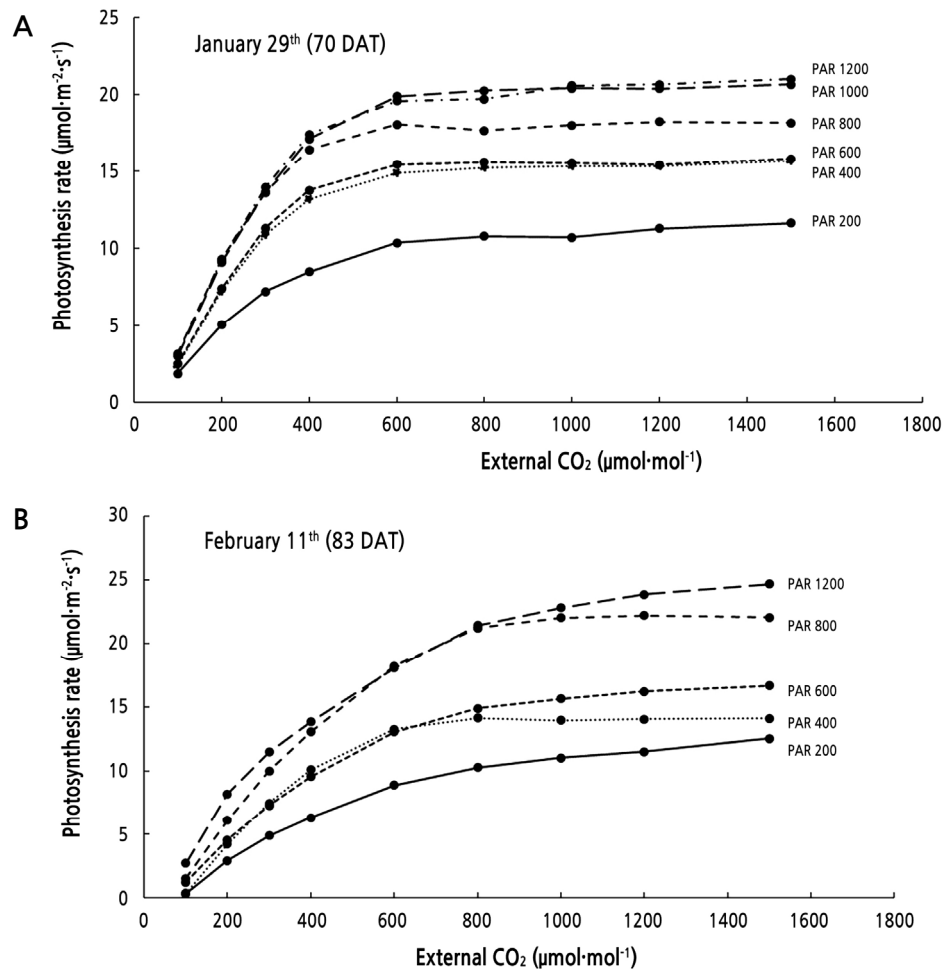


Fig. 2. Photosynthesis rate responses to different light intensity levels measured at 70 (A) and 83 DAT (days after transplant) (B). The reference CO₂ was changed in the following order: 50, 100, 200, 300, 400, 600, 800, 1000, 1200, and 1500 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ at PAR values from PPFD 200 to 1200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ with an air temperature of 25°C.

Table 5. Plant height, leaf number (no.), fresh and dry weights of leaves and stems, total marketable fruit weight, fruit weight and soluble solid content

Date (DAT)	Plant height (cm)	Leaf no. (no.·plant ⁻¹)	Leaf area (m ² ·plant ⁻¹)	LAI (m ² ·m ⁻²)	Leaf fwt.	Leaf dwt.	Stem fwt.	Stem dwt.	Marketable fruit fwt. (kg·m ⁻²)	Fruit fwt. (g·fruit ⁻¹)	Soluble solid content (°Brix)
					(g·plant ⁻¹)						
89	192(2.5)	21.6(0.7) ^z	1.86(0.07)	3.80	1079(114)	97.51(5.33)	482(13)	61.28(2.71)	-	-	-
117	204(2.8)	19.5(0.5)	2.06(0.05)	4.10	1319(71)	183(26.45)	649(11)	110(3.68)	-	-	-
126	194(4.1)	21.7(0.7)	2.13(0.08)	4.20	1266(66)	155(25.39)	-	-	3.47 ^y	19.13(0.36)	8.55(0.07)

^zEach value is the mean of four replications (± standard errors).

^yFresh fruit weights harvested from the first cluster to the sixth cluster.

배기기간 동안 CO₂ 시비 개시시점과 종료시점으로 판단되며 추가적 연구가 필요하다. 또한, 본 연구는 겨울철 재배 기간 동안 도출한 결과로 여름 재배 기간에 대한 추가적 실험이 필요하다.

방울 토마토 1-6회방에서 수확된 총 상품 과중은 3.47kg·m⁻²이고, 과실당 과중은 평균 19.13g·fruit⁻¹였으며 가용성 고형분 함량은 평균 8.55°Brix였다(Table 5). Kläring et al.(2007)은 과실 건물중이 CO₂ 처리구에서 대조구보다 높다고 하였고 Nederhoff(1994)은 온실 내 CO₂ 농도를 외부 농도와 유사하게 유지하였을 때 봄재배의 경우 소요된 물량 1.0L당 생산된 건물중이 CO₂ 처리구와 대조구에서 각각 3.61g과 2.96g이었고, 가을재배에서는 2.98g, 2.46g으로 유의차가 있다고 하였다. 향후 CO₂ 처리구와 대조구를 비교하여 CO₂ 시비 효율을 수량과 수분이용효율과 관련하여 구명하고자 한다.

본 연구 결과를 종합하여 볼 때 광량이 낮은 겨울 재배기에 CO₂ 800μmol·mol⁻¹ 이상을 투여해도 순동화율이 비례적으로 증가하지 않으며 CO₂ 공급 효율은 순동화율보다 환기에 의한 CO₂ 손실에 더 큰 영향을 받는 것으로 판단된다. 본 연구결과는 탄산시비를 위한 모델식은 온실 CO₂ 공급량 조절 방법에 활용될 수 있으며 온실 내·외부 조건, 광합성에 의한 CO₂ 흡수율, 환기에 의한 CO₂ 손실량 등을 고려하여 적정 CO₂를 공급하여 효율적인 작물 수량 증대를 기대할 수 있을 것으로 보인다.

초록

본 연구는 모델식에 의한 겨울철 토마토 수경재배 온실의 환기율, 작물의 CO₂ 흡수율, 환기에 의한 CO₂ 손실량 및 공급량을 계산하고 현재 CO₂ 농도와 다음 CO₂ 공급량을 예측하고자 수행하였다. 폴리올레핀 필름으로 피복된 스마트 온실(면적 168m²)에서 2021년 11월 21일부터 2022년 3월 26일까지 실시하였다. 탄산시비는 LPG 연소형 탄산시비기로 CO₂ 600μmol·mol⁻¹을 2022년 1월 18일부터 2022년 3월 12일까지 오전 10시부터 13시까지 공급하였다. 온실 온도가 16-34°C, 상대습도(RH)가 65-93%, 온실 외부 온도가 3-20°C, 외부 RH가 42-95% 수준에서 순동화율은 5.64-11.09g·m⁻²·h⁻¹, CO₂ 환기 손실량은 1.35-3.88g·m⁻²·h⁻¹범위를 보였다. 탄산시비 개시 시점에서 온실 CO₂ 농도(C_i)가 목표 CO₂ 농도(C_e)보다 낮을 때 이를 고려하여 계산된 첫 CO₂ 공급량은 17.79-28.18 g·m⁻²·h⁻¹ 범위를 보였고 공급 t시간 후 온실 CO₂ 농도(C_i)를 계산하고 t시간 후 온실 CO₂ 농도(C_i)가 목표 CO₂ 농도(C_e)보다 낮을 때 계산된 다음 CO₂ 공급량은 3.0-32.6g·m⁻²·h⁻¹범위를 보였다. 정식 후 83DAT에 PPFD 400μmol·m⁻²·s⁻¹에서는 CO₂ 600μmol·mol⁻¹일 때 광합성율이 최대 증가폭을 보였으며, PPFD 600 이상의 모든 광량에서는 CO₂ 800에서 최대 증가폭을 보였다. 본 연구 결과를 종합하여 볼 때 광량이 낮은 겨울 재배기에 CO₂ 800μmol·mol⁻¹ 이상을 투여해도 순동화율이 증가하지 않으며 CO₂ 공급 효율은 순동화율보다 환기에 의한 CO₂ 손실에 더 큰 영향을 받는 것으로 판단된다. 탄산시비를 위한 모델식은 CO₂ 공급량 조절에 활용될 수 있을 것으로 판단된다.

추가 주요어 : 에너지 배기, 엔탈피, 수경재배, 순광합성율, 광합성 모델

Literature Cited

- Baptista F, Bailey B, Randall J, Meneses J (1999) Greenhouse ventilation rate: Theory and measurement with tracer gas techniques. *J Agric Eng Res* 72:363-374. doi:10.1006/jaer.1998.0381
- Besford RT, Ludwig LJ, Withers AC (1990) The greenhouse effect: acclimation of tomato plants growing in high CO₂, photosynthesis and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase protein. *J Exp Bot* 41:925-931. doi:10.1093/jxb/41.8.925
- Bonan G (2019) *Climate Change and Terrestrial Ecosystem Modeling*. (1st ed.). Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/9781107339217
- Chalabi ZS, Biro A, Bailey BJ, Aikman DP, Cockshull KE (2002) Optimal control strategies for carbon dioxide enrichment in greenhouse tomato crops. Part 1. Using pure carbon dioxide. *Biosyst Eng* 81:421-431. doi:10.1006/bioe.2001.0039
- Choi EY, Jeong YA, An SH, Jang DC, Lee DS, Kwon JK, Woo YH (2021) Comparison of measured and calculated carboxylation rate, electron transfer rate and photosynthesis rate response to different light intensity and leaf temperature in semi-closed greenhouse with carbon dioxide fertilization for tomato cultivation. *J Bio-Env Con* 30:401-409. doi:10.12791/KSBEC.2021.30.4.401
- Collatz GJ, Ball JT, Grivet C, Berry JA (1991) Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration—a model that includes a laminar boundary-layer. *Agric For Meteorol* 54:107-136 doi:10.1016/0168-1923(91)90002-8
- Esmeijer M (1999) CO₂ in greenhouse horticulture. Aalsmeer/Naaldwijk: Applied Plant Research, pp 9-117
- Farquhar GD, von Caemmerer S, Berry JA (1980) A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* 149:78-90. doi:10.1007/BF00386231
- Ferentinos KP, Albright LD, Ramani DV (2000) Optimal light integral and carbon dioxide concentration combinations for lettuce in ventilated greenhouses. *J Agric Engng Res* 77:309-315. doi:10.1006/jaer.2000.0593
- Geelen PAM, Voogt JO, Weel PA van (2018) *Plant Empowerment: The basic principles*. LetsGrow.com, U.S.
- Ioslovich I, Seginer I, Gutman PO, Borshchevsky M (1995) Suboptimal CO₂ enrichment of greenhouses. *J Agric Eng Res* 60:117-136. doi:10.1006/jaer.1995.1006
- Jeong YA, Jang DC, Kwon JK, Kim DH, Choi EY (2022) Analysis of spatial and vertical variability of environmental parameters in a greenhouse and comparison of carbon dioxide concentration in two different types of greenhouses. *J Bio-Env Con* 31:221-229. doi:10.12791/KSBEC.2022.31.3.221
- Keutgen N, Chen K, Lenz F (1997) Responses of strawberry leaf photosynthesis, chlorophyll fluorescence and macronutrient contents to elevated CO₂. *J Plant Physiol* 150:395-400. doi:10.1016/S0176-1617(97)80088-0
- Kläring HP, Hauschild C, Heißner A, Bar-Yosef B (2007) Model-based control of CO₂ concentration in greenhouses at ambient levels increases cucumber yield. *Agric For Meteorol* 143:208-216. doi:10.1016/j.agrformet.2006.12.002
- Koch GW, Mooney HA (1996) Response of terrestrial ecosystems to elevated CO₂: a synthesis and summary. In: Mooney, G.W.K.A. Ed, *Carbon Dioxide and Terrestrial Ecosystems*. Academic Press, San Diego, pp 415-429
- Morita R, Inoue K, Ikeda KI, Hatanaka T, Misoo S, Fukayama H (2016) Starch content in leaf sheath controlled by CO₂-responsive CCT protein is a potential determinant of photosynthetic capacity in rice. *J Plant Cell Physiol* 57:2334-2341 doi:10.1093/pcp/pcw142
- Nederhoff EM (1994) *Effects of CO₂ Concentration on Photosynthesis, Transpiration and Production of Greenhouse Fruit Vegetable Crops*. PhD Thesis. Wageningen, The Netherlands, p 213
- Nederhoff EM, Vegter JG (1994) Photosynthesis of stands of tomato, cucumber and sweet pepper measured in greenhouse under various CO₂ concentrations. *Ann Bot* 73:353-361. doi:10.1006/anbo.1994.1044
- Pan TH, Ding JJ, Qin GG, Wang YL, Xi LJ, Yang JW, Li JM, Zhang J, Zou ZR (2019). Interaction of supplementary light and CO₂ enrichment improves growth, photosynthesis, yield, and quality of tomato in autumn through spring greenhouse production. *Hortsci* 54:246-252. doi:10.21273/HORTSCI113709-18
- Peet MM, Willits DH (1987) Greenhouse CO₂ enrichment alternatives effects of increasing concentration or duration of enrichment on cucumber yields. *J Am Soc Hortic Sci* 112:236-241. doi:10.21273/JASHS.112.2.236
- Sanchez-Guerrero MC, Lorenzo P, Medrano E, Castilla N, Soriano T, Baille (2005) Effect of variable CO₂ enrichment on greenhouse production in mild winter climates. *Agric For Meteorol* 132:244-252. doi:10.1016/j.agrformet.2005.07.014
- Slack G, Hand DW (1985) The effect of winter and summer CO₂ enrichment on the growth and fruit yield of glasshouse cucumber. *J Hortic Sci* 60:507-516. doi:10.1080/14620316.1985.11515658
- Smith EW, Tolbert NE, Ku HS (1976) Variables affecting the CO₂ compensation point. *Plant Phys* 58:143-146. doi:10.1104/pp.58.2.143
- Trigui M, Barrington S, Gauthier L (2001) A strategy for green- house climate control. Part I. Model development. *J Agric Eng Res* 78:407-413. doi:10.1006/jaer.2000.0647
- Vermeulen P (2014) Alternative sources of CO₂ for the greenhouse horticulture. In *Proceedings of the 2nd International Symposium on Energy Challenges and Mechanics*, Aberdeen, UK
- Yelle S, Beeson RC, Trudel MJ, Gosselin A (1989) Acclimation of 2 tomato species to high atmospheric CO₂. II. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and phosphoenolpyruvate carboxylase. *Plant Physiol* 90:1473-1477. doi:10.1104/pp.90.4.1473