

Activeren van de fotosynthese door sturing op huidmondjesopening



April 2015

C.S. Pot, S.J.M. de Vreede, G. Trouwborst en S.W. Hogewoning

Activeren van de fotosynthese door sturing op huidmondjesopening

April 2015

C.S. Pot¹, S.J.M. de Vreede², G. Trouwborst² en S.W. Hogewoning²

¹ Plant Dynamics B.V.
Koningin Julianastraat 23
6668 AG Randwijk
+31 (0)6 128852526
www.plant-dynamics.nl
sander@plant-dynamics.nl

² Plant Lighting B.V.
Veilingweg 46
3981 PC Bunnik
+31 (0)30 7512069
+31 (0)6 14271525
www.plantlighting.nl
info@plantlighting.nl

REFERAAT

Activeren van de fotosynthese door sturing op huidmondjesopening. Plant Dynamics B.V. & Plant Lighting B.V., Randwijk. 53p.

Dit onderzoek is uitgevoerd op verzoek van de tuinbouwsector en is gefinancierd door het Productschap Tuinbouw (PT) en het ministerie van Economische zaken in het kader van het programma "Kas als energiebron" transitiepad "licht".

PT projectnummer: 15040

Uw sector investeert in dit project via het  Productschap  Tuinbouw



Ministerie van Economische Zaken



© 2015 Plant Dynamics B.V. en Plant Lighting B.V.

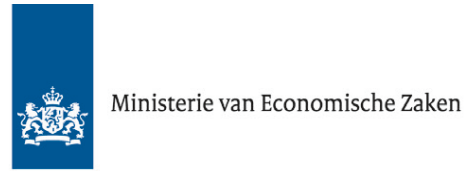
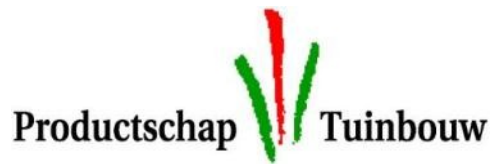
Dit rapport is tot stand gekomen in samenwerking met het ministerie van Economische Zaken en het Productschap Tuinbouw in het kader van het programma Kas als Energiebron, ter stimulering van energiebesparende maatregelen in de tuinbouw. De resultaten mogen vrij gebruikt worden, mits de bronnen worden vermeld.

Plant Dynamics B.V. en Plant Lighting B.V. zijn niet aansprakelijk voor eventuele schadelijke gevolgen als gevolg van gebruik van gegevens uit deze uitgave.

Inhoudsopgave

INHOUDSOPGAVE	5
FINANCIERS EN SAMENWERKENDE PARTIJEN	6
SAMENVATTING	7
DANKWOORD	9
1 INLEIDING EN DOELSTELLING	10
1.1 Probleemstelling.....	10
1.2 Doelstelling.....	14
1.3 Onderzoeksvragen.....	15
1.4 Leeswijzer	16
1.5 Gebruikte begrippen in het rapport	16
2 MATERIAAL EN METHODEN	17
2.1 proefronde I.....	17
2.2 proefronde II.....	18
2.3 Metingen	20
3 RESULTATEN EN DISCUSSIE ANTHURIUM	21
3.1 Lichtrespons van Anthurium	21
3.2 Verloop van de fotosynthese over de dag bij Anthurium	21
3.3 Fotosynthese en huidmondjesopening bij Anthurium	24
3.4 Lichtrendement Anthurium.....	25
3.5 CO ₂ -rendement van Anthurium.....	26
3.6 Plantontwikkeling Anthurium	27
3.7 Conclusies Anthurium	29
4 RESULTATEN EN DISCUSSIE BROMELIA	30
4.1 Lichtrespons van Bromelia.....	30
4.2 Verloop van de fotosynthese over de dag bij Bromelia	30
4.3 Fotosynthese en huidmondjesopening bij Bromelia	32
4.4 Lichtrendement Bromelia	34
4.5 CO ₂ -rendement van Bromelia	35
4.6 Plantontwikkeling Bromelia	35
4.7 Conclusies Bromelia	37
5 RESULTATEN EN DISCUSSIE MILTONIOPSIS	38
5.1 Lichtrespons van Miltoniopsis	38
5.2 Verloop van de fotosynthese over de dag bij Miltoniopsis.....	38
5.3 Fotosynthese en huidmondjesopening bij Miltoniopsis.....	41
5.4 Lichtrendement van Miltoniopsis.....	41
5.5 CO ₂ -rendement van Miltoniopsis	42
5.6 Plantontwikkeling Miltoniopsis	44
5.7 Conclusies Miltoniopsis.....	45
6 ALGEMENE DISCUSSIE EN CONCLUSIES	46
6.1 Algemene discussie	46
6.2 Conclusies.....	47
REFERENTIES	48
BIJLAGE I: BEGRIPPEN RONDOM DE FOTOSYNTHESE TOEGELICHT	50

Financiers en samenwerkende partijen



Samenvatting

Inleiding

Bij meerdere tuinbouwgewassen komt de fotosynthese aan het begin van de dag traag op gang. De belangrijkste oorzaak hiervan is de slechte opening van huidmondjes. Ook sluiten de huidmondjes vroegtijdig aan het eind van de dag, waardoor de fotosynthese en het lichtrendement zeer laag zijn. Dit onderzoek is erop gericht om de blokkade voor het openen van de huidmondjes bij de gewassen Anthurium, Bromelia en Miltoniopsis op te heffen. Bij een betere opening van de huidmondjes kan efficiënter geteeld worden en daarmee veel energie bespaard worden.

Vanuit de theorie zijn licht(kwaliteit), luchtvochtigheid, daglengte, de vraag naar assimilaten en CO₂ factoren die invloed kunnen hebben op de huidmondjesopening:

- In het algemeen stimuleert licht de opening van huidmondjes. Blauw licht heeft echter onafhankelijk van de fotosynthese een positief effect op de opening van huidmondjes.
- Een lagere VPD (hoge RV) heeft een positieve invloed op de huidmondjesopening.
- Mogelijk is de huidmondjesopening van planten die van origine uit de tropen komen (rond de 12 uur daglicht) intern dusdanig gereguleerd dat lange dagen niet zinvol zijn. Bij een kortere dag zouden dan de laatste inefficiënte uren van de dag als het ware overgeslagen worden.
- Als aan de vraag naar assimilaten is voldaan, kunnen huidmondjes dichtlopen. Door het verhogen van de vraag (opheffen van de sinklimitatie), zouden de huidmondjes wellicht langer open blijven. In dit onderzoek is dit door middel van een hogere temperatuur gerealiseerd.
- Verhoogd CO₂ kan een negatief effect hebben op de huidmondjesopening.

Op basis van bovenstaande is het effect van lichtkwaliteit, daglengte, VPD en vergroten van de vraag naar assimilaten op de fotosynthese door middel van een hogere teelttemperatuur gemeten in twee proefrondes. Daarnaast is ook het korte-termijn-effect van een verhoogde CO₂-concentratie op de fotosynthese gemeten. Ook is de rol van huidmondjesopening voor deze factoren in kaart gebracht.

Proefopzet

In proefronde I werd in 6 klimaat-units een Nederlandse winter gesimuleerd. In vier klimaat-units verschilde de lichtkwaliteit, in één unit de RV en in één unit de daglengte (zie Tabel). Andere klimaatsfactoren waren voor alle units hetzelfde. In al deze behandelingen stonden Anthurium, Bromelia en Miltoniopsis bij elkaar. In proefronde II is voor Anthurium in twee klimaat-units een Nederlandse voorjaarsteelt gesimuleerd. In de andere 4 klimaat-units werd opnieuw de Nederlandse winterteelt gesimuleerd voor Bromelia en Miltoniopsis. De vierde klimaat-unit had dezelfde lichtbehandeling als de controle, maar was 3 °C warmer om de vraag naar assimilaten te vergroten (zie Tabel). In al deze behandelingen is de fotosynthese en huidmondjesopening gemeten.

Behandelingen in de verschillende klimaat-units in proefronde I en II. De belichtingstijden per lichtbron staan vermeld achter de lichtintensiteit. Er was 70 μmol kunstmatig daglicht aanwezig van 9:00-16:00 uur, behalve bij de voorjaarsteelt Anthurium. Hier was 150 μmol kunstmatig daglicht aanwezig van 6:00-18:00 uur. In één klimaat-unit is een RV=85-90% (VPD=0.5) aangehouden, in de andere units was dit 70% (VPD=0.9).

Proefronde	Behandeling	Assimilatielicht (μmol/m ² /s)	Blauw licht (μmol/m ² /s)	Lichtsom (mol/m ² /dag)
I en II	controle	SON-T 50 (1:00-15:00)		4.25
I en II	+ blauw licht	SON-T 40 (1:00-15:00)	10 (1:00-15:00)	4.25
I	opstart blauw	SON-T 50 (1:06-15:00)	10 (0:36-1:06)	4.25
I en II	hoog RV (>85%)	SON-T 50 (1:00-15:00)		4.25
I	wit licht	'daglicht' 50 (1:00-15:00)		4.25
I	korte dag	SON-T 70 (5:00-15:00)		4.25
II	hogere temperatuur	SON-T 50 (1:00-15:00)		4.25
II	voorjaarsteelt Anthurium	SON-T 70 (4:00-9:00)		7.75
II	voorjaarsteelt Anthurium + hoog RV (>85%)	SON-T 70 (4:00-9:00)		7.75

Belangrijkste resultaten per gewas

Anthurium: Voor Anthurium 'Red King' was er onder winterse condities niet of nauwelijks sprake van een beperking op de fotosynthese. De huidmondjes stonden onder een verlaagde VPD (≈ 0.5) wel verder open, maar de huidmondjes waren ook onder een $VPD \approx 0.9$ niet limiterend. Vandaar dat in ronde II een voorjaarsteelt is gesimuleerd. Hierbij viel op dat de gemeten RV vaak hoger was dan de ingestelde RV. 'Red King' was dus in deze (stabiele) proefomstandigheden in staat eigen klimaat te maken. Waarschijnlijk is voor de cultivar Anthurium 'Red King' een VPD van 0.7 (RV~75%) dus vrijwel even goed voor het opheffen van de huidmondjesblokkade als een VPD van 0.5 (RV~85%). In de 'voorjaarsteelt' viel op dat het lichtrendement twee keer zo hoog is als er 's nachts wordt belicht dan wanneer er wordt belicht in combinatie met 'daglicht'. Belichten buiten de natuurlijke dag om is dus voor de fotosynthese veel gunstiger dan overdag bij te belichten. Belichten met andere lichtkleuren heeft voor de fotosynthese van Anthurium geen toegevoegde waarde: SON-T is hiervoor goed genoeg.

Bromelia: Voor Guzmania 'Jive' was er gedurende de hele dag wel limitatie op de fotosynthese, aan het begin en einde van de dag meer dan overdag. Ook hier had het gebruik van andere lichtkleuren geen toegevoegde waarde voor de fotosynthese boven het SON-T-spectrum. Een lagere VPD is gunstig voor de huidmondjesopening en verhoogt daardoor de fotosynthese. Een hogere teelttemperatuur werkte positief op een snellere bladuitgroei. De fotosynthese was vergelijkbaar met dat van de controle terwijl de ETR wel hoger was. De huidmondjes waren hier duidelijk de beperkende factor. De sleutel tot versnelling van de teelt van Guzmania lijkt te liggen in een verhoogde teelttemperatuur in combinatie met een lage VPD voor een grotere huidmondjesopening om én de bladuitgroei én de fotosynthese te versnellen. Ook hier viel op dat het lichtrendement van assimilatielicht voor de fotosynthese onder daglichtloze omstandigheden ruim twee keer zo hoog ligt als wanneer er wordt bijbelicht in combinatie met het daglicht.

Miltoniopsis: Bij Miltoniopsis is de fotosynthese ook gelimiteerd door de huidmondjes. Extra blauw licht toegevoegd aan SON-T-licht was aan het begin en einde van de dag iets gunstiger voor de fotosynthese. De effecten van lichtkleur zijn echter gering. Een lagere VPD (0.5 in plaats van 0.9) heeft een duidelijk positief effect op de huidmondjesopening en verhoogt daardoor de fotosynthese. Onder een hogere temperatuur is de ETR hoger maar de fotosynthese niet. Dit lijkt vooral te komen door een beperkte huidmondjesopening. Wellicht zou een combinatie van een lage VPD en een hogere temperatuur wel voor meer CO₂-opname per dag zorgen. Opvallend was dat het lichtrendement van assimilatielicht voor de fotosynthese onder daglichtloze omstandigheden ruim drie keer zo hoog ligt als wanneer er wordt bijbelicht bij het daglicht.

Dankwoord

Dit rapport geeft de resultaten weer van het project 'Activeren van de fotosynthese door sturing op huidmondjesopening. Dit onderzoek had een sterk plant-fysiologische insteek om op procesniveau te achterhalen hoe de fotosynthese en huidmondjesopening van Anthurium, Guzmania en Miltoniopsis reageren op lichtkwaliteit, VPD, CO₂-gehalte en temperatuur.

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

We willen een aantal personen nog met name hartelijk bedanken voor hun bijdrage:

Otwin van Geest (Van Geest Orchids), Adrie Smits (Floricultura), Gert van Butzelaar (Bunnik Vriesea), Martin van Noort (Rijnplant), Eline de Vos (Corn.Bak) en Hans van der Goes (vd Goes Orchideeën) worden bedankt voor hun positief-kritische bijdrage in de BCO. Astrid van der Helm (LTO Glaskracht Nederland) wordt bedankt voor het coördineren van de BCO's. Als laatste willen we de onderzoekskoördinatoren Dennis Medema en Leo Oprel van het programma Kas als Energiebron bedanken voor hun steun bij de totstandkoming en uitvoering van dit project.

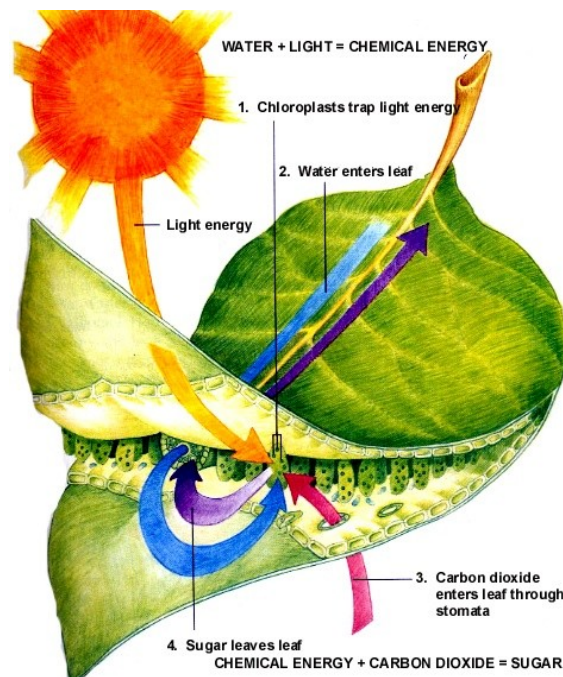
April 2015,

Sander Pot, Simone de Vreede, Govert Trouwborst en Sander Hogewoning

1 Inleiding en doelstelling

1.1 Probleemstelling

Bij meerdere tuinbouwgewassen komt de fotosynthese aan het begin van de dag traag op gang (Trouwborst et al., 2013a). Daardoor is er in deze periode geen optimale omzetting van onderschept (kunst)licht naar assimilaten. De belangrijkste oorzaak hiervan is dat de huidmondjes nog niet volledig zijn geopend (Figuur 1). Hierdoor ontstaat een grote weerstand voor de 'instroom' van CO₂ in de bladeren. Uit metingen is gebleken dat in veel gevallen niet alleen aan het begin van de dag, maar ook gedurende de dag de huidmondjes slecht open gaan. Hierdoor krijgen de bladeren onvoldoende 'instroom' van CO₂ en draait de fotosynthese zelfs bij voldoende licht op een laag pitje.



Figuur 1: Belangrijkste deelprocessen van fotosynthese: Licht wordt onderschept door het blad (1), water komt het blad binnen via de nerven (2), CO₂ komt het blad binnen via de huidmondjes (3), assimilaten worden uit het blad afgevoerd (4).

Een beperking in de fotosynthese door het slecht openen van de huidmondjes is bijvoorbeeld gemeten bij Anthurium, Bromelia, Cymbidium, Ficus, Miltoniopsis, Palm, Saintpaulia, Spathiphyllum en Varen (Van Telgen, 2006; Van Holstijn, 2010; Dijkstra et al., 2010; Dankers et al., 2011; Trouwborst et al., 2010b; Trouwborst et al., 2011; Trouwborst et al., 2012; Trouwborst et al., 2013a). Doordat planten waarbij de huidmondjes slecht open staan geen hoge lichtintensiteit kunnen verdragen is de consequentie dat daglengte een belangrijke factor wordt om een bepaalde groei te kunnen realiseren. Om deze reden wordt vaak assimilatiebelichting gebruikt om de dag te verlengen. Op zich begrijpelijk, maar door de kosten van belichting drukt dit zwaar op het bedrijfsrendement.

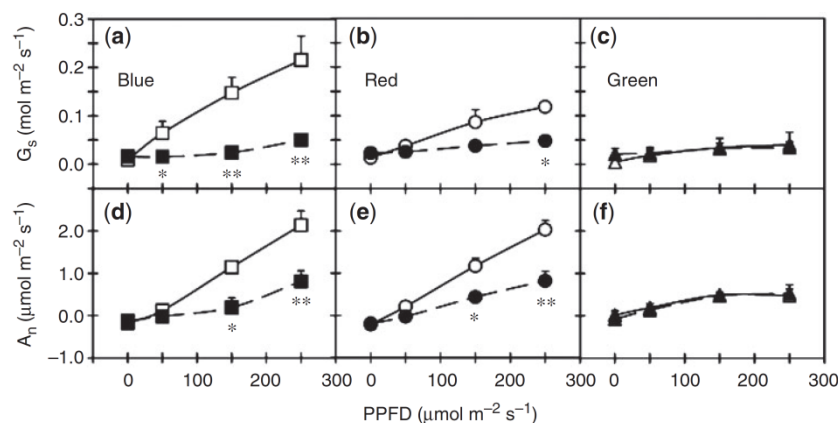
In dit onderzoek willen we dan ook het zwaartepunt leggen op het identificeren van en het opheffen van de blokkade voor opening van de huidmondjes, zodat de plantfotosynthese stijgt. Uitgangspunt hierbij is minimaal eenzelfde groei te realiseren, maar dan in een kortere tijd en met een betere benutting van het daglicht. Hierdoor zijn minder belichtingsuren voor dagverlenging nodig. Dit bespaart energie en verlaagt de productiekosten.

Vanuit de theorie is bekend dat lichtkwaliteit (lichtkleur), luchtvochtigheid (lagere VPD), CO₂-gehalte, lichtkwantiteit (daglengte en intensiteit) en de vraag naar assimilaten (sink) de opening van de

huidmondjes kunnen beïnvloeden. Deze factoren zijn in twee proefrondes onderzocht en worden hieronder kort toegelicht.

1.1.1 Lichtkwaliteit

Verschillende lichtkleuren kunnen gebruikt worden als stuurlicht om bepaalde processen in de plant in gang te zetten. Het is bekend dat huidmondjes sneller openen onder blauw licht (Shimazaki *et al.*, 2007). Normaal gesproken gaan huidmondjes sowieso verder open bij een hogere lichtintensiteit, omdat de plant dan meer CO₂ nodig heeft om de fotosynthese op gang te houden (Roelfsema *et al.*, 2006). Blauw licht zorgt voor de opening van huidmondjes, ongeacht de fotosynthese-activiteit van een plant op dat moment (Busch, 2014). Hierdoor zouden huidmondjes verder open kunnen gaan en ook open blijven wanneer extra blauw licht wordt toegevoegd aan SON-T. SON-T bevat namelijk slechts ~5% blauw licht tussen 400-500 nm. Figuur 2 laat ook duidelijk zien dat huidmondjes het sterkst openen onder invloed van blauw licht. Onder rood licht is het effect kleiner en bij groen licht is vrijwel geen respons te zien. Door de verhoogde huidmondjesopening kan er makkelijker CO₂ het blad binnen komen zodat de fotosynthese hoger kan worden. Hierdoor wordt licht beter benut voor de groei van de plant.



Figuur 2: Effect van blauw, rood en groen licht op de huidmondjesopening (G_s) en de fotosynthese (A_n) bij verschillende lichtintensiteiten. Metingen zijn gedaan aan normaal georiënteerde bladeren (open symbolen) en bladeren die ondersteboven zijn gegroeid (dichte symbolen). Significante verschillen zijn aangegeven met * voor $P < 0.05$ en ** voor $P < 0.01$. (Wang *et al.*, 2011).

1.1.2 VPD

Bij een hogere relatieve luchtvochtigheid, wordt het verschil in luchtvochtigheid van het blad en de omgeving (dampdrukdeficit; afgekort VPD¹) kleiner. Uit eerder onderzoek bij *Miltoniopsis*, *Anturium* en *Cymbidium* is al gebleken dat een lagere VPD de huidmondjesopening stimuleert en zo de fotosynthese stijgt (Trouwborst *et al.*, 2010b; Trouwborst *et al.*, 2011; Trouwborst *et al.*, 2012). In de middaguren zien we vaak een lagere fotosynthese, ook bekend als middagdepressie (Muraoka *et al.*, 2000). In de praktijk loopt de temperatuur iets op in deze uren, waardoor ook de VPD sterk oploopt. Als reactie hierop sluiten de huidmondjes (Figuur 3) en wordt de verdamping beperkt (Figuur 4).

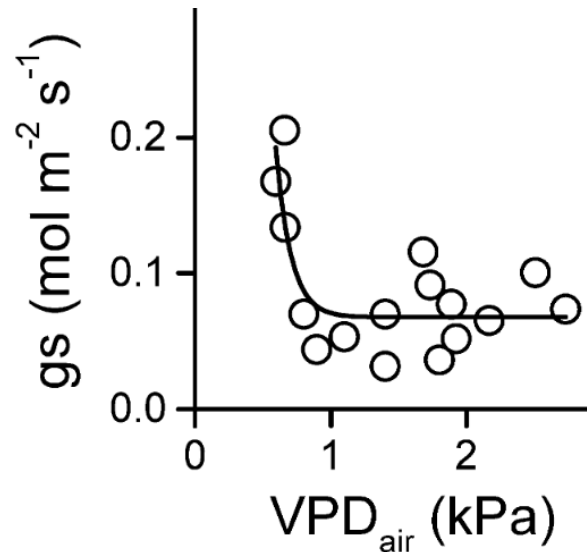
¹ Het dampdruk-deficit tussen blad en kaslucht (VPD) is de drijvende kracht achter gewasverdamping. De mate van verdamping is een samenspel van de *drijvende kracht* (=VPD) en de *weerstand* (=huidmondjesgeleidbaarheid). Hetzelfde principe geldt bij water uit de kraan. De waterstraal wordt bepaald door de *druk* in de waterleiding en de *openingsstand* van de kraan.

De VPD wordt als volgt bepaald:

1. Bepaling van de dampdruk in de kaslucht (berekend uit de temperatuur en de RV van de kaslucht)
2. Bepaling van de dampdruk in de plant (berekend uit de planttemperatuur en 100% RV in het blad)
3. Het verschil is de VPD (uitgedrukt in kPa, niet te verwarren met vochtdeficit ofwel VD, uitgedrukt in g/m³)

Over het algemeen is bij een hoge RV de VPD laag en bij een lage RV de VPD hoog. Echter, bij een gelijkblijvende temperatuur en RV van de kaslucht, kan de VPD toch toenemen door een stijgende planttemperatuur.

Hierdoor kan de plant zich ook minder goed koelen en stijgt de planttemperatuur nog verder (Trouwborst et al., 2010a). Om deze middagdepressie te voorkomen, zal de VPD dus laag genoeg moeten zijn, zodat huidmondjes niet sluiten.



Figuur 3: Opening van de huidmondjes in relatie tot de VPD bij Kokospalm. Te zien is dat huidmondjes sluiten bij een te hoge VPD. Bij een VPD van 1.0 kPa of meer kan er nauwelijks meer CO₂ opgenomen worden. (Bron: Passos et al., 2008)

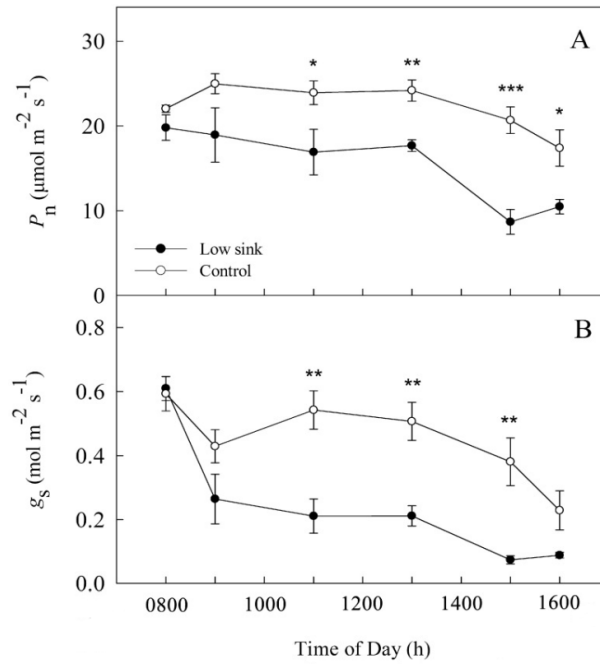
1.1.3 Daglengte

Onafhankelijk van de lichtkleur, kunnen ook de belichtingsduur en –intensiteit een effect op de huidmondjesopening en de fotosynthese hebben. Bij veel planten is de fotosynthese aan het begin van de dag veel lager dan de rest van de dag. Vanuit het donker moet de plant als het ware eerst wennen aan het licht, voordat de fotosynthese echt goed op gang komt. Dit noemen we het opstart-effect van de plant.

Van veel processen in de plant wordt de activiteit gereguleerd door een interne klok. Zo is bijvoorbeeld bekend dat de bladexpansie (lengtegroei) van de plant per dagdeel wordt gereguleerd door de biologische klok van de plant (Walter & Schurr, 2005). Ook varieert de gevoeligheid voor licht van de plant per moment van de dag voor de fotoreceptoren (voor meer achtergrond over fotoreceptoren, zie Trouwborst et al., 2013d). Dit geldt voor de invloed van lichtintensiteit, maar ook voor de invloed van het lichtspectrum. Deze gevoeligheid wordt aangestuurd door de activatie van klokgereguleerde genen, die op hun beurt weer worden aangestuurd door het gegeven dag/nacht-ritme (McClung, 2011; Dodd et al., 2014). Mogelijk is ook de genetische aansturing van de huidmondjesopening van planten die van origine uit de tropen komen (rond de 12 uur daglicht) intern dusdanig gereguleerd dat lange dagen niet zinvol zijn. Bij een kortere dag zouden tevens de laatste inefficiënte uren van de dag als het ware overgeslagen worden, zie ook 1.1.4 sink-limitatie.

1.1.4 Vraag naar assimilaten (Sink-limitatie)

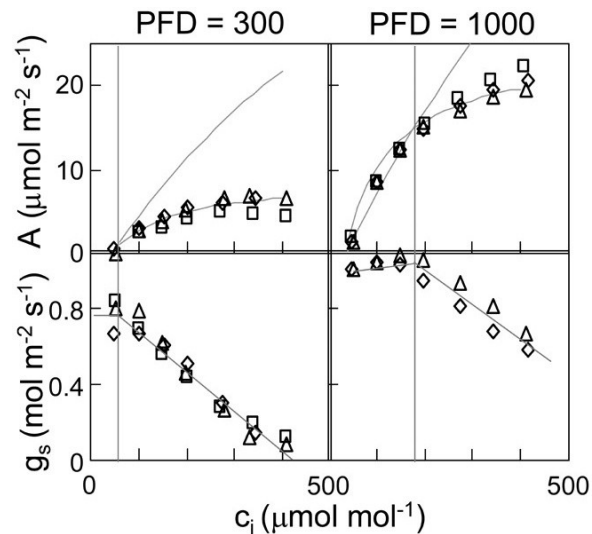
Een ander aspect is de vraag naar assimilaten. Vanuit de literatuur is bekend dat de fotosynthese aan het eind van de dag sterk kan afnemen als er minder vraag naar assimilaten is (Figuur 4; Yan et al., 2013). Wanneer de plant de hele dag actief is geweest, zit de plant al vol suikers en sluiten de huidmondjes, waardoor de fotosynthese afneemt (DaMatta et al., 2008). Als de middagdepressie hierdoor veroorzaakt wordt, zou een verhoging van de temperatuur de oplossing kunnen zijn. Bij een hogere temperatuur is de plant actiever en kan de plant meer assimilaten gebruiken. Zo stijgt bij een hogere temperatuur de bladafsplittingsnelheid (Savvides et al., 2014) Andersom kan ook beredeneerd worden, dat als er vrijwel geen dip in de fotosynthese is, de plant meer licht aan zou kunnen en op die manier harder kan groeien.



Figuur 4: Fotosynthese en huidmondjesopening bij bonen (*Vicia faba* L.) met sink-limitatie (dichte symbolen) en zonder sink-limitatie (open symbolen).. Te zien is dat zowel de fotosynthese als de huidmondjesopening hoger blijven als er meer vraag is naar assimilaten (Yan et al., 2013).

1.1.5 Effect van CO₂-concentratie op de huidmondjesopening

Bij te lage CO₂-concentraties wordt de plant geremd in de fotosynthese door een gebrek aan beschikbare CO₂. In deze fase geldt: meer CO₂ is meer fotosynthese. Echter, bij hogere CO₂-concentraties vlakt dit effect sterk af (Figuur 5 boven). Ook kunnen huidmondjes sluiten bij te hoge CO₂-concentraties (Figuur 5 onder). Bij Kalanchoë sluiten de huidmondjes dusdanig ver dat daardoor de fotosynthese juist lager wordt (Trouwborst et al., 2013c). Hoe sterk de huidmondjesopening afneemt en wat de optimale CO₂-concentratie is, hangt af van het klimaat waarbij de plant zich ontwikkeld heeft. Daarom is het belangrijk om per gewas in beeld te brengen wat de meest optimale CO₂-concentratie is.



Figuur 5: Respons van fotosynthese (A) en huidmondjesgeleidbaarheid (G_s) op de CO₂-concentratie (C_i) bij Late Stekelnoot (*Xanthium Strumarium*) bij 300 en 1000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ licht. Te zien is dat bij een hoog lichtniveau (rechts) CO₂ bij lage concentraties direct meer fotosynthese oplevert en geen negatief effect heeft op de huidmondjesopening (G_s). Bij hogere concentraties neemt de meeropbrengst door verhoogd CO₂ af en sluiten de huidmondjes snel, (Bron: Messinger et al., 2006).

1.2 Doelstelling

Het hoofddoel van dit project is een besparing op elektraverbruik voor assimilatiebelichting in de wintermaanden gedurende de teelt van potplanten met huidmondjeslimitatie. Dit kan door het totaal aantal belichtingsuren zo efficiënt mogelijk in te zetten. De mogelijkheden hiervoor werken twee kanten op:

- Teelttechnisch is de doelstelling om een strategie te ontwikkelen waarbij de huidmondjes maximaal worden gestimuleerd om te openen. Uitgangspunt hierbij is een actievere fotosynthese en hogere benutting van zowel natuurlijk daglicht als van assimilatiebelichting.
- Door het daglicht beter te benutten voor groei, kan met behoud van productie een kortere daglengte worden aangehouden of zijn er minder dagen belichting nodig voor een volledige teeltronde.

In dit project is gekozen om te werken met Anthurium, Guzmania en Miltoniopsis. De kansen voor elektrabesparing gelden ook voor andere potplanten waar de fotosynthese gelimiteerd wordt door de huidmondjes.

1.3 Onderzoeksvragen

Dit onderzoek richt zich op vijf factoren die mogelijk van invloed zijn op de fotosynthese-activiteit:

1. Lichtkleuren: Kan extra blauw licht de fotosynthese verhogen?
 - Vanuit de theorie is bekend dat blauw licht bladeren een impuls geeft om huidmondjes te openen. De vraag is of dit ook geldt voor Anthurium, Bromelia en Miltoniopsis en of dit leidt tot extra fotosynthese, dus extra groei per dag. Daarnaast is de vraag of voor dit effect altijd blauw licht toegevoegd moet worden aan SON-T belichting of dat alleen blauw licht aan het begin van de lichtperiode een zelfde effect geeft.
 - Tevens is de vraag of het lightspectrum van SON-T voldoet als assimilatielicht of dat er beter lamplicht met een breed spectrum kan worden toegepast.
2. Daglengte: Zorgt een kortere daglengte met een hogere lichtintensiteit voor een betere opening van de huidmondjes en dus voor meer CO₂-opname per dag?
 - De verwachting is dat huidmondjes niet de hele dag even ver geopend zijn. De vraag hierbij is of huidmondjes sneller openen als de dag begint met een hogere lichtintensiteit. Daarnaast is de vraag of de huidmondjes tot het eind van de dag open blijven als de planten minder uren per dag belicht worden.
3. VPD: Resulteert een verlaging van de VPD van 0.9 naar 0.5 in een hogere huidmondjesopening en een hogere fotosynthese-activiteit?
 - Een lagere VPD zorgt in het algemeen voor meer huidmondjesopening. De verwachting is dat meer huidmondjesopening ook meer fotosynthese tot gevolg heeft. De vraag is vanaf welke VPD huidmondjes gaan sluiten en tot aan welke huidmondjesgeleidbaarheid de fotosynthese niet beperkt wordt.
4. CO₂ dosering: Tot welke CO₂ concentratie neemt de fotosynthese toe? En heeft dit effect op de huidmondjesopening?
 - CO₂-verzadiging zal optreden vanaf een bepaalde concentratie en meer doseren vanaf dat punt heeft geen nut. Daarnaast is de verwachting dat huidmondjes verder gaan sluiten vanaf een bepaalde CO₂-concentratie. Daarom is het belangrijk om hierin een optimum te vinden om de hoogste CO₂-opname te kunnen realiseren.
5. Sinklimitatie: Blijft de fotosynthese-activiteit hoger vanaf het begin tot aan het eind van de dag als de vraag naar assimilaten (sink) groter is?
 - Uit de theorie is bekend dat de fotosynthese-activiteit over de dag hoger blijft als de vraag naar assimilaten hoger is. Door het verhogen van de temperatuur zou de plantontwikkeling sneller kunnen gaan, waardoor de vraag naar suikers ook groter wordt. Als de vraag naar suikers inderdaad een beperkende factor is voor CO₂-opname per dag, kan met een hogere sink forse winst in CO₂-opname worden behaald.

Door deze factoren onafhankelijk van elkaar te onderzoeken, wordt in beeld gebracht welke strategie het meest geschikt is om de fotosynthese te activeren.

1.4 Leeswijzer

Het rapport is als volgt opgebouwd:

- Hoofdstuk 2 omschrijft de gevolgde onderzoeksmethoden.
- Hoofdstuk 3 geeft de resultaten, discussie en conclusies van Anthurium
- Hoofdstuk 4 geeft de resultaten, discussie en conclusies van Bromelia
- Hoofdstuk 5 geeft de resultaten, discussie en conclusies van Miltoniopsis
- Hoofdstuk 6 schetst de algemene conclusies
- Bijlage 1 gaat dieper in op de gebruikte begrippen rondom de fotosynthese

1.5 Gebruikte begrippen in het rapport

In Tabel 1 worden de meest gebruikte begrippen kort toegelicht. Lezers die deze begrippen niet kunnen plaatsen, worden aangeraden Bijlage 1 te lezen.

Tabel 1. Toelichting van de meest gebruikte begrippen in het rapport.

Begrip	Toelichting
C3-fotosynthese	'Normale' fotosynthese zoals optreedt bij de meeste planten. Dit proces bestaat uit twee deelprocessen die tegelijkertijd plaats vinden: Lichtreactie: gemeten d.m.v. chlorofyl-fluorescentie en uitgedrukt in elektronentransportsnelheid (ETR). Donkerreactie: Binding van CO ₂ (en O ₂ , zie fotorespiratie) via Rubisco (centraal enzym uit de Calvin-cyclus) en verdere verwerking van CO ₂ tot suiker. De snelheid van de donkerreactie is o.a. afhankelijk van de energie die wordt geleverd door de lichtreactie, het aanbod van CO ₂ en de efficiëntie van Rubisco
Calvin-cyclus	Binding van CO ₂ via Rubisco en verdere verwerking van CO ₂ tot suiker. Ook wel lichtonafhankelijke reactie of donkerreactie genoemd
ETR	Elektronentransport-snelheid; de snelheid van de lichtreactie van de fotosynthese. Met andere woorden: ETR is de door licht opgewekte energiestroom die aangewend kan worden om suikers te maken. Deze wordt gemeten door middel van chlorofyl-fluorescentie. Voor details over het meten van de ETR via chlorofyl-fluorescentie, zie Pot <i>et al.</i> (2011).
Fotorespiratie	Het enzym Rubisco bindt O ₂ i.p.v. CO ₂ en er komt CO ₂ vrij. Dit is dus een verliespost. Hoe hoger de verhouding O ₂ /CO ₂ hoe meer fotorespiratie er plaats vindt.
Huidmondjes	Poriën in het blad waardoor CO ₂ naar binnen kan en water naar buiten gaat (verdamping). De mate van opening wordt weergegeven als stomataire geleidbaarheid (Gs)
Rubisco	Ribulose-bifosfaat-carboxylase/oxygenase: Centraal enzym voor de eerste stap in de Calvin-cyclus: Het bindt CO ₂ aan RuBP, en in een aantal vervolgstappen worden suikers gevormd. NB afhankelijk van de verhouding CO ₂ /O ₂ in het blad bindt Rubisco ook zuurstof. Dit wordt fotorespiratie genoemd.
Sinklimitatie	Beperking van de fotosynthese doordat er een te lage vraag naar assimilaten is. Bijvoorbeeld omdat bladafplitsing en bladuitgroei traag verloopt.
Stomataire Geleidbaarheid (Gs)	Mate van opening van de huidmondjes. De meeteenheid luidt mol of mmol waterdamp per m ² per seconde

2 Materiaal en methoden

2.1 proefronde I

2.1.1 Plantmateriaal

De proeven zijn uitgevoerd met drie verschillende gewassen: Anthurium cv. 'Red King', Miltoniopsis cv. 'Newton Falls', Bromelia cv. 'Guzmania Jive'. De Anthuriums zijn de eerste 6 weken opgekweekt bij Rijnplant BV. Miltoniopsis is de eerste 10-12 weken opgekweekt bij VG Orchids en Bromelia de eerste 6-8 weken bij Bunnik Vriesea's BV. In week 33 van 2014 zijn de planten afgeleverd bij Plant Lighting B. V. voor verdere opkweek. Hier werden de planten verdeeld over 6 klimaat-units. In elke unit werd een andere behandeling gegeven. In week 43 zijn de Anthuriums uit de units verwijderd. Bromelia en Miltoniopsis zijn in week 49 teruggegaan naar de betreffende telers.

2.1.2 Teeltcondities proefronde I

De planten groeiden in 6 klimaat-units van 0.8 bij 0.8 m ieder, bij Plant Lighting te Bunnik. In iedere unit stonden 10 Anthuriums, 12 Miltoniopsis en 9 Bromelia's (Foto 1). In alle units was de luchttemperatuur gedurende de dag/nacht 22.3/20.5 °C met een etmaalgemiddelde van 21.6 °C. Vanaf week 43 stonden er alleen nog maar Bromelia en Miltoniopsis planten in de klimaat-units en is de temperatuur één graad omhoog gezet. De RV was 67 ± 2 % voor alle units (VPD \approx 0.9), behalve bij de hoog RV behandeling. Hier was de RV 85-90% (VPD \approx 0.5). De CO₂ werd gedoseerd tot een concentratie van 550-600 ppm (zuivere CO₂) tussen 7:30 en 22:00 uur. 's Nachts werd er geen CO₂ gedoseerd.

Er werd naar behoefte water gegeven. Dit was voor Anthurium ongeveer iedere twee weken en voor Miltoniopsis en Bromelia ongeveer iedere week. Hierbij werd voor Anthurium gebruik gemaakt van standaard orchideeën mix (EC=2.2; pH=5.6-5.8), voor Miltoniopsis ook standaard orchideeën mix (EC=0.8; pH=5.8-6.0) en voor Bromelia werd Bromeliavoeding (EC=1; pH=5.5) gebruikt. Er is gemeten aan bladeren die gedurende de proef zijn ontwikkeld. Hiertoe werd van iedere plant het jongst mogelijke blad gemerkt bij aankomst in de klimaatkamer. Zo was duidelijk te zien welke bladeren zich na aankomst in de klimaat-unit hebben ontwikkeld. Metingen werden alleen gedaan aan bladeren die zich in het nieuwe klimaat hebben ontwikkeld. Na de metingen zijn de planten terug gegaan naar de kwekers om ze te kunnen beoordelen en eventueel te blijven volgen. Hierbij zijn door de kwekers geen bijzonderheden geconstateerd.



Foto 1: Planten in de klimaat-units bij aankomst. Van iedere plant werd een zo jong mogelijk blad gemerkt. Zo konden bladeren die in de unit zelf waren ontwikkeld, gemeten worden.

2.1.3 Behandelingen proefronde I

De behandelingen waren er op gericht om het effect van verschillende lichtspectra, daglengte en luchtvochtigheid op de huidmondjesopening en de fotosynthese duidelijk te maken. De verschillende lichtbehandelingen in de 6 units zijn weergegeven in Tabel 2.

De belichting in de klimaat-units was een combinatie van kunstmatig daglicht en bijbelichting met SON-T en eventuele aanvullingen. Het kunstmatig daglicht werd in alle behandelingen toegepast om het daglicht in kassen in de Nederlandse winter te simuleren. Dit kunstmatig daglicht werd gecreëerd door een op LED-lampen gebaseerde lichtbron. Deze lichtbron produceerde licht met een spectrale samenstelling die vrijwel gelijk is aan het lichtspectrum van natuurlijk daglicht (golflengtegebied 400-760 nm). De intensiteit van dit daglicht was bij alle behandelingen $68.7 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ gedurende 7 uur van 9:00 tot 16:00 uur. Dit resulteerde in een daglichtsom van $1.7 \text{ mol}/\text{m}^2/\text{dag}$. Dit is vergelijkbaar met de gemiddelde lichtsom daglicht in de kas gedurende enige weken rondom de kortste dag.

Het kunstmatig daglicht werd bij alle behandelingen aangevuld met assimilatielicht tot een lichtsom van $4.25 \text{ mol}/\text{m}^2/\text{dag}$ (Tabel 2). Voor de controle en de hoog RV-behandeling was dit met $50 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ SON-T. Voor de + blauw licht behandeling was dit $40 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ SON-T en $10 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ blauw licht (450 nm). Voor de 'opstart' blauw behandeling $50 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ SON-T, voorafgegaan door een half uur $10 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ blauw licht. Voor de wit licht behandeling was dit $50 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ kunstmatig daglicht en voor de korte dag behandeling $70 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ SON-T. Dit extra licht brandde van 1:00 tot 15:00 uur, behalve bij de korte dag.

Tabel 2: Behandelingen in de zes verschillende klimaat-units. In alle units was $68.7 \mu\text{mol}$ kunstmatig daglicht aanwezig van 9:00-16:00 uur. De belichtingstijden per lichtbron staan vermeld achter de lichtintensiteit. De RV was voor alle behandelingen 70% ($\text{VPD}\approx 0.9$), behalve voor de hoog RV-behandeling ($\text{VPD}\approx 0.5$).

	Assimilatielicht ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)	Blauw licht ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)	Lichtsom ($\text{mol}/\text{m}^2/\text{dag}$)
controle	SON-T 50 (1:00-15:00)		4.25
+ blauw licht	SON-T 40 (1:00-15:00)	10 (1:00-15:00)	4.25
opstart blauw	SON-T 50 (1:06-15:00)	10 (0:36-1:06)	4.25
hoog RV (>85%)	SON-T 50 (1:00-15:00)		4.25
wit licht	'daglicht' 50 (1:00-15:00)		4.25
korte dag	SON-T 70 (5:00-15:00)		4.25

2.2 proefronde II

2.2.1 Plantmateriaal

In proefronde II zijn dezelfde gewassen gebruikt als in proefronde I en zijn er deels andere behandelingen uitgevoerd. Voor Anthurium en Bromelia zijn planten van dezelfde leeftijd als in proefronde I geleverd. Voor Miltoniopsis zijn planten van 21-22 weken oud geleverd. In week 49 van 2014 zijn de planten afgeleverd bij Plant Lighting B. V. voor verdere opkweek. Hier werden de planten verdeeld over de 6 klimaat-units. Twee units werden gebruikt voor Anthurium en 4 voor Miltoniopsis en Bromelia. In elke unit werd een ander klimaat aangehouden. Na afloop van de metingen zijn de planten teruggegaan naar de betreffende telers: Anthurium (week 5), Guzmania (week 6) en Miltoniopsis (week 7) om verder te worden gevolgd of er nog bijzonderheden optraden.

2.2.2 Behandelingen en teeltcondities proefronde II

Voor Bromelia en Miltoniopsis werd de simulatie van een winterteelt herhaald wat betreft de controle, de '+ blauw licht' behandeling en hoog RV. Bij de hoge temperatuur was de belichting hetzelfde als bij de controle. Voor Anthurium werd een voorjaarsteelt gesimuleerd met $150 \text{ mol}/\text{m}^2/\text{s}$ kunstmatig daglicht en $70 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ SON-T. De lichtsom was hier $7.75 \text{ mol}/\text{m}^2/\text{dag}$. In Tabel 3 staan de details van de behandelingen.

Tabel 3: Behandelingen in de zes verschillende klimaat-units. In alle units was 68.7 μmol kunstmatig daglicht aanwezig van 9:00-16:00 uur. Belichtingstijden per lichtbron staan vermeld achter de lichtintensiteit. De RV was voor alle behandelingen 70% ($\text{VPD}\approx 0.9$), behalve voor de hoog RV-behandeling ($\text{VPD}\approx 0.5$) en de hoge temperatuur behandeling (76% RV, $\text{VPD}\approx 0.9$). In units met de behandelingen 'controle', '+ blauw licht', 'hoge temperatuur' en 'hoog RV' stonden alleen *Miltoniopsis* en *Bromelia*. In de andere twee units stonden alleen *Anthurium*.

	SON-T licht ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)	Blauw licht ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)	Lichtsom ($\text{mol}/\text{m}^2/\text{dag}$)
Controle	50 (1:00-15:00)		4.25
+ Blauw licht	40 (1:00-15:00)	10 (1:00-15:00)	4.25
hoge temperatuur	50 (1:00-15:00)		4.25
hoog RV (85-90 %)	50 (1:00-15:00)		4.25
Anthurium controle	70 (4:00-9:00)		7.75
Anthurium hoog RV	70 (4:00-9:00)		7.75

Anthuriums werden geteeld met 16 planten per unit, één met hoog RV en een controlebehandeling. In de andere 4 units stonden 20 *Miltoniopsis* en 10 *Bromelia*'s (Foto 2). In alle units was de luchttemperatuur gedurende de dag/nacht $\sim 22/20$ °C met een etmaalgemiddelde van ~ 21 °C. Een uitzondering hierop was de hoge temperatuurbehandeling met een temperatuur van 25.2/24.9 D/N en een etmaalgemiddelde van 25.1 °C (Tabel 4). Bij de hoge temperatuur behandeling was de RV 76% ($\text{VPD}\approx 0.9$). Verdere teeltcondities waren gelijk aan die van proefronde I.

Tabel 4: Gerealiseerde temperatuur in proefronde II per klimaat-unit, gedurende de dag en de nacht.

	Temperatuur dag (°C)	Temperatuur nacht (°C)	Temperatuur Etmaal (°C)
Controle	21.7	19.8	20.9
+ blauw licht	21.8	19.9	21.0
hoog RV (85-90%)	22.0	20.8	21.5
hoge temperatuur	25.2	24.9	25.1
Anthurium controle	21.4	19.6	20.7
Anthurium Hoog RV	21.7	19.9	21.0

Bij *Anthurium* is er gemeten aan bladeren die gedurende de proef zijn ontwikkeld. Hiertoe werd van iedere plant het jongst mogelijke blad gemerkt bij aankomst in de klimaatkamer. Zo was duidelijk te zien welke bladeren zich na aankomst in de klimaat-unit hebben ontwikkeld. Bij *Miltoniopsis* en *Bromelia* is aan bladeren gemeten die al in de kas zijn ontwikkeld.



Foto 2: Planten in de klimaat-units aan het eind van proefronde II. In units met de behandelingen 'controle', '+ blauw licht', 'hoge temperatuur' en 'hoge RV' stonden alleen *Miltoniopsis* en *Bromelia*'s (links). In de andere 2 units stonden alleen *Anthuriums* (rechts).

2.3 Metingen

Fotosynthese-metingen proefronde I en II

Met een draagbare fotosynthesemeter (LI-COR 6400) zijn de volgende metingen gedaan:

- Lichtrespons metingen
- CO₂-respons metingen
- Meting van huidmondjesgeleidbaarheid en fotosynthese over de dag, gemeten bij de lichtomstandigheden van dat moment.

Anthurium is gemeten bij een bladtemperatuur van 22 °C en Miltoniopsis en Bromelia bij een bladtemperatuur van 23 °C.

Metingen plantontwikkeling

Aan het eind van proefronde II zijn metingen gedaan om de plantontwikkeling gedurende de proef te meten:

- Bij Anthurium is totale planthoogte gemeten en het aantal bloemen dat was begonnen met ontvouwen is geteld. Aan het begin van de proefronde is het jongste blad gemerkt (hoogste blad op dat moment). Het aantal nieuwe bladeren is geteld als het aantal bladeren dat hoger was dan het gemerkte blad. Bij Anthurium is aan het eind van proefronde II tevens de samenstelling van het blad (nutriënten en percentage drogestof) gemeten van de hoog RV-behandeling ten opzichte van planten uit dezelfde partij die bij Rijnplant opgegroeid waren (rapportage BLGG AgroXpertus).
- Bij Bromelia is aan het begin van de proefronde het jongste blad dat gemerkt kon worden gelabeld (Foto 3). Aan het eind van de proefronde zijn alle bladeren geteld vanaf dit blad tot aan het blad in een zelfde stadium. Ook is de lengte van het gemerkte blad vanaf de bladschede tot de punt gemeten.
- Bij Miltoniopsis is aan het eind van de proefronde de totale planthoogte vanaf de potgrond gemeten. Ook is het aantal bladeren van de grootste scheut geteld en is het totaal aantal scheuten per plant geteld.

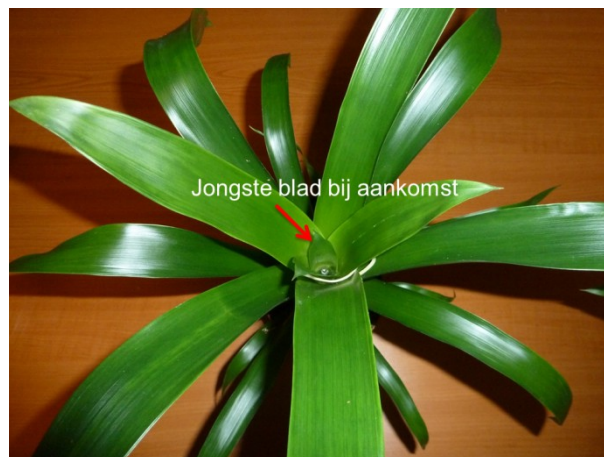


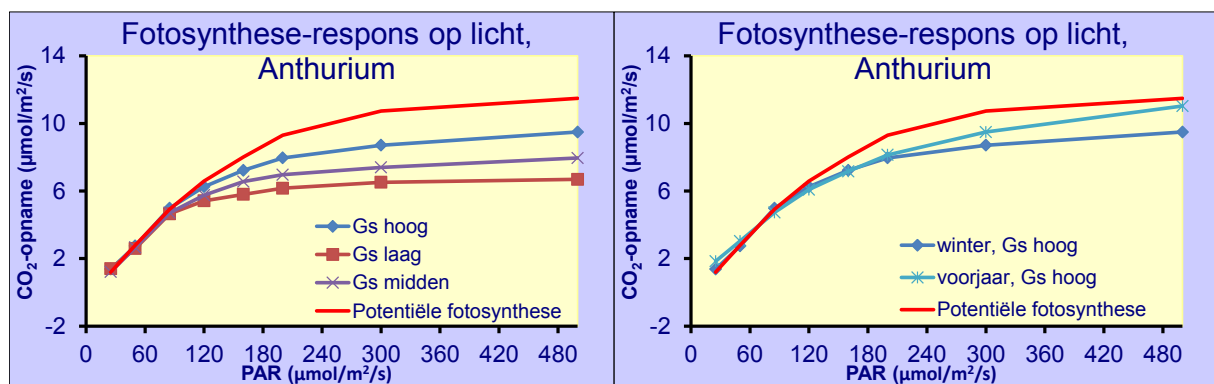
Foto 3: Formaat van het jongste blad bij aankomst dat gemerkt kon worden. Met behulp van een elastiekje om het blad kon de bladontwikkeling gevolgd worden.

3 Resultaten en discussie Anthurium

3.1 Lichtrespons van Anthurium

Om de lichtrespons te bepalen, is de fotosynthese bij verschillende lichtniveaus en bij verschillende gradaties van huidmondjesopening (G_s) gemeten (Figuur 6). Aan de hand van de ETR^2 bij een bepaalde lichtintensiteit, kan de potentiële fotosynthese worden berekend (rode lijn in Figuur 6). Dit is de maximaal haalbare fotosynthesewaarde bij een bepaald CO_2 -niveau onafhankelijk van de huidmondjes.

Bij een lage lichtintensiteit, is de fotosynthese vrijwel gelijk aan de potentiële fotosynthese, ongeacht de huidmondjesopening. Kortom, bij lichtintensiteiten tot ongeveer $85 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ is de huidmondjesopening niet limiterend voor de fotosynthese. Omdat CO_2 bij een hoge lichtintensiteit sneller wordt opgenomen, zal de aanvoer van CO_2 van buiten naar binnen het blad ook groot genoeg moeten zijn. Daarvoor is het belangrijk dat de huidmondjes ver genoeg open staan (zie ook bijlage 1). Bij voldoende geopende huidmondjes, is de fotosynthese ook bij $120 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ nog gelijk aan de potentiële fotosynthese. Bij hogere lichtintensiteiten dan waaronder de plant is geteeld, wordt de potentiële fotosynthese niet gehaald. Anthuriums die onder een hogere lichtintensiteit geteeld zijn (simulatie voorjaarsteelt) halen bij hoge lichtintensiteiten waarden dichter bij de potentiële fotosynthese dan planten die geteeld zijn onder een lagere lichtintensiteit (simulatie wintersteelt) (Figuur 6 rechts).



Figuur 6: Fotosynthese-lichtrespons van Anthurium, gemeten bij een simulatie van de wintersteelt bij verschillende huidmondjesopening (links) en bij een simulatie van winter- en voorjaarsteelt bij open huidmondjes (rechts). De rode lijn geeft de potentiële fotosynthese aan, deze is berekend op basis van de ETR . Te zien is dat als de huidmondjes voldoende ver open staan, tot $120 \mu\text{mol}$ de potentiële fotosynthese bereikt wordt (links). Planten die geteeld zijn onder een hogere lichtintensiteit, kunnen ook bij hogere lichtintensiteiten fotosynthese-waarden bereiken in de buurt van de potentiële fotosynthese (rechts).

3.2 Verloop van de fotosynthese over de dag bij Anthurium

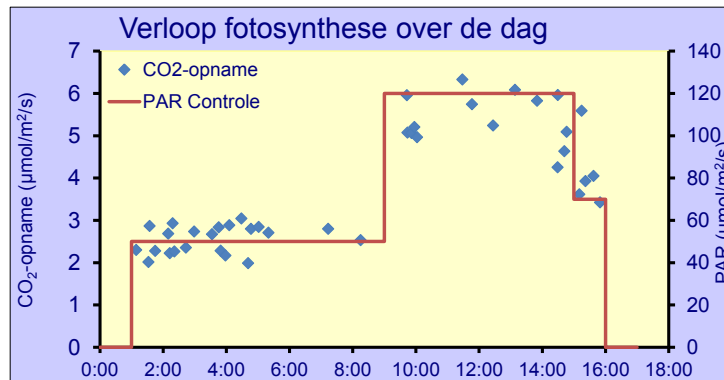
Proefronde I

Zoals aangegeven in de materiaal en methoden zijn er winterdagen gesimuleerd waarbij de SON-T 's nachts om 1:00 uur aanging en waarbij om 9:00 uur het kunstmatig daglicht aanging. Een uur voordat het kunstmatig daglicht uitging, werd de SON-T uitgeschakeld. Dit patroon wordt weergegeven met de rode lijn in Figuur 7. Gedurende de hele lichtperiode zijn metingen gedaan om de fotosynthese en bijbehorende huidmondjesopening (G_s) in beeld te brengen (Figuur 7). Aan de hand van deze

² ETR : Electron Transport Rate ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$); de energiestroom die in het blad op gang komt onder invloed van licht. Vanuit deze hoeveelheid beschikbare energie kan uitgerekend worden hoeveel CO_2 opgenomen zou kunnen worden als dit onbeperkt beschikbaar is. Verdere uitleg over ETR staat in Bijlage I

metingen is de gemiddelde fotosynthese gedurende de volgende tijdvakken bepaald:

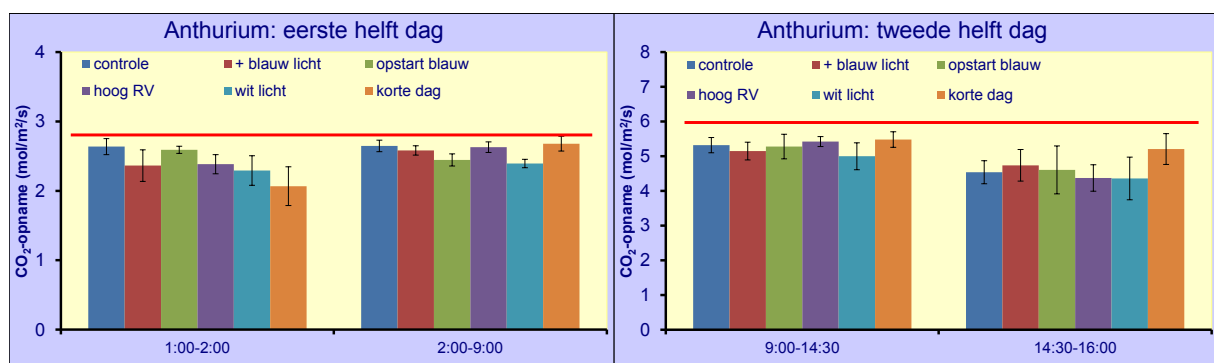
- 1:00-2:30 uur: Start dag
- 2:30-9:00 uur: Rest van de periode onder puur SON-T voordat kunstmatig daglicht aanging
- 9:00-14:30 uur: Uren dat er SON-T + kunstmatig daglicht is
- 14:30-16:00 uur: Einde dag



Figuur 7: Fotosynthesemetingen over de dag bij Anthurium. CO₂-opname is gemeten bij de lichtintensiteit van dat moment. Punten zijn metingen die onafhankelijk van elkaar zijn uitgevoerd.

Het eerste uur dat er belicht wordt, is het opstart-effect van Anthurium klein (zie Figuur 8). Voor alle behandelingen ligt de fotosynthese dicht bij de fotosynthese die gehaald wordt als de huidmondjes ver genoeg open staan (rode lijn in Figuur 8; i.e. de potentiële fotosynthese). Bij de gebruikte assimilatiebelichting van 50 µmol SON-T heeft extra blauw licht (de behandelingen + blauw licht en opstart blauw) of een kortere dag dus weinig toe te voegen aan de fotosynthese-activiteit gedurende het eerste uur van de dag. Ook in de latere ochtenduren ligt de fotosynthese voor alle behandelingen dicht bij de potentiële fotosynthese. Opvallend is ook dat SON-T en wit licht geen verschil maakt.

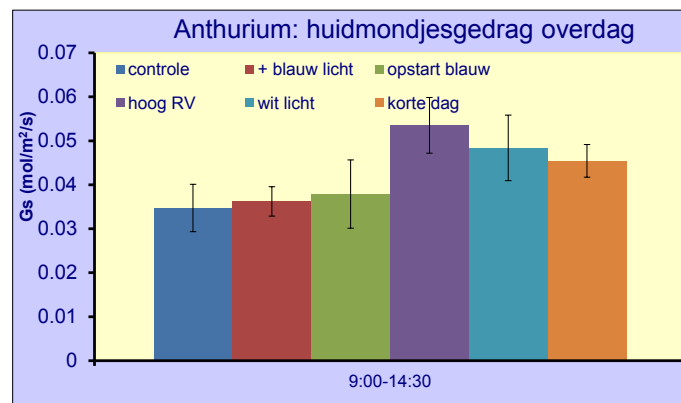
Wanneer de plant overdag 120 µmol krijgt, stijgt de fotosynthese mee en ligt de fotosynthese voor alle behandelingen ook dicht bij de potentiële fotosynthese. Gedurende de laatste 1.5 uur van de dag daalt de fotosynthese licht. Er is dus een klein einde-dag-effect te zien. Ook hier zijn verschillen in het effect op fotosynthese-activiteit tussen de behandelingen klein, dus zal er moeilijk op te sturen zijn. Bovendien is dit slechts een kort deel van de totale lichtperiode. Kortom, bij winterse lichtintensiteiten zijn er voor Anthurium nauwelijks beperkingen op de fotosynthese.



Figuur 8: CO₂-opname over de dag bij Anthurium, gemiddelden over vier tijdvakken: het eerste uur belichting met SON-T (50 µmol), de uren SON-T die daar op volgen, de uren met SON-T en daglicht (50+70=120 µmol) en het einde van de dag. De rode lijn geeft de potentiële fotosynthese aan, berekend op basis van de ETR. NB voor de korte-dag-behandeling is dezelfde indeling gehanteerd, de tijden voor de ochtend liggen echter vier uur later.

Wat wel opvalt is dat de tweede helft van de dag de huidmondjesopening hoger is bij hoog RV (paarse balk in Figuur 9). Omdat de huidmondjes bij alle behandelingen ver genoeg open staan voor voldoende CO₂-opname, levert dit geen extra fotosynthese op. Echter, als de lichtintensiteit nog hoger

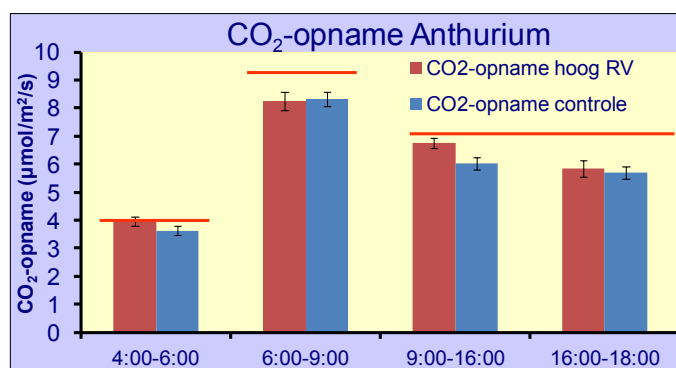
wordt, zou dit mogelijk meer fotosynthese kunnen opleveren. Op basis van dit gegeven is besloten om voor Anthurium in proefronde II het effect van verhoogde RV bij een hoger lichtniveau te onderzoeken.



Figuur 9: Huidmondjesopening overdag bij Anthurium onder verschillende klimaatsomstandigheden.

Proefronde II

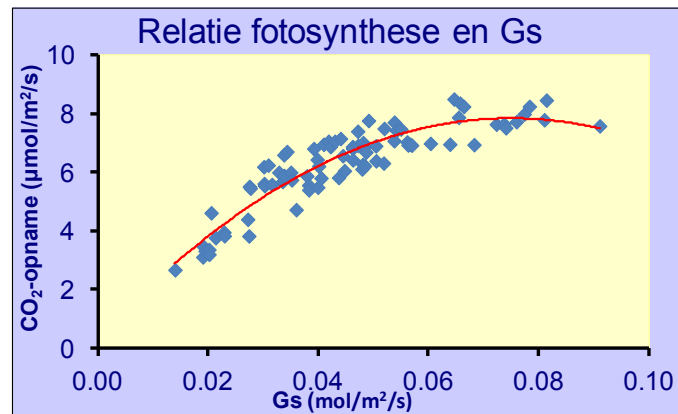
In proefronde II is voor Anthurium het voorjaar gesimuleerd door middel van 12 uur lang kunstmatig daglicht met een lichtintensiteit van 150 μmol (6:00-18:00) en 70 μmol SON-T dat van 4:00-9:00 aan stond. Dit werd uitgevoerd bij 70% (VPD \sim 0.9) en 90% RV (VPD \sim 0.5). Gedurende de eerste twee uur van de dag waarbij de dag begint met 70 μmol SON-T liggen de gemeten fotosynthesewaarden dicht bij de potentiële fotosynthese (Figuur 10). Er is hier dus geen limitatie. In de uren dat SON-T overdag nog aan staat en de totale lichtintensiteit stijgt naar 220 μmol , is de fotosynthese uiteraard hoger, maar liggen deze waarden verder van de potentiële fotosynthese af. Kortom, de hoeveelheid benutte straling is relatief kleiner en de fotosynthese minder efficiënt. Overdag, als de SON-T uitgeschakeld is, is de fotosynthese iets lager dan de potentiële fotosynthese. Aan het eind van de middag dalen de fotosynthesewaarden verder en ligt de fotosynthese dus ook verder van de potentiële fotosynthese vandaan. Tussen beide RV-behandelingen zijn er nauwelijks verschillen. Alleen tussen 9.00 en 16.00 uur lijkt hoog RV een positieve werking te hebben op de fotosynthese. In andere tijdsvakken zijn de verschillen minimaal. De meest voor de hand liggende oorzaak hiervoor is dat een VPD van 0.9 voor dit ras niet limiterend is. Echter, in de praktijk verdampte het gewas zodanig veel dat het een eigen microklimaat maakte: de luchtvochtigheid rondom de planten was vaak hoger dan 70% en de VPD dus nog iets lager (ca. 0.75). Waarschijnlijk is voor de cultivar Anthurium 'Red King' een VPD van 0.7 (RV \sim 75%) dus vrijwel even goed voor het opheffen van de huidmondjesblokkade als een VPD van 0.5 (RV \sim 85%).



Figuur 10: Fotosynthese over de dag bij Anthurium, gemiddelden over vier tijdsvakken: de eerste twee uur SON-T belichting (70 μmol), de uren daglicht met SON-T (70+150=220 μmol), de uren zonder SON-T overdag (150 μmol) en laatste uren aan het einde van de dag. De rode lijnen geven de potentiële fotosynthese weer, berekend op basis van de ETR.

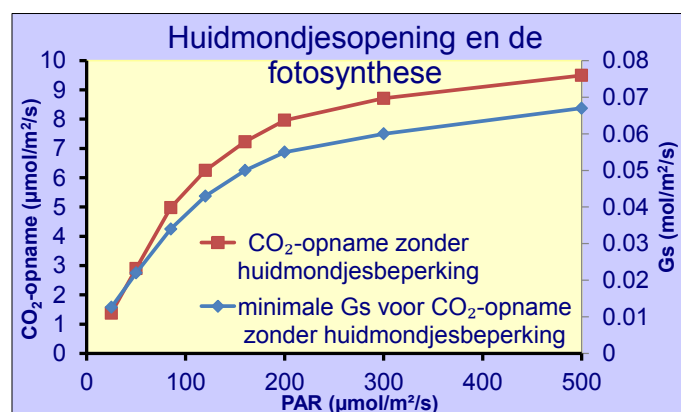
3.3 Fotosynthese en huidmondjesopening bij Anthurium

Zoals eerder aangegeven, vormen huidmondjes een grote barrière voor de CO₂-opname van buiten naar binnen in het blad. De fotosynthesesnelheid is afhankelijk van het lichtniveau en het CO₂-gehalte in het blad. Bij een hoge lichtintensiteit is er een direct verband tussen de fotosynthese en de huidmondjesopening. Hier speelt de beschikbaarheid van CO₂ in het blad een beslissende rol. Bij een lage G_s heeft de plant niet de mogelijkheid om voldoende CO₂ op te nemen, waardoor de fotosynthese niet optimaal kan verlopen (Figuur 11). Bij een hogere G_s is de beschikbaarheid van CO₂ geen beperkende factor meer en hangt de fotosynthese alleen af van de lichtintensiteit.



Figuur 11: Verband tussen fotosynthese en huidmondjesopening (G_s), gemeten bij 200 µmol/m²/s. Wanneer de huidmondjes ver genoeg open staan, is de CO₂-opname continu hoog. Bij een lagere G_s, neemt de fotosynthese direct toe bij een toenemende G_s.

Bij lage lichtintensiteiten zal het CO₂-gehalte in het blad niet veel lager zijn dan buiten het blad. Door verhoging van de lichtintensiteit wordt er meer CO₂ in het blad gebruikt voor de fotosynthese zodat het CO₂-gehalte in het blad zal dalen. De huidmondjes zullen dus afhankelijk van het lichtniveau steeds verder open moeten gaan om het CO₂-gehalte in het blad niet te laag te laten worden. De minimale huidmondjesopening (G_s) die nodig is voor maximale CO₂-opname per lichtniveau, volgt dan ook een vergelijkbaar patroon als de fotosynthese per lichtniveau (Figuur 12). Concreet houdt dit in dat als het lichtniveau in de kas laag is, de huidmondjesopening en dus ook de VPD veel minder belangrijk is dan als er veel licht is.



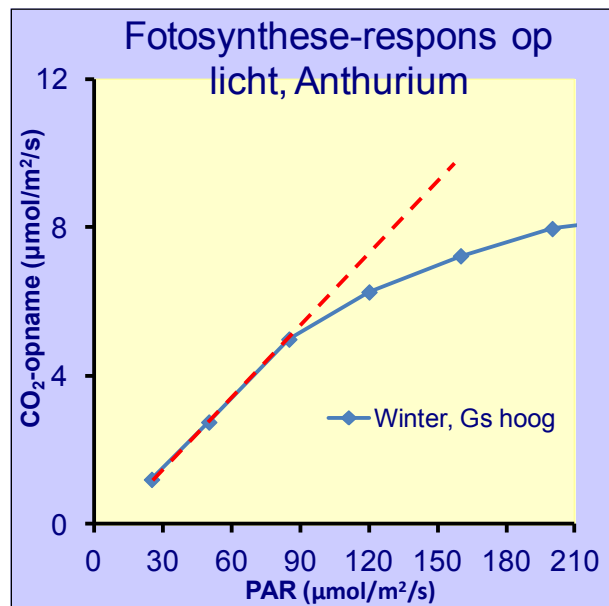
Figuur 12: Huidmondjesopening (G_s) en fotosynthese (CO₂-opname) bij verschillende lichtintensiteiten. Te zien is dat bij een hogere lichtintensiteit ook een hogere G_s nodig is voor de hoogst mogelijke CO₂-opname. Onder een laag lichtniveau is de huidmondjesopening en dus ook de VPD veel minder belangrijk dan onder een hoog lichtniveau. Dit figuur is empirisch samengesteld uit gegevens van het verband tussen fotosynthese en G_s zoals weergegeven in Figuur 11.

3.4 Lichtrendement Anthurium

Op basis van de lichtresponscurve zoals deze weergegeven is in Figuur 6 kan ook het lichtrendement worden bepaald. Hiertoe is in Figuur 13 een rode stippellijn getekend. Zolang als de fotosynthese meeloopt met de rode lijn is de lichtrendement van de fotosynthese 100%. Het is vooral interessant om in dit gebied te belichten. Boven de 85 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ gaat de fotosynthese fors afwijken van de rode stippellijn (Figuur 13 rechts). Dit betekent een forse daling in lichtrendement (Figuur 13 links) van 100% naar 57%. Dit wordt versterkt als de huidmondjes niet ver genoeg open gaan (Figuur 6).

In de winterteelt wordt er in de vroege ochtend belicht met 50 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Het lichtrendement van het lamplicht is dus 100%. In de tweede helft van de dag is de lichtintensiteit inclusief daglicht 120 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Volgens de tabel in Figuur 13 blijft het licht tot 85 μmol voor 100% benut, maar 85-120 μmol daalt naar 57%.

PAR	Rendement fotosynthese Gs hoog
25-50	100%
50-85	100%
85-120	57%
120-160	38%
160-200	29%
200-300	12%
300-500	6%



Figuur 13: Fotosyntheserendement bij open huidmondjes bij toenemend lichtniveau (links) en Fotosynthese-lichtrespons (rechts; zelfde figuur als Figuur 6). Zolang de gemeten lijn evenwijdig loopt met de rode stippellijn is het fotosyntheserendement 100%.

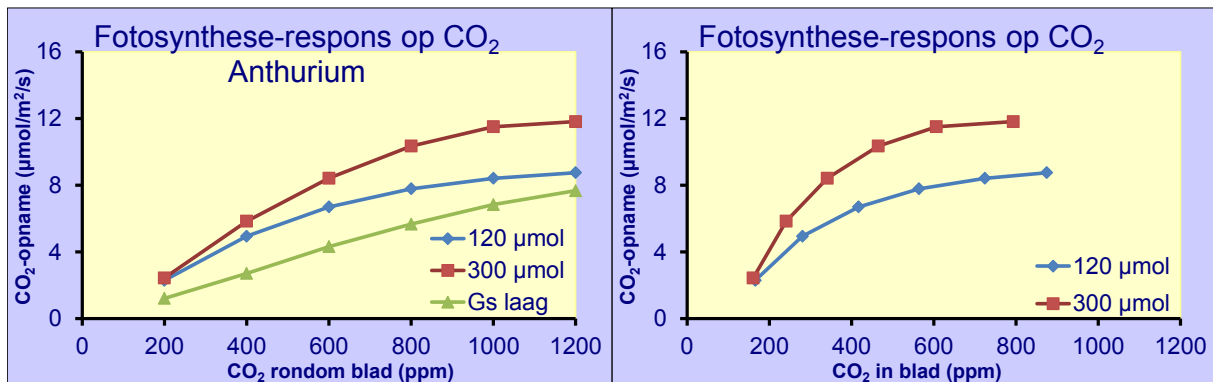
Bij de simulatie van de voorjaarsteelt is er belicht met hogere intensiteiten. In de uren dat alleen SON-T licht aan is (70 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$), is er een fotosynthese van 4 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ gemeten (Tabel 5). Bij 'daglicht' is de lichtintensiteit ruim twee keer zo hoog (150 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) maar de fotosynthese minder dan twee keer zo hoog: rond de 7 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. In de uren dat de SON-T belichting tegelijkertijd met het 'daglicht' aanstond (220 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) kan niet 4 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ worden opgeteld bij de fotosynthese, maar slechts ~ 2 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Kortom, SON-T licht is als bijbelichting overdag veel minder efficiënt dan in de uren voor zonsopkomst. Daarom zal het voor de fotosynthese sneller rendabel zijn om 's nacht te belichten en dus de nacht korter te houden en de SON-T eerder overdag af te schakelen.

Tabel 5: Gemiddelde fotosynthese in de voorjaarsteelt. Metingen zijn gedaan onder drie lichtintensiteiten: SON-T licht (70 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$), kunstmatig daglicht (150 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) en kunstmatig daglicht met SON-T licht (220 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$).

Behandeling	gemeten fotosynthese ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)
SON-T (70 μmol)	3.9
Dag + SON-T (220 μmol)	8.3
Dag (150 μmol)	6.7

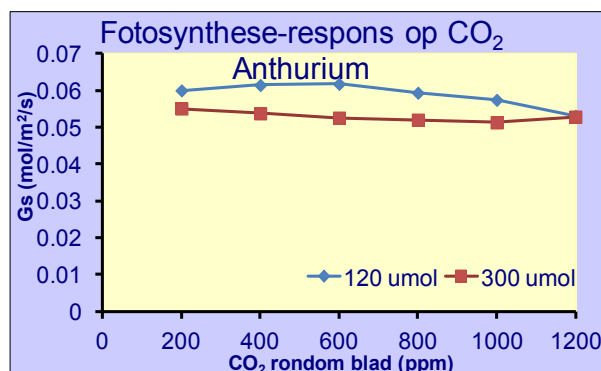
3.5 CO₂-rendement van Anthurium

Door de fotosynthese bij een vast lichtniveau met oplopende CO₂-concentraties te meten, is de CO₂-respons op de fotosynthese in beeld gebracht (Figuur 14). Ook dit vertoont een verzadigingsrespons: Bij toenemend CO₂ wordt de toename in fotosynthese steeds kleiner. Te zien is dat er bij een CO₂-gehalte van 600-700 ppm in het blad CO₂-verzadiging wordt bereikt. Doordat de huidmondjes een barrière voor CO₂ vormen is er wel 1000-1200 ppm CO₂ in de kas nodig om CO₂-verzadiging te bereiken. Als de huidmondjes bijna dicht zitten (Figuur 14 groene lijn, Gs laag) dan is nog meer CO₂ nodig om verzadiging te bereiken. Er is dan dus een veel hogere CO₂-concentratie nodig om dezelfde fotosynthese te halen als met geopende huidmondjes.



Figuur 14: Fotosynthese van Anthurium, gemeten bij twee lichtniveaus (120 en 300 μmol/m²/s) bij verschillende CO₂-concentraties buiten (links) en in (rechts) het blad (n=3).

Vanuit de literatuur is bekend dat huidmondjes sluiten bij hoge CO₂-concentraties (Ainsworth & Rogers, 2007; Trouwborst et al., 2013a). Daarom is het belangrijk dat de CO₂-concentratie in de kas ook niet te hoog is. Uit metingen bij Anthurium blijkt dat de huidmondjes bij 300 en 120 μmol PAR niet of nauwelijks dichtlopen, onafhankelijk van CO₂ (Figuur 15). De huidmondjes lijken dus niet gevoelig voor CO₂. Echter deze metingen laten alleen het effect op korte termijn zien. Uit eerder onderzoek bij paprika is bekend dat planten minder efficiënt met CO₂ omgaan als ze langdurig worden blootgesteld aan hogere CO₂-concentraties (Hogewoning et al., 2014).



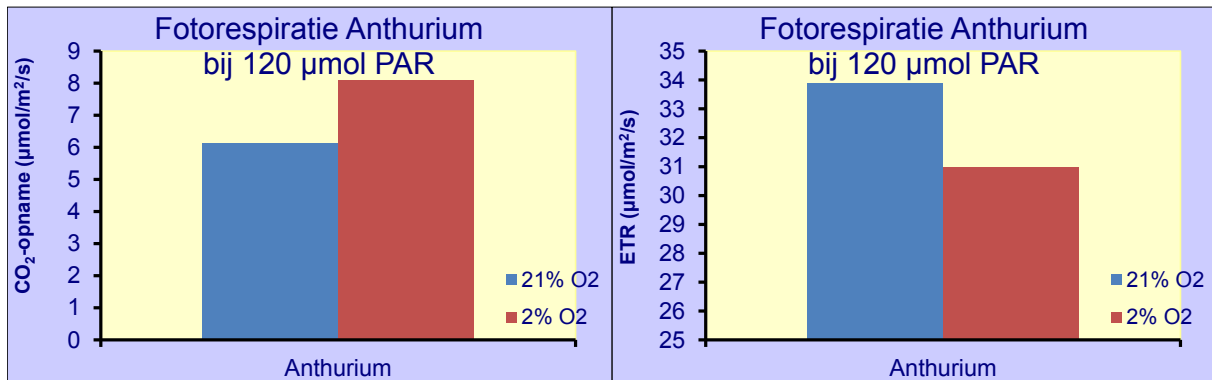
Figuur 15: Huidmondjesgeleidbaarheid (Gs) bij verschillende CO₂-concentraties, gemeten bij twee lichtniveaus (120 en 300 μmol/m²/s). Tot 1200 ppm werd er geen noemenswaardige daling in de Gs geconstateerd.

Fotorespiratie

Rubisco is het enzym dat CO₂ bindt, nadat het via de huidmondjes in het blad gekomen is. Dit enzym is echter ook in staat O₂ te binden. Hierdoor komt juist CO₂ vrij. Dit proces heet fotorespiratie. De verhouding CO₂/O₂ in het blad bepaalt hoe groot het aandeel fotorespiratie is. Als door slecht geopende huidmondjes het CO₂-gehalte in het blad daalt, zal dus (in eerste instantie) de fotorespiratie toenemen. Door fotosynthese te meten bij 2% zuurstof, wordt de fotorespiratie uitgeschakeld. Zo

wordt het effect van deze competitie op de fotosynthese zichtbaar. Bij open huidmondjes stijgt de fotosynthese met ongeveer $2 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ als de zuurstofconcentratie daalt van 21% naar 2% (Figuur 16). Deze zelfde stijging was ook te bereiken door de CO_2 -concentratie van 600 naar 1200 ppm te verhogen (zie blauwe lijn in Figuur 14).

Het elektronentransport is daarentegen hoger bij 21% zuurstof (Figuur 16 rechts). Dit laat zien dat O_2 een nuttige functie vervult om bij gebrek aan CO_2 door bijvoorbeeld huidmondjessluiting de lichtreactie van de fotosynthese toch te laten draaien (McNaughton & Fullum, 1970). Een voldoende hoog CO_2 -gehalte vermindert dus de fotorespiratie en levert zo aanzienlijk meer fotosynthese op.



Figuur 16: CO_2 -opname en ETR van Anthurium bij 21% zuurstof (normaal) en 2% zuurstof en 600 ppm CO_2 . Onder 2% zuurstof is de fotorespiratie uitgeschakeld ($n=3$).

3.6 Plantontwikkeling Anthurium

In proefronde II is ook de ontwikkeling van de plant tijdens de proef gemeten. Metingen zijn gedaan aan 25 planten per behandeling. Gezien dit lage aantal planten moeten deze resultaten als indicatief worden beschouwd. Bij binnenkomst waren de langste bladstelen 8-9 cm vanaf de pot (Foto 4 links). Aan het eind van de proef waren de bladstelen per plant bij de controle significant langer dan bij hoog RV (Tabel 6). Vanaf de pot gemeten waren deze gemiddeld 23.8 cm bij de controlebehandeling en 22.3 cm bij hoog RV (Foto 4 rechts). Dit verschil is opvallend, aangezien het normaal gesproken voordeliger is om juist onder drogere omstandigheden minder strekking van de bladsteel te hebben (Croat, 1991). Het aantal nieuw ontwikkelde bladeren en het aantal bloemen waren onder hoog RV ook iets hoger dan bij de controle, maar deze verschillen waren niet significant. Opvallend was dat de bloemen van planten uit de controlebehandeling iets roder waren dan bloemen van planten bij hoog RV. Anders gezegd, de bloemen onder HRV waren groener. Dit is geen onbekend verschijnsel onder hogere RV (pers med. Martin van Noort).



Foto 4: Anthurium bij aankomst bij Plant Lighting te Bunnik (links) en aan het eind van de proef (rechts).

Tabel 6: Langste bladsteel gemeten vanaf de potgrond, gemiddelde aantal nieuw ontwikkelde bladeren gedurende de proef en het gemiddelde aantal bloemen van Anthurium. De planten zijn 10 weken lang gekweekt onder een simulatie van voorjaarsteelt in de praktijk bij respectievelijk 70% RV (controle) en extra hoog RV (85-90%) (gemiddelde over 16 planten±SE).

	Langste bladsteel (cm)	Aantal nieuw ontwikkelde bladeren	Aantal bloemen
Controle	23.8±0.44	3.9±0.20	2.3±0.23
Hoog RV	22.3±0.70	3.5±0.28	1.9±0.31

Drogestof-metingen

Het drogestofpercentage van planten onder hoog RV was iets hoger dan dat van planten uit de praktijk (Tabel 7). Wat betreft de nutriënten in het blad, viel op dat het kalium- en stikstofgehalte onder hoog RV vrij hoog was. Bij de controle was het stikstofgehalte ook vrij hoog, maar minder hoog dan onder hoog RV. Wel was het gehalte mangaan hier vrij hoog. Kortom, in de totale hoeveelheid nutriënten zitten geen grote verschillen en de fractie drogestof bij hoog RV is niet lager is dan bij praktijkomstandigheden.

Tabel 7: Drogestof en nutriënten uit een Anthurium blad gekweekt onder praktijkomstandigheden en hoog RV (85-90%).

Element	Praktijk Rijnplant	Hoog RV	Referentie
Droge stof (%)	16.2	16.5	14-23
Kalium (mmol/kg DS)	1030	1140	700-1100
Natrium (mmol/kg DS)	< 4.6	5.4	<10
Calcium (mmol/kg DS)	372	302	200-450
Magnesium (mmol/kg DS)	178	152	120-220
Stikstof-totaal (mmol/kg DS)	1740	2010	1300-1700
Zwavel (µmol/kg DS)	141	128	60-170
Fosfor (µmol/kg DS)	115	143	
IJzer (µmol/kg DS)	1100	2000	800-2500
Mangaan (µmol/kg DS)	1690	1110	500-1500
Zink (µmol/kg DS)	490	474	400-700
Borium (µmol/kg DS)	2390	2310	
Koper (µmol/kg DS)	83	87	60-120
Molybdeen (µmol/kg DS)	< 2.1	< 2.1	
K/Ca-ratio	2.8	3.8	

3.7 Conclusies Anthurium

De conclusies zijn gegroepeerd aan de hand van de onderzoeksdoelen en puntsgewijs neergezet.

Lichtkleuren

- Bij de simulatie van de winterteelt waren er nauwelijks opstartproblemen met de fotosynthese. Extra blauw licht heeft daarom bij Anthurium geen toegevoegde waarde voor het verhogen van de fotosynthese.
- Een breed spectrum lamp zoals 'daglicht' in plaats van SON-T heeft geen toegevoegde waarde voor de fotosynthese en de huidmondjesopening.

Daglengte

- Een korte dag is niet zinvol voor het verhogen van de CO₂-opname per dag.
- Bij een hogere lichtintensiteit daalt het rendement van de fotosynthese. Daarom is het voor de fotosynthese zinvoller om 's nachts eerder de assimilatiebelichting aan te zetten dan in plaats van overdag extra te belichten.

VPD

- Een lagere VPD werkt positief op de huidmondjesopening, ook als deze niet beperkend is voor de fotosynthese.
- VPD hoeft voor dit ras niet heel laag te zijn om de fotosynthese hoog te houden: een VPD van 0.7 (RV 76%) is onder voorjaarsomstandigheden al niet meer beperkend voor de fotosynthese.

CO₂-dosering

- CO₂-verzadiging wordt pas bij zo'n 1000-1200 ppm bereikt.

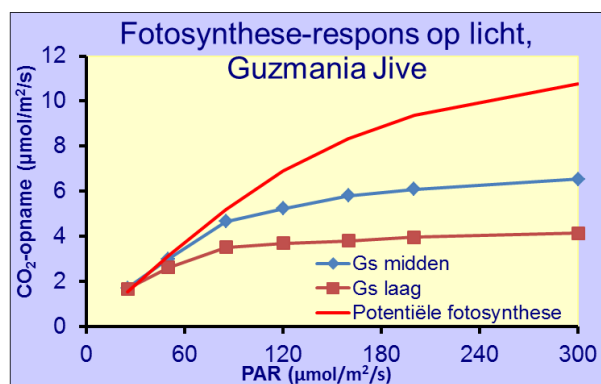
Sinklimitatie

- Aangezien de fotosynthese aan het eind van de dag niet noemenswaardig instort, lijkt er geen sinklimitatie te zijn.

4 Resultaten en discussie Bromelia

4.1 Lichtrespons van Bromelia

Om de lichtrespons van de fotosynthese te bepalen, is de fotosynthese bij verschillende lichtniveaus en bij verschillende gradaties van huidmondjesopening (Gs) gemeten. Aan de hand van de ETR³ bij een bepaalde lichtintensiteit, kan de potentiële fotosynthese worden berekend (rode lijn in Figuur 17). Dit is de maximaal haalbare fotosynthesewaarde bij een bepaald CO₂-niveau onafhankelijk van de mate van huidmondjesopening (zie verder Bijlage 1). Al bij een lage lichtintensiteit, speelt de huidmondjesopening een belangrijke rol in de fotosynthese. Bij een gemiddelde Gs is de fotosynthese tot 85 μmol/m²/s nog vrijwel gelijk aan de potentiële fotosynthese. Echter, bij een lage Gs ontstaan hier al forse verschillen. Omdat CO₂ bij een hoge lichtintensiteit sneller wordt opgenomen, zal de aanvoer van CO₂ het blad in, ook groot genoeg moeten zijn. Daarvoor is het belangrijk dat de huidmondjes ver genoeg open staan (zie bijlage 1). Figuur 17 laat zien dat voor Bromelia bij lichtintensiteiten hoger dan 85 μmol/m²/s de huidmondjesopening de beperkende factor is voor de fotosynthese.



Figuur 17: fotosynthese-lichtrespons van Bromelia 'Guzmania Jive'. De rode lijn geeft de potentiële fotosynthese aan, deze is berekend op basis van de ETR. Te zien is dat de huidmondjesopening ook bij lage lichtintensiteiten al een belangrijke factor is in de fotosynthesesnelheid.

4.2 Verloop van de fotosynthese over de dag bij Bromelia

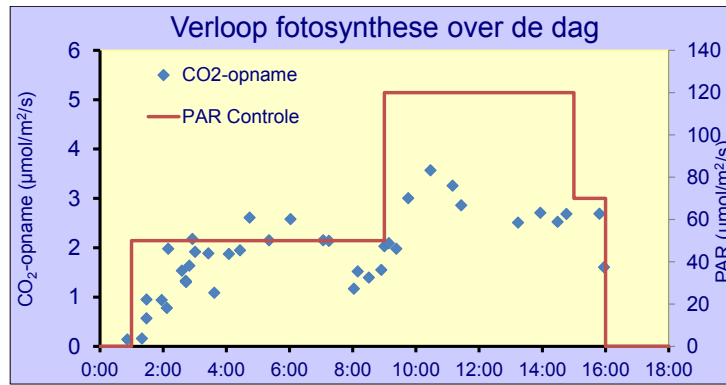
Proefronde I

Zoals aangegeven in de materiaal en methoden zijn er winterdagen gesimuleerd waarbij de SON-T 's nachts om 1:00 aanging en waarbij om 9:00 het kunstmatig daglicht aanging. Aan het eind van de dag wordt eerst SON-T afgeschakeld en een uur later het kunstmatig daglicht. Dit patroon wordt weergegeven met de rode lijn in Figuur 18.

Gedurende de hele lichtperiode zijn metingen gedaan om de fotosynthese en bijbehorende huidmondjesopening (Gs) in beeld te brengen (Figuur 18). Aan de hand van deze metingen is de gemiddelde fotosynthese van de volgende tijdsvakken bepaald:

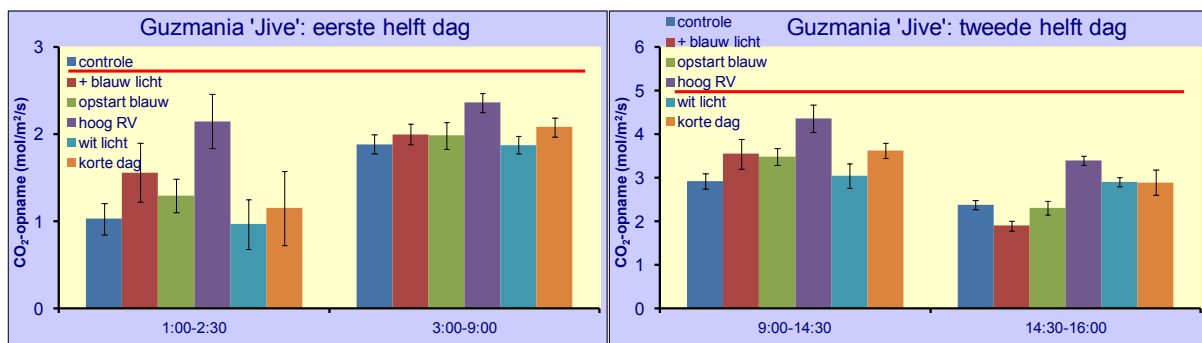
- 1:00-2:30 uur: Start dag
- 2:30-9:00 uur: Rest van de periode onder puur SON-T voordat kunstmatig daglicht aanging
- 9:00-14:30 uur: Uren dat er SON-T + kunstmatig daglicht is
- 14:30-16:00 uur: Einde dag

³ ETR: Electron Transport Rate (μmol/m²/s); de energiestroom die in het blad op gang komt onder invloed van licht. Vanuit deze hoeveelheid beschikbare energie kan uitgerekend worden hoeveel CO₂ opgenomen zou kunnen worden als dit onbeperkt beschikbaar is. Verdere uitleg over ETR staat in Bijlage I



Figuur 18: Fotosynthesemetingen over de dag bij *Bromelia Guzmania* 'Jive'. CO₂-opname is gemeten bij de lichtintensiteit van dat moment. Punten zijn metingen die onafhankelijk van elkaar zijn uitgevoerd.

In Figuur 19 is met een rode lijn de fotosynthese van een selectie planten waarbij de huidmondjes verder dan gemiddeld open stonden weergegeven. In de eerste anderhalf uur dat er belicht wordt, zit er een groot verschil tussen deze fotosynthese-waarde en de gemiddeld gemeten fotosynthese: er is duidelijk sprake van een opstart-effect (Figuur 19 links). Bij hoog RV is de fotosynthese wel significant hoger dan de controle, 'opstart blauw', wit licht en korte dag behandelingen. Dit kan verklaard worden door een hogere huidmondjesopening in deze behandeling. Met extra blauw licht lijkt de fotosynthese ook iets hoger dan de andere behandelingen. In de latere ochtenduren ligt de fotosynthese voor alle behandelingen dicht bij de rode lijn. Bij hoog RV is de fotosynthese opnieuw hoger dan bij de andere behandelingen. Ook bij een lichtintensiteit van 120 µmol ligt de fotosynthese onder hoog RV behandeling het dichtst bij de rode lijn. Aan het eind van de middag is de fotosynthese aanzienlijk lager dan eerder op de middag. Mogelijk komt dit door een lagere vraag naar assimilaten (zie inleiding).



Figuur 19: Fotosynthese over de dag bij *Bromelia*, gemiddelden over vier tijdsvakken: het eerste anderhalf uur belichting, de uren SON-T die daar op volgen, de uren met SON-T en daglicht en het einde van de dag. De rode lijn geeft de fotosynthese van een selectie planten waarbij de huidmondjes verder dan gemiddeld open stonden. NB voor de korte-dag-behandeling is dezelfde indeling gehanteerd, de tijden voor de ochtend liggen echter vier uur later.

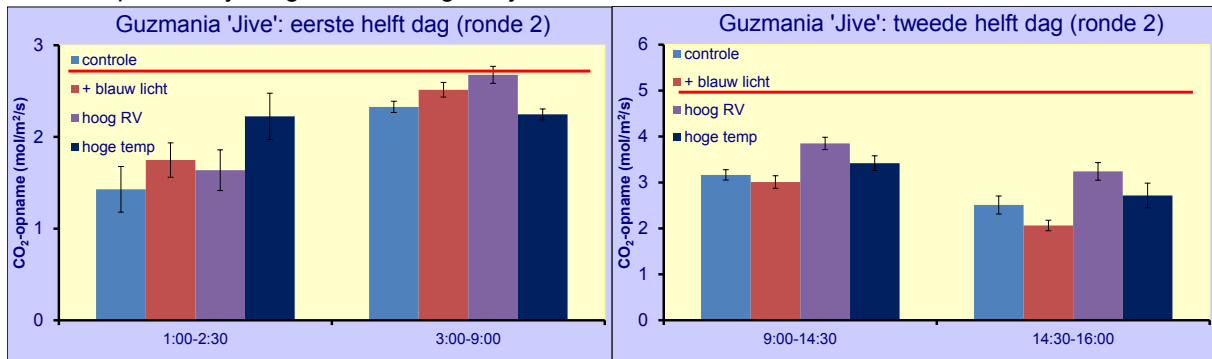
Hoog RV geeft over de hele dag de hoogste fotosynthese. De CO₂-opname per dag lijkt bij de behandelingen 'opstart blauw licht', wit licht en korte dag niet hoger dan bij de controle. De behandeling met extra blauw licht lijkt het iets beter te doen dan de controle, maar dit verschil is klein. Op basis van deze gegevens is besloten om in proefronde II nogmaals hoog RV en extra blauw licht met de controle te vergelijken. Daarnaast is er ook gekozen voor een behandeling met een hogere temperatuur, waarbij de vraag naar assimilaten groter zal zijn.

Proefronde II

Net als in proefronde I is bij *Bromelia* duidelijk sprake van het opstart-effect aan het begin van de dag (Figuur 20 links). In tegenstelling tot de resultaten uit proefronde I, hebben ook planten onder hoog RV last van dit opstart-effect en openen de huidmondjes slecht. Opvallend is dat de planten bij de hogere

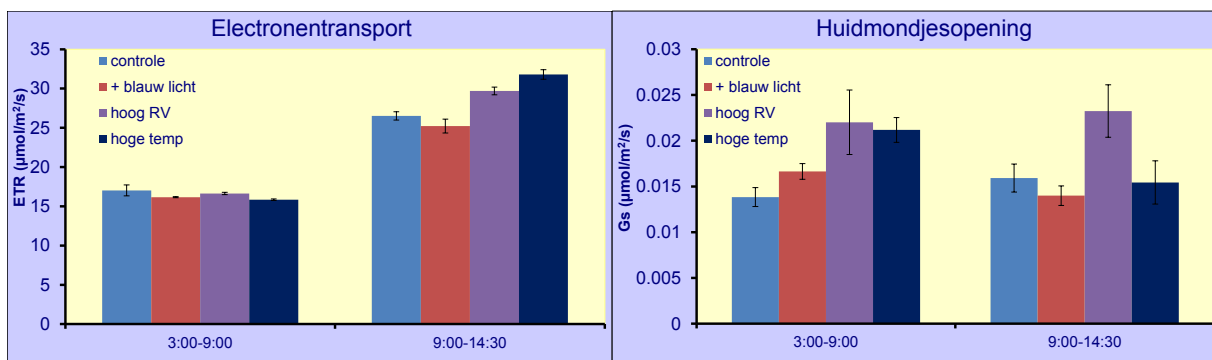
temperatuur vrijwel geen opstart-effect hebben en de huidmondjes bij deze planten direct open staan. Echter, in de uren hierna wordt de fotosynthese bij deze hogere temperatuur niet hoger dan tijdens de eerste uren van de dag. Bij de controle, extra blauw licht en hoog RV is dit wel het geval. Hier is de fotosynthese bij hoog RV het hoogst, maar ook is de fotosynthese van de planten onder extra blauw licht hoger dan de controle. Bij een hogere temperatuur is dan de fotosynthese vergelijkbaar met die van de controle.

In de uren met daglicht en SON-T (120 μmol totaal) ligt de fotosynthese in alle behandelingen ver onder de potentiële fotosynthese (Figuur 20 rechts). Het lichtrendement is in deze uren dus zeer laag. Hoog RV doet het hier iets beter dan in de controle en de fotosynthese bij extra blauw licht verschilt niet met de controle. Aan het eind van de dag is de fotosynthese bij alle behandelingen lager, hoewel de CO_2 -opname bij hoog RV het hoogst blijft.



Figuur 20: Fotosynthese over de dag bij Bromelia, gemiddelden over vier tijdsvakken: het eerste uur belichting, de uren SON-T die daar op volgen, de uren met SON-T en daglicht en het einde van de dag. De rode lijn geeft de fotosynthese van een selectie planten waarbij de huidmondjes verder dan gemiddeld open stonden. Te zien is dat hoge temperatuur een positief effect heeft op de fotosynthese aan het begin van de dag. Later op de dag levert hoog RV de meeste fotosynthese op.

Als we naar de deelprocessen van de fotosynthese kijken, zien we dat het elektronentransport het hoogst is bij de behandeling met de hoge temperatuur, maar de G_s is hier vergelijkbaar met de controle (Figuur 21). De fotosynthese zou dus hoger kunnen zijn dan de andere behandelingen, maar is dit niet het geval door de kleine huidmondjesopening. Dit betekent dat een hogere temperatuur een manier zou kunnen zijn om de fotosynthese te activeren, maar dan moeten de huidmondjes hiervoor wel ver genoeg open staan. Wanneer een hoge temperatuur en een hogere luchtvochtigheid gecombineerd zouden worden waardoor de huidmondjes verder open gaan, zou dit wel meer fotosynthese kunnen opleveren.

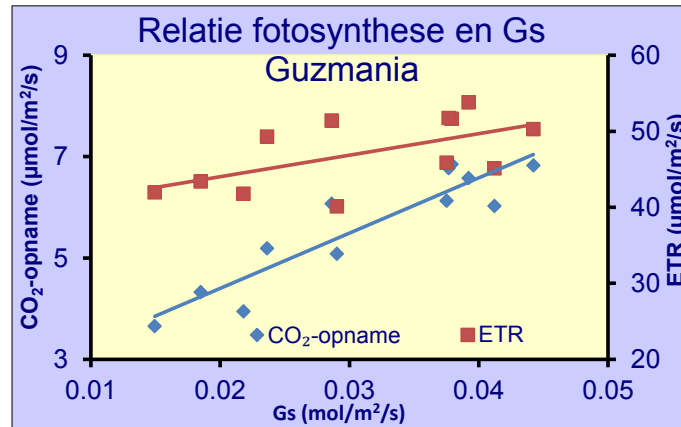


Figuur 21: Elektronentransport en huidmondjesopening bij Bromelia. Te zien is dat elektronentransport overdag het hoogste is bij hoge temperatuur, maar de huidmondjesopening vergelijkbaar is met die van de controle en alleen hoger is bij hoog RV. Om voordeel van de hogere ETR te hebben, moet dus gelijktijdig de RV omhoog.

4.3 Fotosynthese en huidmondjesopening bij Bromelia

Zoals eerder aangegeven, vormen huidmondjes een grote barrière voor de CO_2 -opname van buiten

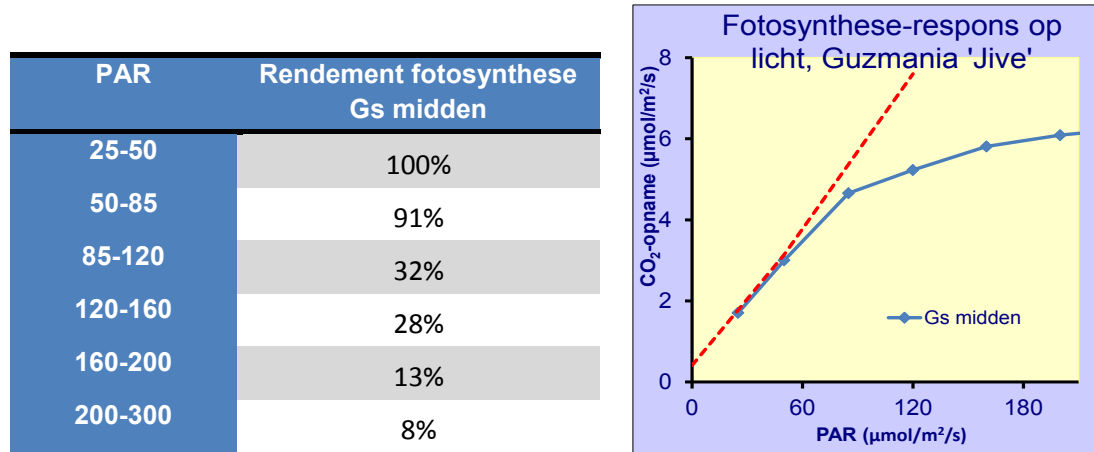
naar binnen in het blad. De fotosynthesesnelheid is afhankelijk van het lichtniveau en het CO₂-gehalte in het blad. Figuur 22 laat zien dat zodra de huidmondjes sluiten, ook de fotosynthese daalt. Als de verschillende deelprocessen van fotosynthese afzonderlijk worden bekeken, valt op dat de huidmondjessluiting niet op alle deelprocessen evenveel invloed heeft: van de hoogste naar de laagste waarde van Gs is een daling in ETR van 17% te zien terwijl de CO₂-opname 47% daalt (Figuur 22). Ook is samenhang tussen Gs en CO₂-opname sterker dan tussen Gs en ETR (respectievelijk R² = 0.85 en R² = 0.35). Kortom, de lagere fotosynthese bij slecht geopende huidmondjes is waarschijnlijk direct het gevolg van een lagere beschikbaarheid van CO₂ en niet van een lager elektronentransport.



Figuur 22: Het effect van huidmondjesopening (Gs) op de CO₂-opname en het elektronentransport (ETR). De samenhang tussen Gs en CO₂-opname (daling van 47% bij lagere Gs; R²=0.85) is groter dan de samenhang tussen Gs en ETR (daling van 17% bij lagere Gs; R²=0.35). Metingen zijn gedaan bij een lichtintensiteit van 300 µmol/m²/s.

4.4 Lichtrendement Bromelia

Op basis van de lichtresponscurve zoals deze weergegeven is in Figuur 17 kan ook het lichtrendement worden bepaald. Hiertoe is in Figuur 23 een rode stippellijn getekend. Zolang de fotosynthese meeloopt met de rode lijn is de lichtrendement van de fotosynthese 100%. Het is vooral interessant om in dit gebied te belichten. Boven de $85 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ gaat de fotosynthese fors afwijken van de rode stippellijn (Figuur 23 rechts). Dit betekent een forse daling in lichtrendement (Figuur 23 links) van 91% naar 32%. In de winterteelt wordt er in de vroege ochtend belicht met $50 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Hierbij heeft de Gs nog geen grote invloed op de fotosynthese. In de tweede helft van de dag is de lichtintensiteit inclusief daglicht $120 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Hier heeft de Gs veel meer invloed op de fotosynthese en zorgt het voor een forse afname van het lichtrendement.



Figuur 23: Fotosyntheserendement bij gemiddelde huidmondjesopening bij toenemend lichtniveau (links) en fotosynthese-lichtrespons (rechts), gemeten bij verschillende gradaties van huidmondjesopening (Gs). Midden is meest voorkomende Gs en laag de laagste waarden voor Gs. Zolang de gemeten lijn evenwijdig loopt met de rode stippellijn is het fotosyntheserendement 100%.

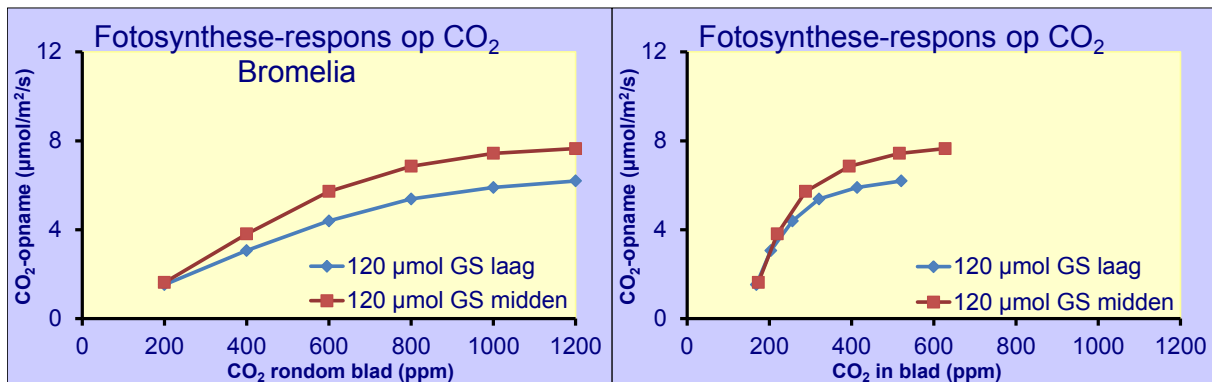
Tabel 8 laat de gemiddeld gemeten fotosynthese zien onder SON-T en de combinatie van Daglicht en SON-T. Gedurende de uren dat alleen SON-T licht aan is ($50 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$), is de fotosynthese $2.2 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Wanneer het daglicht erbij komt, is er ruim een verdubbeling van de lichtintensiteit. Echter, de fotosynthese stijgt slechts met $1 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. In het geval dat de huidmondjes verder open staan, kan de fotosynthese toenemen tot $5 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ (Figuur 23). Kortom, wanneer de huidmondjesopening beperkt is, is SON-T licht als bijbelichting overdag veel minder efficiënt dan in de uren voor zonsopkomst. Voor de fotosynthese is het dus gunstiger om 's nachts te belichten dan overdag. Als de huidmondjes verder open zouden staan, dan kan de groeisnelheid bij Guzmania fors toenemen.

Tabel 8: Gemiddelde fotosynthese bij Bromelia. Metingen zijn gedaan onder twee lichtintensiteiten: SON-T licht ($50 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) en kunstmatig daglicht met SON-T licht ($120 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$).

Behandeling	Gemeten fotosynthese ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)
SON-T ($50 \mu\text{mol}$)	2.2
Daglicht+SON-T ($120 \mu\text{mol}$)	3.2

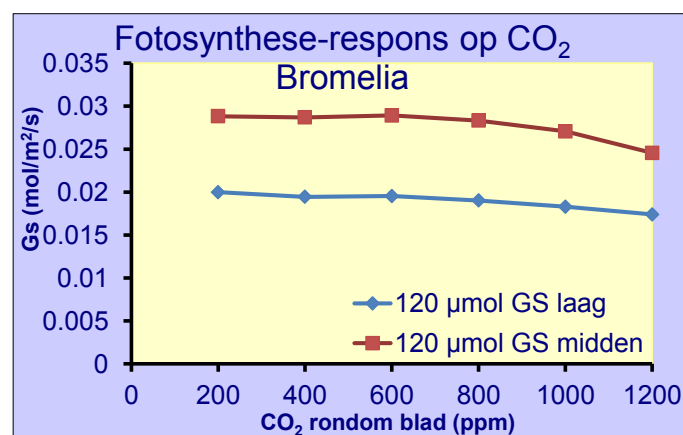
4.5 CO₂-rendement van Bromelia

Aan de hand van fotosynthese-metingen bij een vast lichtniveau met oplopende CO₂-concentraties is het effect van CO₂-dosering op de fotosynthese in kaart gebracht (Figuur 24). Net als lichtintensiteit, vertoont ook CO₂-dosering een verzadigingsrespons: Bij toenemend CO₂ wordt de toename in fotosynthese steeds kleiner. Bij een CO₂-concentratie in het blad van 600 ppm is er geen beperking voor de fotosynthese (Figuur 24 rechts). Wel is het afhankelijk van de huidmondjesopening hoe hoog de CO₂-concentratie buiten het blad hiervoor moet zijn. Bij de gemiddelde G_s die gemeten is tijdens de proef, ligt dit rond de 1000 ppm in de kas (Figuur 24 links). Bij een lage G_s is een nog hogere CO₂-concentratie nodig om dit geen beperkende factor te laten zijn.



Figuur 24: Fotosynthese van Bromelia bij verschillende CO₂-concentraties binnen (links) en buiten (rechts) het blad, gemeten bij 120 µmol/m²/s (n=3). G_s midden geeft de meest voorkomende G_s aan, G_s laag geeft een waarde aan van planten waarbij de huidmondjes vrijwel dicht zaten.

Vanuit de literatuur is bekend dat huidmondjes sluiten bij hoge CO₂-concentraties (Ainsworth & Rogers, 2007; Trouwborst et al., 2013a). Daarom is het belangrijk dat de CO₂-concentratie in de kas ook niet te hoog is. Uit metingen bij Bromelia blijkt dat de huidmondjes bij dosering tot 800 ppm bij 120 µmol nauwelijks dichtlopen (Figuur 25). Echter, hier zijn alleen effecten van CO₂-dosering op korte termijn gemeten. Uit eerder onderzoek bij paprika is bekend dat planten minder efficiënt met CO₂ omgaan als ze langdurig worden blootgesteld aan hogere CO₂-concentraties (Hogewoning et al., 2014).



Figuur 25: Huidmondjesgeleidbaarheid (G_s) bij verschillende CO₂-concentraties, gemeten bij een lichtintensiteit van 120 µmol/m²/s. Tot 800 ppm werd er geen noemenswaardige daling in de G_s geconstateerd.

4.6 Plantontwikkeling Bromelia

In proefronde II is ook de ontwikkeling van de plant tijdens de proef gemeten. Bij binnenkomst waren de planten ca. 30 cm hoog inclusief pot (Foto 5 links) en was het hartblad gemerkt (Foto 3). Aan het eind van de proef is het aantal nieuw ontwikkelde bladeren en bladlengte van verschillende behandelingen vastgelegd (Foto 5 rechts). Deze metingen zijn gedaan aan 10 planten per behandeling. Gezien dit lage aantal planten moeten al deze resultaten als indicatief worden beschouwd.

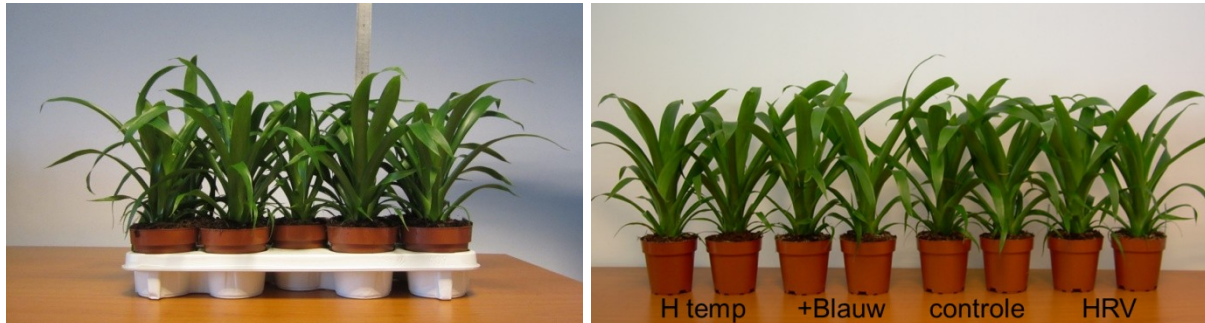


Foto 5: Bromelia bij aankomst bij Plant Lighting te Bunnik (links) en aan het eind van proefronde II (rechts), steeds twee planten per behandeling. Van links naar rechts: hoge temperatuur, extra blauw licht, de controle en hoog RV.

Het aantal nieuw ontwikkelde bladeren na het gemerkte blad was bij extra blauw licht significant hoger dan bij hoog RV (Tabel 9), terwijl onder hoge temperatuur een tussenliggende waarde werd waargenomen. Juist bij hogere temperaturen kan de hele plantontwikkeling sneller gaan en dus ook de bladafplitsingssnelheid (Savvides *et al.*, 2014). Het was dus te verwachten geweest dat juist alleen de hoge temperatuurbehandeling meer nieuw ontwikkelde bladeren zou hebben. Wel was bij deze hoge temperatuur behandeling het gemerkte blad veruit het langste, gevolgd door bladeren onder hoog RV. Dit laat zien dat de ontwikkeling van deze planten onder hoge temperatuur duidelijk sneller ging. De gemerkte bladeren bij extra blauw licht waren het kortste, dit komt overeen met het feit dat onder extra blauw licht planten compacter blijven (Ahmad *et al.*, 2002). Dat bladeren onder hoog RV groter zijn dan bij de controle, zou verklaard kunnen worden door de hogere CO₂-opname per dag. Echter, er is alleen bladlengte gemeten en geen droge stof. Daarom kan niet vastgesteld worden dat ze ook daadwerkelijk de meeste bladmassa hebben. Meer celstrekking onder hoog RV is namelijk ook te verwachten. Deze partij planten is verder in hun ontwikkeling gevolgd bij Bunnik Vriesea. De planten die tien weken onder hoge temperatuur hadden gestaan bleven visueel gezien groter dan de andere planten (Foto 6) en zouden naar verwachting van de teler 1 tot 2 weken eerder begast hebben kunnen worden (pers. mededeling Gert van Butzelaar).

Tabel 9: Aantal nieuw ontwikkelde bladeren bij Bromelia en uiteindelijke lengte van het jongste blad bij start van de proef, gemeten aan het eind van de proef. Planten zijn 11 weken lang gekweekt onder respectievelijk een simulatie van de praktijk (controle), een lichtspectrum met 20% extra blauw licht t.o.v. SON-T, extra hoog RV en een extra hoge temperatuur. Verschillende letters geven significante verschillen aan (n=10).

	Aantal nieuw ontwikkelde bladeren	SE	Lengte van het gemerkt blad bij einde proef (cm)	SE
Controle	3.8 ^{ab}	0.20	26.7 ^a	0.36
+ Blauw licht	4.2 ^a	0.31	25.5 ^b	0.52
Hoog RV	3.6 ^b	0.17	27.7 ^c	0.50
Hoge temperatuur	3.9 ^{ab}	0.23	29.8 ^d	0.45



Foto 6. Links: Verschil in grootte van planten die 10 weken bij 22°C of bij 25°C hebben gestaan (Foto's zijn genomen bij Bunnik Vriesea, 9 weken na de proef. N.B. alle behandelingen bij 22 °C (Controle, +Blauw en Hoog RV) waren vrijwel gelijk in plantgrootte.

Foto 6 Rechts: Controle behandeling, 9 weken na proef met 9 weken bloeibehandeling ('gassen') bij Bunnik Vriesea. Bloei was voor alle behandelingen gelijk, met zelfde % voorbloei.

4.7 Conclusies Bromelia

Lichtkleuren

- Een lage huidmondjesopening blijft de beperkende factor bij de opstart van de fotosynthese, extra blauw licht kan dit niet verhelpen.
- Belichten met SON-T of met wit 'daglicht' gaf geen verschil in fotosynthese en huidmondjesresponse en groei.

Daglengte

- Een korte dag is niet zinvol voor het verhogen van de CO₂-opname per dag.
- In de uren met daglicht waarop ook SON-T aan is, is het lichtrendement zeer laag. Daarom is het voor de fotosynthese beter om de dagen te verlengen in plaats van overdag extra te belichten. Effecten van een kortere nacht op plantontwikkeling zijn hierin niet meegenomen.

VPD

- Een lagere VPD heeft een positief effect op de huidmondjesopening. Hierdoor is ook de fotosynthese direct hoger bij een lagere VPD.

CO₂ dosering

- CO₂-verzadiging wordt door de lage huidmondjesopening gemiddeld pas bij zo'n 1000-1200 ppm bereikt.

Opheffing sinklimitatie door hogere temperatuur

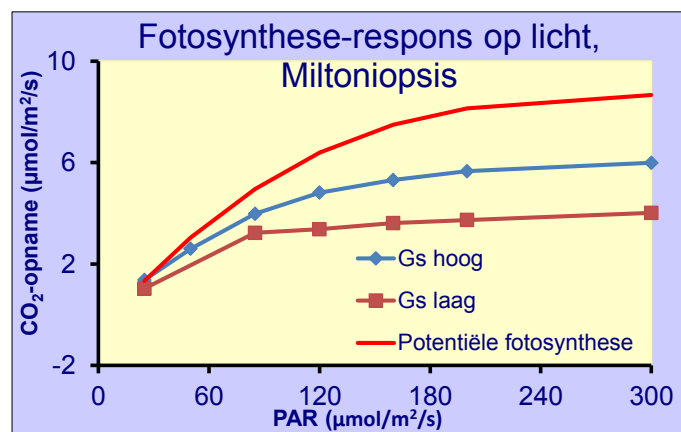
- Bij een hogere temperatuur (en dus een grotere sinksterkte) is er nauwelijks meer sprake van een opstart-effect. Later op de dag is de ETR hoger dan bij de controle. Echter, omdat de huidmondjes hier beperkend zijn, is de fotosynthese niet hoger. Een hogere temperatuur in combinatie met een lagere VPD zou de fotosynthese wellicht wel verhogen.
- De bladuitgroei gaat sneller bij een hogere temperatuur. De planten waren circa 2 weken eerder 'klaar' om te gassen.
- De sleutel tot versnelling van de teelt (opweek) van Guzmania lijkt te liggen in een verhoogde teelttemperatuur in combinatie met een lage VPD.

5 Resultaten en discussie Miltoniopsis

5.1 Lichtrespons van Miltoniopsis

Om de lichtrespons van de fotosynthese te bepalen, is de fotosynthese bij verschillende lichtniveaus en bij verschillende gradaties van huidmondjesopening (G_s) gemeten (Figuur 26). Aan de hand van de ETR bij een bepaalde lichtintensiteit, kan de potentiële fotosynthese worden berekend (rode lijn in Figuur 26). Dit is de maximaal haalbare fotosynthesewaarde bij een gegeven CO_2 -niveau onafhankelijk van de huidmondjesopening (voor uitleg ETR, zie Bijlage 1).

Al bij een lage lichtintensiteit, speelt de huidmondjesopening een belangrijke rol in de fotosynthese. Bij een gemiddelde G_s is de fotosynthese tot $50 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ nog vrijwel gelijk aan de potentiële fotosynthese. Echter, bij een lage G_s ontstaan hier al verschillen. Omdat CO_2 bij een hoge lichtintensiteit sneller wordt opgenomen, zal de aanvoer van CO_2 het blad in, ook groot genoeg moeten zijn. Daarvoor is het belangrijk dat de huidmondjes ver genoeg open staan (zie Bijlage 1). Figuur 26 laat zien dat voor Miltoniopsis boven $50 \mu\text{mol}$ de huidmondjesopening duidelijk de beperkende factor is voor de fotosynthese.



Figuur 26: Fotosynthese-lichtrespons van Miltoniopsis 'Newton Falls, gemeten bij 600 ppm CO_2 . De rode lijn geeft de potentiële fotosynthese aan, deze is berekend op basis van de ETR. Te zien is dat de huidmondjesopening ook bij lage lichtintensiteiten al een belangrijke factor is in de fotosynthese.

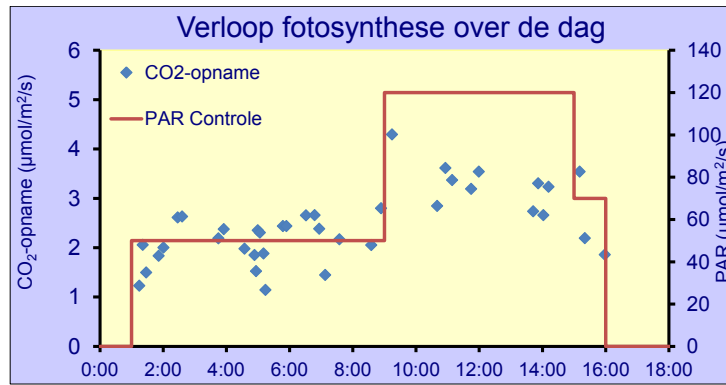
5.2 Verloop van de fotosynthese over de dag bij Miltoniopsis

Proefronde I

Zoals aangegeven in de materiaal en methoden zijn er winterdagen gesimuleerd waarbij de SON-T 's nachts om 1:00 aanging en waarbij om 9:00 het kunstmatig daglicht aanging. Aan het eind van de dag werd eerst SON-T afgeschakeld en een uur later het kunstmatig daglicht. Dit patroon wordt weergegeven met de rode lijn in Figuur 27).

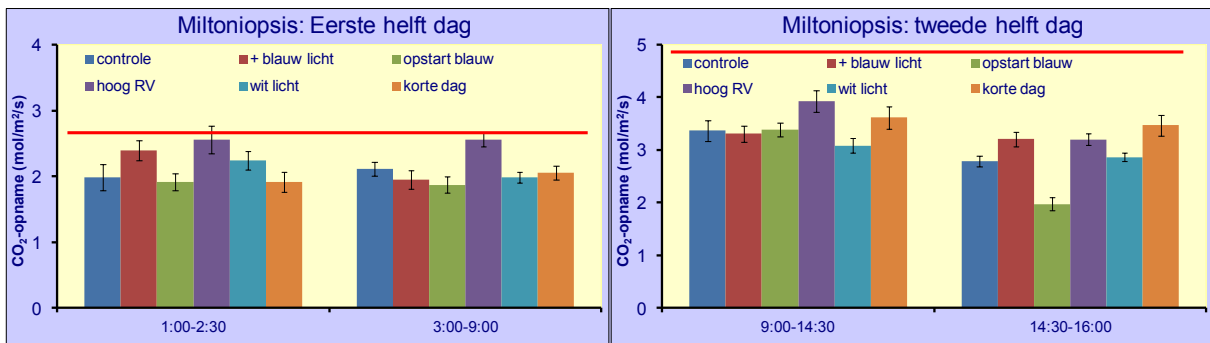
Gedurende de hele lichtperiode zijn metingen gedaan om de fotosynthese en bijbehorende huidmondjesopening (G_s) in beeld te brengen (Figuur 27). Aan de hand van deze metingen is de gemiddelde fotosynthese van de volgende tijdsvakken bepaald:

- 1:00-2:30 uur: Start dag
- 2:30-9:00 uur: Rest van de periode onder puur SON-T voordat kunstmatig daglicht aanging
- 9:00-14:30 uur: Uren dat er SON-T + kunstmatig daglicht is
- 14:30-16:00 uur: Einde dag



Figuur 27: Fotosynthesemetingen over de dag bij *Milioniopsis*. CO₂-opname is gemeten bij de lichtintensiteit van dat moment en bij 600 ppm CO₂. Punten zijn metingen die onafhankelijk van elkaar zijn uitgevoerd.

In Figuur 28 is met de rode lijnen de fotosynthese van een selectie planten waarbij de huidmondjes verder dan gemiddeld open stonden weergegeven. In het eerste uur dat er belicht wordt, ligt de fotosynthese van + blauw licht en hoog RV al dicht bij deze maximale fotosynthese (Figuur 28 links). De uren daarna is de fotosynthese ongeveer even hoog als in de eerste uren van de dag, waardoor er niet van een opstart-effect gesproken kan worden. Dit komt grotendeels overeen met de huidmondjesopening. In de latere uren heeft hoog RV wederom een hogere fotosynthese dan de andere behandelingen, omdat de huidmondjes hier verder open staan. Aan het eind van de dag is de fotosynthese weer iets lager dan de uren daarvoor (Figuur 28 rechts). Dit was in verhouding met de huidmondjesopening in deze tijdsblokken. Mogelijk komt dit door een lagere vraag naar assimilaten (zie 1.1.4).



Figuur 28: Fotosynthese over de dag bij *Milioniopsis*, gemiddelden over vier tijdsvakken: het eerste anderhalf uur belichting, de uren SON-T die daar op volgen, de uren met SON-T en daglicht en het einde van de dag. De rode lijn geeft de fotosynthese van een selectie planten waarbij de huidmondjes verder dan gemiddeld open stonden. NB voor de korte-dag-behandeling is dezelfde indeling gehanteerd, de tijden voor de ochtend liggen echter vier uur later.

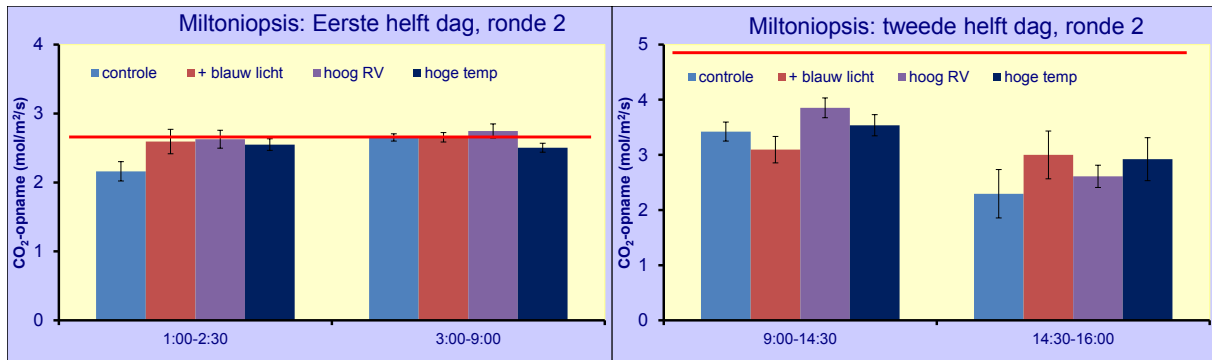
Hoog RV geeft over de hele dag de hoogste fotosynthese. Korte dag lijkt niets toe te voegen. De CO₂-opname per dag lijkt bij de behandelingen 'opstart blauw licht' en wit licht ook niet hoger dan bij de controle. De behandeling met extra blauw licht lijkt het iets beter te doen dan de controle, maar dit verschil is klein. Op basis van deze gegevens is besloten om in proefronde II nogmaals hoog RV en extra blauw licht met de controle te vergelijken. Daarnaast is er ook gekozen voor een behandeling met een hogere temperatuur, met als doel de sink te vergroten en daarmee de vraag naar assimilaten te vergroten.

Proefronde II

Zowel extra blauw licht, hoog RV als een hoge temperatuur hebben een positief effect op de opstart van de fotosynthese (Figuur 29). In alle drie de behandelingen is de fotosynthese aan het begin van de dag significant hoger dan de controle en zitten de waarden dicht bij de rode lijn. In de daarop volgende uren met alleen SON-T belichting, bereiken de planten in alle vier de behandelingen

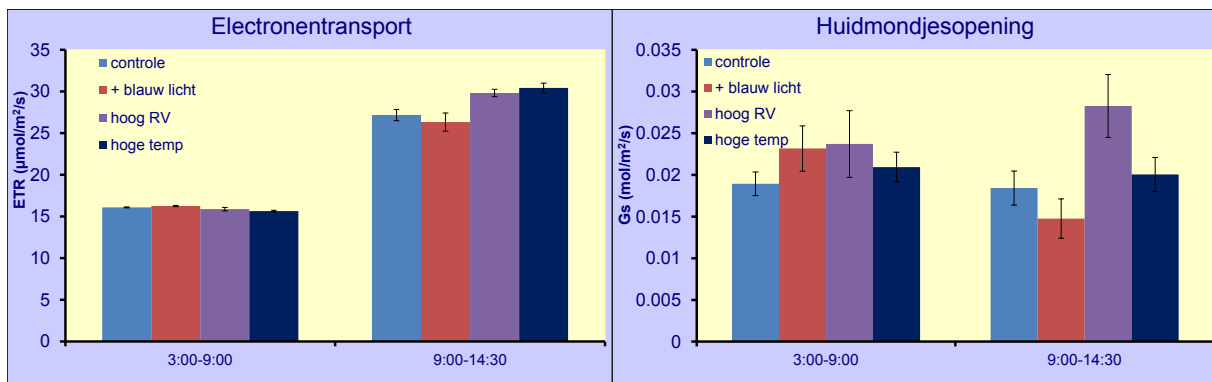
fotosynthese-waardes die vrijwel op de rode lijn liggen.

In de uren met daglicht en SON-T (120 μmol totaal) zijn alle fotosynthese-waardes hoger dan de fotosynthese in de uren daarvoor, maar fors lager dan de rode lijn (Figuur 29 rechts). De behandeling met hoog RV geeft hier opnieuw de hoogste fotosynthese. In de laatste anderhalf uur van de dag neemt de fotosynthese af. Dit was wederom in verhouding met de huidmondjesopening in deze tijdsblokken.



Figuur 29: Fotosynthese over de dag bij Miltoniopsis, gemiddelden over vier tijdsvakken: het eerste uur belichting, de uren SON-T die daar op volgen, de uren met SON-T en daglicht en het einde van de dag. De rode lijn geeft de fotosynthese van een selectie planten waarbij de huidmondjes verder dan gemiddeld open stonden. Te zien is dat zowel extra blauw licht, hoog RV en een hoge temperatuur het opstart-effect aan het begin van de dag verkleinen. Hoog RV levert de meeste fotosynthese in de middaguren op.

Als we naar de deelprocessen van de fotosynthese kijken, zie we ook dat het elektronentransport (ETR^4) tussen 9:00-14:30 het hoogst is bij de behandeling met de hoge temperatuur, maar de Gs is hier veel lager (Figuur 30). Dit betekent dat een hogere temperatuur een methode zou kunnen zijn om de fotosynthese te verhogen, maar dan moeten de huidmondjes hiervoor wel ver genoeg open staan. Hiervoor kan hoog RV gebruikt worden.

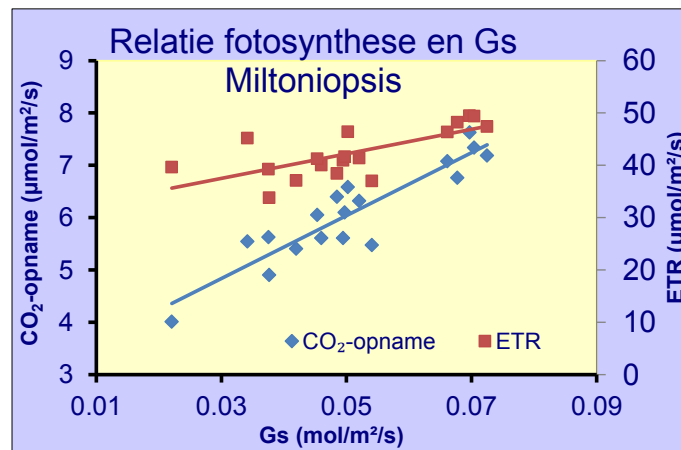


Figuur 30: Elektronentransport (ETR) en huidmondjesopening (Gs) overdag bij Miltoniopsis. Te zien is dat elektronentransport tot aan het einde van de dag het hoogste is bij hoge temperatuur, maar de huidmondjesopening veel groter is bij hoog RV. Om voordeel van de hogere ETR te hebben, moet dus gelijktijdig de RV omhoog. Tussen 3:00-9:00 uur (onder een lagere lichtintensiteit) is er weinig verschil in ETR tussen de behandelingen.

⁴ ETR: Electron Transport Rate ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$); de energiestroom die in het blad op gang komt onder invloed van licht. Vanuit deze hoeveelheid beschikbare energie kan uitgerekend worden hoeveel CO_2 opgenomen zou kunnen worden als dit onbeperkt beschikbaar is. Verdere uitleg over ETR staat in Bijlage I

5.3 Fotosynthese en huidmondjesopening bij Miltoniopsis

Zoals eerder aangegeven, vormen huidmondjes een grote barrière voor de CO₂-opname van buiten naar binnen in het blad. De fotosynthesesnelheid is afhankelijk van het lichtniveau en het CO₂-gehalte in het blad. Figuur 31 laat zien dat zodra de huidmondjes sluiten, ook de fotosynthese daalt. Als de verschillende deelprocessen van fotosynthese afzonderlijk worden bekeken, valt op dat de huidmondjessluiting (daling in Gs) slechts een beperkte invloed heeft op de ETR: van de hoogste naar de laagste waarde van Gs is een daling in ETR van 26% te zien terwijl de CO₂-opname 42% afneemt (Figuur 31). Ook is de samenhang tussen Gs en CO₂-opname sterker dan tussen Gs en ETR (respectievelijk R² = 0.83 en R² = 0.49). Kortom, de lagere fotosynthese bij slecht geopende huidmondjes is waarschijnlijk direct het gevolg van een lagere beschikbaarheid van CO₂ en niet van een lager elektronentransport.

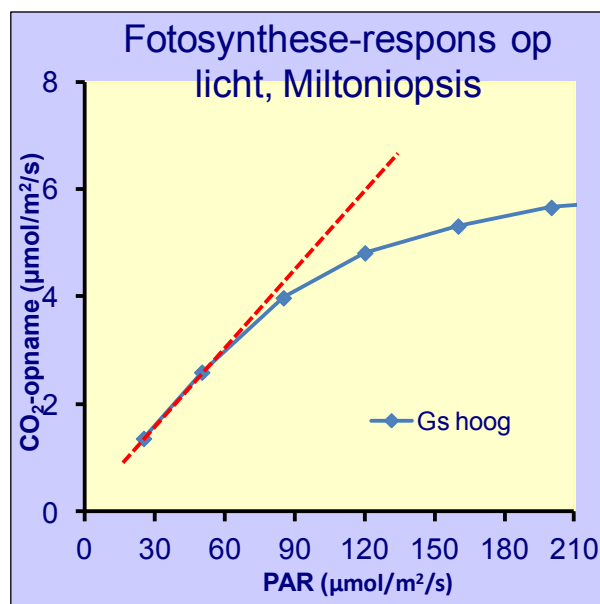


Figuur 31: Het effect van huidmondjesopening (Gs) op de CO₂-opname en het elektronentransport (ETR). De samenhang tussen Gs en CO₂-opname (daling van 42% bij lagere Gs; R²=0.83) is groter dan de samenhang tussen Gs en ETR (daling van 26% bij lagere Gs; R²=0.49). Metingen zijn gedaan bij een lichtintensiteit van 300 µmol/m²/s en 600 ppm CO₂.

5.4 Lichtrendement van Miltoniopsis

Op basis van de lichtresponscurve zoals deze weergegeven is in Figuur 26 kan ook het lichtrendement worden bepaald. Hiertoe is in Figuur 32 een rode stippellijn getekend. Zolang als de fotosynthese meeloopt met de rode lijn is de lichtrendement van de fotosynthese 100%. Het is vooral interessant om in dit gebied te belichten. Boven de 85 µmol/m²/s gaat de fotosynthese fors afwijken van de rode stippellijn (Figuur 32 rechts). Dit betekent een forse daling in lichtrendement (Figuur 32 links) van 80% naar 48%. In de winterteelt wordt er in de vroege ochtend belicht met 50 µmol/m²/s. Hierbij heeft de huidmondjesopening nog geen grote invloed op de fotosynthese. In de tweede helft van de dag is de lichtintensiteit inclusief daglicht 120 µmol/m²/s. Hier heeft de huidmondjesopening veel meer invloed op de fotosynthese en zorgt het voor een forse afname van het lichtrendement.

PAR	Rendement fotosynthese Gs hoog
25-50	100%
50-85	80%
85-120	48%
120-160	25%
160-200	18%
200-300	7%



Figuur 32: Fotosyntheserendement bij open huidmondjes bij toenemend lichtniveau (links) en fotosynthese-lichtrespons (rechts). Zolang de gemeten lijn evenwijdig loopt met de rode stippellijn is het fotosyntheserendement 100%. De metingen zijn gedaan bij 600 ppm CO₂.

Tabel 10 laat de gemiddeld gemeten fotosynthese zien onder SON-T en de combinatie van daglicht en SON-T. Gedurende de uren dat alleen SON-T licht aan is (50 µmol/m²/s), is de fotosynthese 2.6 µmol/m²/s. Wanneer het daglicht erbij komt, is er ruim een verdubbeling van de lichtintensiteit. Echter, de fotosynthese stijgt slechts met ~1 µmol/m²/s. In het geval dat de huidmondjes verder open staan, kan de fotosynthese in potentie toenemen tot bijna 5 µmol/m²/s (Figuur 32). Kortom, wanneer de huidmondjesopening beperkt is, is SON-T licht als bijbelichting overdag veel minder efficiënt dan in de uren voor zonsopkomst. Voor de fotosynthese is het dus gunstiger om 's nachts te belichten dan overdag. Wel moet hierbij rekening gehouden worden met het effect van dagverlenging op de ontwikkeling en bloeisturing van de plant.

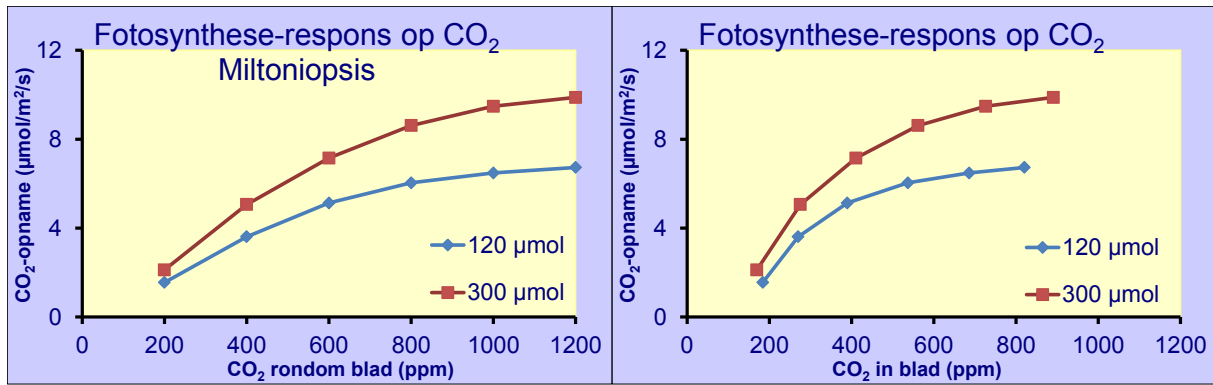
Tabel 10: Gemiddelde fotosynthese en fotosynthese bij de hoogst gemeten huidmondjesopening (Gs) bij Miltoniopsis. Metingen zijn gedaan onder twee lichtintensiteiten: SON-T licht (50 µmol/m²/s) en kunstmatig daglicht met SON-T licht (120 µmol/m²/s).

Behandeling	Gemeten fotosynthese (µmol/m ² /s)
SON-T (50)	2.6
Dag+ SON (120)	3.4

5.5 CO₂-rendement van Miltoniopsis

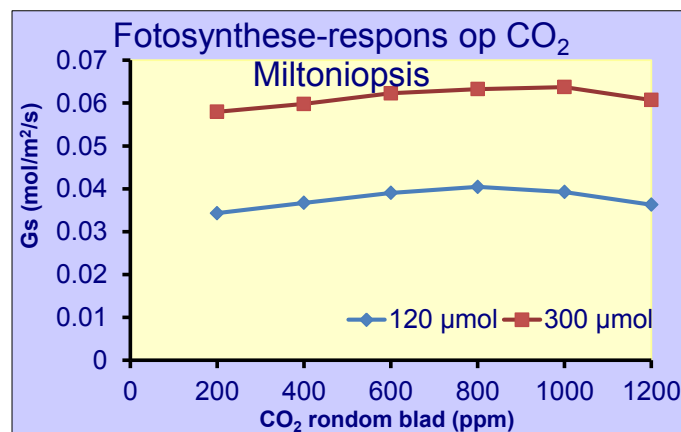
Door de fotosynthese bij een vast lichtniveau met oplopende CO₂-concentraties te meten, is de CO₂-respons op de fotosynthese in beeld gebracht (Figuur 33). Ook dit vertoont een verzadigingsrespons: bij toenemend CO₂ wordt de toename in fotosynthese steeds kleiner.

Te zien is dat er bij een CO₂-gehalte van 700-800 ppm in het blad CO₂-verzadiging wordt bereikt. Doordat de huidmondjes een barrière voor CO₂ vormen is er wel 1000-1200 ppm CO₂ in de kas nodig om CO₂-verzadiging in het blad te bereiken. Bij een hogere lichtintensiteit, ligt de CO₂-concentratie die nodig is voor verzadiging waarschijnlijk nog hoger.



Figuur 33: Fotosynthese van Miltoniopsis, gemeten bij verschillende CO₂-concentraties en buiten (links) en in (rechts) het blad bij twee lichtniveaus: 120 μmol/m²/s (n=7) en 300 μmol/m²/s (n=2).

Vanuit de literatuur is bekend dat huidmondjes sluiten bij hoge CO₂-concentraties (Ainsworth & Rogers, 2007; Trouwborst et al., 2013a). Daarom is het belangrijk dat de CO₂-concentratie in de kas ook niet te hoog is. Uit metingen bij Miltoniopsis blijkt dat de huidmondjes tot 1000 ppm niet of nauwelijks reageren en bij 1200 ppm iets omlaag gaat (Figuur 34). Deze metingen laten echter alleen het effect op korte termijn zien. Uit eerder onderzoek bij paprika is bekend dat planten minder efficiënt met CO₂ omgaan als ze langdurig worden blootgesteld aan hogere CO₂-concentraties (Hogewoning et al., 2014).



Figuur 34: Huidmondjesgeleidbaarheid (Gs) bij verschillende CO₂-concentraties, gemeten bij twee lichtniveaus (120 en 300 μmol/m²/s). Tot 1000 ppm werd er geen noemenswaardige daling in de huidmondjesopening (Gs) geconstateerd.

5.6 Plantontwikkeling Miltoniopsis

In proefronde II is er ook de ontwikkeling van de plant tijdens de proef gemeten. Bij binnenkomst was de planthoogte ongeveer 23 cm, gemeten vanaf de pot (Foto 7 links). Eindmetingen zijn gedaan aan 20 planten per behandeling. Gezien dit lage aantal planten moeten deze resultaten als indicatief worden beschouwd.

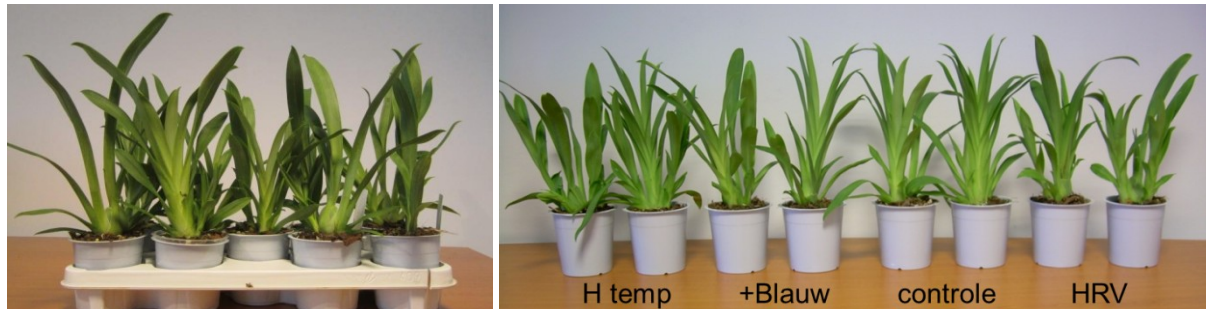


Foto 7: Miltoniopsis bij aankomst bij Plant Lighting te Bunnik (links) en Miltoniopsis aan het eind van proefronde II, steeds twee planten per behandeling (rechts). Van links naar rechts: hoge temperatuur, extra blauw licht, de controle en hoog RV.

De gemiddelde planthoogte tussen de behandelingen was niet significant verschillend (Foto 7 rechts; Tabel 11). Het gemiddelde aantal bladeren van de grootste scheut van iedere plant, was onder extra blauw licht en bij hoog RV lager dan bij de controle en hoge temperatuur. Het aantal scheuten per plant was bij de controle significant lager dan bij de andere behandelingen. De vraag is echter in hoeverre de aanleg van deze scheuten en bladeren al aanwezig was en in hoeverre dit in de klimaatunits is gebeurd en als behandelingseffect kan worden gezien. Wat verder opviel is dat aan de punten van alle behandelingen een lichte geelverkleuring te zien was. In proefronde I was dit minder, maar toen was er wel enige roodverkleuring aan de bladpunten van planten die het extra daglicht kregen in plaats van SON-T. Deze vorming van anthocyaan is een bekende reactie van planten op lichtstress (Steyn *et al.*, 2002).

Doordat de startpositie van het jongste blad niet is vastgelegd kan er geen conclusie worden getrokken of de plantontwikkeling (bladafplitsing en uitgroei) ook sneller is gegaan onder de hogere temperatuur. Doorgaans is dit echter wel het geval. Een hogere teelttemperatuur zal bij Miltoniopsis wel gepaard moeten gaan met een lagere VPD.

Tabel 11: Gemiddelde planthoogte, gemiddeld aantal bladeren van de grootste scheut en gemiddeld aantal scheuten per plant bij Miltoniopsis. Planten zijn 11 weken lang gekweekt onder respectievelijk praktijkomstandigheden (controle), een lichtspectrum met 20% extra blauw licht t.o.v. SON-T (+ Blauw licht), extra hoog RV en een extra hoge temperatuur. Verschillende letters geven significante verschillen aan.

	Planthoogte	SE	Aantal bladeren grootste scheut	SE	Aantal scheuten per plant	SE
Controle	26.8 ^a	0.86	9.7 ^a	0.55	2.5 ^a	0.14
+ Blauw licht	27.3 ^a	0.54	8.7 ^b	0.28	2.9 ^b	0.12
Hoog RV	27.2 ^a	0.60	8.4 ^b	0.35	2.9 ^b	0.14
Hoge temperatuur	27.1 ^a	0.58	9.6 ^a	0.30	3.0 ^b	0.16

5.7 Conclusies Miltoniopsis

Lichtkleuren

- Een half uur blauw licht voor het aanschakelen van de SON-T heeft geen positief effect op de fotosynthese.
- Met aanvullend blauw licht is de fotosynthese aan het begin van de dag iets hoger dan onder puur SON-T. Het verschil is echter gering.
- Planten belicht met SON-T of met wit 'daglicht' gaf geen verschil in fotosynthese.

Daglengte

- Een korte dag heft geen blokkades op de fotosynthese op en is niet zinvol voor het verhogen van de CO₂-opname per dag.
- Bij alleen SON-T belichting (50 μmol) is het lichtrendement veel hoger dan bij SON-T belichting in combinatie met daglicht (totaal 120 μmol). Daarom is het voor de fotosynthese zinvoller om 's nachts te belichten in plaats van overdag. Voor bloeisturing kan uiteraard een kortere daglengte gewenst zijn.

VPD

- Een lagere VPD heeft een positief effect op de opening van huidmondjes. Hierdoor is ook de fotosynthese direct hoger.

CO₂-dosering

- CO₂-verzadiging wordt gemiddeld pas vanaf 1000-1200 ppm bereikt. Dit is wel afhankelijk van de openingstoestand van de huidmondjes: bij volledig geopende huidmondjes zal CO₂-verzadiging al bij 800 ppm bereikt worden.

Opheffing sinklimitatie door hogere temperatuur

- Bij een hogere temperatuur en dus een grotere vraag naar assimilaten, is de fotosynthese niet hoger. Echter, de ETR is wel hoger, maar de huidmondjesopening is beperkend. Een hogere temperatuur in combinatie met een lagere VPD zou de fotosynthese wellicht wel verhogen.
- Doordat de startpositie niet is vastgelegd kan er geen conclusie worden getrokken of de plantontwikkeling (bladafsplitsing en uitgroei) ook sneller is gegaan onder de hogere temperatuur. Doorgaans is dit echter wel het geval. Een hogere teelttemperatuur zal bij Miltoniopsis wel gepaard moeten gaan met een lagere VPD.

6 Algemene discussie en conclusies

6.1 Algemene discussie

In aanvulling op eerdere rapporten van Plant Dynamics (Trouwborst et al., 2010b; Trouwborst et al., 2011; Trouwborst et al., 2012) is opnieuw naar voren gekomen dat VPD een essentiële teeltfactor is bij planten waar de fotosynthese gelimiteerd wordt door huidmondjesopening. Een verlaging van de VPD van 0.9 naar 0.5 resulteerde in een hogere huidmondjesopening en fotosynthese.

In de praktijk leeft soms de gedachte dat het spectrum van SON-T minder goed is dan normaal daglicht. Dit onderzoek laat zien dat er wat betreft de fotosynthese er geen aanleiding is om naar breed spectrum assimilatielicht te zoeken. Voor *Miltoniopsis* had toegevoegd blauw licht een licht positief effect op de fotosynthese. Dit is echter te weinig om hiervoor extra stuurlicht te installeren. Wel zou het, als SON-T vervangen moet worden, een overweging zijn om een lamp met meer blauw licht te kiezen. Uiteraard moet dan niet teveel worden ingeleverd op de energie-efficiëntie van de lampen. Gezien het feit dat juist bij deze matig verdampende planten stuurlicht geen of slechts een gering positief effect heeft op de huidmondjesopening en de fotosynthese, is de verwachting dat het gebruik van stuurlicht voor huidmondjesopening bij andere gewassen die veel verdampen zoals tomaat bij voorbaat geen zin heeft.

Opvallend was dat het lichtrendement gedurende de nachtelijke uren waarin met SON-T belicht werd, twee tot drie keer zo hoog was als in combinatie met het 'daglicht'. Vanuit het oogpunt van rendement op de assimilatiebelichting is dagverlenging veel rendabeler voor de fotosynthese en gewasgroei dan het bijbelichten in combinatie met het natuurlijke daglicht. Voor bloeisturing kan uiteraard een kortere daglengte gewenst zijn.

Een hogere temperatuur blijkt een positief effect te hebben op de gewasontwikkeling (bladuitgroei) en zal zo sinklimitatie kunnen voorkomen. Uit dit onderzoek bleek dat de ETR onder hoge temperatuur steeg, maar dat dit door huidmondjesbeperking niet resulteerde in een hogere fotosynthese. Juist bij hogere temperatuur zal de VPD lager moeten zijn. Voor *Bromelia* lijkt een hogere teelttemperatuur die gepaard gaat met een lagere VPD de sleutel om teeltversnelling te realiseren. Vanuit de praktijk wordt bij *Miltoniopsis* 26°C als bovengrens gehanteerd. Dit heeft ook te maken met het feit dat er in de praktijk dan ook uitschieters in temperatuur zijn die veel hoger liggen. Dat zijn juist de momenten waar de VPD niet te handhaven is. Als de VPD op die momenten toch laag blijft, dan zal 25-26°C voor deze plant waarschijnlijk geen probleem zijn. Waarschijnlijk zal het fenomeen van sinklimitatie op de fotosynthese bij meerdere traag groeiende potplanten optreden.

6.2 Conclusies

In onderstaand overzicht worden de conclusies puntsgewijze weergegeven:

Lichtkleuren

- Het aanvullen van SON-T spectrum met blauw of zelfs vervangen door 'daglicht' had nagenoeg geen toegevoegde waarde op huidmondjesgedrag en fotosynthese.
- Alleen voor Miltoniopsis zou extra blauw licht nuttig kunnen zijn voor de CO₂-opname aan het begin en einde van de dag. Bij Bromelia zorgt het niet voor een hogere fotosynthese en bij Anthurium wordt de fotosynthese aan het begin van de dag niet beperkt bij de gebruikte lichtintensiteit.
- Een half uur lage intensiteit blauw stuurlicht voordat de SON-T wordt aangezet of wit 'daglicht' in plaats van SON-T zorgt niet voor een hogere fotosynthese.

Daglengte

- Een korte dag met een hogere lichtintensiteit is niet zinvol voor het verhogen van de CO₂-opname per dag.
- Gedurende de uren met daglicht waarop ook de SON-T aan is, is het lichtrendement zeer laag. Daarom is het voor de fotosynthese zinvoller om de nacht korter te maken dan om overdag extra te belichten.

VPD

- Bij alle drie de gewassen zorgt een lagere VPD voor een beter huidmondjesopening. Bij Bromelia en Miltoniopsis levert dit ook direct een hogere fotosynthese op.

CO₂-dosering

- CO₂-verzadiging wordt voor alle drie de gewassen pas bij zo'n 1000-1200 ppm bereikt.
- De huidmondjesopening sluiten niet of nauwelijks bij deze hoge CO₂ concentraties op korte termijn.

Sinklimitatie

- Bij Anthurium lijkt er geen sinklimitatie aanwezig te zijn.
- Bij Bromelia en Miltoniopsis is de vraag naar assimilaten mogelijk beperkt door de trage gewasontwikkeling (kleine sink). Bij een hogere teelttemperatuur is bij beide gewassen de ETR wel hoger maar de fotosynthese niet. Dit lijkt vooral te komen door een beperkte huidmondjesopening. Naar verwachting zal een combinatie van een lage VPD en een hogere temperatuur wel voor meer CO₂-opname per dag zorgen.
- Bij Bromelia werkte de hogere temperatuur duidelijk positief op een snellere gewasontwikkeling. Bij Miltoniopsis is dit niet gekwantificeerd.

Referenties

- Ainsworth EA, Rogers A.** 2007. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell and Environment* 30, 258-270.
- Ahmad M, Grancher N, Heil M, Black RC, Giovani B, Galland P, Lardemer D.** 2002. Action Spectrum for Cryptochrome-Dependent Hypocotyl Growth Inhibition in Arabidopsis. *Plant Physiology* 129(2): 774-785.
- Busch FA.** 2014. Opinion: The red-light response of stomatal movement is sensed by the redox state of the photosynthetic electron transport chain. *Photosynth Res* 119:131-140
- Croat TB.** 1991. A Revision of Anthurium Section Pachyneurium (Araceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 78 (3): 539-855
- DaMatta FM, Cunha RL, Antunes WC, Martins SCV, Araujo WL, Fernie AR, Moraes GABK.** 2008. In Field-Grown Coffee Trees Source-Sink Manipulation Alters Photosynthetic Rates, Independently of Carbon Metabolism, via Alterations in Stomatal Function. *New Phytologist* 178 (2): 348-357
- Dankers P, De Rooij E, Verberkt H, Blaakmeer A, Roovers-Huijben T, Pot S, Trouwborst G.** 2011. GrowSense 2. DLV Plant, Wageningen. 71 p.
- Dijkstra T, Van Marwijk D, De Rooij E, Verberkt H, Blaakmeer A, Schapendonk A, Pot S, Voogt J.** 2010. Make sense, GrowSense. DLV Plant, Wageningen. 175 p.
- Dodd AN, Kusakina J, Hall A, Gould PD, Hanaoka M.** 2014. The circadian regulation of photosynthesis. *Photosynth Res* 119:181-190
- Hogewoning SW, Persoon SP, Trouwborst G, Pot CS, Sanders J.** 2014. Zuiniger met CO₂ bij gelijkblijvende of hogere productie. Plant Lighting B.V., Bunnik. 41p.
- Van Holstijn A, Van der Kolk JP, De Rooij E, Verberkt H, Pot S.** 2010. Onderzoek naar effecten en economische haalbaarheid van toepassing CO₂ in de teelt van Palmen en Dieffenbachia. DLV Plant, Wageningen. 74 p.
- McClung CR.** 2011. The Genetics of Plant Clocks. *Advances in Genetics* 74: 105-139
- McNaughton SJ, Fullem LW.** 1970. Photosynthesis and Photorespiration in *Typha latifolia*. *Plant Physiol.* 45: 703-707
- Messinger SM, Buckley TN, Mott KA.** 2006. Evidence for Involvement of Photosynthetic Processes in the Stomatal Response to CO₂. *Plant Physiology* 140: 771-778
- Muraoka H, Tang Y, Terashima I, Koizumi H, Washitani I.** 2000. Contributions of diffusional limitation, photoinhibition and photorespiration to midday depression of photosynthesis in *Arisaema heterophyllum* in natural high light. *Plant, Cell and Environment* 23: 235-250
- Passos EEM, Prado CHBA, Aragao WM.** 2008. The influence of Vapour Pressure Deficit on Leaf Water Relations of *Cocos Nucifera* in Northeast Brazil. *Expl Agric.* 45:93-106
- Roelfsema MRG, Konrad KR, Marten H, Psaras GK, Hartung W, Hedrich R.** 2006. Guard cells in albino leaf patches do not respond to photosynthetically active radiation, but are sensitive to blue light, CO₂ and abscisic acid. *Plant, Cell & Environment* 29(8): 1595-1605
- Savvides A, Dieleman JA, van Ieperen W, Marcelis LFM.** 2014. Leaf initiation is solely dependent on the apical bud temperature even under large bud-plant temperature differences. Ph.D. thesis, Wageningen University, Wageningen.
- Shimazaki K-I, Doi M, Assmann SM, Kinoshita T.** 2007. Light Regulation of Stomatal Movement. *Annu. Rev. Plant Biol.* 58:219-47
- Steyn WJ, Wand SJE, Holcroft DM, Jacobs G.** 2002. Anthocyanins in Vegetative Tissues: A Proposed Unified Function in Photoprotection. *New Phytologist* 155 (3): 349-361
- Van Telgen, HJ, Van Noort F, Schapendonk A.** 2006. Optimalisatie lichtomstandigheden Palmen, Onderzoek naar de hoeveelheid toelaatbaar licht in een palmenteelt. Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V., Wageningen. 31 p.
- Trouwborst G, Pot CS, Schapendonk AHCM, Fanourakis D.** 2010a. Huidmondjes in ontwikkeling: Invloed van omgevingsfactoren op de huidmondjesanatomie van bladeren, een

- literatuurstudie. Plant Dynamics B.V., Wageningen. 29 p.
- Trouwborst G, Pot CS, Schapendonk AHCM.** 2010b. Teeltoptimalisatie *Miltonia*, Bepaling huidmondjesgedrag en lichtbenutting in relatie tot VPD. Plant Dynamics B.V., Wageningen. 43 p.
- Trouwborst G, Pot CS, Schapendonk AHCM, Zenasni N.** 2011. Stimuleren van de huidmondjesontwikkeling bij diverse potplanten. Plant Dynamics B.V., Wageningen. 27 p.
- Trouwborst G, Pot CS, Baas R, Schapendonk AHCM.** 2012. Effect huidmondjesontwikkeling op de teelt van potplanten. Plant Dynamics B.V., Wageningen. 57 p.
- Trouwborst G, Hogewoning SW, Pot CS.** 2013a. Meer rendement uit licht en CO₂ -dosering. Plant Lighting B.V. & Plant Dynamics B.V., Bunnik. 246 p.
- Trouwborst G, Hogewoning SW, Pot CS.** 2013b. Meer rendement uit licht en CO₂ bij *Bromelia*. Plant Lighting B.V. & Plant Dynamics B.V., 25 p.
- Trouwborst G, Hogewoning SW, Pot CS.** 2013c. Meer rendement uit licht en CO₂ bij *Kalanchoë*. Plant Lighting B.V. & Plant Dynamics B.V., 27 p.
- Trouwborst G, Hogewoning SW, Pot CS.** 2013d. Stuurlicht bij de tijd. Plant Lighting B.V., Bunnik. 61p.
- Vaz APA, De Cássia L Figueiredo-Ribeiro R, Kerbauy GB.** 2004. Photoperiod and temperature effects on in vitro growth and flowering of *P. pusilla*, an epiphytic orchid. *Plant Physiology and Biochemistry* 42(5): 411-41
- Wang Y, Noguchi K, Terashima I.** 2011. Photosynthesis-Dependent and -Independent Responses of Stomata to Blue, Red and Green Monochromatic Light: Differences Between the Normally Oriented and Inverted Leaves of Sunflower. *Plant Cell Physiol* 52: 479-489
- Walter A, Schurr U.** 2005. Dynamics of Leaf and Root Growth: Endogenous Control versus Environmental Impact. *Annals of Botany* 95: 891-900
- Yan B-F, Duan W, Liu G-T, Xu H-G, Wang L-J, Li S-H.** 2013. Response of Bean (*Vicia faba* L.) Plants to Low Sink Demand by Measuring the Gas Exchange Rates and Chlorophyll a Fluorescence Kinetics. *PLoS ONE* 8(12): e80770.

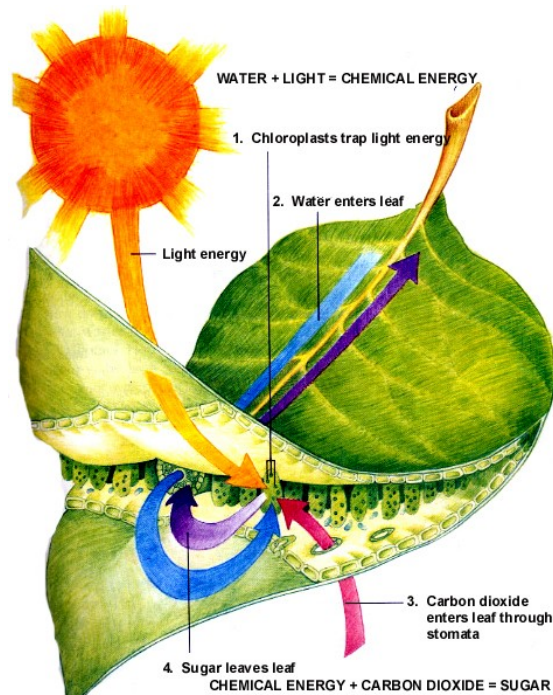
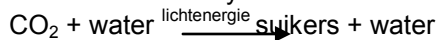
Bijlage I: Begrippen rondom de fotosynthese toegelicht

Deze bijlage is deels verschenen in de rapporten 'Meer rendement uit licht en CO₂-dosering' (Trouwborst *et al.*, 2013a), 'Zuiniger met CO₂ bij gelijkblijvende of hogere productie' (Hogewoning *et al.*, 2014) en 'Handleiding gebruik van plantsensoren voor de fotosynthese in de praktijk' (Pot *et al.*, 2011).

Voor de fotosynthese is het volgende nodig (Figuur 35):

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

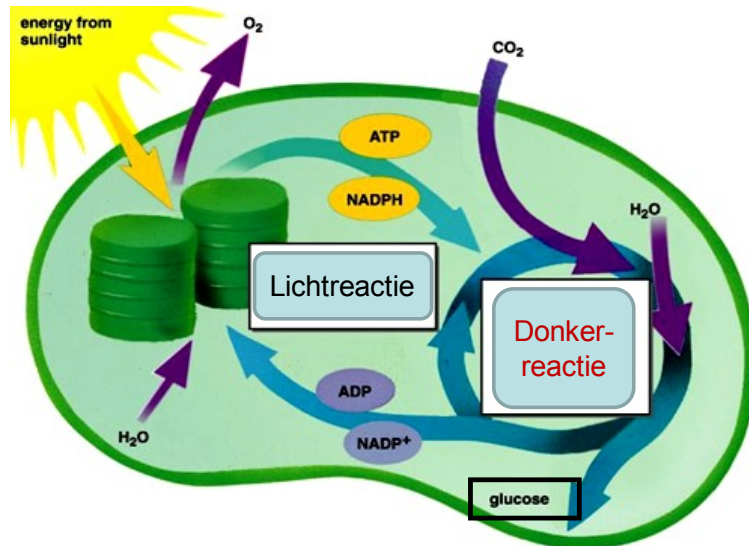
Hoofdreactie fotosynthese:



Figuur 35. Fotosynthese: Lichtenergie wordt geabsorbeerd door het blad (1). Water komt binnen via de nerven (2). Tevens komt er CO₂ binnen via de huidmondjes (3). Met behulp van de lichtenergie worden er suikers gemaakt (4).

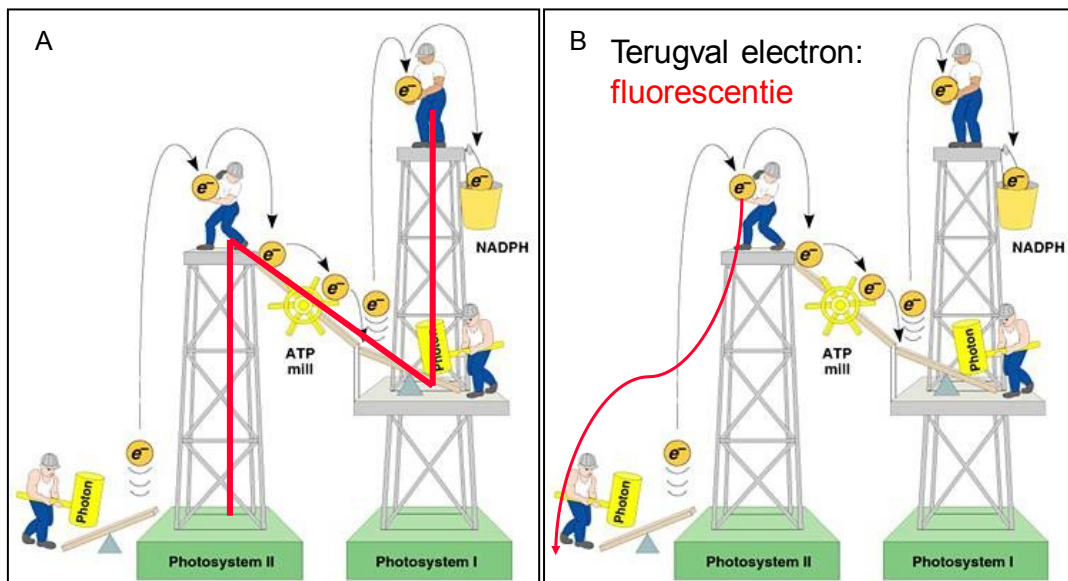
Lichtenergie

De groei van een plant wordt bepaald door het fotosyntheseproces in de bladeren van de plant. Dit proces is een samenwerking van twee deelprocessen: de lichtreactie en de donkerreactie (Figuur 36). In de lichtreactie wordt lichtenergie in de vorm van ATP en NADPH vastgelegd die in de donkerreactie gebruikt wordt voor het binden van CO₂ om suikers te maken. Beide reacties zijn afhankelijk van elkaar: wanneer de lichtreactie niet draait (bijvoorbeeld zonder licht), dan is geen energie beschikbaar om de donkerreactie te laten draaien! De term donkerreactie is dus misleidend en wordt om die reden ook wel CO₂-bindingsreactie genoemd.



Figuur 36. Schematische tekening van het verband tussen de lichtreactie en de donkerreactie (CO_2 -bindingsreactie) in een chloroplast (bladgroenkorrel). Door zonlicht wordt in de lichtreactie energie vastgelegd (ATP en NADPH) die nodig is voor het binden van CO_2 tot suikers.

In de lichtreactie wordt de energie van de lichtdeeltjes (fotonen) van het groeilicht (PAR) gebruikt om elektronen te transporteren door twee fotosystemen (Figuur 37A). Hierdoor wordt de lichtenergie opgeslagen in de vorm van ATP en NADPH. In theorie zijn twee lichtdeeltjes nodig om één elektron door de twee fotosystemen te transporteren. De **snelheid** van de lichtreactie wordt uitgedrukt in **elektronentransport** (ETR). Hoe meer lichtdeeltjes worden opgevangen hoe sneller het elektronentransport (ETR) gaat verlopen. De ETR stijgt met toenemende lichtintensiteit totdat er een maximum bereikt wordt. Echter in werkelijkheid lukt het een blad nooit om alle energie volledig te verwerken. Er vallen altijd elektronen terug. Deze energie gaat in principe verloren als warmte en het uitzenden van fluorescentie (Figuur 37B). Hoe hoger de lichtintensiteit, hoe minder goed het licht verwerkt kan worden en des te hoger de fluorescentie.



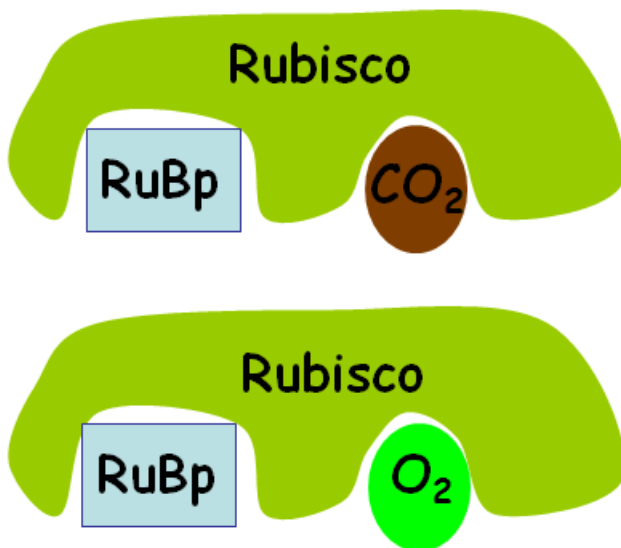
Figuur 37. Schematische tekening van de lichtreactie ook wel elektronentransport keten genoemd (A). In theorie zijn er twee lichtdeeltjes nodig om één elektron (e^-) van links naar rechts te transporteren. Als er nu door veel licht veel elektronen bij dit mannetje terecht komen, kan hij deze (soms) niet allemaal verwerken en vallen er ook elektronen terug (B). Des te meer elektronen terugvallen, des te hoger de fluorescentie. Door de fluorescentie te meten, wordt het **rendement** van het licht bepaald. (Bron: college L. van der Plas, vakgroep Plantenfysiologie van Wageningen Universiteit).

Binding van CO₂: Waarom heeft CO₂-dosereren zin?

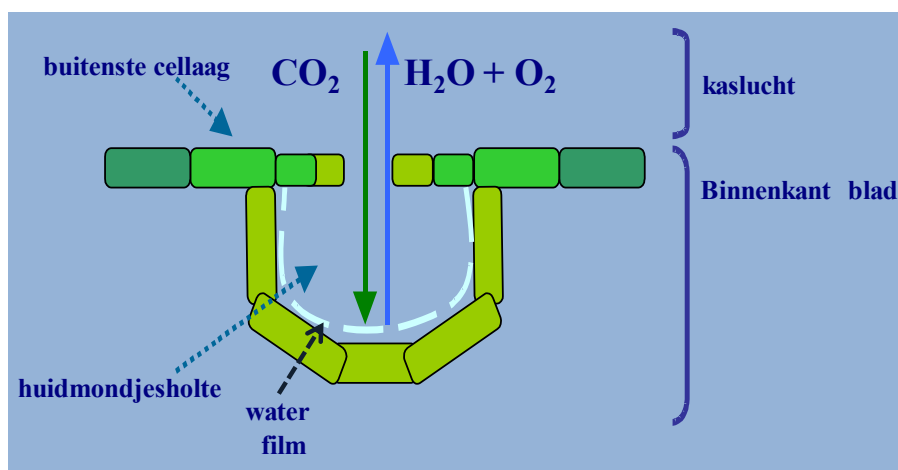
Waarom is het CO₂-gehalte in de buitenlucht niet voldoende?

Het probleem is het enzym Rubisco:

- Rubisco is het enzym (Figuur 38) dat CO₂ bindt nadat het via de huidmondjes (Figuur 39) in het blad gekomen is.
- Rubisco kan ook O₂ (zuurstof) binden en hierdoor komt er CO₂ vrij. Dit proces heet fotorespiratie.
- Zonder CO₂-dosering vindt er tenminste 30% fotorespiratie plaats. Dit is een verliespost.
- Verhouding fotosynthese/fotorespiratie wordt bepaald door de verhouding CO₂/O₂ in het blad.
- Bij slecht geopende huidmondjes is er nog veel meer fotorespiratie!
- Hoe meer CO₂ in het blad, hoe meer de fotorespiratie wordt onderdrukt en dus de fotosynthese stijgt. Hierdoor is het plantkundig gezien nuttig om extra CO₂ te doseren.



Figuur 38. Schematische tekening van de werking van het enzym Rubisco. Rubisco bindt CO₂ aan RuBp om suiker te maken. Als Rubisco O₂ bindt gaat het mis. Dat proces heet fotorespiratie. Daardoor wordt de fotosynthese lager. Hoe hoger de concentratie CO₂, hoe minder fotorespiratie er plaats vindt (bron: college Linus van der Plas, vakgroep Plantenfysiologie van Wageningen Universiteit).



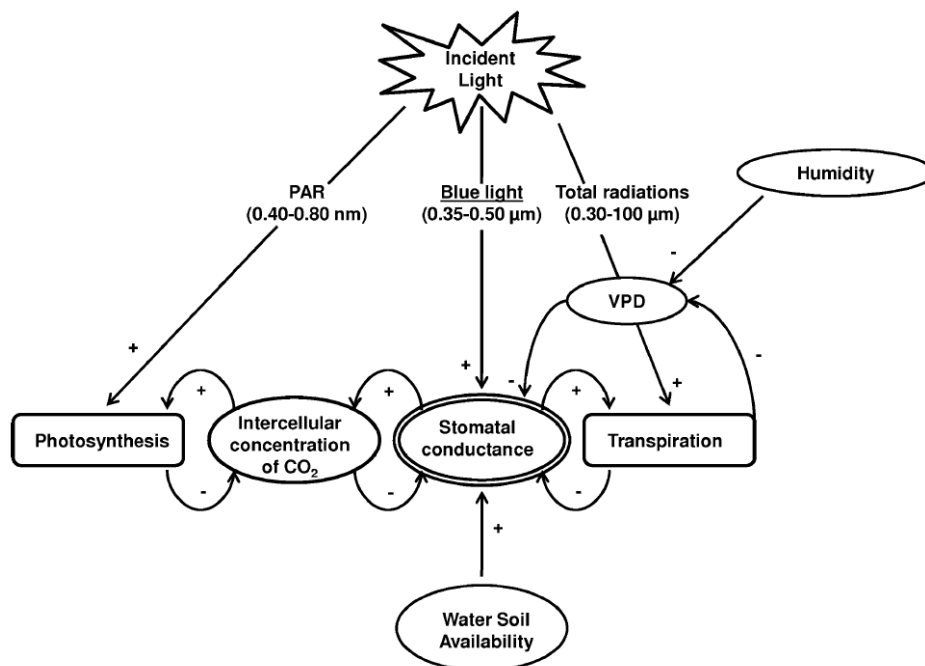
Figuur 39. Schematische tekening van een huidmondje. Hoe kleiner de opening, hoe moeilijker het CO₂ het blad binnen komt. Hierdoor stijgt de fotorespiratie en daalt de fotosynthese.

CO₂-opname via huidmondjes

Om voldoende CO₂ op te kunnen nemen, is huidmondjesopening essentieel. Dit kan op verschillende manier beïnvloed worden:

- Blauw licht stimuleert de opening van huidmondjes
- Een lager dampdrukdeficit (VPD) stimuleert de opening van huidmondjes (een hoge VPD zorgt voor sluiting van de huidmondjes)
- Een tekort aan CO₂ in het blad stimuleert de huidmondjesopening
- Fotosynthese verbruikt CO₂. Hierdoor stijgt de vraag naar CO₂, waardoor de huidmondjesopening wordt gestimuleerd.
- Droogtestress verslechtert de opening van huidmondjes.

Deze factoren zijn schematisch weergegeven in Figuur 40.



Figuur 40: Conceptueel model van huidmondjesopening. Weergave per omgevingsfactor en de gevolgen ervan op de huidmondjesopening. Te zien is dat meer groeilicht (PAR) de fotosynthese bevordert. Door fotosynthese daalt de CO₂-concentratie in het blad. Hierdoor moet de plant de huidmondjes openen om meer CO₂ binnen te krijgen en om de fotosynthese actief te houden. Blauw licht stimuleert opening van de huidmondjes nog eens extra, waardoor de CO₂ makkelijker wordt opgenomen en de fotosynthese actief blijft. Door stralingswarmte stijgt het dampdrukdeficit (VPD). Bij een hoger dampdrukdeficit worden de huidmondjes juist gestimuleerd om te sluiten. (Barillot et al., 2010).