

Minder belichten Phalaenopsis zonder productieverlies?



September 2014

G. Trouwborst, S.W. Hogewoning en C.S. Pot

Minder belichten Phalaenopsis zonder productieverlies?

September 2014

G. Trouwborst¹, S.W. Hogewoning¹, en C.S. Pot²

¹Plant Lighting B.V.
Veilingweg 46
3981 PC Bunnik

info@plantlighting.nl
www.plantlighting.nl

Plant Dynamics
Koningin Julianastraat 23
6668AG Randwijk

REFERAAT

G. Trouwborst, S.W. Hogewoning en C.S. Pot. 2014. Minder belichten Phalaenopsis zonder productieverlies? Plant Lighting B.V., Bunnik. 60p.

Uw sector investeert in dit project via het Productschap  Tuinbouw

PT projectnummer: 14958



Ministerie van Economische Zaken



© 2014 Plant Lighting B.V.

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

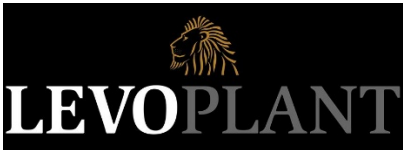
Plant Lighting B.V. is niet aansprakelijk voor eventuele schadelijke gevolgen als gevolg van gebruik van gegevens uit deze uitgave.

Inhoudsopgave

SAMENWERKENDE PARTIJEN	6
SAMENVATTING.....	7
DANKWOORD.....	10
1 INLEIDING EN DOELSTELLING.....	11
1.1 Inleiding.....	11
1.2 Doelstelling.....	13
1.3 Onderzoeksvragen	14
1.4 Leeswijzer:.....	14
1.5 Gebruikte begrippen in het rapport.....	15
2 MATERIAAL EN METHODEN.....	16
2.1 Plantmateriaal	16
2.2 Teeltcondities en behandelingen gedurende de opkweek	17
2.3 Teeltcondities en behandelingen gedurende de afkweek.....	18
2.4 Verschil bladstand tussen de rassen	19
2.5 Methode bepaling malaatpool en ETR-som.....	20
3 RESULTATEN EN DISCUSSIE OPKWEEK.....	22
3.1 Effect van de lichtsom gedurende bladontwikkeling op de malaatopslag.....	22
3.2 Is er meetbare (directe) C3-fotosynthese in de vroege ochtend en namiddag?.....	26
3.3 Is het hartblad C3 of CAM?.....	29
3.4 Conclusies opkweek.....	30
4 RESULTATEN EN DISCUSSIE AFKWEEK.....	31
4.1 Effect van een hogere lichtsom in de afkweek op de malaatopslag van volgroeide bladeren.....	31
4.2 Is er meetbare (directe) C3-fotosynthese in de vroege ochtend en namiddag?.....	34
4.3 Is het hartblad C3 of CAM?.....	37
4.4 Lichtsom efficiënter verdelen over de dag?.....	38
4.5 Conclusies afkweek.....	42
5 DISCUSSIE BELICHTINGSSTRATEGIE PHALAENOPSIS	43
5.1 Inleiding.....	43
5.2 Berekening benodigde PARsom gedurende CAM-fase III.....	43
5.3 Lichtbenutting gedurende CAM-fase II en IV.....	44
5.4 Belichtingsstrategie Phalaenopsis	45
REFERENTIES.....	47

BIJLAGE 1. THEORIE FOTOSYNTHESE BIJ CAM-PLANTEN.....	48
B1.1 Inleiding fotosynthese	48
B1.2 Introductie CAM-fotosynthese.....	50
B1.3 Typen CAM.....	52
BIJLAGE 2. OVERIGE LEERPUNTEN OPKWEK EN AFKWEK.....	53
B2.1 Korte termijn effecten van CO ₂	53
B2.2 Huidmondjesgedrag en de CO ₂ -opname.....	55
B2.3 Gebruik van de CAM-toets.....	56
BIJLAGE 3. PLANTKWALITEIT	57
BIJLAGE 4. OVERZICHTSTABELLEN OPKWEK EN AFKWEK.....	60

Samenwerkende partijen



Samenvatting

Inleiding en aanleiding onderzoek

Phalaenopsis is een CAM-plant: Het blad slaat in de nacht CO₂ op in de vorm van malaat (appelzuur). Overdag komt het CO₂ weer vrij en wordt met behulp van licht verwerkt tot suikers. De aanleiding voor dit onderzoek was de constatering dat de lichtbenutting door Phalaenopsis in de winter rond het middaguur al afneemt doordat het malaat op begint te raken (onderzoek "Meer Rendement uit belichting en CO₂ dosering" door Plant Lighting B.V. en Plant Dynamics B.V., 2013). In een winterteelt wordt vroeg in de ochtend gestart met belichting (soms al om 0:00 uur). Als dan de malaat-voorraad al op raakt rond het tijdstip dat de intensiteit van het natuurlijke daglicht maximaal is, dan lijkt het logisch om de lampen later aan te schakelen. Zo wordt het gratis daglicht beter benut en kan op elektra voor belichting worden bespaard. Echter, de werkelijkheid kan complexer zijn: Bij CAM-planten is er namelijk een terugkoppelingsmechanisme tussen de lichtsom en de capaciteit voor malaat-opslag in de bladeren. Voor de praktijk is het belangrijk om te weten wat het kwantitatieve verband is tussen lichtsom en de grootte van de malaat-voorraad die een blad kan opslaan. Deze kennis is nodig om de belichting van een teelt te kunnen optimaliseren, zodat kan worden bespaard op energie en kosten.

Doelstelling en onderzoeksvragen

Het hoofddoel is een zeer forse besparing op elektraverbruik bij zowel de opkweek als de afkweek van Phalaenopsis. Dit door minder uren te belichten zonder daarvoor productie te hoeven inleveren. Hiervoor moeten de volgende onderzoeksvragen worden beantwoord:

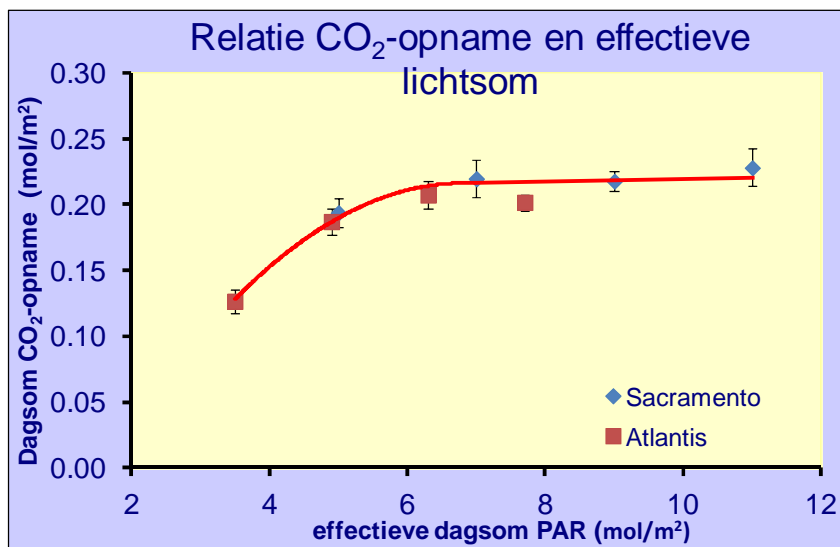
1. Opkweek: Tot welke lichtsom neemt de malaat-opslag nog toe tijdens de opkweek?
2. Afkweek: Leidt een hogere lichtsom in de afkweek dan tijdens de opkweek tot een verhoging van de malaat-opslag?
 - Een (fors) hogere lichtsom in de afkweek dan tijdens de opkweek is gebruikelijk in de praktijk. Bedenk dat de meeste bladeren zich tijdens de opkweek *ontwikkelen*, terwijl in de afkweek het meeste licht wordt onderschept door *volgroeide* bladeren die al tijdens de opkweek zijn ontwikkeld.
3. Opkweek en afkweek: Is de malaat-opslag bepalend voor de assimilaten-productie?
 - Dit geldt als directe C₃-fotosynthese weinig of geen rol speelt. Is dit zo?
 - Wat doet het hartblad? Als het hartblad C₃ is, dan wordt licht door het hartblad benut op momenten dat de volgroeide bladeren al door hun malaat heen zijn.

Onderzoeksmethoden

- Rassen: 'Sacramento' (vrij vlakke bladoriëntatie) en 'Atlantis' (meer verticale bladoriëntatie).
- Onderzoek in klimaat-units van Plant Lighting B.V. te Bunnik.
- Alle behandelingen 3.1 mol/m²/dag kunstdaglicht: 90 μmol/m²/s, 9:00 tot 18:30.

- Aanvulling van de lichtsom met SON-T: 125 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, start 2:30 (NB later bij laagste lichtsom) en einde afhankelijk van de gewenste lichtsom.
- Opkweek: lichtsommen 5.0, 7.0, 9.0 en 11.0 $\text{mol}/\text{m}^2/\text{dag}$ (beide rassen)
- Afkweek: lichtsommen 5.0, 6.5, 8.0, 9.5 en 11.0 $\text{mol}/\text{m}^2/\text{dag}$ (11 mol alleen bij 'Sacramento'). Tevens variant 6.5 mol met langere nachtlengte.
- Uitgebreide metingen CO_2 -opname + lichtbenutting (ETR) met fotosynthesemeter.
- Opkweekfase gedurende 16 weken. Metingen aan nieuw ontwikkeld, volgroeid blad.
- Afkweekfase: Metingen nadat de bladeren minimaal 6 weken geacclimatiseerd waren. (planten eerst opgekweekt en gekoeld in praktijk bij lichtsom 6.5-7.0 $\text{mol}/\text{m}^2/\text{dag}$).

Belangrijkste resultaten



Opkweek: Effect lichtsom op de netto CO_2 -opname per etmaal (=~malaat-voorraad). Let op: Bij het ras 'Atlantis' is gemeten aan bladeren met een bladhoek van $\sim 45^\circ$ en is de lichtsom gecorrigeerd voor de bladhoek ($5.0 \text{ mol}/\text{m}^2/\text{dag} = 5.0 * 0.7 = 3.5 \text{ mol}/\text{m}^2/\text{dag}$, etc.)

In de opkweek geven een lichtsom van 7.0, 9.0 en 11 $\text{mol}/\text{m}^2/\text{dag}$ een gelijke CO_2 -opname per etmaal bij 'Sacramento'. Bij 5 $\text{mol}/\text{m}^2/\text{dag}$ is de opname iets lager. Bij 'Atlantis' geven een lichtsom van 9.0 en 11 $\text{mol}/\text{m}^2/\text{dag}$ een gelijke CO_2 -opname. Bij 8 $\text{mol}/\text{m}^2/\text{dag}$ is de opname iets lager (niet significant) en bij 5 $\text{mol}/\text{m}^2/\text{dag}$ fors lager (-38%). Zie Figuur boven.

In de afkweek is sprake van een vergelijkbaar patroon (zie Tabel): Bij 'Sacramento' is de CO_2 -opname per etmaal gelijk voor een lichtsom van 6.5, 8.0, 9.5 en 11 $\text{mol}/\text{m}^2/\text{dag}$ en beduidend lager voor 5.0 $\text{mol}/\text{m}^2/\text{dag}$ (-30%). Bij 'Atlantis' is de opname gelijk voor 8.0 en 9.5 $\text{mol}/\text{m}^2/\text{dag}$, iets lager (niet significant) bij 6.5 $\text{mol}/\text{m}^2/\text{dag}$ en beduidend lager bij 5.0 $\text{mol}/\text{m}^2/\text{dag}$. Zie Tabel. Een langere nachtlengte bij eenzelfde lichtsom resulteerde in een lagere netto CO_2 opname.

Het verschil tussen de respons van 'Sacramento' en 'Atlantis' is zeer waarschijnlijk gerelateerd aan de bladhoek: Door de verticale bladstand is de werkelijk ontvangen lichtsom per oppervlakte blad lager bij 'Atlantis' (Zie ook Figuur + onderschrift). De werkelijke lichtsom is

een factor om rekening mee te houden: Ook teelt op vazen en de bloemdeken boven de planten in de afkweek hebben hier invloed op.

Afkweek: Effect van de lichtsom op de netto CO₂-opname en de ETR-som per etmaal. De ETR-som geeft de potentieel beschikbare energiestroom uit licht voor de fotosynthese in het blad weer. Opvallend is dat de 6.5 mol behandeling met een langere nachtlengte een hogere ETR-som geeft, maar minder CO₂-opname.

Behandeling	Dagsom CO ₂ (mol CO ₂)	ETR-som (mol e ⁻) bij gesloten huidmondjes	Dagsom CO ₂ (mol CO ₂)	ETR-som (mol e ⁻) bij gesloten huidmondjes
	<i>'Sacramento'</i>		<i>'Atlantis'</i>	
5 mol	0.18 ^c	1.09 ^c	0.16 ^c	0.92 ^c
6.5 mol	0.26 ^a	1.18 ^c	0.20 ^{ab}	0.96 ^c
8 mol	0.25 ^a	1.34 ^b	0.23 ^a	1.26 ^a
9.5 mol	0.25 ^a	1.35 ^b	0.23 ^a	1.31 ^a
11 mol	0.26 ^a	1.33 ^b		
6.5 mol 14.5 uur nacht	0.22 ^b	1.63 ^a		
6.5 mol 10.5 uur nacht			0.17 ^{bc}	1.16 ^b

In de ochtend is nauwelijks tot geen directe C₃-fotosynthese gemeten in zowel de opkweek als de afkweek. In de afkweek is ook in de namiddag nauwelijks directe C₃-fotosynthese gemeten. In de namiddag is wel enige mate van directe C₃-fotosynthese gemeten aan volgroeide bladeren in de opkweek. Ook het hartblad is CAM, met in de namiddag enige mate van directe C₃-fotosynthese. De directe C₃-fotosynthese in de middag was snel lichtverzadigd (30 tot 60 μmol/m²/s). Om deze lichtintensiteit in de middag te bereiken hoeft meestal niet te worden belicht, of hooguit gedimd op hele donkere dagen.

Belangrijkste conclusies

- De lichtsom die nodig is om een maximale malaat-opslag te bereiken, verschilt niet voor de opkweek en de afkweek. Oftewel, als in de opkweek voldoende lichtsom gegeven wordt, geeft een nog hogere lichtsom in de afkweek *geen* extra malaat-opslag.
- Directe C₃-fotosynthese speelt geen grote rol, dus is de nachtelijke malaat-opname grotendeels bepalend voor het productiepotentieel (NB onder de omstandigheden waarin gemeten is!). Een hogere lichtsom in de afkweek dan in de opkweek geeft dus niet meer assimilaten-productie bij voldoende licht in de opkweek. De warmte van de lampen geeft mogelijk wel teeltversnelling. Hiervoor kunnen alternatieven worden overwogen.
- Mogelijk is CO₂ doseren interessant tijdens de opkweek in de namiddag. Nader onderzoek zou dit moeten uitwijzen. Er zijn op basis van deze metingen in de opkweek en de afkweek geen aanwijzingen dat het zinvol is om eerder op de dag CO₂ te doseren.
- Vol belichten in de ochtend en in de namiddag lijkt niet zinvol: De lichtbenuttings-efficiëntie is dan zeer laag. Echter, de lampen vroeg in de ochtend volledig uitschakelen geeft een negatief effect op de CO₂ opname per etmaal! Dit gegeven biedt kansen om een energiezuinigere belichtingsstrategie te kunnen ontwikkelen.

Dankwoord

Dit rapport geeft de resultaten weer van een langlopend belichtingsonderzoek aan Phalaenopsis. Dit onderzoek had een sterk plant-fysiologische insteek om op procesniveau te achterhalen hoe Phalaenopsis omgaat met belichting. De resultaten bieden concrete handvatten tot energiebesparing omdat méér belichting niet altijd zinvol blijkt. Ook blijkt licht in de vroege ochtend en late middag heel slecht benut te worden. Dit onderzoek is ondersteund door het programma 'Kas als Energiebron', gefinancierd door het Ministerie van EZ en het Productschap Tuinbouw. Levoplant heeft de planten geleverd.

We willen een aantal personen nog met name hartelijk bedanken voor hun bijdrage: We willen Dirk-Jan Uittenbogaard en Erik Smaal (SO natural) en Martin van Dijk (Levoplant) hartelijk danken voor de gegeven teeltadviezen. Martin van Dijk, Jan Mulder (Ter Laak), Dirk-Jan Uittenbogaard, Raymond van der Knaap (Optiflor) en Erwin van de Werken (Floricultura) 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 onderzoekscoördinatoren Dennis Medema en Leo Oprel van het programma Kas als Energiebron bedanken voor hun steun bij de totstandkoming en uitvoering van dit project.

September 2014,

Govert Trouwborst, Sander Hogewoning & Sander Pot

1 Inleiding en doelstelling

1.1 Inleiding

CAM-fotosynthese bij Phalaenopsis

Het fotosyntheseproses van de meeste tuinbouwgewassen verloopt via het zogeheten C₃-metabolisme, waarbij overdag CO₂ wordt opgenomen door de bladeren en met behulp van energie uit licht vastgelegd in suikers. Bij een beperkte groep planten, waaronder Phalaenopsis, verloopt de fotosynthese via het CAM-metabolisme (Crassulacean Acid Metabolism). Mogelijk kan de fotosynthese van Phalaenopsis ook via het C₃-metabolisme verlopen bij jongere bladeren of planten, echter, hierover is tot dusverre nog geen duidelijkheid. In de CAM-bladeren wordt CO₂ 's nachts vastgelegd in de vorm van malaat (appelzuur) dat wordt opgeslagen in de vacuole van de cellen. Overdag wordt het malaat naar het cytoplasma getransporteerd en komt het CO₂ er weer uit vrij. Vervolgens wordt het CO₂ onder invloed van licht omgezet in suikers. Voor meer detail over de CAM-fotosynthese, zie Bijlage 1. Het samenspel tussen de opbouw van de malaat-voorraad en de verwerking van malaat tot suikers is dus een bepalende factor voor de potentiële groei. In de relatief zwaar belichte afkweek zijn er vrijwel uitsluitend CAM-bladeren.

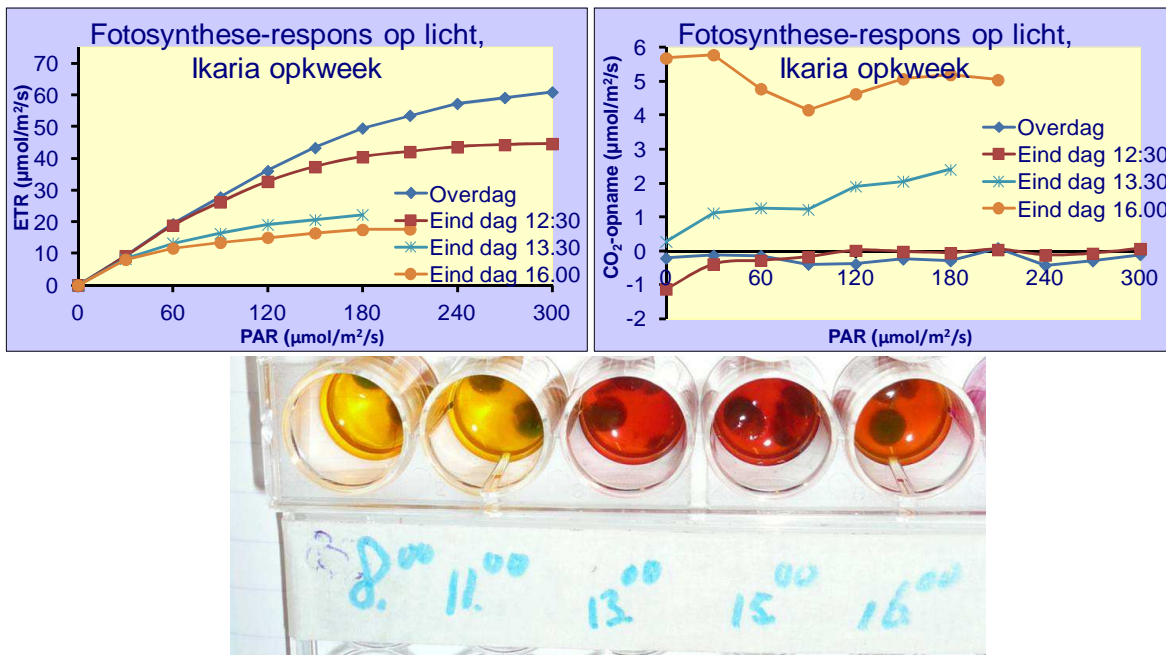
Aanleiding onderzoek

In het project "Meer Rendement uit belichting en CO₂ dosering" is in 2013 in detail gemeten hoe de fotosynthese van Phalaenopsis verloopt over het etmaal (Trouwborst *et al.* 2013). Op het praktijkbedrijf werd in de winter al vroeg begonnen met belichting (2:00 uur in november). Verrassend was dat de lichtbenutting rond het middaguur al begon af te nemen. De oorzaak hiervan bleek uitputting van de in de nacht opgebouwde malaat-voorraad te zijn. Pas later in de middag gingen de huidmondjes weer open en begon de opbouw van de malaat-voorraad voor de volgende dag weer. Dit wordt duidelijk in Figuur 1.

Het lijkt een voor de hand liggende conclusie dat het in die situatie zinloos is om uren voor zonsopgang al te starten met belichten. Immers, rond het middaguur raakt de malaat-voorraad al op. Juist rond het middaguur is de intensiteit daglicht maximaal, dus blijft veel gratis daglicht onbenut. Door later te starten met belichten en het gratis daglicht wel te benutten kan dan fors energie worden bespaard. Echter, de werkelijkheid kan complexer zijn dan zo'n voor de hand liggende conclusie. Bij CAM-planten is er namelijk een terugkoppelingsmechanisme tussen de lichtsom en de capaciteit voor malaat-opslag in de bladeren (Raveh *et al.* 1995; Konow & Wang 2002; Haslam *et al.* 2003). Bij ontwikkelende bladeren is dit voor Phalaenopsis aangetoond binnen een reeks relatief lage lichtsommen (Dueck *et al.* 2011). Indien het later aanschakelen van de belichting, dus minder belichten, leidt tot een kleinere malaat-voorraad, dan zal dat leiden tot productieverlies.

Logischerwijs geeft een lichtsom hoger dan een zekere ondergrens geen negatieve terugkoppeling meer op de opbouw van de malaat-voorraad. Immers, meestal is er in dit soort

biologische systemen sprake van een verzadigingscurve. Dat wil zeggen, bij lage lichtsommen neemt de malaat-opslag van ontwikkelende bladeren sterk toe bij een toenemende lichtsom, vanaf een zekere lichtsom wordt die toename minder, en bij nog hogere lichtsommen is er helemaal geen toename meer. Voor kwekers van Phalaenopsis en andere CAM-gewassen (o.a. Kalanchoë en een aantal soorten Bromelia) is het van belang te weten wat het kwantitatieve verband is tussen lichtsom en de grootte van de malaat-voorraad die een blad kan opslaan. Deze kennis is nodig om de belichting van een teelt te kunnen optimaliseren, en daarmee op een zo energetisch efficiënt mogelijke manier te kunnen telen.



Figuur 1. Lichtbenutting door Phalaenopsis gedurende de loop van de dag. Linksboven: Het elektronentransport (ETR) neemt af naarmate het later wordt in de middag. Dit geeft aan dat de malaat-voorraad op begint te raken. Rechtsboven: De CO₂-opname begint vanaf 13:30 uur alweer op gang te komen en is om 16.00 onafhankelijk van de lichtintensiteit. Dit geeft aan dat het blad begint met de aanleg van een nieuwe voorraad malaat voor de nacht en dus geen daglicht meer benut wordt voor de fotosynthese. Onder: Bladponsjes in een indicatorvloeistof. De kleuring geeft aan hoe zuur de vloeistof is (geel=zuur; rood= niet zuur). Om 13.00 is dus de meeste malaat al op en om 16.00 is duidelijk alweer sprake van bladverzuring (=malaat-opbouw). Metingen uitgevoerd in de praktijk in november 2012 (lampen aan: 2:00 uur). Bron: Trouwborst et al. 2013.

Focus onderzoek: opkweek en afkweek, niet de koelfase

Het onderzoek richt zich op twee verschillende fasen van de Phalaenopsisteelt: De opkweek en de afkweek. In eerste instantie is het van belang om het kwantitatieve verband tussen de lichtsom en de grootte van de malaat-voorraad die een blad kan opslaan te achterhalen in de opkweekfase, waarin nieuwe bladeren zich ontwikkelen.

Gedurende de afkweek vindt de lichtonderschepping hoofdzakelijk plaats door *volgroeide bladeren* die tijdens de opkweek zijn ontwikkeld. Alleen het hartblad groeit tijdens de afkweek nog uit. In de afkweekfase wordt in de praktijk vaak zwaarder belicht dan in de opkweek. Een lichtsom van 9 mol/m²/dag in de afkweek is niet ongewoon, terwijl in de opkweek eerder 5 tot

7 mol/m²/dag aangehouden wordt. Daarom is het ook interessant om het kwantitatieve verband tussen de lichtsom en de grootte van de malaat-voorraad die een blad kan opslaan te achterhalen in de afkweekfase. De hypothese is dat de maximale opslag voor malaat in *volgroeide* bladeren sterk verband houdt met de lichtsom gedurende de *bladontwikkeling*. Immers, tijdens de opkweek worden het aantal cellagen in een blad en de grootte van de cellen bepaald. Als de maximale opslagruimte voor malaat in de vacuolen daardoor al grotendeels is bepaald, dan zou dat betekenen dat het niet zinvol is om de volgroeide CAM-bladeren in de afkweek een hogere lichtsom te geven dan de lichtsom tijdens de bladaanleg. Als dit zo blijkt te zijn, dan biedt dit perspectieven voor besparing op elektra voor belichting.

Tussen de opkweek en de afkweek vindt er een koelfase plaats die dient om sturen op een gelijkmatige takuitloop en kwalitatief goede bloemen. Er is voor gekozen om in dit onderzoek geen aandacht te besteden aan het verband tussen de lichtsom en de grootte van de malaat-voorraad tijdens de koelfase. Dit omdat een optimale belichting voor de fotosynthese tijdens de koelfase mogelijk niet optimaal is voor de bloeisturing.

1.2 Doelstelling

Het hoofddoel van dit project is een zeer forse besparing op elektraverbruik bij zowel de opkweek als de afkweek van Phalaenopsis. Dit door minder uren te belichten zonder daarvoor productie te hoeven inleveren. De mogelijkheden voor elektrabesparing zijn tweeledig:

- De recent aangetoonde verspilling van natuurlijk daglicht in de middag (zie Figuur 1) *suggereert* dat veel later kan worden gestart met belichten: de malaat-voorraad begint al rond het middaguur op te raken en daarna blijft het gratis daglicht onbenut. Dit geldt voor zowel de opkweek als de afkweek.
- In de afkweek is de besparing nog groter indien blijkt dat een grotere lichtsom dan gedurende de bladaanleg tijdens de opkweek zinloos is. Een rekenvoorbeeld: Bij 3 mol/m²/dag instraling en 9 mol/m²/dag gewenste lichtsom wordt 6 mol/m²/dag belicht. Als blijkt dat een lichtsom hoger dan 7 mol/m²/dag geen toegevoegde waarde meer heeft, hoeft nog maar 4 in plaats van 6 mol/m²/dag bijbelicht te worden.

Om dit hoofddoel te verwezenlijken dient de vraag beantwoord te worden of, en in welke mate, korter/minder belichten een negatieve terugkoppeling geeft op de malaat-voorraad. Indien boven een zekere ondergrenswaarde van de lichtsom geen negatieve terugkoppeling op malaat ontstaat, kan minder worden belicht zonder veel effect op de assimilatie.

De kansen voor elektrabesparing gelden ook voor andere CAM-gewassen, zoals Kalanchoë en een deel van het Bromelia-assortiment. Bij de genoemde gewassen is recent aangetoond dat malaat, evenals bij Phalaenopsis, al rond het middaguur op begint te raken (resultaten n.a.v. project "Meer Rendement uit belichting en CO₂ dosering"). Tevens levert dit onderzoek meer fundamentele kennis over de interactie tussen malaat-opslag en belichting.

1.3 Onderzoeksvragen

Dit onderzoek richt zich op drie plantkundige onderzoeksvragen:

1. Opkweek: Tot welke lichtsom neemt de malaat-opslag nog toe tijdens de opkweekfase?
2. Afkweek: Leidt een hogere lichtsom in de afkweek dan tijdens de opkweek tot een verhoging van de malaat-opslag?
 - Een hogere lichtsom in de afkweek dan tijdens de opkweek is gebruikelijk in de praktijk. Bedenk de meeste bladeren zich tijdens de opkweek ontwikkelen, terwijl in de afkweek het meest licht wordt onderschept door volgroeide bladeren die tijdens de opkweek zijn ontwikkeld.
3. Opkweek en afkweek: Is de malaat-opslag bepalend voor de assimilaten-productie?
 - Dit geldt als directe C3-fotosynthese weinig of geen rol speelt
 - De rol van directe C3-fotosynthese wordt onderzocht gedurende de vroege ochtend en in de namiddag.
 - Als er sprake is van een significante bijdrage van directe C3-fotosynthese aan de totale assimilaten-productie, dan kan belichten met een lege malaatpool toch productieverhoging geven.
 - Wat doet het hartblad? Als het hartblad C3 is, dan wordt licht door het hartblad benut op momenten dat de volgroeide bladeren al door hun malaat heen zijn.

Verder wordt nog aandacht besteedt aan de verdeling van de lichtsom over de dag. Kan de lichtsom efficiënter worden verdeeld over de dag?

1.4 Leeswijzer:

Het rapport is als volgt opgebouwd:

- Hoofdstuk 2 omschrijft de onderzoeksmethoden.
- Hoofdstuk 3 geeft de resultaten en discussie van de opkweek
- Hoofdstuk 4 geeft de resultaten en discussie van de afkweek
- Hoofdstuk 5 schetst op basis van de behaalde resultaten enkele scenario's van nieuwe belichtingsstrategieën met de bijbehorende energiebesparing.
- Bijlage 1 bevat theorie over de CAM-fotosynthese
- Bijlage 2 geeft overige resultaten/leerpunten aan die niet direct onder de onderzoeksvragen vielen
- Bijlage 3 bevat de resultaten van de kwaliteit van de afkweekplanten in het verkoopstadium.
- Bijlage 4 bevat overzichtstabellen van de resultaten van de 24-uursmetingen van de CO₂-opname en ETR.

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
CAM-plant	Plant met het Crassulecean Acid Metabolisme
CAM-fotosynthese	CAM-fotosynthese kan benoemd worden als <i>indirecte</i> C3-fotosynthese. Het CO ₂ wordt 's nachts door middel van het enzym PEPc gebonden en vervolgens vastgelegd als malaat (appelzuur). Overdag komt dit CO ₂ vrij en wordt gebruikt door Rubisco. In de CAM-fotosynthese worden vier CAM-fasen onderscheiden.
CAM-fasen	Fase I: nacht, huidmondjes open, opgenomen CO ₂ wordt vastgelegd als malaat. Fase II: overgang nacht naar dag, huidmondjes sluitende, mogelijkheid tot opname van CO ₂ dat direct gebonden wordt aan Rubisco (directe C3-fotosynthese). Fase III: overdag, huidmondjes gesloten, CO ₂ in het blad komt vrij uit malaat. Via de C3-fotosynthese wordt dit verwerkt tot suiker. Fase IV: overgang dag naar nacht: malaat op, huidmondjes gaan open, mogelijkheid tot opname van CO ₂ dat direct gebonden wordt aan Rubisco (directe C3-fotosynthese).
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).
PEP	Fosfo-enol-pyruvaat: grondstof voor malaatvorming
PEPc	Fosfo-Enol-Pyruvaat-Carboxylase: Enzym dat CO ₂ bindt aan PEP zodat er uiteindelijk malaat ontstaat.
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.

2 Materiaal en methoden

2.1 Plantmateriaal

De proeven zijn uitgevoerd met twee verschillende rassen, respectievelijk cv. 'Sacramento' en cv. 'Atlantis'. 'Sacramento' staat bekend als een snelgroeiend ras en heeft lange (grove) groene bladeren met een relatief lage bladhoek. 'Atlantis' is in de opkweek een trager ras en heeft kleinere bladeren met anthocyaan-vorming (roodkleuring), waarvan de bladeren ook van zichzelf veel schuiner omhoog groeien dan 'Sacramento' (Foto 1). Zie voor consequenties bladstand hoofdstuk 2.4.



Foto 1. De rassen *Phalaenopsis* 'Sacramento' (links) en 'Atlantis' (rechts). Let op: de bladeren van 'Atlantis' hebben een meer verticale bladoriëntatie dan de bladeren van 'Atlantis'. NB aan het einde van de proef zijn bladsamples genomen voor biochemische analyse, vandaar de gaten in de bladeren

Opkweek

Het geleverde plantmateriaal dat bestemd was voor verdere opkweek in de proef was 15 weken oud. De pot had een diameter van 12 cm. Deze planten kregen gedurende opkweek 1 bij Levoplant een lichtsom van 5-5.5 mol/m²/dag¹. De dichtheid gedurende opkweek 1 was 90 planten/m² (zonder vaas). Beide rassen werden parallel verder opgekweekt bij 4 verschillende lichtsommen in de klimaat-units van bij Plant Lighting B.V. (zie 2.2). De planten werden geleverd in week 14 van 2014.

Afkweek

De afkweek van beide rassen werd volgtijdelijk uitgevoerd, eerst 'Sacramento', erna 'Atlantis'.

- 'Sacramento', geleverd door Levoplant na 6 weken koeling. De uitgelopen scheuten hadden een lengte tot ±5 cm. Gedurende de koeling bij Levoplant was de lichtsom 6 tot 7 mol/dag en de dichtheid 47 pl/m² (zonder vaas). Gedurende de voorafgaande opkweek 2 was de dichtheid 62 pl/m² (zonder vaas) bij een lichtsom van 6 tot 7 mol. De planten werden geleverd in week 45 van 2013.

¹ Lichtsom wordt uitgedrukt in de eenheid 'mol/m²/dag'. In de verdere tekst wordt dit afgekort tot 'mol'.

- Atlantis, geleverd door Levoplant na 6 weken koeling. De uitgelopen scheuten hadden een lengte tot ± 5 cm. Gedurende de koeling bij Levoplant was de dichtheid 52 pl/m² (met vaas) en de lichtsom 7 mol. Gedurende de voorafgaande opkweek 2 was de dichtheid 62 pl/m² (zonder vaas) met 6 tot 7 mol licht/dag. De planten werden geleverd in week 2 van 2014.

2.2 Teeltcondities en behandelingen gedurende de opkweek

De Phalaenopsisplanten groeiden in 8 klimaat-units van 0.8 bij 0.8 m ieder bij Plant Lighting te Bunnik. Hierbij waren 4 units per ras in gebruik. Iedere unit had een eigen lichtsom die varieerde van 5-11 mol. De luchttemperatuur was gedurende de dag/nacht 30/28°C met een etmaalgemiddelde van 29.3°C en de RV was $63 \pm 3\%$. De concentratie CO₂ was continu 600 ppm (zuivere CO₂). Er werd een standaard Phalaenopsisvoeding gebruikt (EC=1.0 en pH=5.5-5.7). Er werd naar behoefte watergegeven. Gemiddeld was dit 2 keer per week. Er is gemeten aan bladeren die gedurende de proef zijn ontwikkeld. Hiertoe werden de hartbladeren bij aankomst gemerkt (zie elastiekje op Foto 2 links). Het blad dat zich daarna ontwikkelde werd als meetblad beschouwd.



Foto 2. Begin- en eindstadium van de opkweekperiode in de klimaat-units met Phalaenopsis 'Atlantis'. De hartbladeren werden bij aankomst gemerkt met een elastiekje (links).

De behandelingen in de opkweek dienden om het verband tussen lichtsom en de malaat-opslag helder te krijgen. Met andere woorden: Tot welke lichtsom heeft meer licht nog toegevoegde waarde voor de grootte van de malaatpool? De verwachting is dat boven een bepaalde lichtsom het geen zin heeft méér te belichten. In Tabel 2 staan de behandelingen weergegeven. Omdat de belichtingstijden bij leverancier Levoplant afweken van die in de klimaat-units, zijn gedurende maximaal 7 dagen de belichtingstijden in stappen aangepast tot de gewenste waarden.

Tabel 2. Behandelingen bij de rassen 'Sacramento' en 'Atlantis' gedurende de opkweek, Het kunstdaglicht stond aan van 9:00-18:30. De SON-T stond aan vanaf de starttijd vermeld in de tabel tot de ingestelde lichtsom bereikt was.

behandeling	Mol kunstdaglicht (~90 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)	Mol SON-T (~125 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)	Nachtlengthe (uur)
5 mol	3.1 mol	1.9 mol (5:26-9:03)	10:56
7 mol	3.1 mol	3.9 mol (2:30-10:23)	8:00
9 mol	3.1 mol	5.9 mol (2:30-14:39)	8:00
11 mol	3.1 mol	7.9 mol (2:00-18:25)	7:30

Belichting

Het *kunstmatig daglicht* werd in alle behandelingen toegepast om het (schaarse) daglicht in kassen in de Nederlandse winter te simuleren. Hoewel spectraal niet volledig gelijk aan een natuurlijk daglichtspectrum, bestond het kunstmatig daglicht uit een breedband spectrum waarin alle golflengten binnen het PAR-gebied zijn vertegenwoordigd. Ook was het aandeel blauw (400-500 nm), groen (500-600 nm) en rood (600-700 nm) in het kunstmatig daglicht representatief voor de waarden in natuurlijk daglicht. Er was precies zoveel verrood toegevoegd om een vergelijkbare fytochroom-balans als bij natuurlijk daglicht te verkrijgen (PSS ~0.71; zie voor uitleg Hogewoning *et al.*, 2013). De intensiteit was 90 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ gedurende 9.5 uur. Dit resulteert in een lichtsom van 3.1 mol/ m^2/dag . Ter vergelijking: In december is het gemiddelde aan daglicht in een kas 2.8 mol/ m^2/dag , gebaseerd op straling gemeten in De Bilt voor de jaren 2001-2011 en gecorrigeerd voor een 30% transmissieverlies van buiten naar binnen in de kas.

Het kunstmatig daglicht werd in alle behandelingen aangevuld met 125 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ SON-T. In principe werd om 2:30 uur begonnen met belichten totdat de gewenste lichtsom werd bereikt. Bij de behandeling die 5 mol kreeg, moest om 5:00 uur worden gestart om zo geen 'gat' te krijgen tussen de uren SON-T en de start van het 'daglicht'. Bij de 11 mol behandeling werd een half uur eerder gestart met belichten om de gewenste lichtsom te halen voordat het 'daglicht' uitging. Voor details zie Tabel 2 en Tabel 3.

2.3 Teeltcondities en behandelingen gedurende de afkweek

De Phalaenopsisplanten groeiden in de klimaat-units bij Plant Lighting te Bunnik. Er waren twee opeenvolgende teeltronden: eerst 'Sacramento' en daarna 'Atlantis'.

'Sacramento' werd geteeld met een etmaaltemperatuur van 20-21°C en 'Atlantis' bij een etmaaltemperatuur van 21-22°C. De plantdichtheid was 39 pl/ m^2 . RV, CO₂, voeding en gietstrategie waren gelijk aan de opkweek (zie 2.2).

In Tabel 3 zijn de behandelingen weergegeven voor 'Sacramento' en 'Atlantis'. De behandelingen 1-5 dienden om het effect van een verandering in lichtsom op de malaat-opslag van volgroeide bladeren te beantwoorden (hoofdvraag afkweek; zie 1.3). Behandeling 6 werd

toegevoegd om verkennend onderzoek te doen naar de vraag of de lichtsom efficiënter over de dag verdeeld kon worden. Omdat de belichtingstijden bij leverancier Levoplant afweken van die in de klimaat-units, zijn gedurende maximaal 11 dagen de belichtingstijden in stappen aangepast tot de gewenste waarden.

Tabel 3. Behandelingen bij de rassen 'Sacramento' en 'Atlantis', Het daglicht stond aan van 9:00-18:30. De SON-T stond aan vanaf de starttijd vermeld in de tabel tot de ingestelde lichtsom bereikt was.

behandeling	Mol Daglicht (~90 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)	Mol SON-T (~130 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)	Nachtlengthe (uur)
5 mol	3.1 mol	1.9 mol (5:00-9:03)	10:30
6.5 mol (Controle)	3.1 mol	3.4 mol (2:30-9:52)	8:00
8 mol	3.1 mol	4.9 mol (2:30-13:06)	8:00
9.5 mol	3.1 mol	6.4 mol (2:30-16:20)	8:00
11 mol (alleen 'Sacramento')	3.1 mol	7.9 mol (1:20-18:24)	6:50
6.5 mol (Lange nacht)		3.4 mol	
'Sacramento'	3.1 mol	(10:53-18:15)	14:30
'Atlantis'		(5:00-12:25)	10:30

2.4 Verschil bladstand tussen de rassen

'Atlantis' heeft een totaal andere bladstand heeft dan 'Sacramento'. De bladeren van 'Sacramento' zijn overwegend vlak gepositioneerd. Hierdoor kwam de lokale lichtintensiteit op bladniveau globaal overeen met de ingestelde lichtintensiteit in de klimaat-unit. Het nadeel was dat bladeren van de ene plant soms plat op bladeren van de andere plant lagen. De metingen zijn altijd verricht aan onbeschaduwde bladeren. De bladeren van 'Atlantis' staan zeer schuin tot verticaal omhoog. De concurrentie om licht tussen de planten onderling was hierdoor kleiner. Echter hoe schuiner de bladstand hoe meer een lichtstraal wordt verdeeld over een groter oppervlak, hoe lager de lokale lichtintensiteit (Figuur 2). De metingen zijn gedaan aan bladeren met een bladstand van ongeveer 45° . Dit geeft lokaal een 30% lagere lichtintensiteit ($\cos 45^\circ=0.7$) vergeleken met bladeren die vlak zijn gepositioneerd.

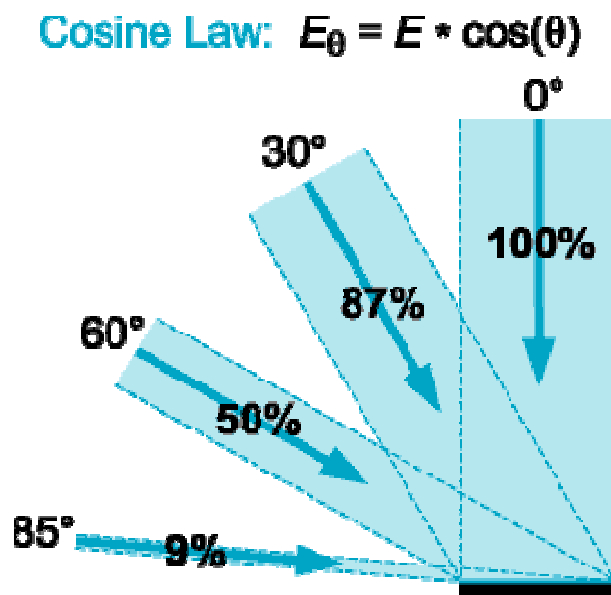


Fig. 6.3 Lambert's cosine law.

Figuur 2. Hoe schuiner de bladstand, hoe meer het licht verdeeld wordt over een groter oppervlak, hoe lager de lichtintensiteit (bron: Ryer, 1998).

2.5 Methode bepaling malaatpool en ETR-som

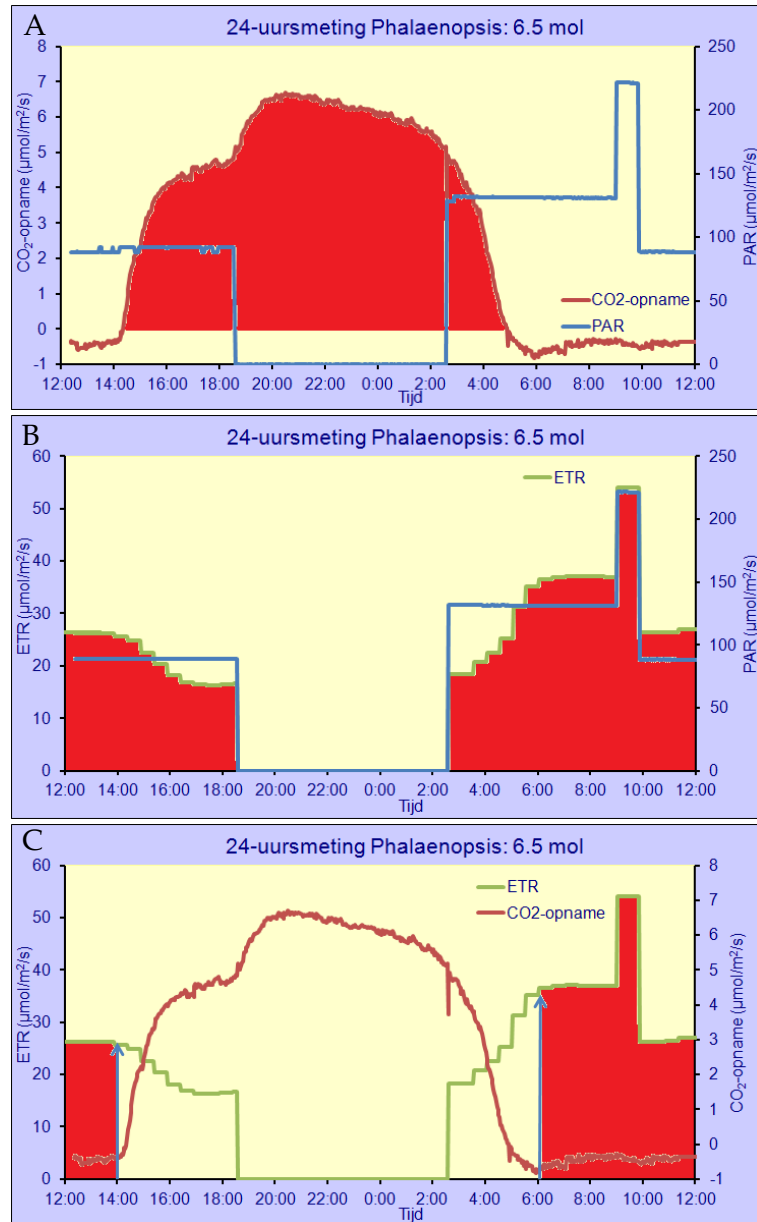
De metingen zijn verricht met een fotosynthesemeter (Li-6400; zie voorplaat). In de meetcuvet is eenzelfde RV, luchttemperatuur en CO₂ concentratie ingesteld als in de klimaat-units. Ook het verloop van de lichtintensiteit over het etmaal was in de Li-6400 zo geprogrammeerd dat die overeen kwam met de instellingen in de klimaat-units. Bij 'Sacramento' is eenzelfde lichtintensiteit aangehouden en bij 'Atlantis' 70% van de lichtintensiteit. Dit laatste vanwege het feit dat bij 'Atlantis' meetbladeren geselecteerd waren met een bladoriëntatie van ±45° ten opzichte van de lichtbron (zie ook 2.4). Door de bladeren gedurende een etmaal in te klemmen konden drie belangrijke zaken worden bepaald (Figuur 3):

- Het verloop van de CO₂-opname over 24 uur (rode lijn) en dus ook de dagsom (rode vlak in Figuur 3A).
- Het verloop van de ETR gedurende de dag (groene lijn) en dus ook de dagsom (rode vlak in Figuur 3B).

Door beide lijnen te combineren, kon ook de ETR-som bij gesloten huidmondjes worden bepaald:

- ETR-som bij gesloten huidmondjes (rode vlak in Figuur 3C).

De ETR-som bij gesloten huidmondjes wordt, in ieder geval ten dele, aangewend om suikers te maken van het CO₂ dat uit de malaatpool vrijkomt. Wat er met de ETR gebeurt in de tijd dat de huidmondjes open zijn was tot nog toe niet duidelijk. Hierop wordt ingegaan in hoofdstuk 3.2 en 4.2.



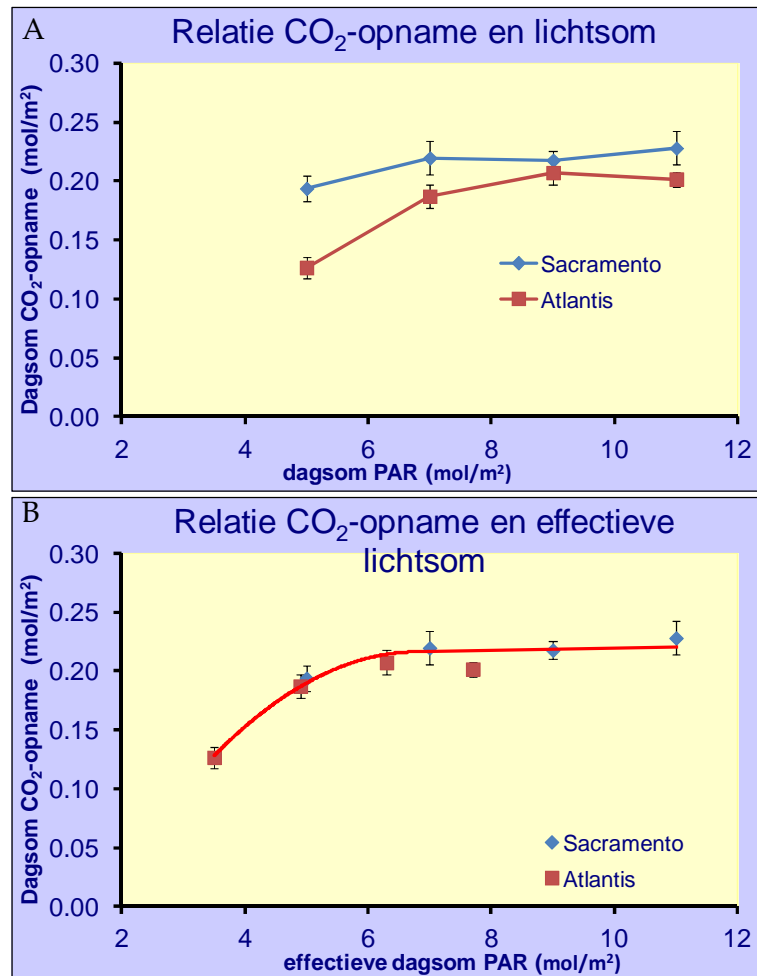
Figuur 3. Methode bepaling totale CO₂-opname in de nacht en ETR-som overdag. De blauwe lijn in A en B geeft de lichtintensiteit (PAR) aan. Het rode oppervlak laat respectievelijk zien: de totale CO₂-opname=malaatpool (A), De totale ETR-som (B) en de ETR-som bij gesloten huidmondjes (C). De CO₂-som is berekend aan de hand van metingen aan de CO₂-opname per twee minuten. De ETR-som is berekend aan de hand van metingen van de chlorofyl-fluorescentie eens per half uur (data afkweek 'Sacramento').

3 Resultaten en discussie opkweek

De resultaten van de opkweek zijn gegroepeerd rondom de gestelde onderzoeksvragen in H1.3. Het verband tussen de lichtsom gedurende de bladontwikkeling en de malaat-opslag wordt weergegeven in 3.1. De rol van de directe C3-fotosynthese in de vroege ochtend (CAM-fase II) en in de namiddag (CAM-fase IV) wordt weergegeven in 3.2. De resultaten aangaande het hartblad worden weergegeven in 3.3. Overige resultaten uit de opkweek staan weergegeven in Bijlage 2.

3.1 Effect van de lichtsom gedurende bladontwikkeling op de malaatopslag

Door middel van 24-uursmetingen van de CO₂-opname zijn de dagsommen van de netto CO₂-opname bepaald van bladeren die ontwikkeld zijn bij een lichtsom tussen de 5 en 11 mol (voor methode, zie Figuur 3). Omdat er enige directe C3-fotosynthese is gemeten (zie hoofdstuk 3.2) kan de dagsom van de CO₂-opname niet geheel, maar wel grotendeels ($\pm 95\%$) gekoppeld worden aan de hoeveelheid malaat-opslag. Figuur 4A laat zien dat de dagsom van de CO₂-opname bij het ras 'Sacramento' licht stijgt van 5 naar 7 mol en vervolgens niet meer toeneemt. Bij 'Atlantis' is de toename van 5 naar 7 mol groter en neemt niet meer toe tussen 9 en 11 mol. Dit verschil met 'Sacramento' kan grotendeels verklaard worden door de schuinere bladstand van 'Atlantis'. De bladeren van 'Atlantis' ontwikkelden zich effectief bij respectievelijk $5 \cdot 0.7 = 3.5$ mol, $7 \cdot 0.7 = 4.9$ mol, $9 \cdot 0.7 = 6.3$ mol en $11 \cdot 0.7 = 7.7$ mol. In Figuur 4B is het effect van de lichtsom op dagsom van de CO₂-opname weergegeven voor beide rassen, waarbij gecorrigeerd is voor de lagere lichtsom voor 'Atlantis' door de bladhoek. De rode lijn laat een verzadigingscurve zien, waarbij de meetpunten van beide rassen min of meer op dezelfde lijn vallen. Op basis van een *effectieve* lichtsom lijkt ongeacht het ras ('Sacramento' of 'Atlantis') rond 6.5 mol de verzadiging in de dagsom CO₂-opname te worden bereikt.



Figuur 4. Relatie tussen de dagsom van de CO₂-opname en de lichtsom gedurende de opkweek van 'Sacramento' en 'Atlantis' (A). Door de schuinere bladstand bij 'Atlantis' ontwikkelden deze bladeren zich effectief bij respectievelijk $5 \cdot 0.7 = 3.5$ mol, $7 \cdot 0.7 = 4.9$ mol, $9 \cdot 0.7 = 6.3$ mol en $11 \cdot 0.7 = 7.7$ mol. De respons na toepassing van deze correctie laat een vergelijkbare verzadigingscurve zien voor beide rassen (B).

Tabel 4. Dagsom CO₂-opname, en opnametijden van 'Sacramento' en 'Atlantis' gedurende de opkweek. Verschillende letters (a, b, c) geven per cultivar statistisch significante verschillen tussen de gemiddelden aan (n=6, Fisher's LSD, $\alpha < 0.05$).

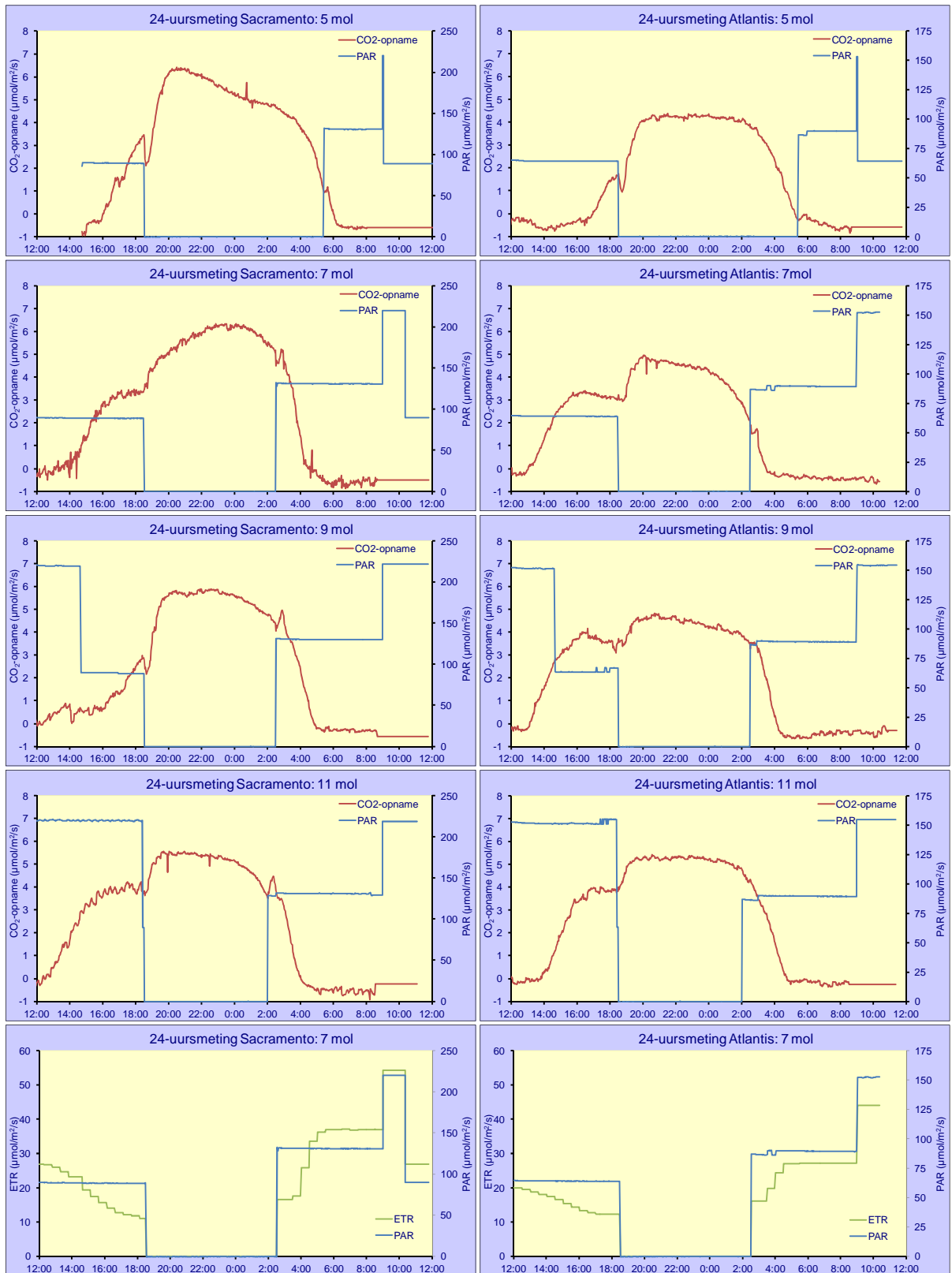
Behandeling	Dagsom CO ₂ -opname (mol CO ₂)	starttijd opname	eindtijd opname	Opnametijd (uren)
'Sacramento'				
5 mol	0.194 ^b	15:40 ^b	5:53 ^b	14:13 ^b
7 mol	0.220 ^{ab}	12:57 ^a	4:15 ^a	15:17 ^a
9 mol	0.218 ^{ab}	12:57 ^a	4:26 ^a	15:29 ^a
11 mol	0.228 ^a	12:00 ^a	4:00 ^a	16:00 ^a
'Atlantis'				
5 mol	0.127 ^b	16:15 ^b	5:25 ^b	13:10 ^b
7 mol	0.187 ^a	13:14 ^a	3:48 ^a	14:34 ^a
9 mol	0.207 ^a	13:06 ^a	4:14 ^a	15:07 ^a
11 mol	0.202 ^a	13:24 ^a	4:22 ^a	14:58 ^a

Tabel 4 geeft de resultaten weer van de dagsom van de netto CO₂-opname en de opnametijden van het CO₂. Naarmate de opnametijd toeneemt, neemt ook de dagsom CO₂-opname toe. Verder valt op dat de dagsommen voor CO₂-opname in de afkweek (hoofdstuk 4) 10-15% hoger liggen dan in de opkweek (vergelijk Tabel 4 en Tabel 5). Uitzondering hierop is 5 mol 'Sacramento'. De reden hiervoor is niet duidelijk. Een mogelijke verklaring is dat in de opkweek de vraag naar suikers lager is dan in de afkweek vanwege de ontwikkelende bloemtakken en bloemen.

In Fig. 5 staan de patronen van de 24-uurs CO₂-opname voor de verschillende behandelingen weergegeven (rode lijnen) en voor de 7-molsbehandelingen de ETR (groene lijnen). De lichtintensiteit wordt met de blauwe lijn weergegeven. De volgende zaken vallen op:

- De CO₂-opname begint vrij vroeg in de middag terwijl het nog licht is en eindigt pas als de nieuwe dag al begonnen is.
- Op het moment dat het licht uit gaat (18:30) is er bij de behandelingen met 5 mol licht een daling in de CO₂-opname te zien. Dit suggereert de aanwezigheid van directe C₃-fotosynthese in de middag (zie ook 3.2.1).
- In alle gevallen vindt er een snelle toename van de CO₂-opname plaats als om 18:30 het licht uit gaat. Vermoedelijk heeft dit met de verlaging in dampdrukdeficit (VPD) en een daaraan gekoppelde verdere opening van de huidmondjes te maken (zie ook Figuur 24).

Het duurt 'ochtends uren voordat de ETR (de door licht opgewekte energiestroom; groene lijnen) maximaal is. 's Middags neemt de ETR al snel af zonder dat de lichtintensiteit afneemt. De lichtbenutting is dus laag gedurende de eerste uren en de laatste uren van de dag. Deze patronen zijn ook gevonden in de afkweek. In hoofdstuk 4.4 wordt hierop dieper ingegaan (zie Figuur 16).



Figuur 5. Representatieve patronen van de CO₂-opname (rode lijnen) en de ETR (groene lijnen) over het etmaal bij 'Sacramento' (links) en 'Atlantis' (rechts) bij respectievelijk 5, 7, 9 en 11 mol licht gedurende de opkweek. De blauwe lijn geeft de meetlichtintensiteit (PAR) aan. Bij 'Atlantis' lag de meetlichtintensiteit factor 0.7 lager dan bij 'Sacramento' vanwege de meer verticale bladstand. De gekozen grafieken liggen het dichtst bij het gemiddelde van desbetreffende behandeling. De gemiddelden staan weergegeven in Tabel 4.

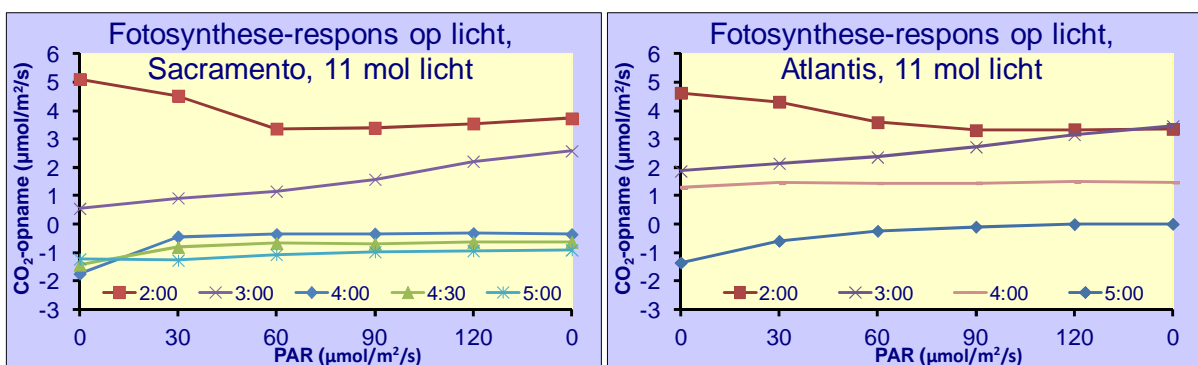
3.2 Is er meetbare (directe) C3-fotosynthese in de vroege ochtend en namiddag?

In dit hoofdstuk wordt ingegaan op de deelvraag of er nog meetbare C3-fotosynthese is gedurende de eerste uren (CAM-fase II) en de laatste uren van de lichtperiode (CAM-fase IV; zie Bijlage 1 voor toelichting van deze begrippen). Gedurende deze uren zijn de huidmondjes open en vindt er CO₂-opname plaats (Figuur 22). Het is de vraag of deze CO₂ gebonden wordt aan het enzym PEPc en vervolgens in malaat wordt vastgelegd, of gebonden wordt aan het enzym Rubisco en vervolgens in suiker wordt vastgelegd (=directe C3-fotosynthese). Als er bij bladeren met een lege malaat-pool in de middag wel directe C3-fotosynthese plaatsvindt, dan kan belichten van die bladeren wel degelijk productieverhoging geven. In Bijlage 1.2 wordt dieper op de mogelijke concurrentie tussen Rubisco en PEPc ingegaan.

3.2.1 Metingen gedurende CAM-fase II: eerste uren van de lichtperiode

Door middel van het kortstondig verhogen, verlagen of uitschakelen van de lichtintensiteit is nagegaan of er directe C3-fotosynthese plaatsvindt gedurende de eerste uren (2:00-6:00) van de lichtperiode.

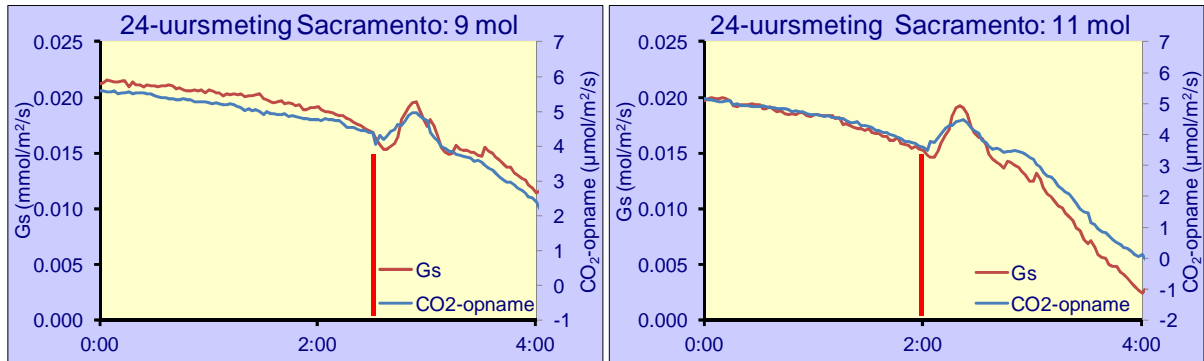
In Figuur 6 staat het effect van kortstondige veranderingen in lichtintensiteit op de CO₂-opname weergegeven. Te zien is dat hoe vroeger de meting is gedaan, hoe hoger de CO₂-opname is. Dit komt overeen met de patronen zoals te zien in Figuur 5: Op het moment dat de lichtperiode start, is er volop CO₂-opname, maar een uur of twee later vindt er geen CO₂-opname meer plaats. Opvallend is dat een toename in lichtintensiteit, of zelfs het kortstondig uitschakelen van het meetlicht, geen meetbaar effect heeft op de CO₂-opname (let op de tweede nul op de x-as na 120 μmol in Figuur 6).



Figuur 6. Effect van kortstondige veranderingen in lichtintensiteit op de CO₂-opname gedurende de eerste uren van de dag bij 'Sacramento' en 'Atlantis'. Let op de tweede nul op de x-as na 120 μmol .

In Figuur 7 is het moment dat het licht 's ochtends aanging uitvergroet. Op het moment dat het licht aangaat (verticale rode lijn) is duidelijk een kortstondige toename in de CO₂-opname (blauwe lijn) te zien. Deze toename valt samen met een kortstondige verhoging van de huidmondjesgeleidbaarheid (Gs; rode lijn). Doordat de CO₂-opname iets eerder toeneemt dan de huidmondjesgeleidbaarheid, duidt dit op de aanwezigheid van enige directe C3-

fotosynthese. Deze kortstondige toename van de CO₂-opname en de huidmondjesgeleidbaarheid werd bij 'Atlantis' niet aangetroffen. Gezien de beperkte toename kan de conclusie getrokken worden dat in de vroege ochtend de bijdrage van de directe C3-fotosynthese aan de dagsom CO₂-opname verwaarloosbaar klein is. Het opgenomen CO₂ wordt dus (grotendeels) door PEPc gebonden en opgeslagen als malaat.



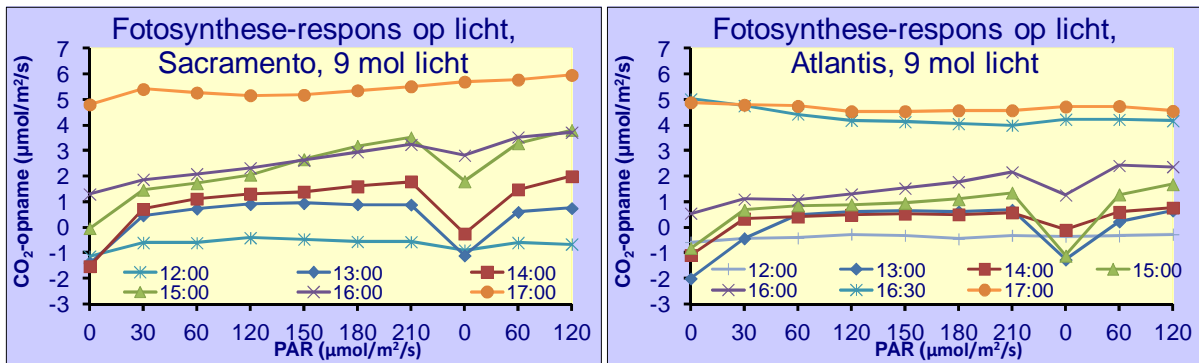
Figuur 7. Detail van twee 24-uursmetingen van 'Sacramento' rondom de start van de dag. De verticale rode streep geeft het moment aan dat het licht aanging. Duidelijk zichtbaar is dat de CO₂-opname (blauw) eerder toeneemt dan de huidmondjesgeleidbaarheid (Gs; rood). Dit duidt op de aanwezigheid van enige directe C3-fotosynthese.

3.2.2 Metingen gedurende CAM-fase IV: laatste uren van de lichtperiode

Door middel van het kortstondig verhogen, verlagen of uitschakelen van de lichtintensiteit is nagegaan of er directe C3-fotosynthese plaatsvindt gedurende de laatste uren (12:00-18:30) van de lichtperiode.

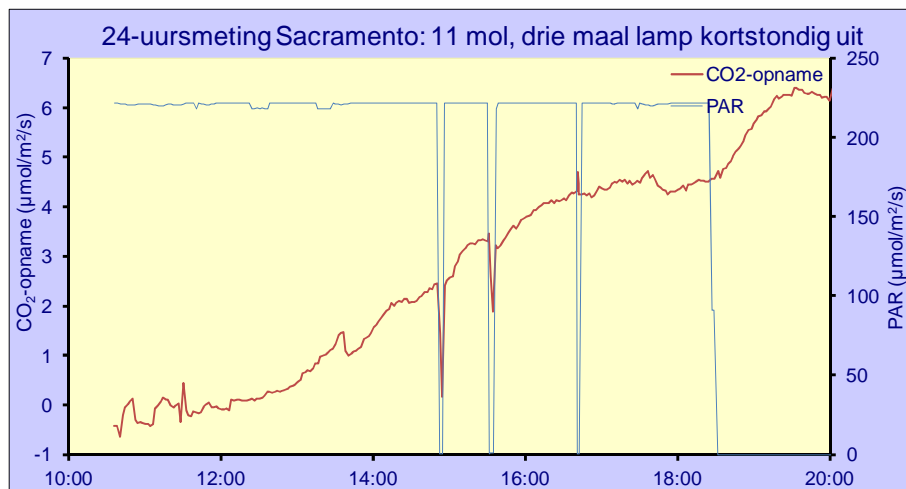
In Figuur 8 staat het effect van kortstondige veranderingen in lichtintensiteit op de CO₂-opname weergegeven. Te zien is dat naarmate de tijd verstrijkt de CO₂-opname steeds hoger wordt. Rond 12:00 ligt de CO₂-opname iets onder nul, dan zijn de huidmondjes nog gesloten: CAM-fase III. Door het kortstondig uitschakelen van licht daalt de CO₂-opname bij 'Sacramento' tussen 13:00 en 14:00 tot onder nul (bij 'Atlantis' tussen 13:00-15:00). Een lichtafhankelijke daling van de CO₂-opname duidt op directe C3-fotosynthese. Rond 15:00 en 16:00 is er door het kortstondig uitschakelen van licht nog slechts een geringe daling in de CO₂-opname waar te nemen, maar de CO₂-opname zakt niet meer tot onder de nul: Er is dan dus sprake van een mix van CAM en directe C3-fotosynthese. Rond 17:00 heeft het kortstondig uitschakelen van licht geen effect meer op de CO₂-opname. Dit duidt op volledige CAM-fotosynthese. Gedurende CAM-fase IV, huidmondjes open in het licht, kunnen er dus drie deelfasen worden onderscheiden:

- 100% directe C3-fotosynthese
- Gedeeltelijk directe C3-fotosynthese en gedeeltelijk CAM
- 100% CAM



Figuur 8. Effect van lichtintensiteit op de CO₂-opname gedurende de laatste uren van de dag bij 'Sacramento' en 'Atlantis'. Let op dat de x-as na 210 µmol een tweede nul heeft.

Deze drie deelfasen zijn terug te zien in Figuur 9, waarin het effect getoond wordt van het kortstondig uitschakelen van de belichting in de middag op de CO₂ opname. De rode lijn laat de CO₂-opname zien en de blauwe lijn de lichtintensiteit. De eerste keer dat de lamp kortstondig werd uitgezet (rond 15:00) daalde de CO₂-opname tot nagenoeg nul: vrijwel 100% directe C3-fotosynthese. De tweede keer (rond 15:30) daalde de CO₂-opname, maar bleef rond een opname van 2 hangen, dus een mix van CAM en directe C3-fotosynthese. De derde keer dat de lamp uit werd uitgezet (rond 16:30), had geen effect op de CO₂-opname: 100% CAM dus.



Figuur 9. Drie keer kortstondig het licht uit (blauwe lijn) tijdens een 24-uursmeting van de CO₂-opname (rode lijn) bij 'Sacramento'. De eerste keer lijkt 100% directe C3 te zijn, de tweede keer directe C3-fotosynthese en CAM, de derde keer rond 17:00 heeft het kortstondig uitzetten van het licht geen effect meer op de CO₂-opname, puur CAM dus.

De bijdrage van de directe C3-fotosynthese in de middag aan de dagsom van de CO₂-opname is moeilijk te bepalen. Op basis van Figuur 8 en Figuur 9 kan de volgende schatting gemaakt worden:

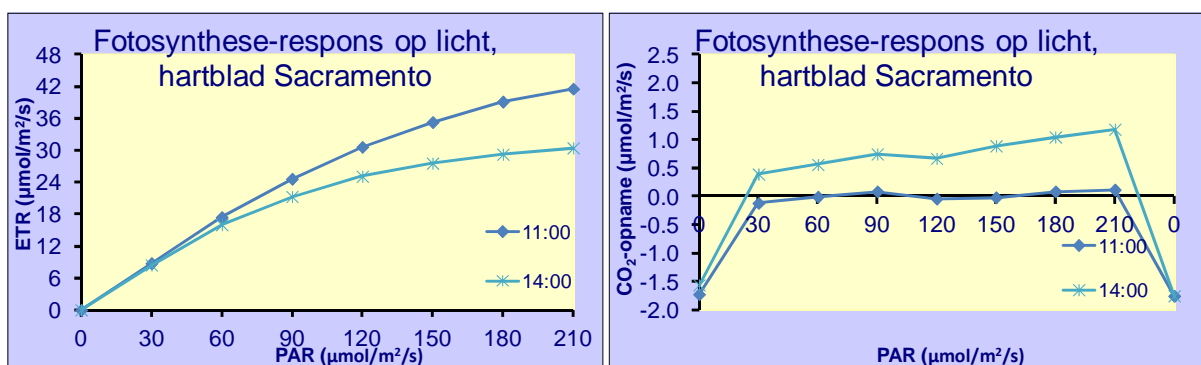
- De lichtafhankelijke (directe) C3-fotosynthese start rond 13:00 en eindigt om maximaal 17:00 uur. De opname is maximaal 2 rond 15:00 uur. Dit betekent dat er gedurende maximaal 4 uur lang een CO₂-opname van gemiddeld 1 toegeschreven kan worden aan de directe C3-opname: dit bedraagt 0.0144 mol/dag.

- De maximale bijdrage van de directe C3-fotosynthese op de dagsom CO₂-opname bedraagt dan ongeveer 6,4% (0.0144 mol/dag op een totale opname per etmaal van 0.22 mol; Tabel 4).

Wat opvalt gedurende de middaguren dat directe C3-fotosynthese een rol speelt, is dat de lichtintensiteit om de fotosynthese-snelheid te verzadigen zeer laag ligt. Op basis van Figuur 8 lijkt zo'n 60 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ gedurende deze uren voldoende, echter, mogelijk is een lagere lichtintensiteit al voldoende (niet bij gemeten). Het op peil houden of brengen van het CO₂-niveau in de kas speelt dan waarschijnlijk een belangrijker rol dan belichting; immers, het daglicht biedt op de meeste middagen al voldoende licht (zie ook Bijlage 2.1 korte termijn effecten van CO₂).

3.3 Is het hartblad C3 of CAM?

Uit Figuur 10 blijkt dat de hartbladeren CAM zijn. Rond 11:00 is de CO₂-opname over een reeks van lichtintensiteiten nul terwijl de ETR wel fors toeneemt bij toenemend licht. Door het licht kortstondig uit te zetten, zowel aan het begin als aan het einde van de meetreeks, wordt er een lek van CO₂ van binnen naar buiten gemeten. Rond 14:00 is er net als bij de volgroeide bladeren een beperkte mate van directe C3-fotosynthese aanwezig, en ook een lek bij het uitdoen van de lichtbron. Dit duidt erop dat het malaat om 14:00 uur nog niet volledig op is, maar dat de huidmondjes al wel enigszins open gaan. Echter, het lek om 11:00 doet vermoeden dat de hartbladeren minder 'hermetisch gesloten' zijn overdag dan volgroeide bladeren (NB zie ook hartbladeren afkweek in 4.3). Het is opvallend dat er maar 30 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ nodig is om lichtverzadiging te bereiken.



Figuur 10. Lichtrespons van de ETR en de CO₂-opname bij hartblaadjes van 7-10 cm grootte van het ras 'Sacramento'. Hartblaadjes van het ras 'Atlantis' vertoonden hetzelfde beeld. Let op dat de x-as na 210 μmol een tweede nul heeft.

De volgende gedachtelijn vormt een mogelijke fysiologische verklaring voor de beperkte lichtafhankelijke CO₂-opname in de middag zoals te zien in de Figuren 8, 9 (volgroeid blad) en 10 (hartblad): Een blad bestaat uit meerdere cellagen, en het zou niet onlogisch zijn als in de bovenste cellaag het malaat eerder op is dan in de onderste cellaag. Als in de bovenste cellaag malaat op is en PEPc alweer CO₂ bindt (CAM-fase I), en in de onderste cellaag nog CO₂ vrijkomt uit malaat (CAM-fase III), dan kan het vrijkomende CO₂ zowel door Rubisco als door

PEPc worden gebonden. Het uitdoen van de lichtbron zou dan zorgen voor een klein lek van CO₂ naar buiten. Naarmate bij meer cellagen het malaat opraakt en deze cellagen in CAM-fase I terechtkomen, wordt het lek naar buiten toe kleiner en wordt de lichtonafhankelijke CO₂-opname groter. Deze gedachtelijn heeft verder geen praktische relevantie voor de tuinbouw.

3.4 Conclusies opkweek

- Bij het ras 'Sacramento' (horizontale bladstand) is de dagsom van de CO₂-opname van bladeren die opgegroeid zijn onder 7, 9 en 11 mol gelijk en bij 5 mol iets lager (-12%).
- Bij het ras 'Atlantis' (schuin tot verticale bladstand) is de dagsom van de CO₂-opname van bladeren die opgegroeid zijn onder 9 en 11 mol gelijk, bij 7 mol iets lager (niet significant) en bij 5 mol beduidend lager (-39%) .
- Het verschil tussen beide rassen maakt duidelijk dat de grens tot waar meer licht toegevoegde waarde heeft, mede bepaald wordt door de hoeveelheid licht die *effectief* op het blad valt. Hoe schuiner de bladstand (door raseigenschap, teelt in vazen of met kragen, of plantdichtheid) hoe hoger de benodigde lichtsom voor lichtverzadiging voor malaat-opslag.
- Op basis van een *effectieve* lichtsom lijkt ongeacht het ras ('Sacramento' of 'Atlantis') rond 6.5 mol de verzadiging in de dagsom CO₂-opname te worden bereikt (=biologisch maximum van de malaatpool).
- Tijdens de opkweek is er in de vroege ochtend nauwelijks directe C3-fotosynthese. In het eerste deel van de middag is er bij 'Sacramento' duidelijk meetbare directe C3-fotosynthese aanwezig. Dit is bij 'Atlantis' in mindere mate ook het geval.
- Een schatting van de bijdrage van de directe C3-fotosynthese aan de dagsom van de CO₂-opname bedraagt zo'n 6%.
- Deze directe C3-fotosynthese is zeer snel lichtverzadigd! Gezien de lage fotosynthesesnelheid, lijkt het niet zinvol hiervoor te gaan belichten, of hooguit met halve intensiteit op zeer donkere middagen. Mogelijk is CO₂ doseren wel zinvol op die momenten.
- Bovenstaande twee punten gelden ook voor het hartblad.

4 Resultaten en discussie afkweek

De resultaten van de afkweek zijn gegroepeerd rondom de gestelde onderzoeksvragen in 1.3. Het effect van een verandering in lichtsom in de afkweek ten opzichte van de opkweek op de malaat-opslag van volgroeide bladeren is beschreven in 4.1. De rol van de directe C3-fotosynthese in de vroege ochtend (CAM-fase II) en in de namiddag (CAM-fase IV) wordt beschreven in 4.2 (volgroeide bladeren) en 4.3 (hartblad). In 4.4 wordt besproken of de lichtsom efficiënter verdeeld kan worden over de dag. Verder wordt in de bijlage aandacht besteed aan het effect van de behandelingen op de plantkwaliteit op moment van verkoop. Tevens gaat Bijlage 2 in op enkele overige resultaten uit de afkweek die niet direct aansluiten op de onderzoeksvragen (effect CO₂ dosering, huidmondjesgedrag en gebruik van de ‘CAM-toets’).

4.1 Effect van een hogere lichtsom in de afkweek op de malaatopslag van volgroeide bladeren

4.1.1 Dagsom CO₂-opname versus dagsom ETR bij ‘Sacramento’ en ‘Atlantis’

Op basis van de 24-uursmetingen is de dagsom voor de CO₂-opname en voor de ETR bij open en gesloten huidmondjes bepaald (zie uitleg bij Figuur 3). Doordat er niet of nauwelijks directe C3-fotosynthese plaats vond gedurende de eerste en laatste uren van de dag (zie Hoofdstuk 4.2) kan alle opgenomen CO₂ gekoppeld worden aan de grootte van de malaatpool.

Tabel 5 Dagsom CO₂-opname, en opnametijden van ‘Sacramento’ en ‘Atlantis’ gedurende de opkweek. Verschillende letters (a, b, c) geven per cultivar statistisch significante verschillen tussen de gemiddelden aan (n=5-6, Fisher’s LSD, $\alpha < 0.05$).

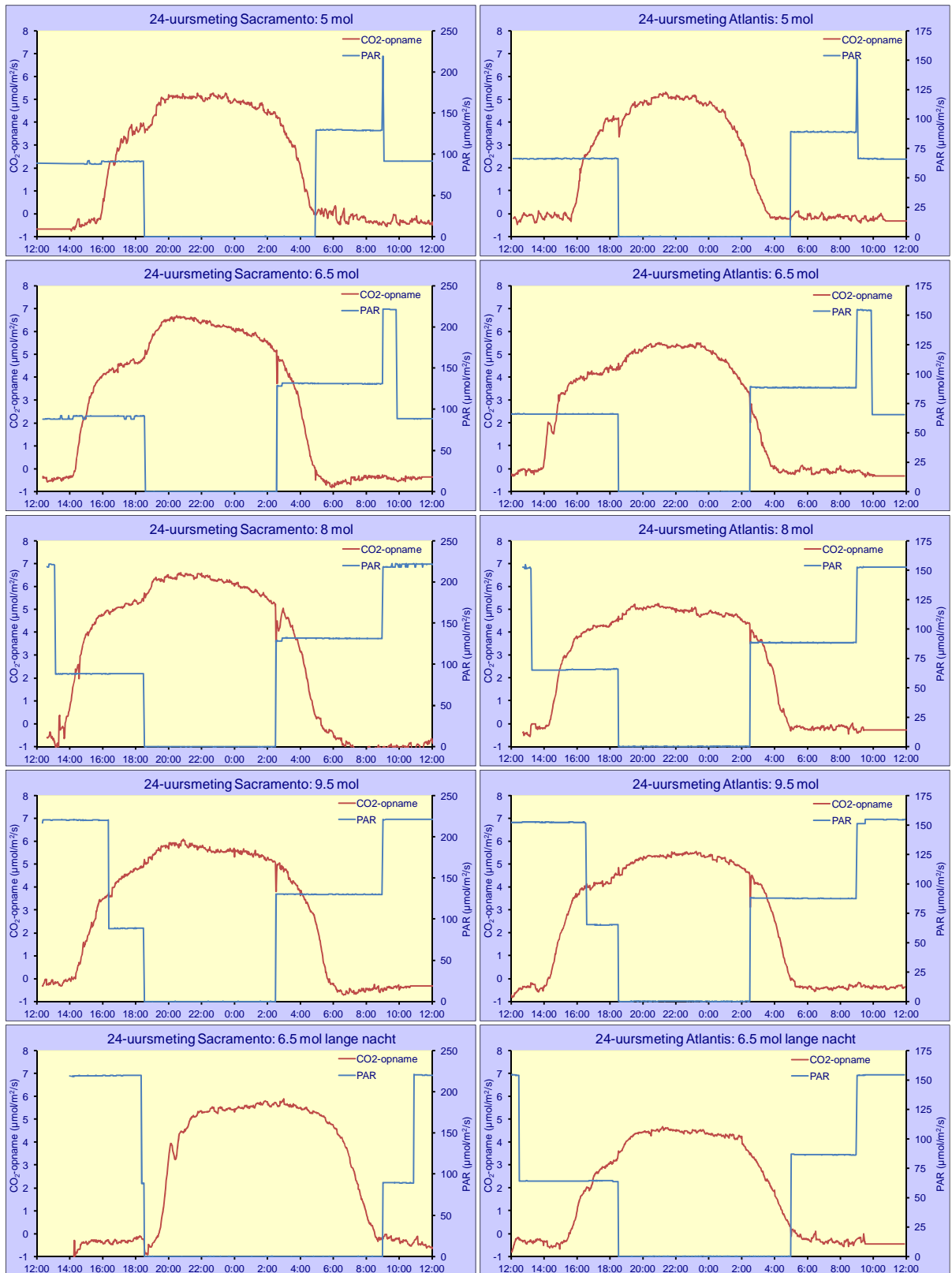
Behandeling	Dagsom CO ₂ -opname (mol CO ₂)	starttijd opname	eindtijd opname	Opnametijd (uren)
‘Sacramento’				
5 mol	0.183 ^c	15:26 ^b	5:12 ^a	13:46 ^b
6.5 mol	0.262 ^a	13:46 ^a	4:43 ^a	14:56 ^a
8 mol	0.250 ^a	13:30 ^a	6:20 ^b	16:30 ^a
9.5 mol	0.251 ^a	14:03 ^a	6:10 ^b	16:06 ^a
11 mol	0.263 ^a	13:49 ^a	6:29 ^b	16:34 ^a
6.5 mol LN (14.5 uur nacht)	0.224 ^b	18:57 ^c	9:23 ^c	14:26 ^b
‘Atlantis’				
5 mol	0.157 ^c	14:48 ^b	4:21 ^a	13:33 ^b
6.5 mol	0.198 ^{ab}	13:41 ^a	4:43 ^{ab}	15:02 ^a
8 mol	0.226 ^a	14:06 ^a	4:44 ^{ab}	14:37 ^a
9.5 mol	0.226 ^a	14:09 ^a	5:15 ^b	15:05 ^a
6.5 mol LN (10.5 uur nacht)	0.171 ^{bc}	15:01 ^b	5:30 ^b	14:28 ^{ab}

Opvallend is dat bij 'Sacramento' een verlaging van de lichtintensiteit van 6.5 naar 5 mol per dag (-23% licht) resulteert in een 30% verlaging van de dagsom voor CO₂-opname (Tabel 5). Dit is dus min of meer evenredig met de verlaging in PARsom. Een verhoging in PARsom naar 8, 9.5 of 11 mol geeft echter geen verhoging in de voor CO₂-opname! Meer belichten dan waarbij er verzadiging in de dagsom voor CO₂-opname wordt bereikt (H3.4 conclusies opkweek), lijkt dus niet zinvol te zijn voor de suikerproductie van de plant. De behandeling 6.5 mol Lange Nacht resulteert in een lagere dagsom CO₂ dan de controle met 6.5 mol licht (zie nadere toelichting in H4.4).

Hoewel 'Sacramento' een hogere voor CO₂-opname heeft dan 'Atlantis', komt het patroon tussen de behandelingen redelijk overeen. 'Atlantis' lijkt meer rek te hebben in de malaatopslag bij een toenemende PARsom: Een verhoging in PARsom naar 8 mol resulteerde in een 14% hogere voor CO₂-opname, echter het verschil met 6.5 mol licht was statistisch niet significant. Een lichtsom van 9.5 mol PAR voegde ten opzichte van 8.0 mol PAR niets meer toe (Tabel 5). Opnieuw valt op dat een verlaging van 6.5 mol naar 5 mol PAR resulteert in een fors lagere dagsom voor CO₂-opname (-21%).

In Figuur 11 worden de patronen van de 24-uurs CO₂-opname van de verschillende behandelingen weergegeven. Enkele opvallende zaken worden benoemd:

- De patronen van CO₂-opname laten zien dat voor de behandelingen 6.5, 8.0, 9.5 en 11 mol een groot gedeelte van de CO₂-opname aan het einde van de middag en het begin van de ochtend plaatsvindt. Bij 5 mol is er 's middags CO₂-opname en 's ochtends niet. Bij 6.5 mol Lange Nacht vindt de CO₂-opname alleen 's nachts plaats. Behalve bij 6.5 mol Lange Nacht zijn dus de nachten te kort voor het vullen van de malaatpool.
- Een belangrijke vraag is of gedurende de uren dat er CO₂-opname plaatsvindt terwijl het licht aanstaat (namiddag en vroege ochtend) er ook directe C3-fotosynthese plaatsvindt. Met andere woorden: Wordt op die momenten het opgenomen CO₂ gebonden door het enzym PEPc om malaat te vormen of wordt het opgenomen CO₂ gebonden door Rubisco en vindt er directe fotosynthese plaats? Of vinden beide processen tegelijkertijd plaats? Dit wordt nagegaan in Hoofdstuk 4.2.
- Het moment dat licht in de middag uitgaat, valt samen met een verhoging van de opnamesnelheid van CO₂. Vermoedelijk heeft dit met de verlaging in dampdrukdeficit (VPD) te maken, zie Figuur 24 in de bijlage.



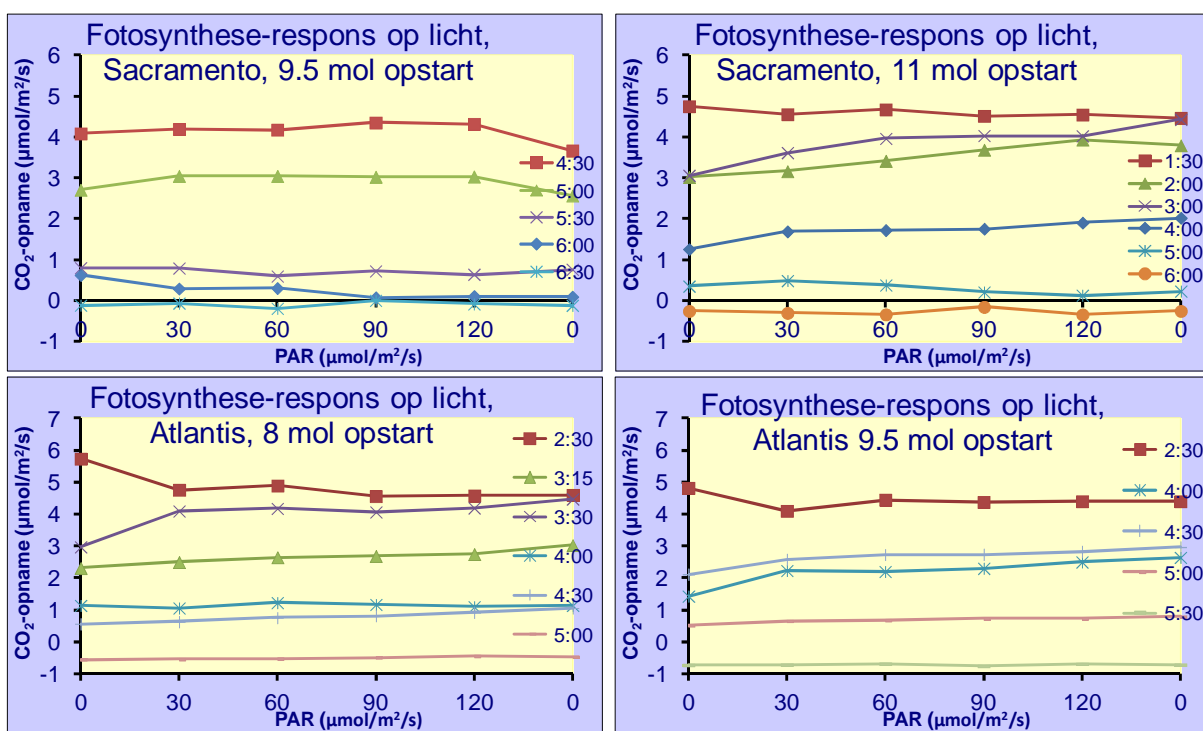
Figuur 11. Representatieve patronen van de CO₂-opname gedurende de nacht (rode lijnen) bij 'Sacramento' (links) en 'Atlantis' (rechts) bij respectievelijk 5, 6.5, 8, 9.5, en 6.5 (lange nacht) mol licht gedurende de afkweek. De blauwe lijn geeft de meetlichtintensiteit (PAR) aan. Bij 'Atlantis' lag de meetlichtintensiteit factor 0.7 lager dan bij 'Sacramento' vanwege de verticale bladstand. De gekozen grafieken liggen het dichtst bij het gemiddelde van desbetreffende behandeling. De gemiddelden staan weergegeven in Tabel 5.

4.2 Is er meetbare (directe) C3-fotosynthese in de vroege ochtend en namiddag?

In dit hoofdstuk wordt de deelvraag nagegaan of er nog meetbare C3-fotosynthese is gedurende de eerste uren (CAM-fase II) en de laatste uren van de lichtperiode (CAM-fase IV; zie bijlage voor toelichting van deze begrippen). Gedurende deze uren zijn de huidmondjes open en vindt er CO₂-opname plaats (Figuur 11). Het is de vraag of deze CO₂ gebonden wordt aan PEPc zodat er malaat wordt gevormd of aan Rubisco zodat er directe C3-fotosynthese plaatsvindt. Als er namelijk in die uren directe C3-fotosynthese plaatsvindt, dan kan belichten met lege malaatpool wel degelijk productieverhoging geven. In Bijlage 1.2 wordt dieper op de mogelijke concurrentie tussen Rubisco en PEPc ingegaan.

4.2.1 Metingen gedurende CAM-fase 2: eerste uren van de lichtperiode

Door kortstondig verhogen, verlagen of uitschakelen van de belichting is nagegaan of directe C3-fotosynthese plaatsvindt tijdens eerste uren (1:20-6:00) van de lichtperiode.



Figuur 12. Effect van lichtintensiteit op de CO₂-opname gedurende de eerste uren van de dag bij de rassen 'Sacramento' en 'Atlantis'. Alleen bij 'Sacramento' 9.5 mol werd er twee maal een kleine afname gemeten als kortstondig het meetlicht werd uitgezet. Let op de tweede nul op de x-as na 120 μmol. De andere behandelingen van 'Sacramento' lieten gelijksoortige patronen zien als bij 11 mol, dus geen lichtafhankelijke CO₂-opname. Bij 'Atlantis' werd helemaal geen lichtafhankelijke CO₂-opname waargenomen. Alle metingen zijn gedaan bij 600 ppm CO₂.

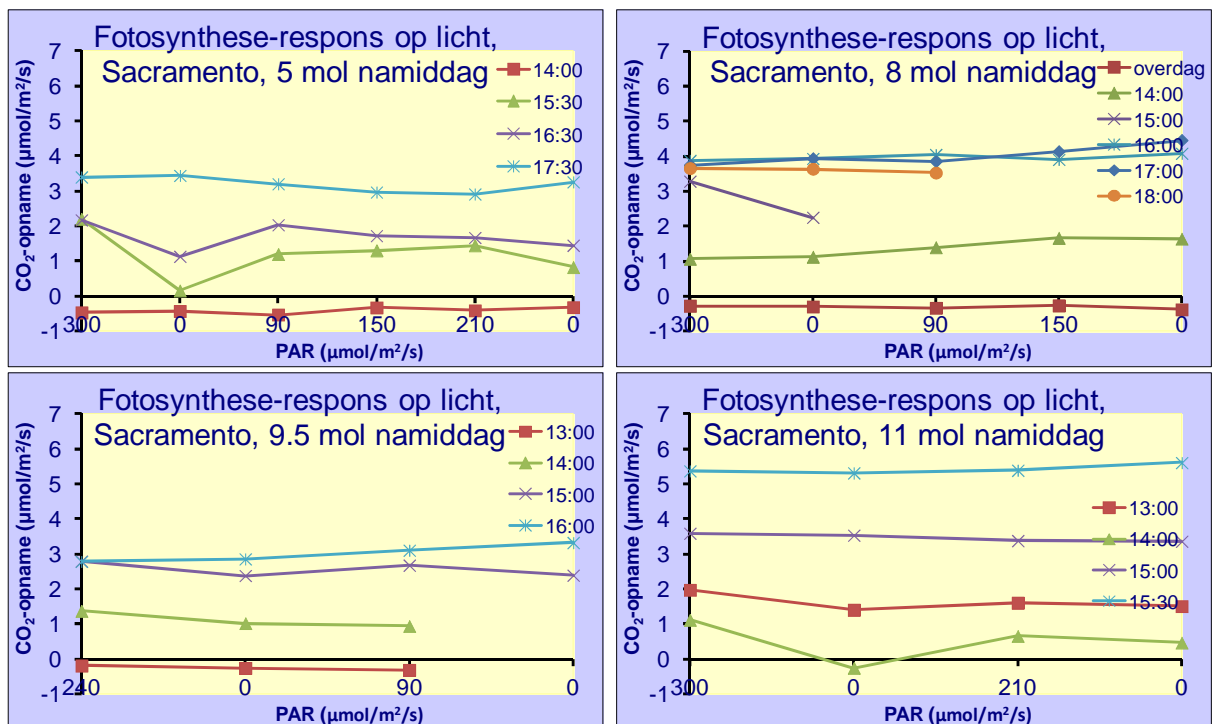
In Figuur 12 staat het effect van kortstondige veranderingen in lichtintensiteit op de CO₂-opname weergegeven. Te zien is dat hoe vroeger de meting is genomen, hoe hoger de CO₂-opname is. Dit komt overeen met de patronen zoals te zien is in Figuur 11: Op het moment dat

de lichtperiode start, is er volop CO₂-opname. Een uur of drie later vindt er geen CO₂-opname meer plaats. Opvallend is dat tijdens deze ochtenduren een toename in lichtintensiteit niet of nauwelijks effect heeft op de CO₂-opname. Hieruit kan de conclusie getrokken worden dat directe C3-fotosynthese niet of nauwelijks een bijdrage levert aan de aan de CO₂-opname. De opgenomen CO₂ wordt dus door PEPc gebonden en opgeslagen als malaat.

4.2.2 Metingen gedurende CAM-fase 4: laatste uren van de lichtperiode.

Door kortstondig verhogen, verlagen of uitschakelen van de belichting is nagegaan of er directe C3-fotosynthese plaatsvindt gedurende laatste uren (14:00-18:30) van de lichtperiode.

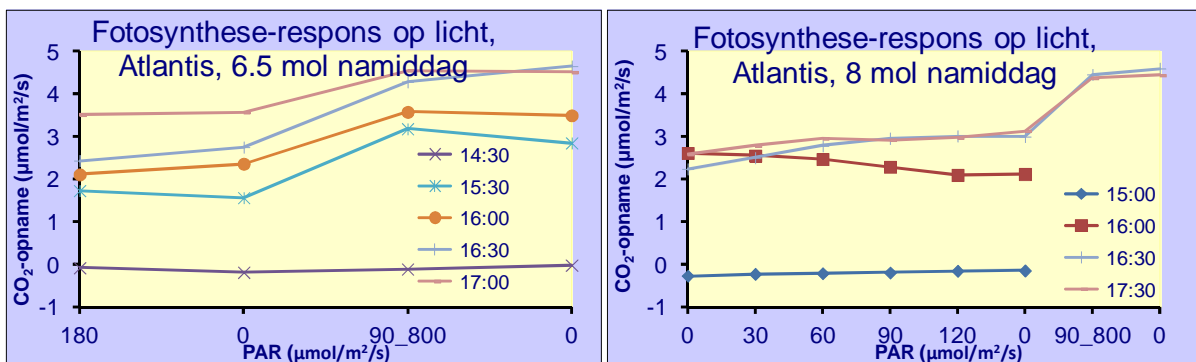
In Figuur 13 en Figuur 14 staan het effect van kortstondige veranderingen in lichtintensiteit op de CO₂-opname weergegeven bij respectievelijk 'Sacramento' en 'Atlantis'. Naarmate het later wordt in de middag, stijgt de CO₂-opname (zie ook Figuur 11). In de meeste gevallen heeft een forse verlaging van de lichtintensiteit van 300 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ naar 0 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ geen effect op de CO₂-opname. Dit houdt in dat er geen directe C3-fotosynthese meetbaar is. Echter, vroeg in de middag kon bij 'Sacramento' bij de behandelingen 5, 8 en 11 mol door kortstondig het meetlicht uit te zetten een beperkte daling in de CO₂-opname worden waargenomen (Figuur 13). Echter, deze lichtafhankelijke CO₂-opname is dusdanig laag en van korte duur dat de praktische relevantie ervan te verwaarlozen is.



Figuur 13. Effect van lichtintensiteit op de CO₂-opname gedurende de laatste uren van de dag bij het ras 'Sacramento'. Soms wordt er een lichtafhankelijke CO₂-opname waargenomen (5 mol: groene en paarse lijn, 8 mol: paarse lijn, en 11 mol: groene lijn). Deze lichtafhankelijke opname is echter én laag én van korte duur. NB de horizontale as is bij iedere grafiek anders en bevat twee keer een nul (lamp uit). De metingen zijn gedaan bij 600 ppm.

Bij het ras 'Atlantis' is gedurende deze middagmetingen ook nog de CO₂-concentratie kortstondig verhoogd van 600ppm naar 800 ppm. Dit om na te gaan of er bij een hogere CO₂-concentratie wel meer directe C3-fotosynthese plaatsvindt. Deze metingen staan weergegeven in Figuur 14. Het kortstondig uitzetten van het meetlicht heeft bij 'Atlantis' geen effect op de CO₂-opname. Een verhoging van de CO₂-concentratie naar 800 ppm (laatste twee punten in de grafieken) gaf wel een forse verhoging van de CO₂-opname en deze verhoging was ook onafhankelijk van de lichtintensiteit.

Overigens wil dit positieve effect van het kortstondig verhogen van de CO₂ concentratie nog niet zeggen dat het verhogen van de CO₂ concentratie gunstig is voor de 24-uurs netto CO₂ opname: Immers, het zou kunnen dat de malaat-pool zich sneller vult, maar niet meer malaat kan opslaan, of dat de verhoogde opname weer terugloopt door sluiting van de huidmondjes. Zie de Bijlage voor meer resultaten over het effect van een kortstondige verandering van de CO₂-concentratie.

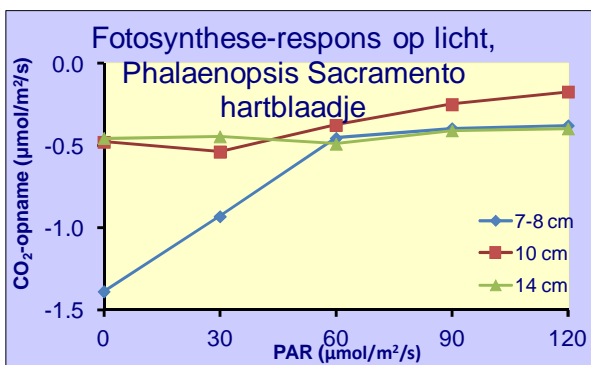


Figuur 14. Effect van lichtintensiteit op de CO₂-opname gedurende de laatste uren van de dag. Er werd geen lichtafhankelijke CO₂-opname waargenomen. De laatste twee punten in de grafieken zijn gemeten bij 800 ppm CO₂ in plaats van 600 ppm. 800 ppm verhoogt de CO₂-opname, maar onafhankelijk van licht. De grafieken van 5 en 9.5 mol lieten eenzelfde beeld zien. NB de horizontale as is bij iedere grafiek anders!

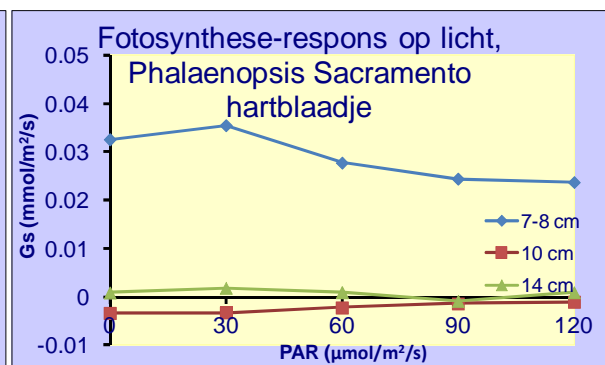
Concluderend kan gesteld worden dat er in de afkweek nauwelijks tot geen meetbare C3-fotosynthese plaatsvindt. In de afkweekfase wordt de productie van assimilaten dus bepaald door de omvang van de malaatpool. Het valt overigens niet uit te sluiten dat bij andere dan de twee rassen waaraan hier gemeten is andere resultaten gevonden worden.

4.3 Is het hartblad C3 of CAM?

Bij 'Sacramento' is van hartbladeren van verschillende grootte gemeten of een C3- of een CAM-metabolisme hebben. De CAM-toets laat zien dat de kleinst gemeten hartblaadjes in de ochtend wel degelijk zuur zijn en dus malaat bevatten (Figuur 15D). Het hartblad van 7-8 cm heeft een licht positieve huidmondjesgeleidbaarheid (G_s ; Figuur 15B). Dit veroorzaakt een kunstmatig lek van CO_2 naar buiten bij lage meetlichtintensiteit (Figuur 15A). Bij voldoende licht ($> 60 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) wordt het lek voorkomen. Er wordt echter geen opname van buiten naar binnen waargenomen, terwijl de ETR niet gelimiteerd was (geen data van afgebeeld). Hieruit kan de conclusie getrokken worden dat deze hartblaadjes als CAM functioneren. Het lijkt erop dat de hartbladeren minder 'hermetisch gesloten' zijn dan volgroeide bladeren, waardoor CO_2 overdag naar buiten lekt bij onvoldoende licht. Ook de hartblaadjes van 'Atlantis' functioneerden als CAM (Figuur 15C).

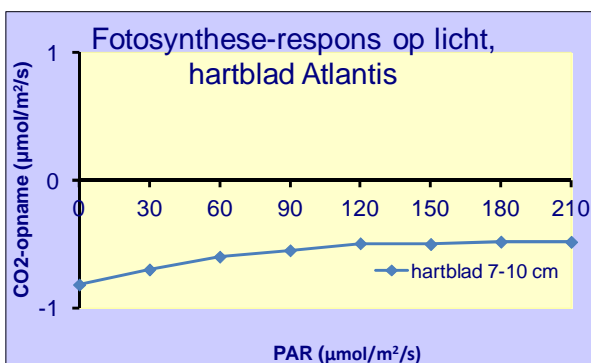


C



D

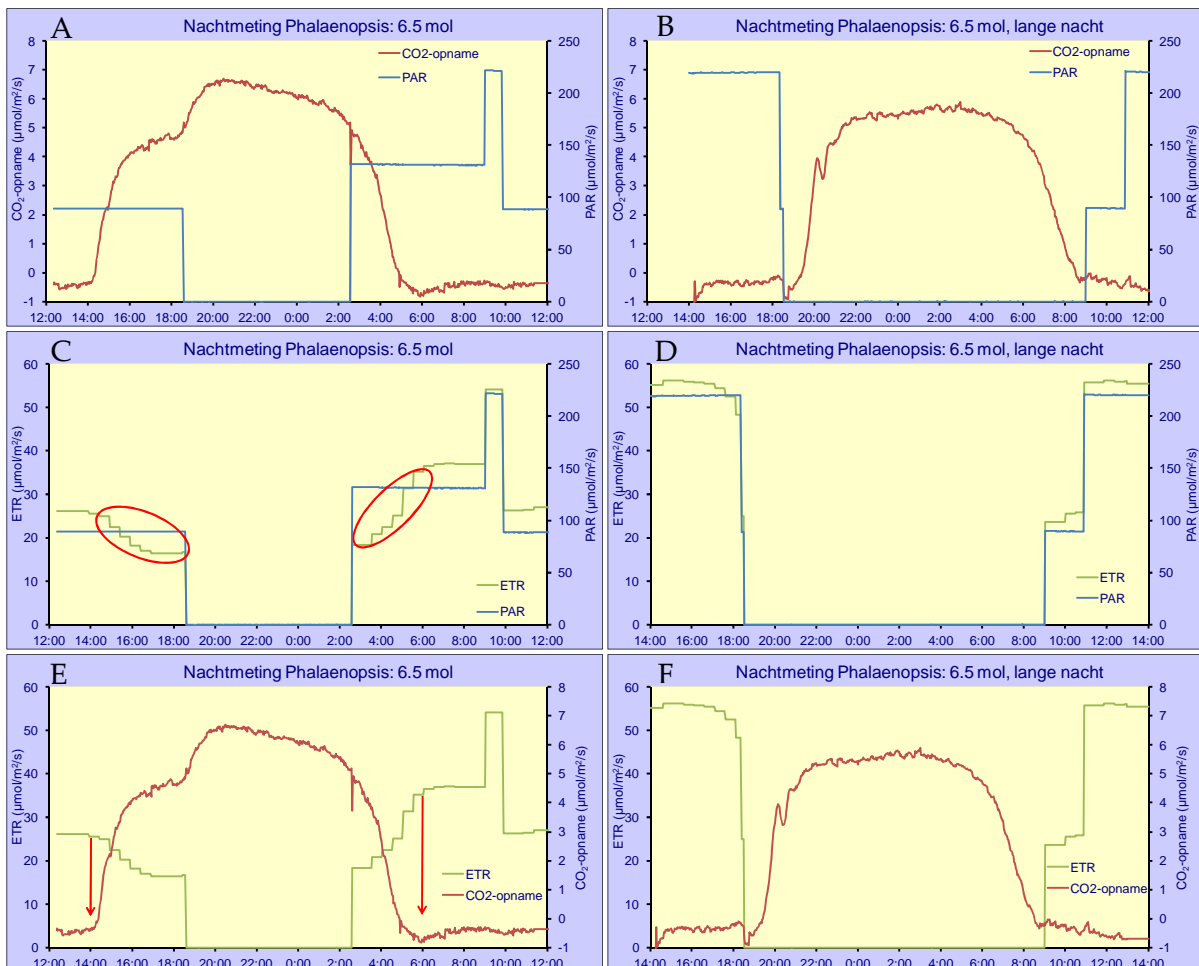
Referentie Blad 1 Blad 2 Blad 3



Figuur 15. Lichtrespons van de CO_2 -opname en huidmondjesgeleidbaarheid van hartblaadjes van 'Sacramento' van verschillende groottes: $\pm 7\text{-}8\text{cm}$ ($n=7$), $\pm 10\text{cm}$ ($n=3$) en $\pm 14\text{cm}$ ($n=3$) en van 'Atlantis' van 7-10 cm grootte ($n=7$). De CAM-toets (midden rechts) met ponsjes uit hartbladeren van 'Sacramento' van zo'n 7-8 cm laat een duidelijke kleuromslag zien van rood (neutraal) naar geel (zuur; tijd 11:30).

4.4 Lichtsom efficiënter verdelen over de dag?

De eerdere constatering dat de malaat-voorraad al rond het middaguur uitgeput kan zijn bij een vroege start van belichting in de winter vormde de aanleiding voor dit onderzoek (zie hoofdstuk 1.1). Verder hebben we gezien dat de belichting in de vroege ochtend slecht benut wordt, omdat er dan nog sprake is van CO₂ opname (Figuur 11), terwijl directe C3 fotosynthese geen rol van betekenis speelt (hoofdstuk 4.2.1). Met andere woorden: Het licht in de vroege ochtend lijkt niet benut te worden voor assimilaten-productie. Dit roept de vraag op of eenzelfde lichtsom efficiënter benut wordt als later gestart wordt met belichten. Oftewel, een langere nacht en een hogere lichtintensiteit gedurende de kortere daglengte. Vandaar een extra 6.5 mol behandeling met een lange nacht (LN). Dit is gedaan voor beide rassen: 14.5 uur nacht bij 'Sacramento' en 10.5 uur nacht bij 'Atlantis', tegenover 8 uur nacht bij de 6.5 mol controle-behandeling. In Figuur 16 zijn voor het ras 'Sacramento' beide behandelingen naast elkaar gezet.



Figuur 16. Verloop van de CO₂-opname (rode lijn; AB&EF) en de ETR (groene lijn; CD&EF) over de dag bij de 6.5 mol controle en de 6.5 mol Lange Nacht. De gebieden waar de lichtintensiteit constant is maar de ETR daalt (middag) of stijgt (ochtend) zijn gebieden waar er een verlaging is van de lichtbenutting (rode cirkels). Bij 6.5 mol Lange Nacht is dit nauwelijks het geval. Opvallend is dat de middagdaling en de ochtendstijging in ETR bij 6.5 mol samenvalt met respectievelijk de start en einde van de CO₂-opname (rode pijlen; Data: 'Sacramento').

Tabel 6. Vergelijking 6.5 mol met 6.5 mol Lange nacht (Data afkweek 'Sacramento').

	6.5 mol controle (8 uur nacht)	6.5 mol Lange Nacht (14.5 uur nacht)
Dagsom CO ₂ -opname	0.262 ^a	0.224 ^b
Dagsom ETR (mol e ⁻)	1.76 ^a	1.68 ^a
ETR-som (mol e ⁻) bij gesloten huidmondjes (G _s =0)	1.18 ^b	1.63 ^a
starttijd opname	13:46 ^a	18:57 ^b
eindtijd opname	4:43 ^a	9:23 ^b
Opnametijd (uren)	14:56 ^a	14:26 ^b
Conversie CO ₂ /ETR (G _s =0)	0.221 ^a	0.143 ^b
Kwantum-efficiëntie CO ₂ - opname CO ₂ /PAR	0.040 ^a	0.035 ^b

In Tabel 6 zijn ook de kwantitatieve waarden weergegeven. In Tabel 6 en Figuur 16 zijn de volgende verschillen te zien:

- 6.5 mol controle: Forse CO₂ opname overdag in de vroege ochtend en namiddag
- 6.5 mol Lange Nacht: Gehele CO₂-opname 's nachts
- Kortere opnametijd voor CO₂ bij een lange nacht.
- Nauwelijks gelimiteerde ETR in de namiddag en vroege ochtend bij lange nacht, dus minder lichtstress.
- Een vergelijkbare dagsom ETR (mol e⁻) overdag.
- Een fors hogere ETR-som bij gesloten huidmondjes (~38% meer bij 'Sacramento'). De ETR-som bij gesloten huidmondjes is de beschikbare lichtenergie voor assimilaten-productie (zie uitleg in discussie hieronder).
- Een lagere CO₂-opname voor de lange nacht (~15% minder)
- Door bovenstaande twee punten heeft de Lange Nacht behandeling een fors lagere conversie van lichtenergie in suikers.

Concluderend: De Lange Nacht behandeling bij eenzelfde lichtsom heeft een negatief effect gehad op de assimilaten-productie. Dit geldt voor beide rassen (Tabel 5).

Dit is een verrassende conclusie, gezien het feit dat de lichtbenutting (ETR bij gesloten huidmondjes) volledig volgens de verwachting aanzienlijk hoger blijkt voor de lange nacht behandeling. Er is dus een grotere door licht opgewekte energiestroom (ETR) voor de assimilatie beschikbaar bij de lange nacht behandeling, maar dat leidt tot minder CO₂ opname! Hieruit kan de belangrijke conclusie worden getrokken dat de ETR-som bij gesloten huidmondjes niet bepalend is voor de dagsom CO₂-opname. De vraag is welk signaal dan wel bepalend is voor de dagsom CO₂-opname. Duidelijk is dat daglengte een positieve rol speelt.

Voor de lezers die geïnteresseerd zijn in de achterliggende mechanismen betreffende het verband tussen ETR en CO₂-opname wordt in onderstaande discussie wordt wat dieper op de materie ingegaan.

4.4.1 Discussie lichtbenutting en signaaleffect licht:

De patronen van lichtbenutting (ETR) verschillen sterk voor enerzijds de 6.5 controle-behandeling en anderzijds de 6.5 mol behandeling met Lange Nacht (Figuur 16). De 8.0, 9.5 en 11 mol behandeling laten een patroon zijn dat vergelijkbaar is met de 6.5 mol controle-behandeling (data niet afgebeeld). Figuur 16C laat zien dat in de vroege ochtend en in de namiddag de ETR (groene lijn) in de controle-behandeling fors afwijkt van het constante lichtniveau (blauwe lijn). Een daling van de ETR ten opzichte van de lichtintensiteit duidt op een verlaging van de lichtbenutting, dat lichtstress kan opleveren (rode cirkels in Figuur 16C). In de namiddag geeft een ETR-daling aan dat het malaat op is en in de vroege ochtend laat dit de zeer trage opstart zien (zie ook rapport 'Meer rendement uit licht en CO₂ bij Phalaenopsis; Trouwborst *et al.* 2013). Opvallend is dat de verlaging van de ETR in de vroege ochtend en namiddag samenvalt met het tijdsinterval dat er sprake is van CO₂-opname in het licht. In de vroege ochtend begint de ETR laag en neemt vanaf 2:30 tot 6:00 toe en stabiliseert dan, en in de namiddag daalt de ETR gestaag (Figuur 16C). De periode dat de ETR niet gelimiteerd is valt samen met de periode waarin de huidmondjes gesloten zijn (geen CO₂ opname).

Omdat de CO₂-opname overdag grotendeels lichtonafhankelijk is gebleken, speelt directe C₃-fotosynthese dus nauwelijks een rol (zie Hoofdstuk 4.2). Dus de CO₂-opname wordt gedomineerd door PEPc. Hierdoor zal het CO₂-gehalte in de chloroplasten zeer laag worden (Figuur 21). Dit resulteert in een limitatie voor de 'fotosynthese-lichtreactie' en dus een daling van de ETR. Door het lage CO₂-gehalte vindt er tevens een toename in de fotorespiratie plaats. Dus op de momenten dat het licht is en de huidmondjes open staan, wordt de ETR *de facto* niet benut voor assimilaten-productie. Vandaar dat alleen de ETR bij gesloten huidmondjes (zie) beschouwd kan worden als de 'voor assimilaten-productie beschikbare lichtenergie'.

Bij de lange nachtbehandeling zijn de huidmondjes overdag gesloten, dus is er geen CO₂ opname overdag (Figuur 16B). Ook is er dan nauwelijks sprake van een gelimiteerde ETR: In tegenstelling tot de controle-behandeling volgt de ETR-lijn bij de lange nacht behandeling de lijn van de lichtintensiteit (vergelijk Figuur 16C en D). Inderdaad blijkt de ETR-som bij gesloten huidmondjes over een etmaal beduidend hoger te liggen bij de lange nacht behandeling dan bij de controle-behandeling (Tabel 6). Maar de CO₂ opname over het etmaal was juist lager. Zoals opgemerkt kan hieruit de belangrijke conclusie worden getrokken dat de ETR-som bij gesloten huidmondjes niet bepalend is voor de dagsom CO₂-opname. Dit is een nieuw inzicht (NB de auteurs zijn zich er niet van bewust dat dit reeds bekend was). Het lijkt erop dat een langere daglengte een signaal geeft tot het vergroten van de malaatpool van het blad. Dit ondanks dat het licht gedurende een aantal uren van die daglengte niet beschikbaar is voor assimilaten-productie en dus *de facto* 'verspild' wordt. Mogelijk kan met slechts een beperkte

intensiteit licht al het signaal gegeven worden tot het behoud van een grote malaat-pool en dus een hoge productie-capaciteit van *Phalaenopsis*. Een beter begrip van deze signaalwerking van licht biedt kansen voor energiebesparing.

4.4.2 *Discussie gebruik lichtenergie (ETR) bij gesloten huidmondjes*

Zoals hierboven besproken is er bij de lange nacht behandeling veel meer lichtenergie (ETR) beschikbaar dan dat benut wordt voor CO₂ fixatie. Een wetenschappelijk interessante vraag is dus wat de Lange Nachtplanten gedurende CAM-fase III met hun lichtenergie (ETR) doen. Bij gesloten huidmondjes stijgt het interne CO₂-gehalte tot zo'n 2000-25000 ppm maar, ook de O₂ concentratie kan van 21% stijgen tot 41.5% (zie referenties in Black & Osmond, 2003). Door de stijging van het O₂-gehalte kan er gedurende CAM-fase III wel degelijk fotorespiratie optreden. Deze fotorespiratie kan een nuttige functie vervullen omdat hiermee het O₂-gehalte wordt verlaagd. Zuurstof is namelijk een krachtige oxidant dat kan reageren met andere moleculen zodat er schadelijke vrije radicalen kunnen ontstaan (superoxide en hydroxyl-ionen) wat schade kan geven aan het DNA, eiwitten en vetten (zie Lüttge, 2008 en referenties hierin).

4.4.3 *Kwantum-efficiëntie bij Phalaenopsis*

Door de CO₂-opname te delen door de PAR-som kan de kwantum-efficiëntie worden berekend. De kwantum-efficiëntie van CAM-planten is vergeleken met C3-planten vrij laag: 0.052 voor C3 planten opzichte van 0.033 voor CAM-planten (Skillman, 2008). De hier gemeten waarden liggen in dezelfde orde van grootte. Opvallend dat de controle 6.5 mol de hoogste kwantum-efficiëntie heeft (Tabel 13 in Bijlage 4). Dit getal suggereert dat het ongunstig is om te sturen op meer of minder licht dan het biologisch maximum. De kwantum-efficiëntie van CO₂/PAR ligt bij 'Atlantis' logischerwijze lager dan bij 'Sacramento' omdat de lichtsom gelijk was maar de effectieve lichtsom op oppervlaktebasis door de bladhoek fors lager is (Tabel 13 in Bijlage 4).

4.5 Conclusies afkweek

- Het hartblad bedrijft CAM-fotosynthese.
- Er is in de afkweek geen of nauwelijks directe C3-fotosynthese gedurende de tijd dat de huidmondjes overdag open zijn (eerste en laatste uren van de dag).
- De malaatpool is in de afkweek dus bepalend voor de productie.
- De lichtsom waarbij de maximale malaat-opslag wordt bereikt is niet verschillend voor opkweek en afkweek.
- Meer licht in de afkweek dan in de opkweek heeft dus geen zin voor wat betreft de assimilaten-productie, mits in de opkweek voldoende licht gegeven wordt.
- 'Atlantis' heeft een hogere lichtsom nodig om maximale malaat-opslag te bereiken dan 'Sacramento'. Dit heeft waarschijnlijk met de bladhoek en de effectieve lichtsom te maken: Door de meer verticale bladstand ontving 'Atlantis' een lagere lichtsom per oppervlakte blad.
- Het biologisch maximum ligt rond een effectieve lichtsom van 6.5 mol in het platte vlak. Meer licht lijkt geen zin te hebben.
 - Bij een meer verticale bladstand is dus meer licht per teeltoppervlak nodig om het biologisch maximum te bereiken. Bladstand is afhankelijk van ras en teeltwijze (vazen/kragen).
 - In de laatste fase van de teelt is er een fors bloemenscherf aanwezig dat voor een forse reductie in licht zorgt. Echter, mogelijk is de lichtbehoefte in de laatste teeltfase ook niet meer zo hoog.
- De lichtbenutting (ETR) is laag gedurende CAM-fase II en IV, respectievelijk de eerste en laatste uren van de dag. Dit hangt samen met de huidmondjesopening. Omdat er ook geen directe C3-fotosynthese plaatsvindt, wordt het licht gedurende die uren niet voor assimilaten-productie gebruikt.
- De Lange Nacht behandelingen maken duidelijk dat de ETR-som bij gesloten huidmondjes (=lichtenergie beschikbaar voor assimilaten-productie) niet bepalend is voor de dagsom CO₂-opname. Dit is een verrassend inzicht.
- Daglengte heeft een positief effect op dagsom CO₂-opname. Dit biedt kansen voor een energiezuinigere belichtingsstrategie.

5 Discussie belichtingsstrategie Phalaenopsis

5.1 Inleiding

In dit project is duidelijk geworden dat een acht-urige nacht die veelvuldig door phalaenopsistelers in de winter wordt aangehouden veel te kort is om de malaatpool te vullen. Dit heeft tot gevolg dat de plant enkele uren in de ochtend en namiddag ook gebruikt om de malaatpool te vullen. Gedurende die uren dat in het licht de huidmondjes open staan (CAM-fasen II en IV), is de benutting van het licht erg laag. In de ochtenduren is vrijwel geen directe C3-fotosynthese gemeten. In de namiddag is er in de opkweek gedurende die uren nog een zeer beperkte rol voor directe C3-fotosynthese, echter in de afkweek is dit verwaarloosbaar. Dit biedt een grote kans voor energiebesparing. Immers, als de lichtbenutting gedurende die uren zo laag is dat de maximale voor de plant bruikbare lichtenergie (ETR) al bij vrij lage lichtniveaus bereikt wordt, dan is de verwachting dat er ongestraft minder kan worden belicht. Bovendien wordt die lichtenergie niet, of slechts zeer beperkt, gebruikt voor assimilatenproductie, omdat vrijwel alle CO₂ via PEPc als malaat vastgelegd wordt. Onderstaande analyse is gebaseerd op data uit de afkweek van 'Sacramento'. Dit betekent dat er vanuit het platte vlak wordt geredeneerd en dat effecten van bladhoek niet worden meegenomen.

5.2 Berekening benodigde PARsom gedurende CAM-fase III

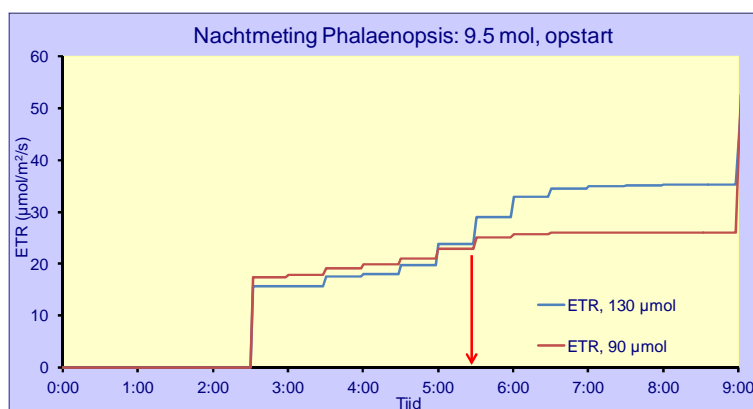
Gedurende de tijd dat de huidmondjes gesloten zijn (CAM-fase III), wordt malaat afgebroken en het vrijgekomen CO₂ omgezet in suikers. Op basis van deze gegevens is de ETR-som bij gesloten huidmondjes bepaald. Dit is de voor de plant beschikbare energiestroom uit licht om de uit het malaat vrijkomende CO₂ om te zetten in suikers. Gedurende deze CAM-fase moet dus voldoende licht aanwezig zijn om deze ETR-som te halen. Op basis van de tijden dat de huidmondjes sloten (begin CAM-fase III) en weer open gingen (eind CAM-fase III) zijn voor de afkweek van 'Sacramento' de bijbehorende lichtniveaus berekend die gegeven zijn gedurende CAM-fase III (Tabel 7). Aangezien de malaatpool even groot is bij 6.5 mol als bij 8.0, 9.5 en 11 mol, is de lichtsom zoals gegeven bij de 6.5 mol behandeling in CAM-fase III voldoende om het uit het malaat vrijkomende CO₂ te kunnen verwerken. Dat is dus 4 mol (dient wel aangeboden te worden binnen het juiste tijdsinterval van 8 à 9 uur). Echter, buiten deze effectieve lichtsom die nodig is om het malaat te kunnen verwerken, blijkt ook de daglengte van belang (zie hoofdstuk 4.4), dus de totale vereiste minimale lichtsom om een maximale assimilaten-productie te realiseren is hoger.

Tabel 7. Berekening van de lichtsom gedurende CAM-fase III.

	Dagsom CO ₂ -opname	ETR fase III	CAM- Start fase III Einde opname	Eind fase III Start opname	Lichtsom gedurende fase III
5 mol	0.183	1.09	5:12	15:26	3.9
6.5 mol	0.262	1.18	4:43	13:46	4.0
8 mol	0.250	1.34	6:20	13:30	4.6
9.5 mol	0.251	1.35	6:10	14:03	5.3
11 mol	0.263	1.33	6:29	13:49	5.0

5.3 Lichtbenutting gedurende CAM-fase II en IV

Metingen uit het project “Meer rendement uit belichting en CO₂” hebben al laten zien dat de lichtbenutting bij Phalaenopsis gedurende de eerste uren van de dag (CAM-fase II) verre van optimaal is (Trouwborst *et al.* 2013). Ook Figuur 16 laat zien dat het uren duurt voordat de ETR een stabiele waarde bereikt. Gedurende deze uren is de ETR al vrij snel lichtverzadigd. Figuur 17 laat zien dat bij start van de dag ongeveer 3 uur lang 90 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ net zo effectief is als 130 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Dit is een verschil (en dus besparing) in lichtsom van 0.43 mol/dag zonder dat de dagsom ETR en dus de beschikbare energie van de plant om suikers te maken verlaagd wordt. Voor de middaguren (CAM-fase IV) geldt het hetzelfde verhaal: afnemende lichtbenutting en snelle verzadiging van de ETR (Figuur 16).



Figuur 17. Verloop van de ETR bij de start van de dag bij 90 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ en bij 130 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Ongeveer 3 uur lang is 90 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ net zo effectief als 130 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Dit is een verschil (en dus besparing) in lichtsom van 0.43 mol (data ‘Sacramento’).

Buiten de uren gedurende CAM-fase III (gesloten huidmondjes) om, lijkt licht gedurende CAM-fase II en CAM-fase IV weinig toegevoegde waarde te hebben voor de CO₂-opname. In de afkweek was er nauwelijks directe C3-fotosynthese, in de opkweek was deze maximaal zo’n 6%. Echter bij de behandeling waarbij in die uren het licht werd uitgezet (6.5 mol Lange Nacht), nam de malaatpool in omvang af. Daglengte speelt dus wel degelijk een rol voor de hoeveelheid malaat die opgeslagen wordt. Of dit lichtniveau gedurende die uren hoger moet

zijn dan fotoperiodisch stuurlicht ($<15 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) is onbekend. Wel is duidelijk dat het licht gedurende die uren al vrij snel verzadigend is en lichtstress kan geven. Een lager lichtniveau kan daarom in die uren zelfs een hogere ETR kan opleveren (Figuur 17).

5.4 Belichtingsstrategie Phalaenopsis

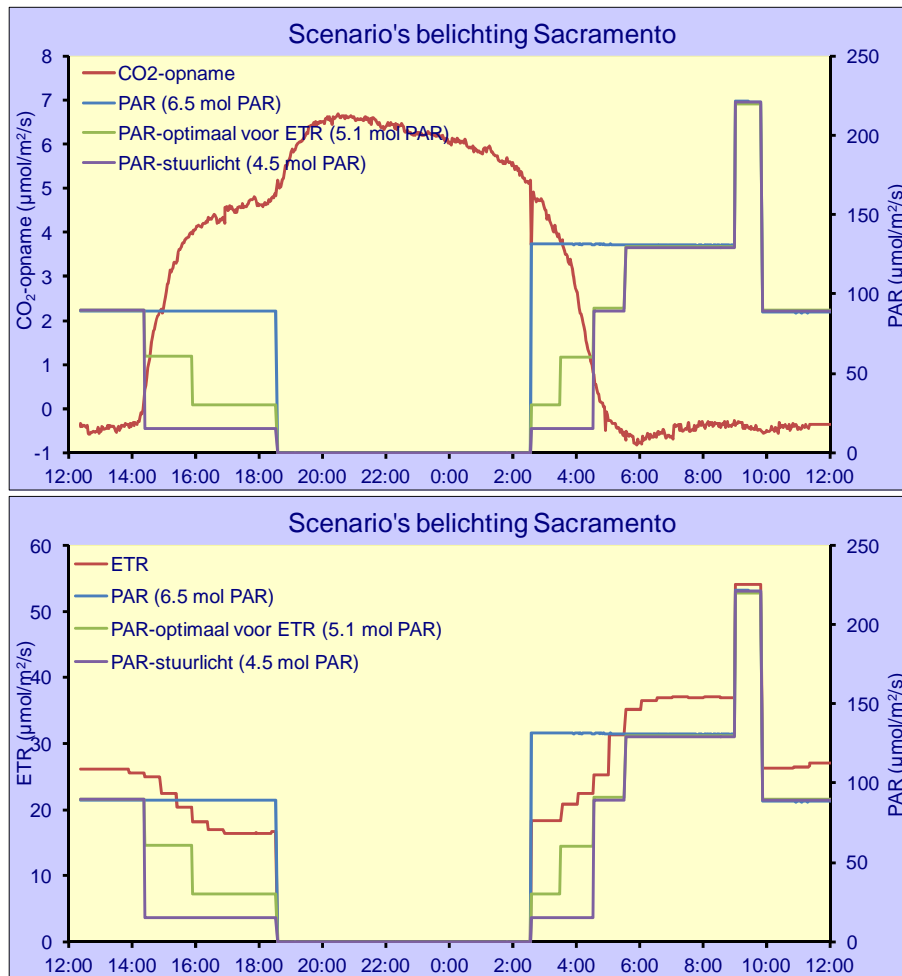
Een energiezuinige belichtingsstrategie voor de phalaenopisteelt moet dus gebaseerd zijn op drie pijlers:

- Maximaliseren van de malaatpool. Hierin speelt daglengte een rol.
- Voldoende licht gedurende CAM-fase III om de malaatpool leeg te maken. Dit is 4 mol PAR in het platte vlak (NB op basis van de resultaten bij 'Sacramento' uit dit onderzoek).
- Optimaliseren van het licht gedurende CAM-fase II en IV.

Er zijn twee kansrijke methodes om belichting te optimaliseren. Als eerste kan dit mogelijk gebeuren door het licht in trappen aan of uit te schakelen, zodat de ETR gedurende deze uren met een lagere lichtintensiteit behaald wordt (vergelijkbaar als in Figuur 17). Een meer verder gaande optie is om gedurende die uren alleen fotoperiodisch stuurlicht aan te bieden. Fotoperiodisch stuurlicht zorgt ervoor dat de plant wel een bepaalde daglengte waarneemt en daarop reageert terwijl dit licht nauwelijks fotosynthese-activiteit genereert. Figuur 18 laat zien hoe deze twee *theoretische* scenario's eruit zouden kunnen zien. Voor de helderheid is de controle gebaseerd op de afkweek 'Sacramento' zoals deze bij Plant Lighting te Bunnik is uitgevoerd. De dagpatronen van de CO₂-opname en de ETR zijn met een rode lijn weergegeven (zelfde lijnen als in Figuur 11):

- Lichtintensiteit controle 6.5 mol PAR afkweek: blauwe lijn in Figuur 18.
- Maximalisering lichtbenutting door licht in trappen te schakelen gedurende de CAM-fasen II en IV. Alleen vol belichten gedurende CAM-fase III. Dit geeft een lichtsom van 5.1 mol PAR (-22% van de totale lichtsom): groene lijn in Figuur 18.
- Gedurende de CAM-fasen II en IV alleen een lage dosis stuurlicht. Alleen vol belichten gedurende CAM-fase III. Dit geeft een lichtsom van 4.5 mol PAR (-31% van de totale lichtsom): paarse lijn in Figuur 18.

Duidelijk is dat in potentie de besparing op belichting enorm is. Of dit soort belichtingregimes die optimaal afgestemd zijn op de CAM-fasen II en IV geen onverwacht negatief effect hebben op de plantproductie, zal worden getoetst in een vervolproef in 2015/2016.



Figuur 18. Visualisatie van de theoretische mogelijkheden om de belichting te optimaliseren gedurende de CAM-fasen II en IV. De CO₂-opname en de ETR (rode lijnen) zijn afkomstig van 'Sacramento' gedurende de afkweek (6.5 mol PAR; blauwe lijn). De groene lijn visualiseert de mogelijkheid om gedurende de CAM-fasen II en IV met een lagere lichtintensiteit toch de gewenste ETR te bereiken. De paarse lijn visualiseert de mogelijkheid van fotoperiodisch stuurlicht gedurende de CAM-fasen II en IV.

Referenties

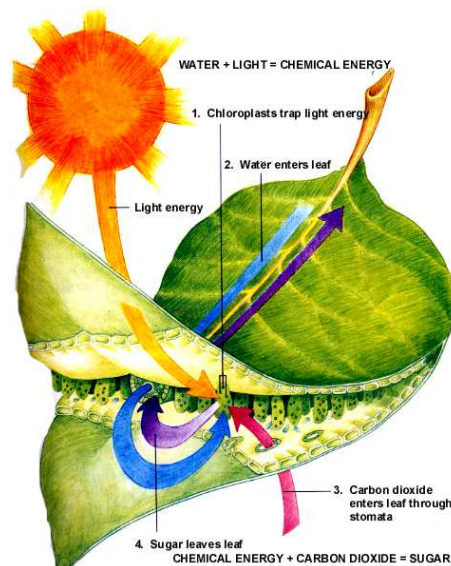
- Black C, Osmond CB.** 2003. Crassulacean acid metabolism photosynthesis: 'working the night shift'. *Photosynthesis Research* 76, 329-341.
- Borland AM, Barrera Zambrano VA, Ceusters J, Shorrock K.** 2011. The photosynthetic plasticity of crassulacean acid metabolism: an evolutionary innovation for sustainable productivity in a changing world. *New Phytologist* 191, 619-633.
- Ceusters J, Borland AM, Taybi T, Frans M, Godts C, De Proft MP.** 2014. Light quality modulates metabolic synchronization over the diel phases of crassulacean acid metabolism. *Journal of experimental botany*.
- Dueck T, De Boer P, van Noort F.** 2011. Teeltversnelling Phalaenopsis door klimaatoptimalisatie tijdens op- en afkweek. Wageningen: Wageningen UR glastuinbouw 76p.
- Haslam R, Borland A, Maxwell K, Griffiths H.** 2003. Physiological responses of the CAM epiphyte *Tillandsia Usneoides* L. (Bromeliaceae) to variations in light and water supply. *Journal of Plant Physiology* 160, 627-634.
- Hogewoning SW, Pot CS, Meinen E, Trouwborst G, Kempkes F.** 2013. Stuurlicht in de glastuinbouw: kansen voor energiebesparing? Wageningen: Wageningen UR glastuinbouw, Plant Lighting B.V. & Plant Dynamics B.V., 42.
- Kromwijk JAM, Van Mourik N, Schüttler H, Van Os P, Werwijn R, Schapendonk AHCM.** 2005. Daglengte en lichtintensiteit bij Phalaenopsis. PPO rapport 41717008 en 41717016. Wageningen: PPO glastuinbouw, 50p.
- Konow EA, Wang Y-T.** 2001. Irradiance levels affect in vitro and greenhouse growth, flowering, and photosynthetic behavior of a hybrid Phalaenopsis orchid. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 126, 531-536.
- Lüttge U.** 2008. *Clusia*: Holy Grail and enigma. *Journal of experimental botany* 59, 1503-1514.
- Marissen N, Warmenhoven MG.** 2003. Literatuuronderzoek CAM-fotosynthese en CO₂-bemesting bij Bromelia's. Wageningen: PPO glas, 26.
- Matiz A, Mioto PT, Mayorga AY, Freschi L, Mercier H.** 2013. CAM Photosynthesis in Bromeliads and Agaves: What can we learn from these plants? In: Dubinsky Z, ed. *Photosynthesis*: InTech, 91-134.
- Pot CS, Trouwborst G, Schapendonk AHCM.** 2011. Handleiding gebruik van plantsensoren voor de fotosynthese in de praktijk. Wageningen: Plant Dynamics B.V., 28 blz.
- Ryer AD.** 1998. Light measurement handbook. Vol. 1998. Newburyport: International light, 64p.
- Schapendonk, A.C.H.M.,** 2005. Belichting Phalaenopsis. Wageningen: Plant Dynamics. 21p.
- Skillman JB.** 2008. Quantum yield variation across the three pathways of photosynthesis: not yet out of the dark. *Journal of experimental botany* 59, 1647-1661.
- Trouwborst G, Hogewoning SW, Pot CS.** 2013. Meer rendement uit belichting en CO₂ bij Phalaenopsis. Bunnik: Plant Dynamics B.V. & Plant Lighting B.V., 28.
- Warmenhoven MG, Marissen N, Kromwijk JAM.** 2003. Invloed van licht en CO₂ bij Phalaenopsis. Wageningen: PPO glastuinbouw, 17p.
- Taiz L, Zeiger E.** 2010. *Plant physiology*. Sunderland (USA): Sinauer. 782p.

Bijlage 1. Theorie fotosynthese bij CAM-planten

De meeste tuinbouwgewassen hebben het zogeheten C3-metabolisme, waarbij overdag CO₂ wordt opgenomen door de bladeren en met behulp van energie uit licht wordt vastgelegd in suikers. Een beperkte groep planten, waaronder Phalaenopsis, hebben het CAM-metabolisme² (Crassulacean Acid Metabolism). CAM wordt gekenmerkt door een nachtelijke CO₂-opname (zie ook B1.2). Mogelijk speelt C3-fotosynthese (B1.1) ook een rol bij Phalaenopsis, afhankelijk van ras, plantleeftijd of bladleeftijd.

B1.1 Inleiding fotosynthese

Planten nemen water en voedingsstoffen op via hun wortels en CO₂ via de huidmondjes in hun bladeren. Fotosynthese is het proces waarbij de plant met behulp van lichtenergie het opgenomen water en CO₂ omzet in suikers (assimilaten). De fotosynthese is dus de motor van de plant en CO₂ fungeert als brandstof.



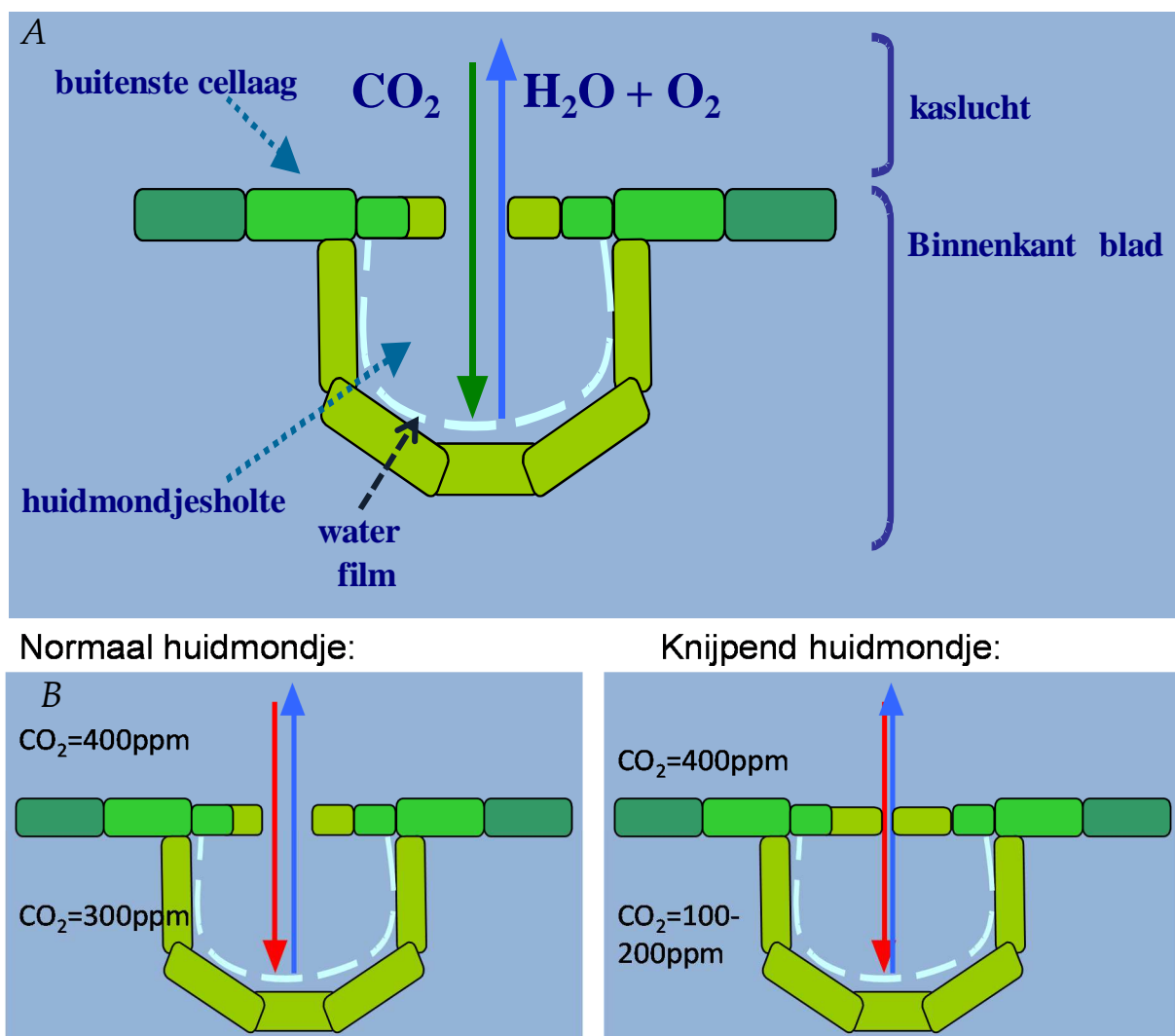
Figuur 19. Essentiële zaken rondom de fotosynthese: Lichtenergie wordt geabsorbeerd door het blad (1). Water komt binnen via de nerven (2). Tevens komt er CO₂ binnen via de huidmondjes (3). Met behulp van de lichtenergie worden er suikers gemaakt (4).

² In diverse rapporten is al aandacht besteed aan hoe de CAM-fotosynthese verloopt, zoals:

- Warmenhoven *et al.* 2003: Invloed van licht en CO₂ bij Phalaenopsis;
- Marissen en Warmenhoven 2004: Literatuuronderzoek CAM-fotosynthese en CO₂ bemesting bij Bromelia's;
- Kromwijk *et al.* 2005: Daglengte en lichtintensiteit bij Phalaenopsis
- Schapendonk 2005: Belichting Phalaenopsis;
- Trouwborst *et al.* 2013: Meer rendement uit belichting en CO₂ bij Phalaenopsis.

Dit deel van Bijlage 1 is een bewerking van de "inleiding fotosynthese" uit het rapport "Meer rendement uit licht en CO₂ bij Phalaenopsis", Trouwborst *et al.* 2013.

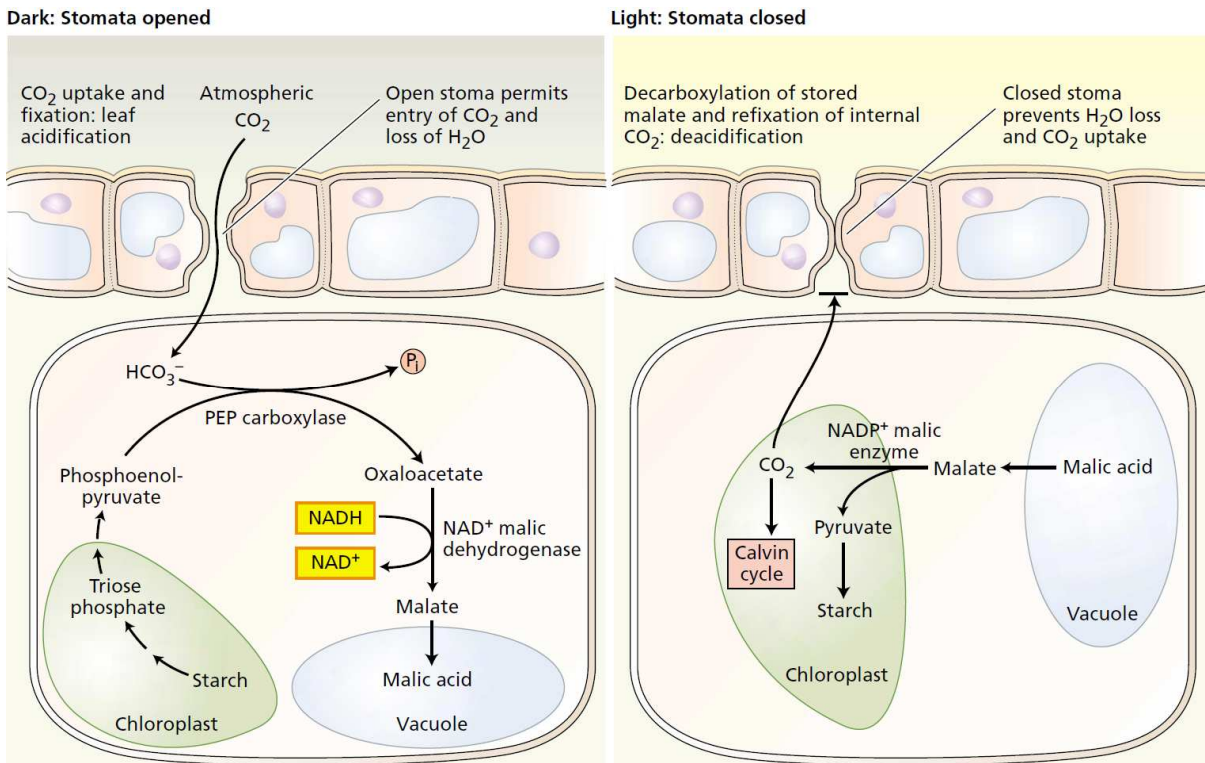
Huidmondjes zijn poriën in het blad waardoor water kan verdampen en de CO₂ naar binnen kan gaan (zie nr. 3 in Figuur 19 en Figuur 20A). Bij een grotere geleidbaarheid van de huidmondjes komt het CO₂ gemakkelijker het blad binnen en verdampst de plant tegelijkertijd ook meer. De plant is in staat de openingsgrootte van deze poriën actief te reguleren. Als de verdamping te hard gaat, kan de plant de huidmondjesopening beperken (knijpende huidmondjes), zodat de plant minder water verliest. De keerzijde van deze beperking is dat de CO₂ minder goed naar binnen kan. Hierdoor kan het interne CO₂-gehalte in het blad fors dalen ten opzichte van dat van de kaslucht. Als de huidmondjes open zijn ligt de interne CO₂-concentratie op ongeveer 70% van de concentratie in de buitenlucht, maar dit kan bij knijpende huidmondjes dalen tot bijvoorbeeld 25% (Zie Figuur 20B). De consequentie is dat de fotosynthese bij knijpende huidmondjes fors lager ligt dan bij normaal geopende huidmondjes.



Figuur 20. Schematische tekening van een huidmondje (A) en het verschil tussen de CO₂-concentratie in de kaslucht en in het blad door de mate van huidmondjesopening (B).

B1.2 Introductie CAM-fotosynthese

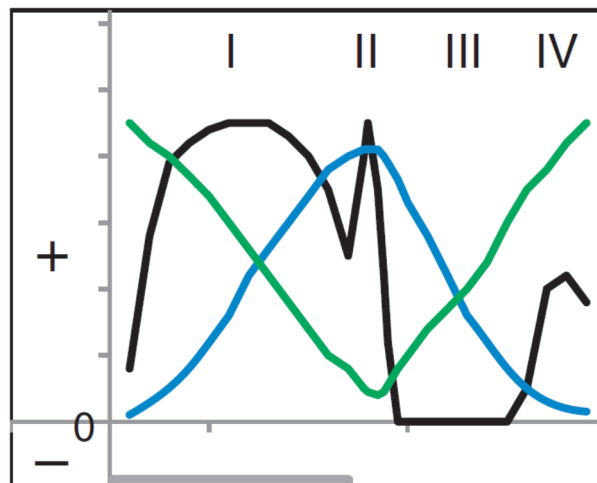
Bij CAM-planten zitten overdag de huidmondjes dicht en staan ze 's nachts open (Figuur 21). 's Nachts wordt de CO₂ via het enzym PEPc (fosfo-enol-pyruvaat carboxylase) opgenomen en vervolgens vastgelegd als malaat (appelzuur) in de vacuole. Overdag wordt het malaat afgebroken en stijgt de CO₂ binnenin het blad tot zeer hoge waarden. Het CO₂ wordt vervolgens via de normale C₃-fotosynthese vastgelegd als suiker: Het enzym Rubisco legt met behulp van lichtenergie CO₂ vast als suikers.



Figuur 21. Schematische tekening van de werking van CAM-fotosynthese. 's Nachts zijn de huidmondjes geopend (links) en wordt CO₂ door middel van PEP-carboxylase vastgelegd als malaat (appelzuur). Overdag (rechts) zijn de huidmondjes gesloten, komt het CO₂ weer vrij uit het malaat en wordt vervolgens vastgelegd door Rubisco in de Calvin Cyclus. Bron: Taiz & Zeiger, 2010.

De CAM-fotosynthese kan opgedeeld worden in 4 fasen (Figuur 22):

- *Fase I, Nacht:* Tijdens de nacht zijn de huidmondjes open en wordt CO₂ opgenomen. Door middel van het enzym PEPc wordt CO₂ vastgelegd als malaat (appelzuur) en opgeslagen in de vacuole.
- *Fase II, Nacht-dagovergang:* Deze fase is kort en niet altijd duidelijk aanwezig. Hierbij zijn de huidmondjes (nog) open terwijl de dag begint. Op dat moment is er reeds een kleine hoeveelheid licht aanwezig. De plant zal op het einde van deze fase zijn huidmondjes sluiten. In deze fase is het mogelijk dat er direct CO₂ wordt gebonden aan Rubisco (Directe C3-fotosynthese).
- *Fase III, Overdag:* De huidmondjes zijn gesloten. CO₂ wordt vrijgemaakt uit malaat, waarbij het interne CO₂-gehalte in het blad stijgt tot zeer hoge waarden. Met behulp van lichtenergie wordt deze CO₂ vastgelegd als suikers via het enzym Rubisco (Indirecte C3-fotosynthese).
- *Fase IV, Dag-nachtovergang:* De huidmondjes gaan open. In deze fase is het mogelijk dat er direct CO₂ wordt gebonden aan Rubisco (Directe C3-fotosynthese).



Figuur 22. Voorbeeld vier fasen van CAM-fotosynthese. CO₂-opname=zwart; malaatconcentratie=blauw; suikerconcentratie=groen. NB de ochtend- en middagpiek (respectievelijk CAM-fase II en IV) in de zwarte lijn wordt niet altijd aangetroffen! (bron: Borland et al, 2011).

Een belangrijke vraag voor belichting en CO₂-dosering is of er wel of niet lichtafhankelijke fotosynthese ('directe C3-fotosynthese') plaatsvindt gedurende fase II en IV. Gedurende deze twee fasen kan er concurrentie om CO₂ plaats vinden door de enzymen Rubisco en PEPc. Rubisco kan direct CO₂ binden voor de fotosynthese (lichtafhankelijk). PEPc bindt CO₂ onafhankelijk van licht. De affiniteit om CO₂ te binden, is bij PEPc vele malen groter dan bij Rubisco. Hier tegenover staat dat PEPc uitgeschakeld kan zijn. Als PEPc gedurende die twee fasen dominant is, dan heeft belichting dus weinig direct nut voor extra suikerproductie. Indirect kan er door belichting mogelijk een signaal gegeven worden voor de grootte van de malaatpool (zie hoofdstuk 4.4)

B1.3 Typen CAM

In de literatuur worden drie gradaties CAM van zwak tot sterk onderscheiden (Matiz et al. 2013):

- CAM-cycling: Overdag C3 met huidmondjes open en 's nachts wordt de CO₂ die vrijkomt door respiratie vastgelegd als malaat. De bladeren zijn dus 's ochtends licht zuur. Overdag wordt het malaat weer afgebroken.
- Klassiek CAM: Hier zijn de vier CAM-fasen van toepassing zoals in B1.2 toegelicht.
- CAM-idling: De huidmondjes zijn dag en nacht gesloten, netto is er dus geen CO₂-opname en groei. Dit kan voorkomen bij extreme droogte.

Een ander onderscheid wat men tegenkomt in de literatuur, is het onderscheid tussen facultatief en obligaat CAM. De exacte begrenzing tussen beide begrippen is moeilijk aan te geven. Over het algemeen kunnen facultatieve CAM planten switchen tussen C3 en klassiek CAM onder invloed van omgevingsfactoren, ongeacht de plant- of bladleeftijd (juveniel of adult). Obligate CAM planten zijn vaak als juveniele plant C3 (en soms facultatief CAM), maar als adulte plant zijn ze klassiek CAM en kunnen ze in het adulte stadium niet meer terug naar C3 (Matiz *et al.* 2013). CAM-cycling kan gezien worden als het eerste stadium in de overgang van C3 naar klassiek CAM (Borland *et al.* 2011).

Het was voor aanvang van dit onderzoek onduidelijk of de hartbladeren van *Phalaenopsis* C3 zijn of CAM. Inmiddels is hier meer duidelijkheid over: In de opkweek en afkweek zijn de bladeren waaraan gemeten is CAM. Mogelijk zijn de hartbladeren wel C3 gedurende het stadium dat de planten heel jong zijn, bijvoorbeeld gedurende opkweek 1, of mogelijk is dit rasafhankelijk.

Bijlage 2. Overige leerpunten opkweek en afkweek

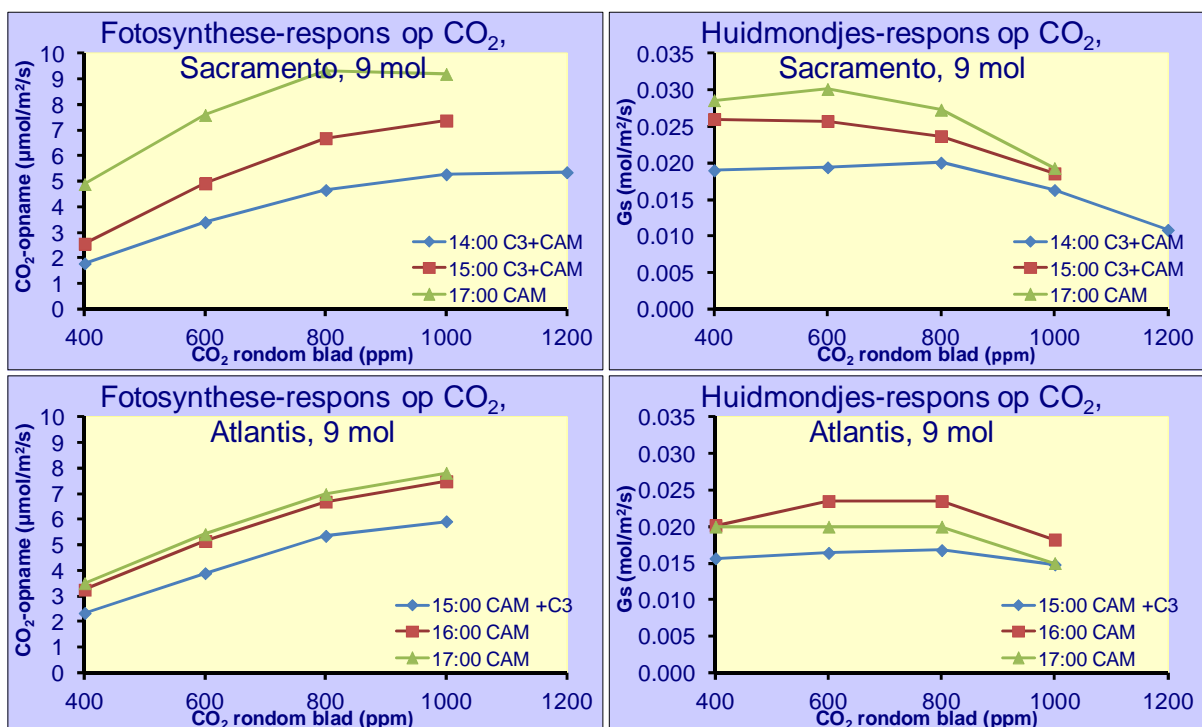
In deze bijlage worden enige resultaten gepresenteerd die niet direct gekoppeld zijn aan de hoofd- en nevenvragen. Achtereenvolgens komen aan de orde:

- Korte termijn effecten van veranderingen van het CO₂-gehalte
- De invloed van de huidmondjes op de CO₂-opname
- Gebruik van de CAM-test

B2.1 Korte termijn effecten van CO₂

Zoals vermeld bij de methoden zijn de planten opgekweekt bij (en dus aangepast aan) 600 ppm CO₂. In deze paragraaf worden enkele metingen toegelicht die zijn gedaan met wisselend CO₂-niveau bij planten die in de opkweek stonden. Het betreffen dus korte termijn metingen met een tijdschaal van enige minuten en van enige dagen. Bij korte termijn metingen kunnen bij CAM-planten geen vergaande conclusies worden getrokken, omdat er in de planten klok-geruleerde processen (circadian rythm; zie o.a. Ceusters *et al.* 2014) aanwezig zijn, waardoor bepaalde veranderingen in belichtingsregime of CO₂-niveau een gedempte of juist een versterkte reactie kunnen geven.

In Figuur 23 is te zien dat door kortstondig (tijdschaal van enige minuten) het CO₂-gehalte te verhogen, de CO₂-opname ook fors verhoogd wordt. Echter, zeker bij concentraties hoger dan 800 ppm daalt de huidmondjesgeleidbaarheid (Gs; Figuur 23 rechts).



Figuur 23. Korte termijn effect van het CO₂-gehalte op de CO₂-opname (links) en de huidmondjesgeleidbaarheid (rechts) bij 'Sacramento' (boven) en 'Atlantis' (onder). Opvallend is dat de huidmondjes boven de 800 ppm gaan dichtlopen (data opkweek).

Er zijn tevens 24-uursmetingen gedaan aan 4 bladeren van dezelfde lichtbehandeling bij 800 ppm in zowel meetapparatuur als de hele groeiruimte (Tabel 8). De planten waren dus 1 tot 2 dagen blootgesteld aan 800 ppm in plaats van de 600 ppm die gedurende de voorgaande periode was ingesteld. Hierbij viel op dat de dagsom van de CO₂-opname iets lager was bij 800 ppm dan bij 600 ppm. Dit werd hoogst waarschijnlijk veroorzaakt door een halvering van de huidmondjesgeleidbaarheid (Gs) bij 800 ppm ten opzichte van 600 ppm. Of Phalaenopsis door langduriger hoger CO₂ zich zodanig kan aanpassen dat de huidmondjes minder gaan ‘knijpen’ is niet bekend. Interessant zou zijn om deze metingen uit te voeren na enige maanden acclimatie bij verschillende CO₂ concentraties.

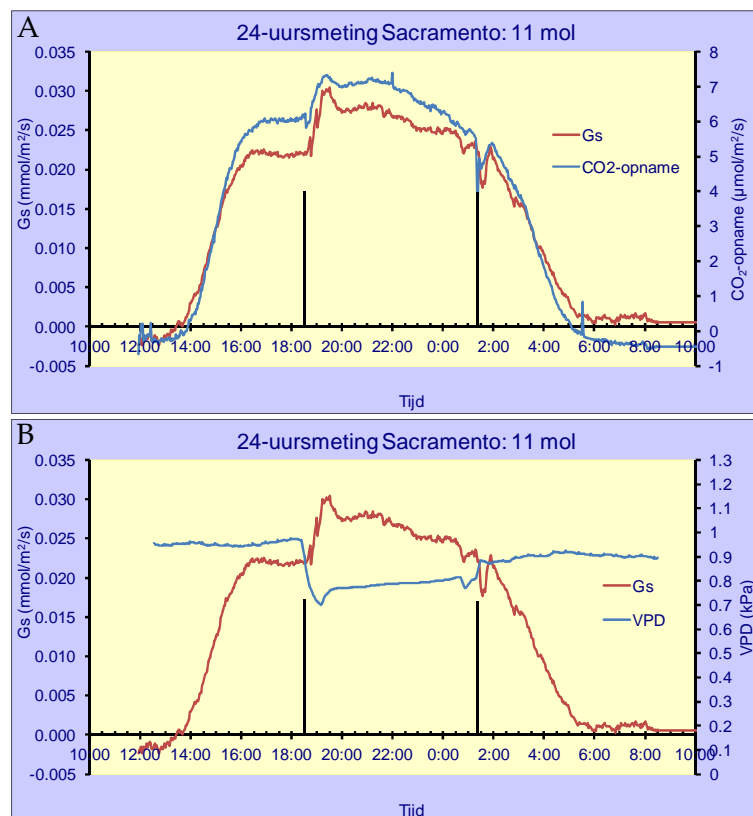
Tabel 8. Korte termijn effect op de dagsom van de CO₂-opname (respectievelijk n=6 en n=4)

	9 mol 'Atlantis' 600 ppm	9 mol 'Atlantis' 800 ppm
Dagsom CO ₂ -opname (mol/m ² /s)	0.207 ^a	0.175 ^b
Dagsom ETR (mol/m ² /s)	1.67 ^a	1.62 ^a
Maximale Gs (mol/m ² /s)	0.022 ^a	0.012 ^b
Opnametijd	15:07 ^a	14:51 ^a

Er kan geconcludeerd worden dat de indicatieve metingen een positief effect laten zien van een verhoging van de CO₂-concentratie tot 800 ppm op de korte termijn (minuten). Echter, op basis van de dagsom CO₂-opname gedurende twee opeenvolgende nachten 800 ppm werd er een verlaging van de totale opname gemeten. Of Phalaenopsis in staat is zich aan te passen aan langduriger hoog CO₂, zodat de huidmondjes wel meer open blijven is niet bekend. Tevens is onbekend of een snellere CO₂-opname ook leidt tot een verhoging van de totale CO₂-opname per etmaal.

B2.2 Huidmondjesgedrag en de CO₂-opname

In de patronen van de CO₂-opname van Figuur 11 viel op dat op het moment dat de lampen uitgingen, de CO₂-opname toenam. Deze toename valt samen met een toename in de huidmondjesgeleidbaarheid (Figuur 24A). De huidmondjesgeleidbaarheid is een maat voor de openingstoestand van de huidmondjes. Deze toename van de huidmondjesgeleidbaarheid valt te relateren aan een daling van de VPD³ die tegelijkertijd optreedt (Figuur 24B). De daling in VPD wordt veroorzaakt door de daling in bladtemperatuur door het uitgaan van de lampen. Dit laat zien dat de RV en/of de VPD een belangrijke rol speelt voor wat betreft de huidmondjesopening in de namiddag.



Figuur 24. De CO₂-opname loopt synchroon met de huidmondjesgeleidbaarheid (Gs). Door het uitgaan van de lampen daalt de VPD (daling bladtemperatuur) en stijgt de huidmondjesgeleidbaarheid. De twee verticale zwarte lijnen geven aan wanneer de lampen uit stonden (18:30 tot 01:20; data 'Sacramento' afkweek 11 mol).





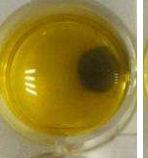
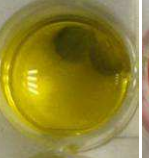
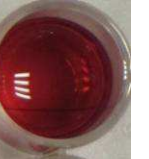



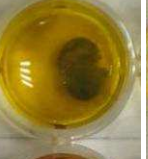
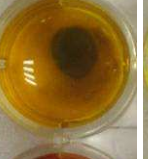
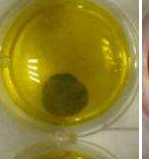

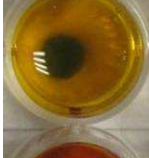
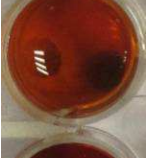
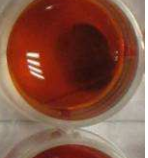

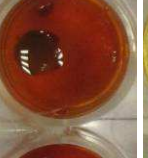
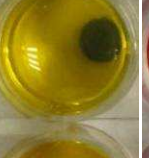

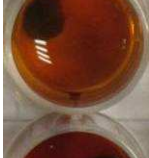

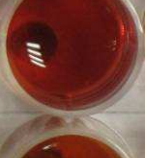

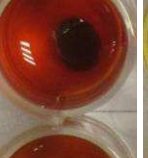
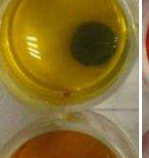
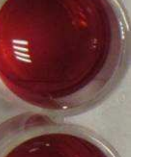


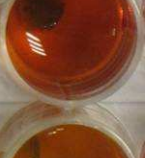


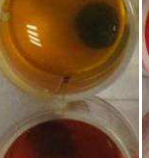




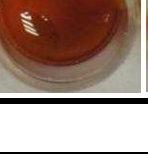
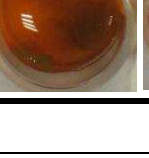


³ De VPD (vapor pressure deficit) is het dampdrukdeficit tussen de kaslucht en het blad. De VPD wordt berekend uit de luchttemperatuur, de RV én de bladtemperatuur.

B2.3 Gebruik van de CAM-toets

Door de malaatafbraak gedurende de dag wordt het blad steeds minder zuur. Bij malaatopbouw wordt het blad juist zuurder. Door middel van een tijdreeks met de CAM-toets is inzichtelijk te maken of de malaatpool leeg aan raken is of opnieuw wordt gevuld.

Tabel 9 geeft een overzicht van de verandering van de kleur gedurende de dag. Te zien is dat rond 13:30 bij de behandelingen 6.5, 8.0, 9.5 en 11 mol de vloeistof oranje kleurt en het blad dus minder zuur wordt, omdat het malaat opraakt. Rond 15:00 uur is de vloeistof rood en is dus het malaat op. Aan het einde van de dag (18:00) zijn de bladeren zuurder dan rond 15:00, hetgeen laat zien dat er opnieuw malaat wordt aangemaakt. De behandelingen 5 mol en 6.5 mol lange nacht hebben duidelijk een ander patroon, dat erop duidt dat het malaat pas later opraakt. Deze patronen komen ruwweg overeen met de patronen van CO₂-opname zoals getoond in Figuur 11.

Tabel 9. De zuurtegraad van het blad over de dag is gevisualiseerd via de CAM-toets. Te zien is dat de vloeistof rond 13:30 bij de meeste behandelingen oranje kleurt en het blad dus minder zuur wordt omdat het malaat opraakt. Rond 15:00 uur is de vloeistof rood en is dus het malaat op. Aan het einde van de dag (18:00) zijn de bladeren zuurder dan rond 15:00, dit laat zien dat er opnieuw malaat wordt aangemaakt. Bij 5 mol en 6.5 mol Lange Nacht is het malaat later op.

Tijd	5 mol	6.5 mol	8 mol	9.5 mol	11 mol	6.5 mol LN	Start-kleur
10:00							
12:00							
13:30							
15:00							
16:30							
18:00							

Bijlage 3. Plantkwaliteit

In onderstaande paragrafen zijn metingen aan de plantkwaliteit rondom het verkoopstadium opgenomen. Deze metingen moeten gezien het beperkte aantal telplanten per behandeling (20 tot 25) als indicatief worden beschouwd.

Kwaliteit 'Sacramento' na afkweek in klimaat-units

De planten zijn tweemaal beoordeeld door de begeleidende kwekers uit de BCO. Het oordeel van de kwekers over 'Sacramento' in knopstadium was dat de 5 en 6.5 mol behandelingen achter liepen ten opzichte van de 8, 9.5 en 11 mol, deze waren iets minder ver met de knopontwikkeling. De behandelingen met 8, 9.5 en 11 mol verschilden niet veel, 8 mol leek het optimum (meeste zijtakken). In bloeistadium waren 8 en 11 mol visueel de mooiste planten en liep vooral de 5 mol behandeling achter in ontwikkeling.

In Tabel 10 zijn het aantal zijtakken per tak en het totaal aantal knoppen per tak weergegeven. Het volgende is te zien:

- Minder knoppen en zijtakken bij 5 mol
- Het aantal knoppen groter dan 2 cm is een maat voor de ontwikkelingssnelheid van de planten. De trend was dat het ontwikkelingsstadium verder was bij toenemende lichtsom. 9.5 mol wijkt af van dit patroon.

Waarschijnlijk liepen de 5 en 6.5 mol behandelingen wat achter door de lagere planttemperatuur in verband met de kortere belichtingstijden van de SON-T lampen.

Tabel 10. Effect van de verschillende lichtsommen in de afkweek op de tak- en knopontwikkeling van *Phalaenopsis 'Sacramento'*. Er is alleen gemeten aan twee-takkers. Verschillende letters (a, b, c) geven statistisch significante verschillen tussen de gemiddelden aan (n=20, Fisher's LSD, $\alpha < 0.05$; data 9 januari 2014).

Behandeling	Aantal zijtak/tak	Aantal knoppen/tak (totaal)*	Aantal knoppen >2cm
5 mol	0.7 ^c	9.7 ^d	0.4 ^c
6.5 mol controle	1.0 ^{bc}	10.8 ^{bcd}	1.2 ^{bc}
8 mol	1.6 ^{ab}	13.6 ^a	1.6 ^{ab}
9.5 mol	1.7 ^a	12.6 ^{abc}	0.9 ^{bcd}
11 mol	1.4 ^{abc}	12.7 ^{ab}	2.4 ^a
6.5 mol LN	1.2 ^{abc}	10.2 ^{cd}	0.3 ^d

* Doordat op de zijtakken de 'stoppers' nog niet altijd zichtbaar waren, kan het aantal knoppen bij de tragere behandelingen onderschat zijn. Het aantal knoppen op de hoofdtak ('kam') is niet apart geteld.

Kwaliteit 'Atlantis' na afkweek in klimaat-units

Bij 'Atlantis' was het aantal knoppen op de hoofdtak alleen bij 5 mol lager. Vanaf 6.5 mol nam het aantal knoppen per tak niet significant meer toe bij een hogere PARsom. Het aantal knoppen groter dan 2 cm laat zien dat hoe hoger de lichtsom, hoe sneller de ontwikkeling verliep. Evenals bij 'Sacramento' liepen de 5 en 6.5 mol behandelingen in ieder geval voor een gedeelte achter door de iets lagere plant-temperatuur in verband met de kortere belichtingstijden van de SON-T lampen.

Tabel 11. Effect van de verschillende lichtsommen in de afkweek op de tak- en knopontwikkeling van *Phalaenopsis* 'Atlantis'. Er is alleen gemeten aan twee-takkers. Verschillende letters (a, b, c) geven statistisch significante verschillen tussen de gemiddelden aan (n=20, Fisher's LSD, $\alpha < 0.05$; data 12 maart 2014).

Behandeling	Aantal zijtak/tak	Aantal Knoppen/tak (totaal)*	Aantal knop per hoofdtak 'kam'	Aantal knop per zijtak*	Aantal knoppen > 2cm
5 mol	1.2 ^b	12.6 ^b	8.7 ^b	3.9 ^b	0.0 ^c
6.5 mol controle	1.5 ^{ab}	14.5 ^{ab}	9.2 ^a	5.3 ^{ab}	0.1 ^c
8 mol	1.6 ^a	15.5 ^a	9.2 ^a	6.3 ^a	2.7 ^b
9.5 mol	1.8 ^a	16.0 ^a	9.2 ^a	6.9 ^a	4.5 ^a
6.5 mol LN	1.6 ^a	15.7 ^a	9.2 ^a	6.5 ^a	0.2 ^c

* Doordat op de zijtakken de 'stoppers' nog niet zichtbaar waren, kan het aantal knoppen bij de tragere behandelingen onderschat zijn.

Kwaliteit 'Sacramento' en 'Atlantis' na opkweek in klimaat-units

Bij beide rassen is het effect van de lichtsom tijdens de opkweek (zie ook hoofdstuk 3) op bloemkwaliteit onderzocht. Hiertoe zijn de planten na 16 weken opkweek bij verschillende lichtsommen in de klimaat-units van Plant Lighting te Bunnik gekoeld en vervolgens afgekweekt bij 7 mol/m²/dag in de praktijk (Levoplant).



Foto 3. 'Sacramento' na 16 weken opkweek bij Plant Lighting te Bunnik. Linker twee trays: behandeling 5 mol/m²/dag; rechter twee trays: behandeling 11 mol/m²/dag.

Er is geen significant verschil tussen de behandelingen waargenomen in het aantal takken per plant en het aantal knoppen per tak (Tabel 12). Bij beide rassen was het aantal zijtakken per tak gemiddeld wel iets lager voor de behandelingen met de laagste lichtsom in de opkweek (5 mol/m²/dag). Echter, het aantal knoppen per zijtak was bij die behandeling juist weer iets hoger. Samenvattend is er geen duidelijk kwaliteitsverschil waargenomen. Dit is belangrijke informatie, want dit duidt erop dat een sub-optimale lichtsom voor wat betreft malaat-opslag tijdens de opkweek (bij 5 mol/m²/dag) acceptabel kan zijn, indien tijdens de afkweek (en koeling) een voldoende hoge lichtsom wordt gehanteerd.

Tabel 12. Effect van de verschillende lichtsommen in de opkweek op de tak- en knoptywikkeling van *Phalaenopsis* 'Sacramento' en 'Atlantis', gekoeld en afgekweekt onder praktijkomstandigheden bij Levoplant (lichtsom 7 mol/m²/dag). Verschillende letters (a, b, c) geven statistisch significante verschillen tussen de gemiddelden aan (n=23 tot 25, Fisher's LSD, $\alpha < 0.05$; data 11 november 2014).

Behandeling	Aantal tak/plant	Aantal zijtak/tak	Aantal Knoppen/tak (totaal)*	Aantal knop per hoofdtak 'kam'	Aantal knop per zijtak*
'Sacramento'					
5 mol	2.0 ^{ns}	0.6 ^b	11.6 ^{ns}	9.6 ^{ns}	3.5 ^a
7 mol	1.9 ^{ns}	0.8 ^{ab}	11.7 ^{ns}	9.5 ^{ns}	3.0 ^b
9 mol	1.9 ^{ns}	1.0 ^b	12.6 ^{ns}	9.4 ^{ns}	3.3 ^{ab}
11 mol	2.0 ^{ns}	0.7 ^{b^{ab}}	11.7 ^{ns}	9.5 ^{ns}	3.1 ^{ab}
'Atlantis'					
5 mol	2.0 ^{ns}	1.0 ^b	12.0 ^{ns}	8.5 ^{ns}	3.4 ^a
7 mol	2.1 ^{ns}	1.3 ^{ab}	12.3 ^{ns}	8.3 ^{ns}	2.9 ^b
9 mol	2.0 ^{ns}	1.3 ^{ab}	12.2 ^{ns}	8.3 ^{ns}	3.1 ^{ab}
11 mol	2.0 ^{ns}	1.4 ^a	13.0 ^{ns}	8.2 ^{ns}	3.3 ^{ab}

* Doordat op de zijtakken de 'stoppers' nog niet zichtbaar waren, kan het aantal knoppen op de zijtakken onderschat zijn. Alle knoppen die zichtbaar waren zijn geteld, dus mogelijk komen niet alle knoppen uit.

Bijlage 4. Overzichtstabellen opkweek en afkweek

Tabel 13. Dagsom CO₂-opname, dagsom ETR, ETR-som bij gesloten huidmondjes, de conversie tussen CO₂ en ETR bij gesloten huidmondjes, opnametijden en de kwantum-efficiëntie bij cv. 'Sacramento' en 'Atlantis'. Verschillende letters (a, b, c) geven per cultivar statistisch significante verschillen tussen de gemiddelden aan (n=6, Fisher's LSD, α<0.05).

Behandeling	Dagsom CO ₂ (mol CO ₂)	Dagsom ETR (mol e)	ETR-som (mol e) bij gesloten huidmondjes (Gs=0)	Conversie CO ₂ /ETR (Gs=0)	starttijd opname	eindtijd opname	Opnametijd (uren)	Kwantum-efficiëntie CO ₂ -opname CO ₂ /PAR
'Sacramento'								
5 mol	0.194 ^b	1.48 ^d	1.17 ^a	0.167 ^a	15:40 ^b	5:53 ^b	14:13 ^b	0.039 ^a
7 mol	0.220 ^{ab}	1.78 ^c	1.23 ^a	0.185 ^a	12:57 ^a	4:15 ^a	15:17 ^a	0.031 ^b
9 mol	0.218 ^{ab}	2.05 ^b	1.30 ^a	0.162 ^a	12:57 ^a	4:26 ^a	15:29 ^a	0.024 ^c
11 mol	0.228 ^a	2.27 ^a	1.31 ^a	0.174 ^a	12:00 ^a	4:00 ^a	16:00 ^a	0.022 ^c
'Atlantis'								
5 mol	0.127 ^b	1.09 ^c	0.95 ^b	0.134 ^b	16:15 ^b	5:25 ^b	13:10 ^b	0.025 ^a
7 mol	0.187 ^a	1.49 ^b	0.98 ^b	0.190 ^a	13:14 ^a	3:48 ^a	14:34 ^a	0.027 ^a
9 mol	0.207 ^a	1.67 ^a	1.17 ^a	0.182 ^a	13:06 ^a	4:14 ^a	15:07 ^a	0.023 ^a
11 mol	0.202 ^a	1.79 ^a	1.13 ^a	0.181 ^a	13:24 ^a	4:22 ^a	14:58 ^a	0.018 ^b

Tabel 13. Dagsom CO₂-opname, dagsom ETR, ETR-som bij gesloten huidmondjes, de conversie tussen CO₂ en ETR bij gesloten huidmondjes, opnametijden en de kwantum-efficiëntie bij cv. 'Sacramento' en 'Atlantis'. Verschillende letters (a, b, c) geven per cultivar statistisch significante verschillen tussen de gemiddelden aan (n=5-6, Fisher's LSD, α<0.05).

Behandeling	Dagsom CO ₂ (mol CO ₂)	Dagsom ETR (mol e)	ETR-som (mol e) bij gesloten huidmondjes (Gs=0)	Conversie CO ₂ /ETR (Gs=0)	starttijd opname	eindtijd opname	Opnametijd (uren)	Kwantum-efficiëntie CO ₂ -opname CO ₂ /PAR
'Sacramento'								
5 mol	0.183 ^c	1.45 ^d	1.09 ^c	0.168 ^{bc}	15:26 ^b	5:12 ^a	13:46 ^b	0.037 ^{ab}
6.5 mol	0.262 ^a	1.76 ^c	1.18 ^c	0.221 ^a	13:46 ^a	4:43 ^a	14:56 ^a	0.040 ^a
8 mol	0.250 ^a	2.01 ^b	1.34 ^b	0.189 ^{ab}	13:30 ^a	6:20 ^b	16:30 ^a	0.031 ^c
9.5 mol	0.251 ^a	2.07 ^b	1.35 ^b	0.189 ^{ab}	14:03 ^a	6:10 ^b	16:06 ^a	0.026 ^d
11 mol	0.263 ^a	2.38 ^a	1.33 ^b	0.207 ^a	13:49 ^a	6:29 ^b	16:34 ^a	0.024 ^d
6.5 mol LN (14.5 uur nacht)	0.224 ^b	1.68 ^c	1.63 ^a	0.143 ^c	18:57 ^c	9:23 ^c	14:26 ^b	0.035 ^{bc}
'Atlantis'								
5 mol	0.157 ^c	1.15 ^e	0.92 ^c	0.170 ^{bc}	14:48 ^b	4:21 ^a	13:33 ^b	0.031 ^a
6.5 mol	0.198 ^{ab}	1.36 ^d	0.96 ^c	0.208 ^a	13:41 ^a	4:43 ^{ab}	15:02 ^a	0.030 ^{ab}
8 mol	0.226 ^a	1.62 ^b	1.26 ^a	0.180 ^{ab}	14:06 ^a	4:44 ^{ab}	14:37 ^a	0.028 ^{ab}
9.5 mol	0.226 ^a	1.80 ^a	1.31 ^a	0.172 ^{bc}	14:09 ^a	5:15 ^b	15:05 ^a	0.024 ^c
6.5 mol LN (10.5 uur nacht)	0.171 ^{bc}	1.42 ^c	1.16 ^b	0.148 ^c	15:01 ^b	5:30 ^b	14:28 ^{ab}	0.026 ^{bc}