

Belichting Phalaenopsis

A.H.C.M. Schapendonk



Productschap  Tuinbouw

Plant Dynamics BV
Dr ir A.H.C.M. Schapendonk
Adres : Englaan 8
Tel. : 0317 - 482348/ 06 21983129
Fax : 0317 - 485572
E-mail : mail@plant-dynamics.nl
Internet : www.plant-dynamics.nl

Gefinancierd door Productschap Tuinbouw
28 maart 2005

PT-Project 12170

Inhoudsopgave

	pagina
1 Samenvatting _____	3
2 Inleiding _____	4
3 Experimentele opzet _____	6
4 Schema en theorie van de fotosynthese bij Phalaenopsis _____	7
5 Meetresultaten _____	10
5.1 Fotosynthese en fluorescentie _____	10
5.2 Groei analyse _____	13
5.3 Lichtenergie verdeling _____	13
5.4 Effecten van temperatuur _____	14
5.5 Bladdikte en appelzuur-synthese _____	16
6 Conclusies: _____	17
7 Belangrijke vragen voor vervolgonderzoek _____	17
8 Referenties _____	18
Appendix _____	20

1 Samenvatting

Met behulp van sensoren in de kas kunnen de groeiomstandigheden van de plant op elk moment van de dag worden gemeten, waardoor er een goede controle is op het functioneren van de diverse regelingen. Een volgende stap is het registreren van de reactie van de plant zelf op de aangeboden groeiomstandigheden. Pas dan kan echt serieus ingespeeld worden op de behoefte van de plant en de eventuele veranderingen daarvan, die optreden tijdens de ontwikkeling. Op die manier kan een optimaal teeltklimaat in de kas worden ingesteld. Interessante plant parameters waarop de klimaatinstellingen bij *Phalaenopsis* gebaseerd kunnen worden zijn: bladtemperatuur, bladdikte en fotosynthese. In dit onderzoek is gezocht naar een betrekkelijk eenvoudige methode om de fotosynthese van *Phalaenopsis* te schatten met behulp van chlorofyl fluorescentie. Vooral bij *Phalaenopsis* lijkt deze methode veelbelovend omdat andere manieren om de fotosynthese te bepalen stuk lopen op de trage wijze waarmee de plant reageert op veranderingen in de omgeving en het feit dat de fotosynthese en de koolzuuropname gescheiden in de tijd plaats vinden.

Om de teelt binnen een etmaal te optimaliseren moeten de omgevingsfactoren, zoals licht, CO₂ en temperatuur zodanig worden geregeld dat er een goede balans is tussen de energievastlegging door de fotosynthese overdag en de CO₂ opname gedurende de nacht. Beide processen zijn sterk van elkaar afhankelijk. Het bleek dat het dagelijkse ritme van *Phalaenopsis* kan worden verdeeld in 4 fasen, die elk een eigen licht-, temperatuur- en CO₂-behoefte hebben. Met de fluorescentiemetingen kan het begin het eind van verschillende fasen worden afgebakend. De tijdsduur van afzonderlijke fasen is namelijk niet constant en alle fasen zijn onderling van elkaar afhankelijk. Aanpassing aan bijvoorbeeld een andere daglengte duurt 2 – 3 dagen. Uit het onderzoek zijn een aantal fundamentele inzichten gekomen die een goede basis vormen voor verdere toetsing in de praktijk.

Voor elke fase apart zijn de bevindingen uitvoerig beschreven in het verslag; in het kort samengevat:

Fase I, de donker fase.

In fase I zijn de huidmondjes open en vindt er CO₂ opname plaats. De snelheid van opname en de duur ervan wordt echter mede bepaald door de voorafgaande lichtfase waarin de benodigde energie wordt vastgelegd. Is de energie niet toereikend dan stopt de CO₂ opname in het donker eerder. Is er teveel energie dan remt dat de fotosynthese in de volgende lichtperiode. Fase I is niet gevoelig voor CO₂. De temperatuurbehoefte is relatief laag (20-23 °C). Dit heeft te maken met de doorlatendheid van membranen voor het product van de CO₂ vastlegging; het appelzuur. Als de temperatuur te hoog wordt kan het opgeslagen appelzuur weglekken uit de opslagplaats (de vacuole) waardoor de efficiëntie van de CO₂ vastlegging nadelig wordt beïnvloed.

Fase II. De overgangsfase tussen donker en licht. In deze fase beginnen de huidmondjes zich al in het donker te sluiten. De aanvang van de sluiting is afhankelijk van het ingestelde licht-donker ritme. Er zijn 2 verschillende CO₂ bindende enzymen actief in fase II. Er is een positief effect te verwachten van CO₂ dosering gedurende fase II omdat de minder actieve variant van beide enzymen wordt gestimuleerd door hoge CO₂ concentraties. De lichtgevoeligheid van het blad is in het begin van Fase II laag, en neemt vervolgens in 2-3 uur zeer sterk toe. Fase II duurt 1- 3 uur. De temperatuurbehoefte van de plant neemt tijdens fase II waarschijnlijk toe. Dit dient verder uitgezocht te worden.

Fase III. Stabiele fase waarin de huidmondjes zijn gesloten. Er is geen effect van CO₂ te verwachten. Uit de metingen bleek een temperatuurafhankelijke lichtbehoefte te bestaan,

variërend van 200 μmol PAR bij 28 °C tot 100 μmol PAR bij 18 °C.

Fase IV. Opening van de huidmondjes aan het eind van de lichtperiode. Ook hier geldt zoals ook aangetoond is voor fase II dat er 2 CO_2 bindende enzymen actief zijn in fase IV, waardoor er een zekere gevoeligheid voor de CO_2 concentratie in de kas is te verwachten. De temperatuurbehoefte van de plant neemt tijdens fase 4 weer af in de aanloop naar fase I (donker) waarin de huidmondjes volledig geopend zijn.

Afkortingen:

ETR: elektronen transport snelheid in de bladgroen korrels. Deze eenheid wordt als maat genomen voor de energievastlegging

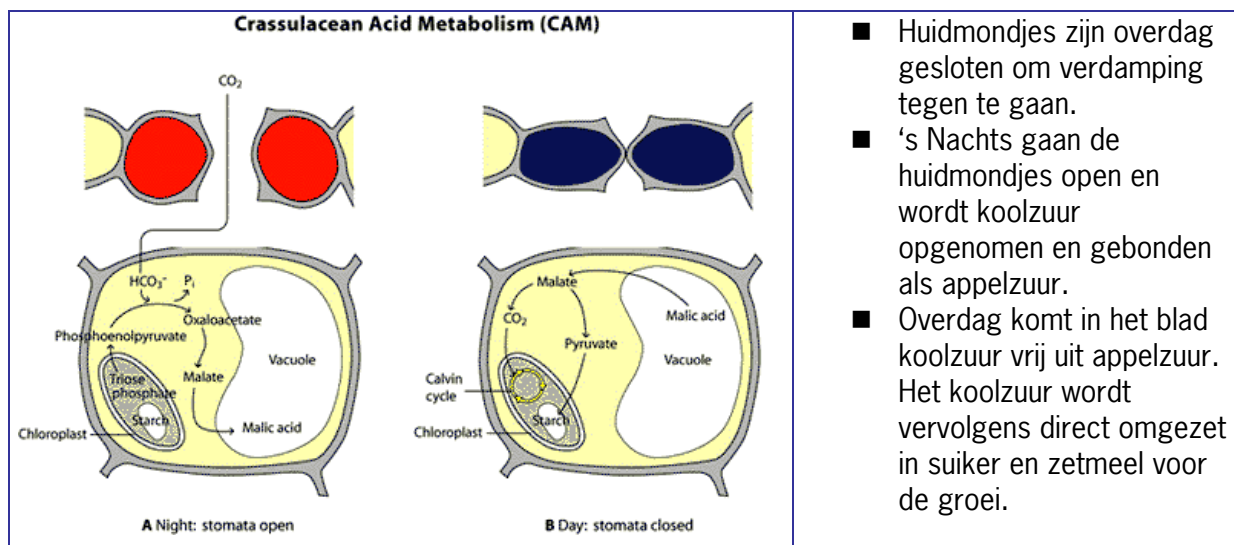
Npq: een fluorescentie parameter die een afspiegeling is van inefficiënte fotosynthese

Rubisco: enzym dat CO_2 bindt dat vrijkomt uit afsplitsing van appelzuur (in het licht).

PEP carboxylase: enzym dat CO_2 bindt in het donker.

2 Inleiding

CAM-planten zoals Phalaenopsis nemen 's nachts koolzuur op en slaan dat op in het blad als appelzuur. Om te sterke verzuring van het celvocht te vermijden wordt dit appelzuur tijdelijk opgeslagen in zogenaamde vacuoles in de cellen van het blad. Om al dat appelzuur op te kunnen slaan hebben CAM-planten erg dikke bladeren. In het licht wordt het appelzuur weer uit de vacuoles opgehaald terwijl de huidmondjes zich sluiten. Als de huidmondjes zijn gesloten wordt appelzuur gesplitst in koolzuur en pyruvaat waarna het koolzuur in het licht op dezelfde manier als bij "normale" C_3 planten in de chloroplasten wordt gebonden aan Rubisco en omgezet in suikers en zetmeel (Kalt et al., 1990).



Koolzuropname ('s nachts) en fotosynthese (overdag) zijn in de tijd gescheiden. Het is dus niet mogelijk om de fotosynthese bij Phalaenopsis direct te meten zoals bij andere kasgewassen.

In samenwerking met prof U. Schreiber (universiteit Wurzburg) is door Plant Dynamics BV de afgelopen 2 jaar een methode ontwikkeld om met fluorescentiemetingen de fotosynthese van

Phalaenopsis in kaart te brengen (Schreiber et al., 1994, 1998; Schapendonk et al., 1991, 2002). In deze studie worden de verschillende fases in het fotosyntheseprocess in kaart gebracht. Door de gemeten fluorescentiesignalen in het licht te vergelijken met de gemeten CO₂ opname in het donker is het mogelijk om de effecten van omgevingsfactoren op de groeicapaciteit van Phalaenopsis te voorspellen. Het principe van de metingen is in appendix 1 beschreven.

Net als bij C3 planten is ook bij Phalaenopsis licht de belangrijkste factor die de productie bepaalt. Uit een eerder onderzoeksproject (PT 11647) is gebleken dat er, tot een bepaalde lichtintensiteit en daglengte, een vaste verhouding is tussen de hoeveelheid lichtenergie die overdag wordt vastgelegd en de hoeveelheid groei (door opname van CO₂) die daarmee 's nachts kan worden gerealiseerd. Uit deze verhouding kan een optimale balans tussen dag en nacht gedestilleerd worden (Schapendonk et al., 1999). Door het ingewikkelde mechanisme van de fotosynthese is de lichtgevoeligheid van Phalaenopsis veel ingewikkelder in kaart te brengen dan van andere planten. Op de eerste plaats is de fotosynthese een factor 6-7 keer zo laag als bij kasgewassen zoals roos en tomaat en daardoor moeilijk te meten, maar bovendien zijn de regelende stappen verdeeld over dag en nacht. Verder dient te worden opgemerkt dat de hoeveelheid licht niet de enige factor is die de assimilatiesnelheid bepaald. Andere factoren, zoals cultivar, temperatuur, beschikbaarheid van water en voedingsstoffen, luchtvochtigheid en de CO₂ concentratie in de lucht, zijn naast licht mede bepalend voor de groei. Uit eerder onderzoek en literatuurgegevens blijkt dat er voor de fotosynthese 4 fases binnen een etmaal kunnen worden onderscheiden (Luttge, 2004); de Mattos en Luttge, 2001). Deze fases zijn bij CAM planten vaker waargenomen en er zijn een aantal karakteristieke kenmerken met de 4 fases verbonden; zie details in figuur 3. In dit onderzoek wordt aangegeven hoe temperatuur, licht en daglengte ingrijpen op elke specifieke fase. Met behulp van de fluorescentiemetingen kan het begin en het einde van een bepaalde fase worden getraceerd. Bovendien geven de fluorescentiemetingen een duidelijk beeld van de snelheid en de intensiteit waarmee de energievastlegging verloopt en wanneer de plant (in het licht) gebruik maakt van intern opgeslagen CO₂ (in de vorm van appelzuur) of van CO₂ die gedurende enkele uren rechtstreeks uit de buitenlucht wordt opgenomen. De indeling in fases vergroot het inzicht in het functioneren van de plant en maakt het mogelijk om doelgericht onderzoek te verrichten naar de effecten van lichtintensiteit, belichtingsduur, temperatuur en CO₂ gehalte, binnen een etmaal.

In een voorgaande studie is het effect van daglengte op de groei van Phalaenopsis bestudeerd. Omdat de groei en de fotosynthese in de tijd gescheiden zijn is het belangrijk dat de donkerperiode lang genoeg is om voldoende appelzuur op te slaan voor de fotosynthese overdag. Dat effect wordt duidelijk boven een daglengte van 18 uur. Beneden 18 uur waren er betrekkelijk kleine verschillen tussen de behandelingen met een daglengte korter dan 18 uur. Een daglengte boven 18 uur verlaagt de productiviteit echter aanzienlijk. Naarmate de daglengte langer werd was er echter wel een toenemende tendens om ook in het licht koolzuur op te nemen. Het nadelig effect werd hierdoor gedeeltelijk gecompenseerd.

Daglengte	12 uur	15 uur	18 uur	21 uur
17000 lux 800 ppm	1808	2319	1553	545
17000 lux 400 ppm	1750	1542	1490	583
8500 lux 800 ppm	1840	1851	1724	666
8500 lux 400 ppm	1814	1581	1675	418

Het zou grote voordelen bieden als dit soort conclusies zonder kostbare en moeizame experimenten konden worden getrokken. De beste benadering die momenteel beschikbaar is, is de fluorescentie methode. Om de resultaten van de fluorescentiemetingen te vertalen naar productie zijn de verschillende fasen van energievastlegging en CO₂ opname, die de plant in een etmaal doorloopt, in kaart gebracht.

3 Experimentele opzet

De metingen zijn uitgevoerd door Plant Dynamics met een speciaal voor de tuinbouw ontwikkelde fluorescentiemeter. Bij de firma Schoone BV in Assendelft werden van 28 januari tot 16 februari 2005 continu fluorescentie metingen verricht aan de jongste volledig volgroeide bladeren van de cultivar Pink Twilight (nummer 33173) in 4 behandelingen: 7500 lux (K17), 3500 lux (K18), 3500 lux (opgevoerde lampen K19), 3500 lux + LS10 scherm K20. De bemestingsbehandeling was 20-20-20.

Bij een gemeten lichtintensiteit van 120 W globaal werd de helft van de lampen in de 7500 lux behandeling uitgeschakeld en bij een lichtniveau van 150 W globaal werden alle lampen uitgeschakeld. Het schermdoek werd bij 300 Wm² globale straling dichtgetrokken.

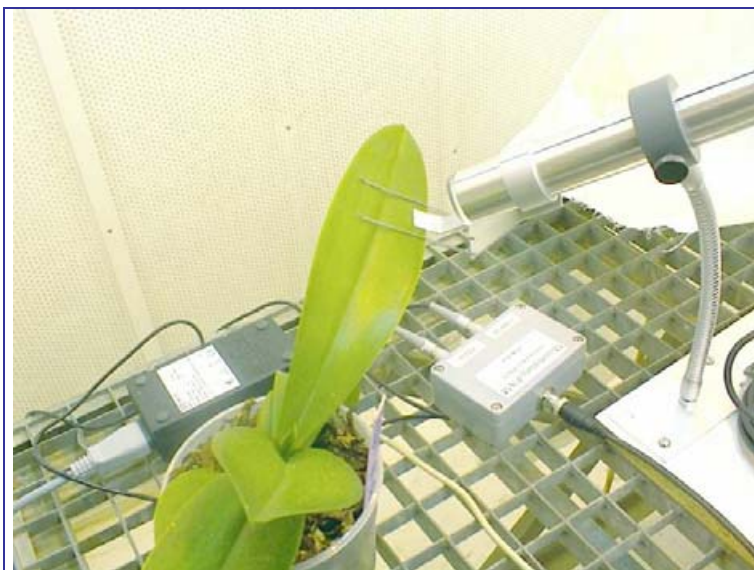
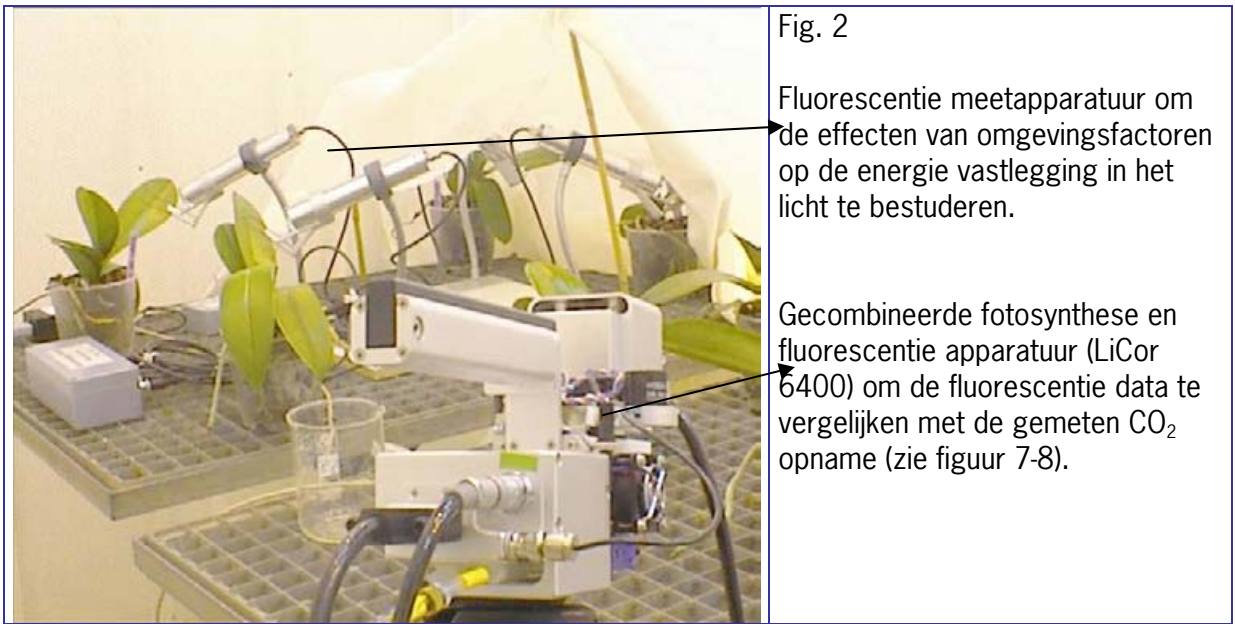


Fig. 1. Fluorescentiemeting aan een blad van Phalaenopsis in een klimaatkamer. De buis bevat de LED lichtbron en de detectie apparatuur voor fluorescentie en lichtmetingen.

Aanvullend op de metingen in de kas zijn in een klimaatkamerexperimenten verricht onder nauwkeurig geconditioneerde omstandigheden om de relatie tussen licht en fotosynthese op verschillende tijdstippen van de dag vast te analyseren. Hiervoor zijn fluorescentie metingen gedaan onder nauwkeurig gecontroleerde omstandigheden. De resultaten van deze meting zijn gecombineerd met een hernieuwde analyse van de fotosynthese- en fluorescentiemetingen binnen project PT 11647, waarbij nu niet alleen naar de CO₂ opname is gekeken maar ook naar de fluorescentiedata en de onderlinge samenhang. Op basis van nieuwe inzichten zijn vervolgens ijkfactoren berekend tussen de fluorescentie gegevens en de gemeten CO₂ opname data.



4 Schema en theorie van de fotosynthese bij Phalaenopsis

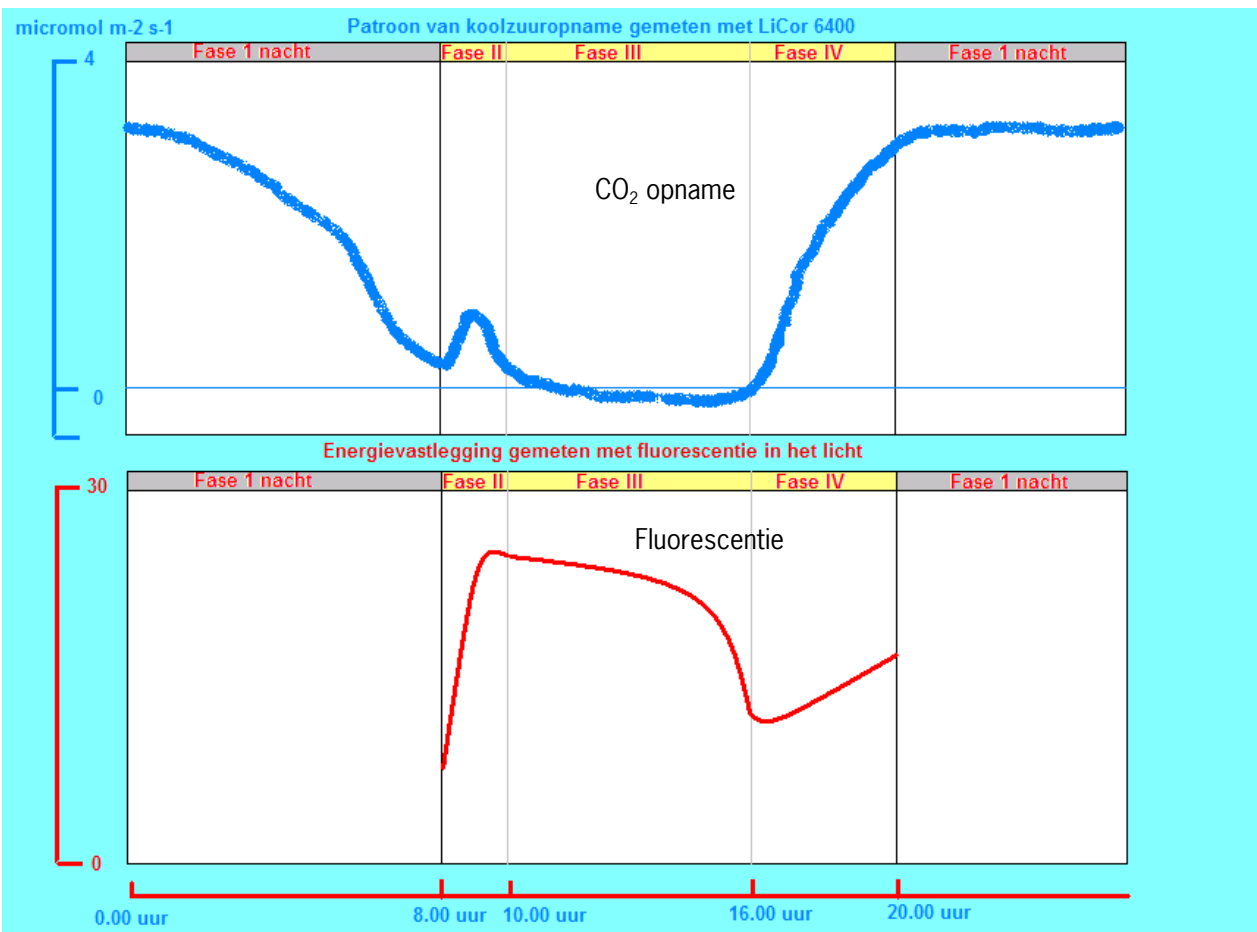


Fig. 3 Schema van het verloop van de koolzuropname gemeten met de LiCor 6400 fotosynthese-fluorescentie apparatuur (zie figuur 2).

Fase 1: in het donker is er een toename van de CO₂-opname aan het begin van de nacht, gevolgd door een stabiele fase in het midden van de donkerperiode (Cushman, 2001). Aan het eind van de donkerperiode kan de CO₂ opname sterk afnemen doordat een hoge concentratie appelzuur een verzuring van het blad veroorzaakt waardoor CO₂-binding minder goed verloopt of omdat er onvoldoende pyruvaat voorradig is vanwege een lage lichtintensiteit tijdens de voorgaande dag of een zeer korte daglengte. De opname is het hoogst in het midden van de donkerperiode wanneer de huidmondjes wijd openstaan (Luttge, 2004; Winter et al., 1997). Het enzym dat bij *Phalaenopsis* in het donker verantwoordelijk is voor de binding van CO₂ heeft een zeer hoge bindingsaffiniteit voor CO₂ waardoor het al bij extreem lage CO₂ concentraties optimale functioneert. Ondanks het feit dat de huidmondjes open staan in de nacht, heeft het daarom waarschijnlijk weinig zin om een hoge CO₂ concentratie te realiseren. Recent is echter gebleken dat een hoog CO₂ gehalte via een andere weg toch een positief effect zou kunnen hebben, namelijk via een hormonaal geregelde positief effect op de groei (Li et al., 2002). Dit aspect valt echter buiten de scope van dit onderzoek.

Tijdens fase II, die in het licht plaats vindt, beginnen de huidmondjes te sluiten en wordt het appelzuur uit de vacuole getransporteerd en vervolgens afgebroken, waarbij CO₂ vrijkomt. In het begin van fase II kan er nog een kleine toename van de koolzuuropname uit de kaslucht zelf te zien zijn, wanneer de huidmondjes nog niet volledig gesloten zijn, maar er al wel CO₂ opname plaatsvindt door binding aan Rubisco. De toename van de CO₂ opname in fase II werd in dit onderzoek niet waargenomen. In het algemeen is deze toename ook zeer gering.

CO₂ wordt vervolgens gekoppeld aan een tweede enzym dat CO₂ kan binden. Dit enzym is het Rubisco, dat exact hetzelfde is als het CO₂ bindend enzym in "normale" C3 planten zoals roos, gerbera, tomaat etc. Als gevolg van de grote hoeveelheid CO₂ die vrijkomt in het afgesloten blad neemt de energievastlegging sterk toe en uiteindelijk gaat fase II over in Fase III. Fase III is een stabiele fase waarin het zeer hoge koolzuurgehalte, dat in fase II is opgebouwd, in het blad wordt gehandhaafd. Omdat de huidmondjes gesloten zijn kan de CO₂ concentratie oplopen tot een waarde die 60 maal de buitenconcentratie bedraagt. Het zal duidelijk zijn dat CO₂ dosering in die fase zinloos is, ten minste met betrekking tot de groei. Fase III is temperatuurgevoelig omdat het transport van appelzuur uit de opslagplaats positief wordt beïnvloed door temperatuur via de doorlatendheid van de membranen. Aan het eind van fase III kan het appelzuur opraken. Dit is zowel afhankelijk van de hoeveelheid die in de vorige nacht is opgeslagen als van de snelheid van opname uit de vacuole. Als het appelzuur oprakt daalt de CO₂ concentratie in het blad waardoor de huidmondjes open gaan en fase IV begint (Luttge, 2004).

Fase IV. Omdat de huidmondjes al opengaan voordat het donker is betekent dat er opname van CO₂ uit de buitenlucht mogelijk wordt waarbij het nog steeds actieve Rubisco net als in fase II een actieve rol speelt. Hierbij wordt CO₂ dus rechtstreeks gebonden aan Rubisco en niet via appelzuur. In deze fase kan extra CO₂ dosering in principe positief moeten werken, zoals ook is gebleken uit eerdere experimenten (Winter et al., 1997).



Fig. 4

Bij de metingen in de kas werd gebruik gemaakt van Growlab apparatuur voor interfacing van data en opslag.

Voor een beknopte beschrijving van de berekeningen, zie de appendix. Van 28 januari tot 16 februari 2005 werden elke 5 minuten waarnemingen gedaan met 3 meetopstellingen, die vervolgens gebruikt werden om de dagelijkse groei te berekenen.



Fig. 5

Metingen van bladtemperatuur, fluorescentie, verandering van bladdikte en PAR.

bladtemperatuur

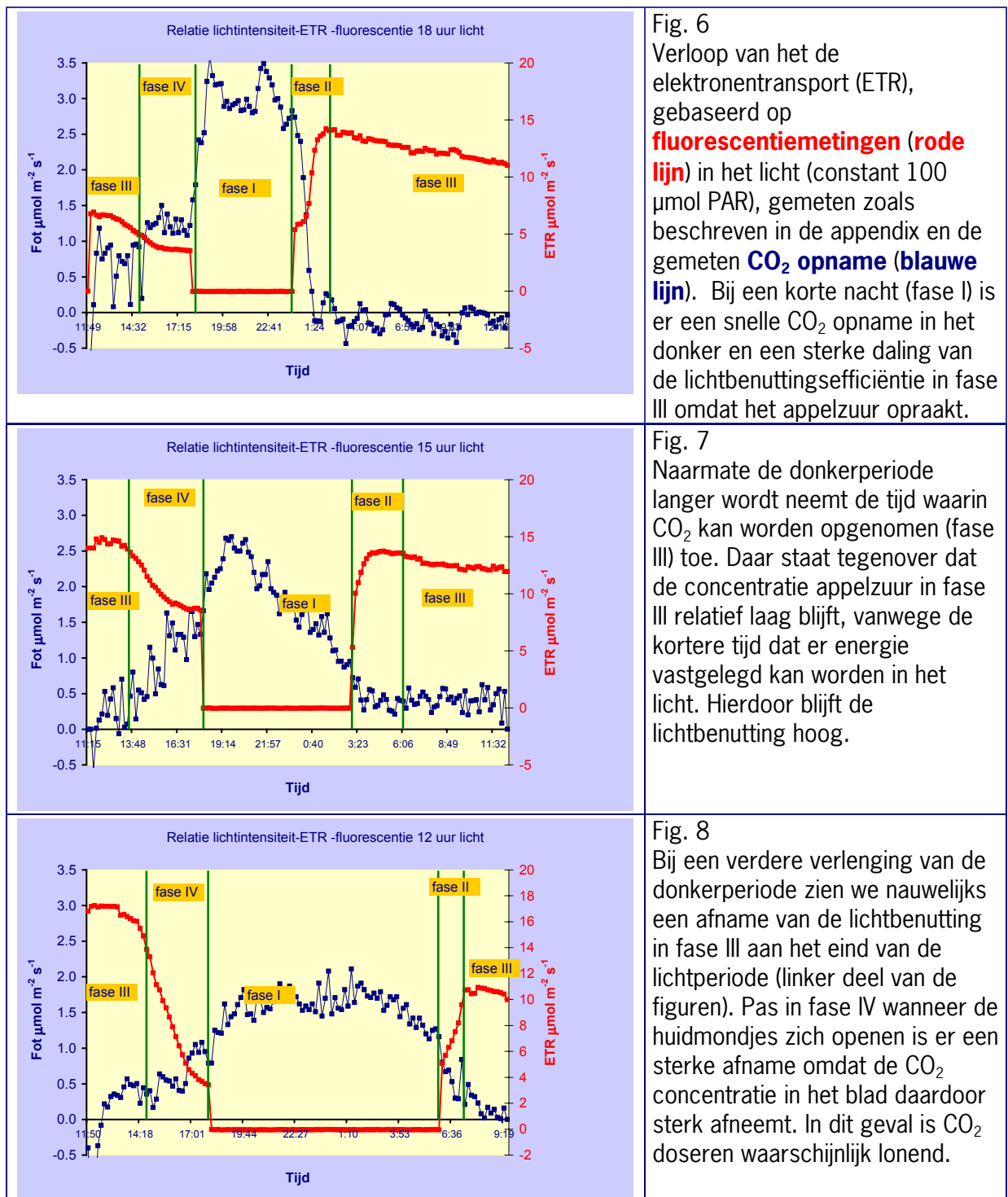
fluorescentie

PAR

bladdikte

5 Meetresultaten

5.1 Fotosynthese en fluorescentie



In de figuren 6-8 zijn metingen van CO₂ opname fluorescentie geanalyseerd bij een constante lichtintensiteit van 100 μmol PAR en met elkaar in verband gebracht. Door de som van het elektronentransport in het licht te delen door de som van de hoeveelheid opgenomen CO₂ in de nacht kan een ijk factor worden bepaald. Uit de fluorescentiemetingen blijkt dat de fotosystemen gedurende de nacht met een hoge efficiëntie zouden kunnen werken. Deze informatie is echter niet erg relevant omdat tijdens fase I geen licht beschikbaar is. Het geeft echter wel aan dat we de donkerperiode zouden kunnen onderbreken, wat vooral voordelen oplevert als de hoeveelheid substraat om appelzuur te binden is opgeraakt bijvoorbeeld na een dag met extreem lage lichtintensiteiten. De koolzuuropname is het hoogst in het midden van de donkerperiode. Later in de donkerperiode neemt de koolzuurfixatie af omdat de vacuole in toenemende mate verzadigd raakt met het opgeslagen appelzuur. Hierdoor blijft er steeds meer vrij appelzuur achter buiten de

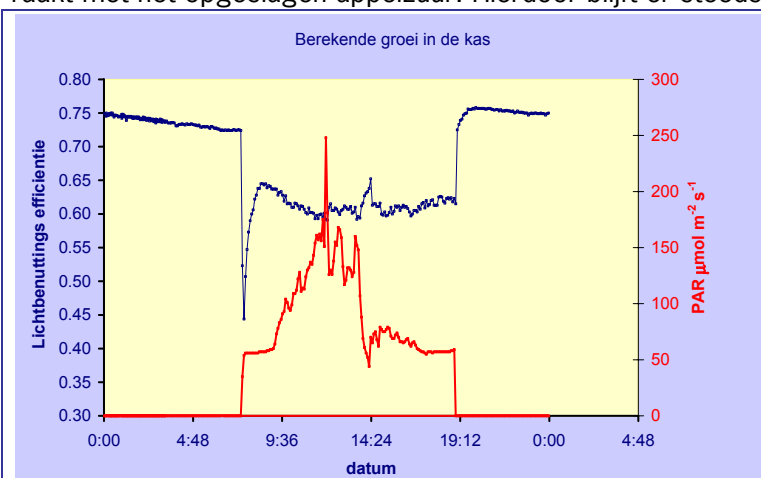


Fig. 9

Voorbeeld van het verloop van de gemeten lichtbenutting efficiëntie (ϕ PSII, (blauwe lijn) zie appendix I). De rode lijn geeft het patroon van de lichtintensiteit. Let op de sterke daling van de lichtbenutting efficiëntie op het moment dat de lampen in de kas aan gaan. En de sterke toename in de periode daarna.

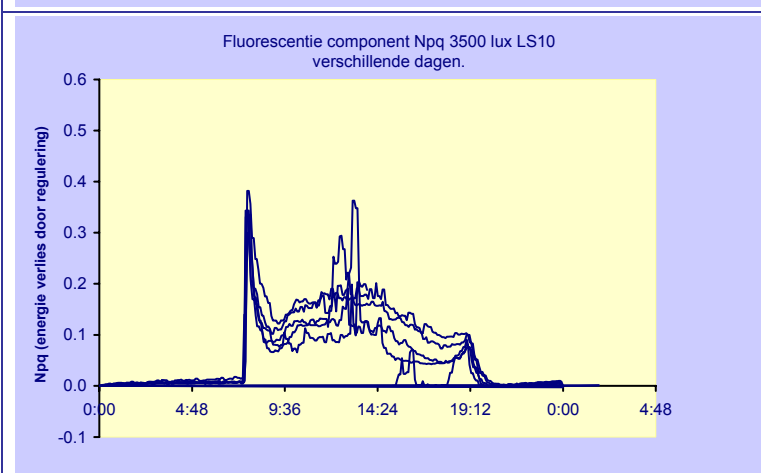


Fig. 10

Verschillende dagen waarin het verloop van de hoeveelheid energie is gemeten die niet werd gebruikt voor de fotosynthese. Npq is een van de vele afgeleide parameters van de fluorescentiemetingen en is representatief voor de fractie van het geabsorbeerde licht dat door regulerende processen wordt afgevoerd en dus niet wordt gebruikt voor de fotosynthese. Dit proces is nodig om "overbelasting" van het fotosysteem te voorkomen (Schapendonk et al., 1999). De waarden die tijdens dit experiment gemeten werden waren erg laag omdat de plant in vrijwel alle gevallen niet echt was belast.

vacuole hetgeen tot verzuring van de celinhoud leidt een afname van de CO₂ opname efficiëntie tijdens fase I (Kalt et al. 1990). De dynamiek tijdens de sluiting van de huidmondjes in fase II wordt

bepaald door 2 processen. Tijdens fase II zijn zowel Rubisco als PEP carboxylase actief (Luttge, 2004), afhankelijk van de openingstoestand van de huidmondjes. Op het moment dat het licht aangaat, is de fotosynthese echter veel minder efficiënt dan we zouden verwachten op basis van de efficiëntie metingen in het donker. In figuur 9 is goed te zien dat er een sterke daling van de lichtbenutting efficiëntie optreedt op het moment dat de lampen 's ochtends in de kas aanschakelen. In de daarop volgende uren neemt de efficiëntie vervolgens weer sterk toe. Dit betekent dat de lichtbehoefte van de planten gedurende de eerste uren van de dag (fase II) aanmerkelijk lager is dan enkele uren daarna (fase III). Er waren geen significante verschillen tussen de 4 behandelingen.

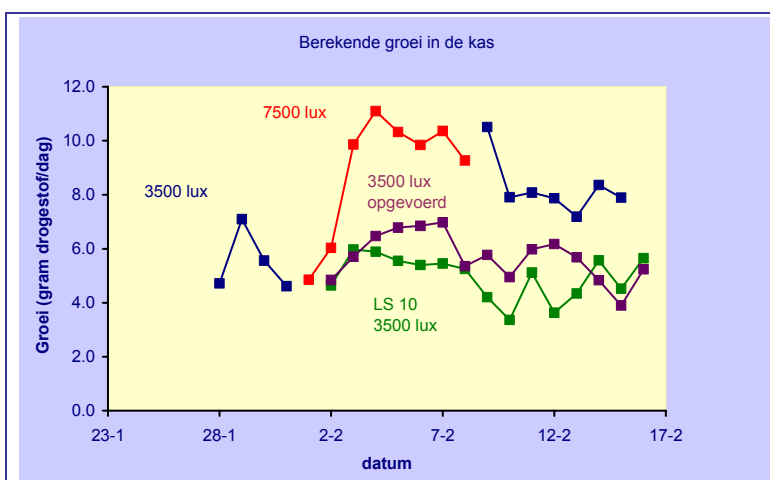


Fig. 11

Op basis van het elektronentransport kan een schatting gemaakt worden voor de verwachte groei op dagbasis (Yin et al., 2003,2004). Voor details van de berekening zie de appendix. Het blijkt dat er vooral een positief effect te verwachten is van de hoog-licht behandeling (7500 lux). Op het eerste gezicht lijkt het tweede deel van de 3500 lux behandeling (blauwe lijn) een hogere groei te vertonen dan de beide andere 3500 lux behandelingen. Dit wordt echter veroorzaakt doordat de natuurlijke lichtinval van het gemeten blad onder die omstandigheden hoger was.

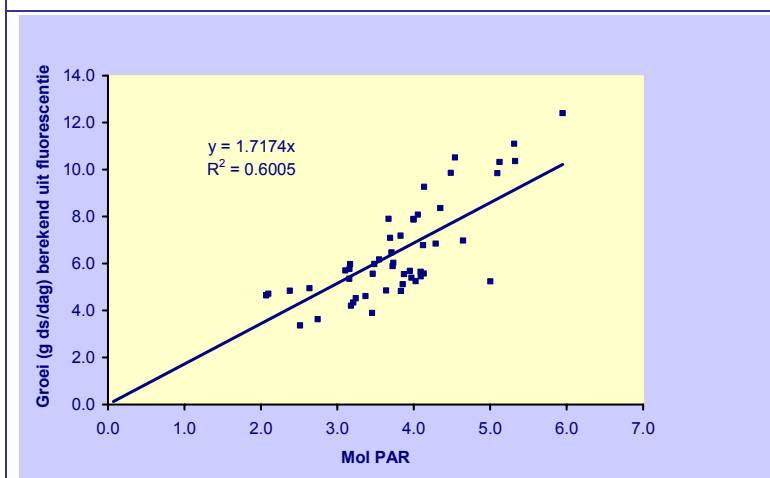


Fig. 13

Wanneer de dagelijkse groei als functie van de geïntegreerde lichtsommen wordt uitgezet blijkt duidelijk dat de lichtsom de belangrijkste factor is die in deze proef het groeieresultaat bepaalde. Met een toename van de dagelijkse lichtsom neemt de groei, berekend op basis van de fluorescentie data vrijwel lineair toe. Hier dient wel bij aangetekend te worden dat de straling in de meetperiode relatief laag was.

5.2 Groei analyse

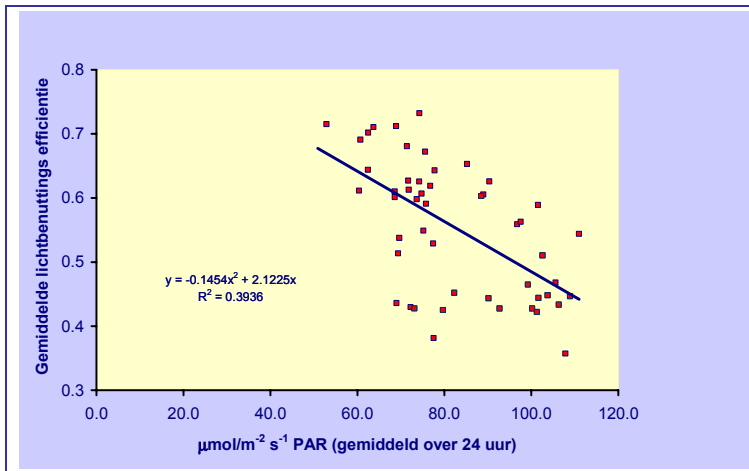


Fig. 14

Hoewel de berekende groei dus duidelijk toenam met de dagelijkse stralingssom was er toch al wel een afname van de lichtbenutting met een toename van PAR. De benutting bleef echter relatief hoog bij toenemende lichtintensiteit wat voornamelijk veroorzaakt werd door het relatief lage niveau van het daglicht.

5.3 Lichtenergie verdeling

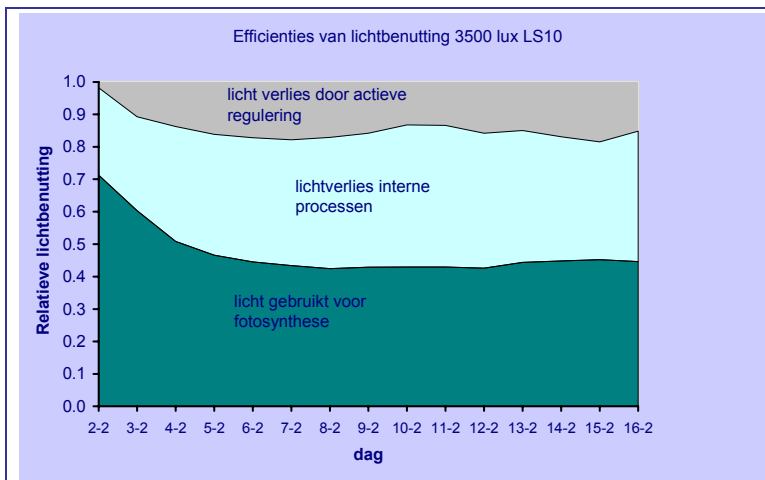


Fig. 15

Op basis van de fluorescentiemetingen in de kas is een rekenmodel ontwikkeld (Yin et al., 2004) waarmee de relatieve verdeling van de lichtenergie over de fotosynthese en de verliezen van de geabsorbeerde energie via warmte (en fluorescentie). Door de relatief lage lichtintensiteit is het patroon erg stabiel.

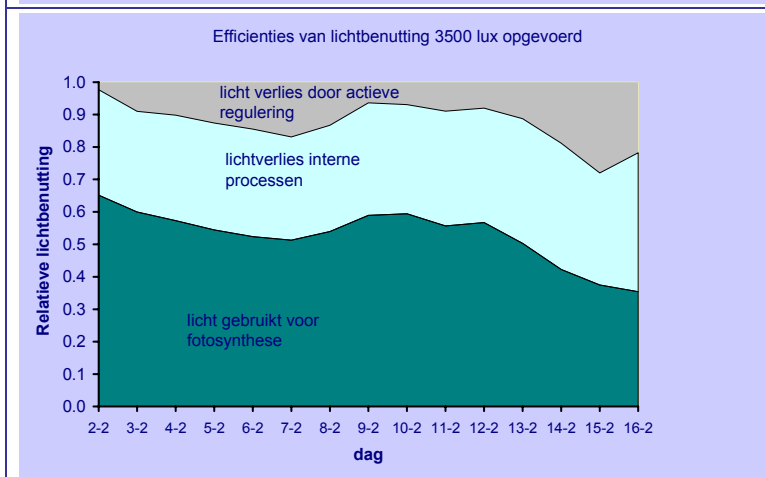


Fig. 16

Het percentage licht dat voor de fotosynthese werd benut in de 3500 lux behandeling, met de opgevoerde SON-T lampen, lijkt wat hoger te zijn dan in de 3500 lux behandeling met het LS10 scherm. Dit lijkt vooral veroorzaakt te worden door energieverliezen in interne processen.

5.4 Effecten van temperatuur

	<p>Fig. 17</p> <p>Vergelijken we de straling (rode lijnen) en de gemeten bladtemperatuur (blauwe lijnen) in de 3500 lux behandelingen (met en zonder LS10) dan valt het op dat de lichtintensiteit met LS 10 (Fig. 17) lager is dan zonder LS10 (Fig. 18). Dat verklaart voor een groot deel de lagere berekende groei in de LS 10 behandeling (Fig. 11).</p>
	<p>Fig. 18.</p> <p>De spreiding van de bladtemperatuur is in deze tijd van het jaar erg gelijkmatig vanwege de lage natuurlijke achtergrondstraling. Toch is goed te zien dat stralingspieken boven 300 $\mu\text{mol PAR}$ een zeer groot effect hebben op de bladtemperatuur. Een toename met 4-5 °C is in een dergelijke situatie geen uitzondering</p>
	<p>Fig. 19</p> <p>De dagtemperatuur (rode lijn) is in de 7500 lux behandeling 1 tot 1,5 graden hoger dan de nachttemperatuur. Voor een optimale fotosynthese zou een wat lagere nachttemperatuur waarschijnlijk beter zijn. Dit heeft echter weer negatieve consequenties voor de plantarchitectuur en bloei.</p>

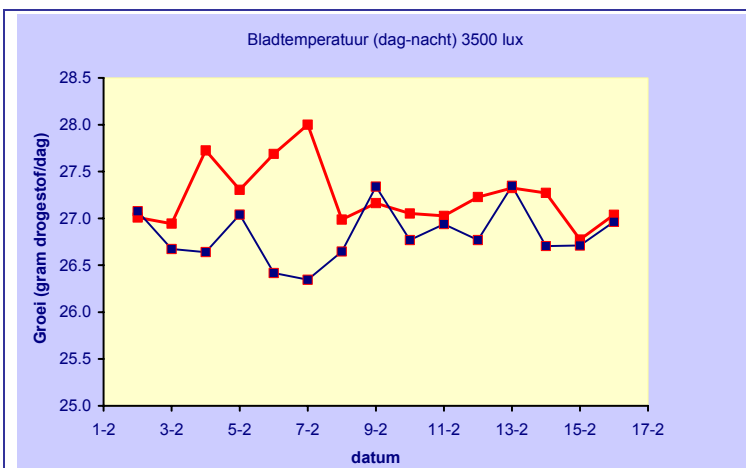


Fig. 20
De bladtemperatuur is vooral belangrijk in verband met export van appelzuur uit de vacuole in de lichtperiode. De permeabiliteit van de membraan is hoger bij een hoge temperatuur waardoor het appelzuur makkelijker uit de vacuole kan worden getransporteerd in het licht (rode lijn). In het donker (blauwe lijn) is het juist gunstig als het appelzuur niet uit de vacuole kan weglekken waardoor juist dan een lagere nachttemperatuur de voorkeur heeft.

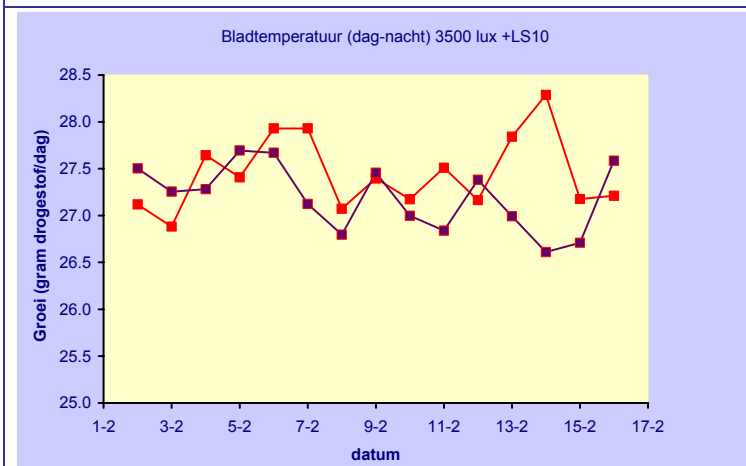


Fig. 21
Met LS 10 is de nachttemperatuur (blauwe lijn) van het blad gemiddeld ongeveer gelijk aan de dagtemperatuur (rode lijn). Dit is ongunstig voor de fotosynthese en de plantontwikkeling. In het algemeen neemt de bladtemperatuur bij het inschakelen van de assimilatiebelichting met 0,8 – 1,1 graad toe.

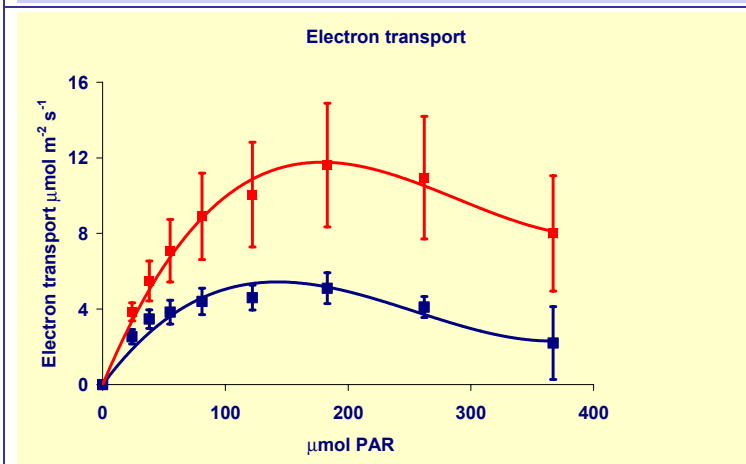


Fig. 22
Effect temperatuur op de energievastlegging gemeten met fluorescentie; (elektronentransportsnelheid). Volgens deze metingen is de lichtverzadiging sterk afhankelijk van de temperatuur. Bij 18 graden (blauwe lijn) is het verzadigingsniveau 100 μmol PAR maar bij 27 graden (rode lijn) stijgt het niveau tot 200 μmol PAR. Op deze manier kan het effect van omgevingsfactoren in het licht worden bestudeerd terwijl de eigenlijke koolzuurassimilatie pas later zichtbaar wordt.

5.5 Bladdikte en appelzuur-synthese

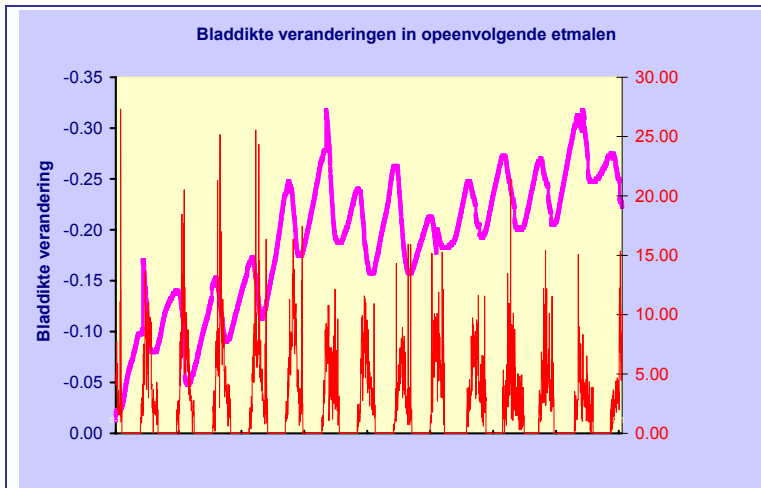


Fig. 23

Opname van koolzuur in het donker gaat gepaard met opslag van appelzuur in de vacuoles waardoor er meer water wordt vastgehouden en het blad dus dikker wordt. In de figuur geeft de rose lijn de veranderingen van de bladdikte weer. De rode lijnen zijn een afspiegeling van de straling (PAR).

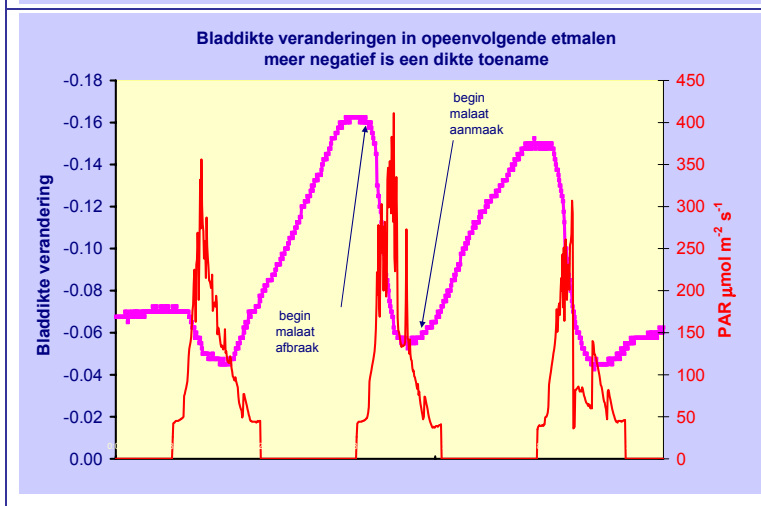


Fig. 24

De vorming van appelzuur neemt af op het moment dat het licht aan gaat aan het begin van fase 2. Op dat moment houden de aanmaak van appelzuur en de afbraak ervan elkaar enige tijd in evenwicht waarna de afbraak de overhand krijgt in de aanloop naar fase III. Door fluorescentiepatronen en de bladdikte tegelijkertijd te registreren kan de energie aanmaak in het licht worden vergeleken met de appelzuur aanmaak in het donker.

6 Conclusies:



Fig. 25

Uit deze pilot studie met fluorescentie monitoring is gebleken dat de verkregen data waardevolle informatie verstrekken over de effecten van licht, CO₂ en temperatuur op de energievastlegging en de fotosynthese in het algemeen. In dit verslag is de achtergrond van de resultaten toegelicht en wordt een theoretische basis geboden voor voortzetting van het werk op praktijkschaal.

- De fotosynthese is bij Phalaenopsis erg laag en varieert sterk. Het routinematig meten van de fotosynthese, om de teelt te optimaliseren, is wel mogelijk, maar kost veel tijd. Als alternatief is plant monitoring via fluorescentiemetingen een goede optie. Het blijkt dat er een kwantitatieve correlatie bestaat tussen chlorofyl fluorescentie, fotosynthese en groei. Daardoor kunnen er eenvoudigere methodes ontwikkeld worden om effecten van omgevingsfactoren op de productie van Phalaenopsis te voorspellen.
- De fotosynthese bij Phalaenopsis kan over een etmaal in 4 fases worden onderverdeeld die elk een eigen licht, CO₂ en temperatuurbehoefte hebben.
- De optimale lichtintensiteit varieert sterk. In fase III kan die intensiteit oplopen tot 200 $\mu\text{mol PAR}$
- De aangetoonde verbanden bieden perspectief om een meetprotocol te ontwikkelen waarmee de effecten van temperatuur en licht op de productie van Phalaenopsis kunnen worden voorspeld en waarmee teeltomstandigheden binnen een etmaal kunnen worden geoptimaliseerd. De grote variatie in de lichtgevoeligheid over de dag, biedt goede mogelijkheden om lichtcondities en andere omgevingsfactoren zodanig te manipuleren dat een optimale productie gerealiseerd kan worden.

7 Belangrijke vragen voor vervolgonderzoek

- Levert de methode die hier is onderzocht in de praktijk de gewenste informatie om de teelt van Phalaenopsis te optimaliseren? We onderzoeken met de fluorescentie immers alleen de effecten op drogestof toename en niet de effecten op ontwikkeling.
- Wat is de invloed van temperatuur op het dagverloop van CO₂ opname en energievastlegging? In welke mate verschilt het temperatuuroptimum voor de fotosynthese van de temperatuur optima voor bloei-inductie en plantarchitectuur.

- Geeft een gedifferentieerde lichtregeling (laag in fase II en IV en hoog in fase III) hogere groei?
- Levert een hoge CO₂ concentratie in fase IV een hogere groei?

8 Referenties

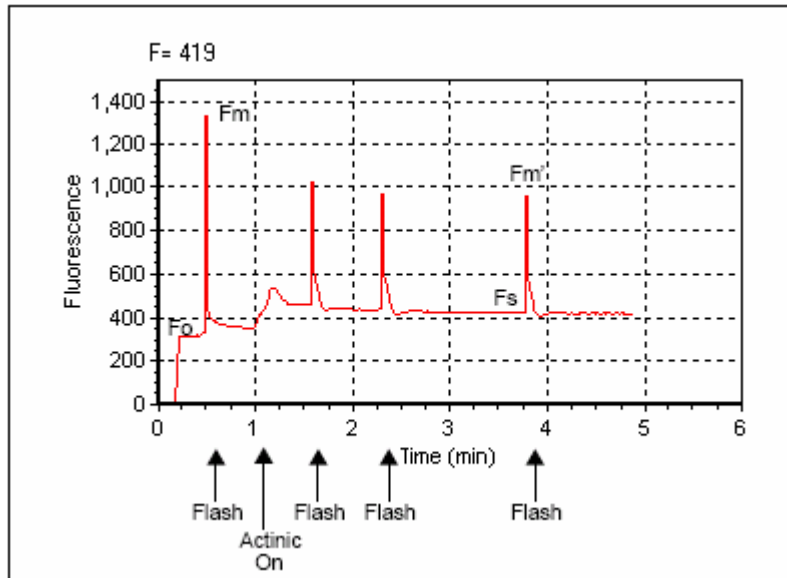
- Behzadipour M, Ratajczak R, Faist K, Pawlitschek P, Tremolieres A, Kluge M. 1998. Phenotypic adaptation of tonoplast fluidity to growth temperature in the CAM plant *Kalanchoe daigremontiana* is accompanied by changes in the membrane phospholipid and protein composition. *Journal of Membrane Biology* 166: 61 - 70.
- Cushman JC. 2001. Crassulacean acid metabolism. A plastic photosynthetic adaptation to arid environments. *Plant Physiology* 127:1439 - 1448.
- de Mattos EA, Luttge U. 2001. Chlorophyll fluorescence and organic acid oscillations during transition from CAM to C3-photosynthesis in *Clusia minor* L. (Clusiaceae). *Annals of Botany* 88: 457-463.
- Genty, B., J.M. Briantais, and N. R. Baker. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*. 990: 87-92.
- Kalt W, Osmond CB, Siedow JN. 1990. Malate metabolism in the dark after ¹³CO₂ fixation in the crassulacean plant *Kalanchoe tubiflora*. *Plant Physiology* 94: 826-832.
- Kluge M, Kliemchen A, Galla H-J. 1991 Temperature effects on crassulacean acid metabolism: EPR spectroscopic studies on the thermotropic phase behaviour of the tonoplast membranes of *Kalanchoe daigremontiana*. *Botanica Acta* 104: 355 - 360.
- Krause, G. H. and E. Weis. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42: 313-49.
- Li CR, Gau LJ, Xia K, Zhou X, Hew CS. 2002. Response of carboxylating enzymes, sucrose metabolizing enzymes and plant hormones in a tropical epiphytic CAM orchid to CO₂ enrichment. *Plant, Cell and Environment* 25: 369 - 377.
- Luttge, U. 2004. Ecophysiology of Crassulacean Acid Metabolism (CAM). *Annals of Botany* 93: 629-652.
- Schapendonk, A.H.C.M., Jalink, H., Schoor van der, R. & J. Snel. 2002. Early detection of *Phytophthora* by chlorophyll fluorescence. in *Plant Spectrofluorometry: Applications and basic research*. (O. van Kooten and J. Snel Eds) p 69-73.
- Schapendonk, A.H.C.M., M. Van Oijen, Riki van den Boogaard, and Jeremy Harbinson, 1999. Nitrogen shortage in a tomato crop; scaling up from effects on electron-transport rate to plant productivity. *Z. Naturforsch.* 54C 9-10: 840-848.
- Schapendonk, A.H.C.M., van der Putten, P.E.L., Tonk, W.J.M., Dolstra, O. and S.R. Haalstra, 1991. Chlorophyll fluorescence: a non-destructive method for detecting damage in the photosynthetic apparatus in plants, 1992. *Acta Horticulturae* 304: 61-76.
- Schreiber, U., W. Bilger, and C. Neubauer. 1994. Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. p. 49-70. In: E. d. Schulze and M. M. Caldwell (ed.), *Ecophysiology of Photosynthesis*. Vol. 100. Springer, Berlin.
- Schreiber, U., W. Bilger, H. Hormann, and C. Neubauer. 1998. Chlorophyll fluorescence as a diagnostic tool: basics and some aspects of practical relevance. p. 320-336. In: A.

S. Raghavendra (ed.), Photosynthesis- A comprehensive treatise. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Winter K, Richter A, Engelbrecht B, Posada Y, Virgo A, Popp M.1997. Effect of elevated CO₂ on growth and crassulacean acid metabolism activity of Kalanchoe pinnata under tropical conditions. *Planta* 201: 389 -396.
- Yin, X, M. van Oijen & Ad H.C.M. Schapendonk. 2004. Extension of a biochemical model for the generalised stoichiometry of electron transport limited C3 photosynthesis. *Plant Cell & Environment* 27: 1211-1222.

Appendix

De fluorescentie methode is gebaseerd op berekeningen van de lichtbenutting efficiëntie. Deze wordt berekend uit verhoudingsgetallen tussen de minimale fluorescentie (F_o) en de maximale fluorescentie (F_m) van het chlorofyl in de reactie centra van de fotosynthese.



In het donker is de efficiëntie maximaal omdat alle reactiecentra in het donker "leeg" zijn. De efficiëntie waarmee de reactiecentra door licht "gevuld" kunnen worden is dan maximaal en de fluorescentie minimaal. Door een intense lichtflits af te vuren op het blad worden alle reactiecentra "gevuld" en is de efficiëntie van het licht minimaal geworden. Onder die omstandigheden is de fluorescentie juist maximaal. De maximale efficiëntie van de fotosynthese wordt bepaald door de verhouding tussen de minimale en maximale waarden gegeven in de vergelijking:

$$P_{dark} = \frac{F_m - F_o}{F_m} = \frac{F_v}{F_m}$$

In het licht neemt de efficiëntie van de fotosynthese af met toenemende lichtintensiteit. Door op soortgelijke manier als voor een donker situatie de verhouding tussen de minimale fluorescentie en de maximale fluorescentie te bepalen kan de efficiëntie van de fotosynthese bij elke lichtintensiteit berekend worden:

$$P_{light} = \frac{F_m' - F_s}{F_m'} = \frac{\Delta F}{F_m'} = \Phi_{PSII}$$

Vervolgens kan de berekende efficiëntie vertaald worden naar het aantal elektronen dat in de bladgroenkorrels door het licht wordt geactiveerd en als een soort acculader gaat functioneren om de energie op te slaan voor de aanmaak van suikers uit CO_2 .

De vergelijking voor de berekening van het elektrontransport is :

$$ETR = \left(\frac{F_m' - F_t'}{F_m'} \right) fI\alpha_{leaf}$$

I = de lichtintensiteit, f = gewas specifieke ijk factor, α = de absorptie coëfficiënt van het blad (0,90) bij Phalaenopsis).

De specifieke ijk factor is soms ook afhankelijk van bepaalde omgevingsfactoren. Bij Phalaenopsis lijkt de factor bij daglengtes groter dan 15- 18 uur kleiner te worden.

In deze studie zijn nog een aantal nieuwe afgeleide functies en methodes gebruikt. Hiervan bevinden de meeste zich nog in een onderzoeksfase en de bruikbaarheid zal in praktijkstudies verder onderzocht moeten worden. Ik ga daarom niet in op de details en beperk me tot de verstrekte analyses zoals hierboven weergegeven.

Een wel goed onderzochte parameter die ook in het verslag wordt vermeld, is de zelfregulerende factor NPQ, waarmee de plant een overschot aan lichtenergie kan kwijtraken. NPQ is berekend volgens de vergelijking:

$$NPQ = \frac{F_m - F_m'}{F_m'}$$