



Invloed van licht en CO₂ bij Phalaenopsis

M.G. Warmenhoven
N. Marissen
J.A.M. Kromwijk

Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.
Sector Glas
juni 2003

PPO GT133017

© 2003 Wageningen, Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.

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

Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V. is niet aansprakelijk voor eventuele schadelijke gevolgen die kunnen ontstaan bij gebruik van gegevens uit deze uitgave.



Projectnummer: 41380119

Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.

Sector Glas

Adres : Linnaeuslaan 2a,
: 1431 JV Aalsmeer
Tel. : 0297 - 352525
Fax : 0297 - 352270
E-mail : info.ppo@wur.nl
Internet : www.ppo.dlo.nl

Inhoudsopgave

pagina

1	INLEIDING.....	4
2	METHODE	5
3	C ₃ -FOTOSYNTHESE, C ₄ -FOTOSYNTHESE EN CAM FOTOSYNTHESE EEN INLEIDING	6
3.1	C ₃ - fotosynthese	6
3.2	C ₄ - fotosynthese	6
3.3	CAM - fotosynthese	7
4	CO ₂ EN CAM-FOTOSYNTHESE BIJ PHALAEENOPSIS.....	12
4.1	CAM-fotosynthese bij orchideeën	12
4.2	Effecten van CO ₂ doseren op de groei en ontwikkeling van <i>Phalaenopsis</i>	12
4.3	Effect van licht op groei en ontwikkeling van Phalaenopsis	13
4.3.1	Daglengthe.....	13
4.3.2	Lichtintensiteit.....	13
4.4	Parameters die ook invloed hebben op de opname van CO ₂	14
4.4.1	Temperatuur	14
4.4.2	Substraat	14
4.4.3	Waterstress.....	14
5	TOEPASSING VOOR PHALAEENOPSIS.....	15
6	LITERATUUR	16

1 Inleiding

In de Phalaenopsissteelt in Nederland wordt steeds meer assimilatiebelichting toegepast in de winter. Om de assimilatiebelichting zo effectief mogelijk in te zetten zouden telers langer gedurende de dag willen belichten. Omdat Phalaenopsis een CAM-plant is en 's nachts CO₂ opneemt is de vraag of bij kortere nachten geen nadelige effecten gaan optreden, doordat de plant 's nachts mogelijk onvoldoende CO₂ op kan nemen die voor de verwerking overdag nodig is.

In de praktijk vindt bloei-inductie plaats door koeling: 6 weken bij 20/18 °C (dag/nacht). Tijdens de vegetatieve fase wordt een temperatuur een van 26-27 °C gehandhaafd om voortakken te voorkomen. Tijdens de bloei-inductie wordt er steeds meer assimilatiebelichting gebruikt om eerder en meer bloemtakken te krijgen. Na de bloei-inductie gaat de temperatuur iets omhoog (snellere groei) of handhaaft men de 20/18°C dag/nacht (betere kwaliteit).

Het doseren van CO₂ is in de praktijk erg verschillend, en wordt wel of helemaal niet toegepast. Als er CO₂ wordt gedoseerd dan ligt de concentratie tussen de 500 – 1000 ppm in middag en nacht. Soms wordt er geen CO₂ gedoseerd omdat er ook al veel CO₂ uit het medium (boomschors) komt. In periodes dat er niet gelucht kan worden (vorst) kan de CO₂-concentratie in de kas oplopen tot 1000 ppm. Ook worden er in de praktijk verschillende daglengtes toegepast. In de zomer, en wanneer assimilatiebelichting ontbreekt, maakt men gebruik van de natuurlijk daglengte. Bij assimilatiebelichting in de winter worden daglengtes aangehouden van 12, 14 of 16 uur.

Doel:

Het doel van deze literatuurstudie is, om aan de hand van verschenen publicaties inzicht te krijgen in:

- Invloed van CO₂-concentratie op de groei en ontwikkeling bij Phalaenopsis.
- Invloed van licht (daglengte, intensiteit) op de groei en ontwikkeling van Phalaenopsis.

2 Methode

Voor de literatuurstudie zijn de volgende bestanden geraadpleegd:

- Agralin (Agrarisch Literatuur Informatiesysteem Nederland)
- C.A.B. (Commonwealth Agricultural Bureaux)
- Voor het zoeken zijn de trefwoorden Phalaenopsis en de combinaties CO₂ * Phalaenopsis en licht * Phalaenopsis gebruikt.

Verklarende woordenlijst

C ₃ , C ₄ , C ₅ suiker/zuren	- moleculen met koolstofketens van respectievelijk 3, 4 of 5 koolstof atomen
Malaat (appelzuur)	- organisch zuur dat bestaat uit een keten van vier koolstof atomen
Aspartaat	- zie malaat
Rubisco	- het eiwit dat CO ₂ bindt voor de C ₃ -fotosynthese
PEP-carboxylase	- het eiwit dat CO ₂ bindt voor de C ₄ -fotosynthese en CAM-fotosynthese
Decarboxylatie	- afsplitsen van CO ₂ van malaat
Fotorespiratie	- opname van zuurstof in plaats van CO ₂ , dit leidt niet tot aanmaak van suikers, dus geeft energie verlies
Zuurflux	- toename en afname van malaat concentratie in de vacuole van de cel
Katalysator	- een eiwit (enzym) dat de chemische reactie activeert zonder zelf van chemische samenstelling te veranderen
PPF	- Photosynthetic Photon Flux (400 – 700 nm) in $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ is een maat voor de lichtintensiteit, de hoeveelheid fotonen (lichtdeeltjes) die per seconde op een vierkante meter valt

3 C₃-fotosynthese, C₄-fotosynthese en CAM fotosynthese: een inleiding

Het omzetten van energie uit zonlicht naar chemische energie is voornamelijk voorbehouden aan groene planten. Door de opname van koolzuurgas en water worden m.b.v. van de zonne-energie suiker en zuurstof gevormd. De nettoreactie van de fotosynthese is als volgt:

koolzuurgas + water + energie \Rightarrow suiker + zuurstof

De absorptie van zonne-energie vindt plaats in de pigmenten. Bij hogere planten gaat het hier om chlorofyllen en carotenoiden. Door de absorptie van licht komt een keten van elektrontransport op gang. Tijdens het elektrontransport worden energierijke verbindingen gevormd als ATP en NADPH. Deze energierijke verbindingen zijn nodig om van CO₂ suikers te maken.

Het fotosynthese proces kan worden onderverdeeld in twee type reacties:

- 1) Processen die lichtafhankelijk zijn (lichtreacties) zoals het splitsen van water en de vorming van energierijke verbindingen ATP en NADPH.
- 2) Processen die niet lichtafhankelijk zijn (donkerreacties) zoals de reductie van CO₂ en de vorming van suikers. Hiervoor worden de energierijke verbindingen ATP en NADPH gebruikt.

Koolzuurgas (CO₂) wordt via de huidmondjes ingevangen. De manier waarop CO₂ wordt opgenomen en verder verwerkt tot suikers kan via drie verschillende paden verlopen; C₃, C₄, en CAM - fotosynthese. De belangrijkste factoren die bepalen welke van de paden gebruikt wordt is de beschikbaarheid van water en CO₂.

3.1 C₃ - fotosynthese

De C₃-fotosynthese is de meest voorkomende vorm. In C₃-fotosynthese wordt CO₂ in de mesofylcellen (deze bevinden zich direct achter de huidmondjes) door het enzym Rubisco gebonden aan een C₅- suiker (Ribulose 1,5 - bisphosphate) tot een instabiele C₆ verbinding die direct uiteen valt in twee C₃ stukjes (PGA – 3-Phosphoglycerate) waaruit een C₃- suiker (triose) wordt gevormd. Rubisco bindt ook vaak – per ongeluk – zuurstof (= **fotorespiratie**). Door de veel hogere zuurstof concentratie (20%) dan koolzuurgas (0,035%) in de lucht komt dit nogal eens voor. Het binden van zuurstof resulteert niet tot de inbouw van koolstof en geeft dus energieverlies. C₃- fotosynthese, opname en verwerking van CO₂, vindt overdag plaats, dus de huidmondjes moeten overdag open staan.

Met name in een klimaat met veel licht, waar de verhouding CO₂/O₂ nog lager is (bijvoorbeeld in een gesloten kas met veel fotosynthetiserend gewas), zal fotorespiratie toenemen. Verder zijn in een klimaat met veel licht de belangen van de fotosynthese (huidmondjes open voor een goede uitwisseling van CO₂ met de omgeving) tegenstrijdig met die van de waterbalans (huidmondjes dicht om uitdroging te voorkomen). Om deze problemen op te vangen hebben planten een tweetal mechanismen ontwikkeld: C₄-fotosynthese en CAM-fotosynthese.

3.2 C₄ - fotosynthese

Doel: fotorespiratie vermijden.

In C₄- fotosynthese wordt CO₂ in de mesofylcellen door het enzym PEP-carboxylase gebonden aan een drager molecuul (fosfo-enolpyruvaat - PEP) waarna malaat of asparaat (C₄-zuren) ontstaat. Het C₄-molecuul malaat /asparaat wordt getransporteerd naar de vaatbundelschede (een krans met cellen rond de vaatbundels waarin Rubisco zit). In de vaatbundelschede wordt de CO₂ weer afgesplitst en nu gefixeerd met behulp van Rubisco als bij C₃- fotosynthese. Daar PEP-carboxylase CO₂ specifiek is wordt er geen zuurstof ingebouwd. De plaats van fixatie van CO₂ is dus ruimtelijk gescheiden van de plaats van verwerking. Op de plaats van verwerking wordt zo de CO₂ –concentratie hoog, en de O₂-concentratie laag gehouden.

3.3 CAM - fotosynthese

Doel: waterverlies voorkomen.

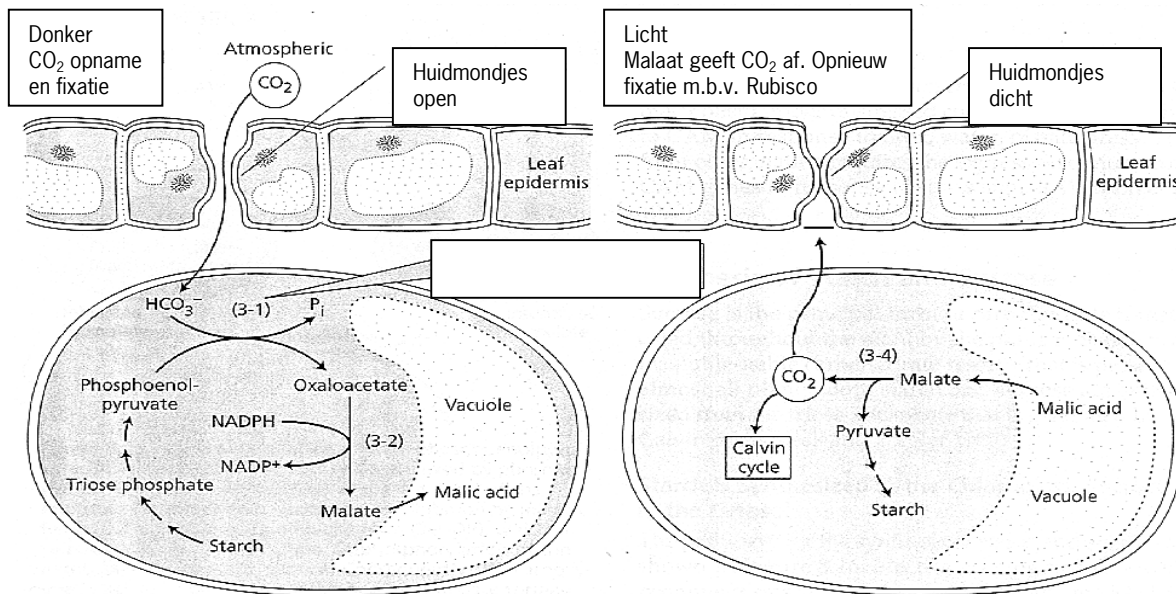
Wanneer planten onder nog extremere condities groeien is het efficiënter invangen van CO₂ via het C₄-pad niet meer voldoende. Om waterverlies zoveel mogelijk te beperken zullen de huidmondjes overdag gesloten moeten zijn. Deze planten gebruiken CAM - fotosynthese (figuur 1) die veel overeenkomst vertoont met C₄-fotosynthese. 's Nachts staan de huidmondjes open om CO₂ vast te leggen, m.b.v. PEP-carboxylase wordt malaat gemaakt (**carboxylatie**) dat gedurende de nacht wordt opgeslagen in de vacuole van de cel.

Hierdoor daalt de

pH van de vacuole sterk gedurende de nacht. Overdag wordt het malaat weer uit de vacuole getransporteerd en wordt CO₂ weer afgesplitst (**decarboxylatie**) waarna het C₃-pad verder wordt gevolgd. Hier zijn de fixatie en de verwerking van koolzuurgas in de tijd gescheiden. De opslag van malaat in de vacuole is nodig omdat de energie die nodig is om CO₂ opnieuw te reduceren en fixeren (m.b.v. Rubisco) alleen overdag kan worden gevormd onder invloed van licht. Ook is aangetoond dat de snelheid waarmee CO₂ vrij komt van malaat licht afhankelijk is.

In tabel 1 worden de algemene karakteristieken van C₃, C₄ en CAM -fotosynthese naast elkaar gezet. Uit de tabel wordt duidelijk dat met C₄ en CAM -fotosynthese de plant meer energie nodig heeft om 1 mol CO₂ te binden dan met C₃-fotosynthese. CAM- en C₃-fotosynthese stelt ze echter wel in staat om te groeien onder omstandigheden die voor C₃-planten niet mogelijk zijn.

Bij een aantal plantensoorten is het zo dat ze alleen via het CAM-metabolisme CO₂ kunnen opnemen, maar bij andere soorten worden ook varianten waargenomen, men spreekt dan wel van incomplete en facultatieve CAM: De planten kunnen dan afwisselen tussen C₃- en CAM-fotosynthese.



Figuur 1 - *Crassulacean acid metabolism in blad (Taiz et. all, 1998)*

Tabel 1 - Algemene karakteristieken C₃, C₄, en CAM – fotosynthese

Kenmerk	C ₃	C ₄	CAM
Blad anatomie	Fotosynthese cellen tonen geen bundeling	Fotosynthese cellen tonen bundeling tot vaatbundelschede	Fotosynthese cellen tonen geen bundeling, dikker blad, grote vacuole
Enzym Carboxylering	Rubisco	PEP carboxylase, daarna Rubisco	Nacht: PEP carboxylase Dag: voornamelijk Rubisco
Energie voor opname 1 mol CO ₂	3 ATP + 2 NADPH	4-5 ATP + 2 NADPH	5.5-6.5 ATP + 2 NADPH
CO ₂ compensatiepunt (μmol mol ⁻¹ CO ₂)	30 - 70	0 - 10	0 – 5 in donker
Optimale temperatuur voor fotosynthese	15 – 25°C	30 – 47°C	≅ 35°C
Droge stof productie (tonnen/hectare/jaar)	22 ± .3	39 ± 17	zeer variabel, meestal laag
Verdamping H ₂ O g per mol CO ₂	400-500	250-300	50-100
Behoefte aan Na ⁺ als sporen - element	nee	ja	ja
Huidmondjes open	dag	dag	nacht
Efficiëntie water gebruik (WUE)	laag	hoog	Zeer hoog
CO ₂ opname en verwerking	Één 'ruimte'	ruimtelijk gescheiden	gescheiden in tijd

Net als alle andere planten zijn CAM planten onderworpen aan de dagelijkse afwisseling van licht en donker. In het dagelijks ritme van de CAM - fotosynthese worden 4 fasen onderscheiden (figuur 2):

- Fase I - De zuurfixatie (Acidification) van CO₂ door PEP – carboxylase die start aan het begin van de nacht. De malaat concentratie neemt toe gedurende de nacht.
- Fase II - Aan het begin van de dag zal naast CO₂-fixatie met PEP ook CO₂-fixatie met Rubisco plaats vinden. De PEP fixatie zal geleidelijk geheel over genomen door Rubisco-fixatie. Aan het einde van fase II overheerst de C₃-fotosynthese.
- Fase III - De huidmondjes zijn volledig gesloten. CO₂ wordt afgesplitst (gecarboxyleerd) van het malaat met als gevolg dat de malaat concentratie gaat dalen. Het eerder door PEP-carboxylase gebonden CO₂ wordt opnieuw gefixeerd, maar nu door Rubisco.
- Fase IV - Start wanneer de malaat concentratie is uitgeput, de huidmondjes gaan nu weer open. Geleidelijk aan zal minder CO₂ van buiten (via de huidmondjes) door Rubisco gebonden worden, en wordt de PEP fixatie weer gestart. In deze fase is het mogelijk dat er fotorespiratie optreed (“per ongeluk” binden van O₂ in plaats van CO₂ door Rubisco).

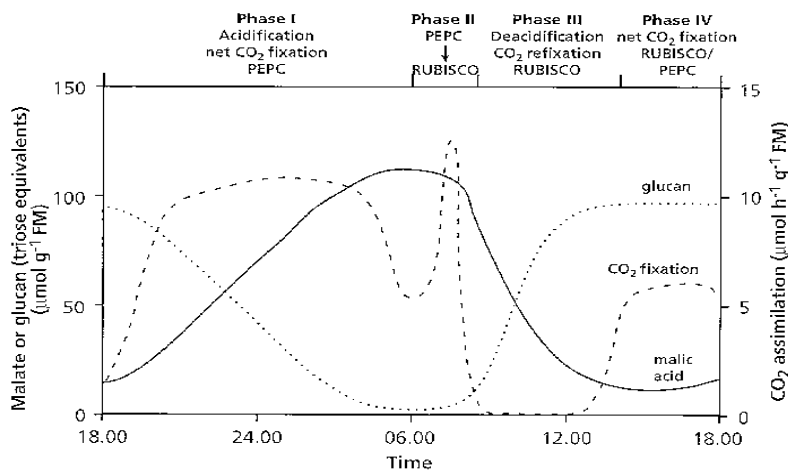


FIGURE 46. CO₂ fixation in CAM plants, showing diurnal patterns for stomatal conductance, net CO₂ assimilation, malic acid concentration, and carbohydrate concentrations; PEPC is PEP carboxylase (after Leegood & Osmond 1990, Osmond & Holtum 1981).

Figuur 2 - Dagelijkse netto CO₂ opname (- - -), malaat concentratie (—) en koolhydraten concentratie (...) (als glucan triose equivalenten) in CAM planten – Lambers et al. 1998

Fotorespiratie aan het einde van de dag (fase IV) is aangetoond bij *Phalaenopsis* (18) en *Kalanchoe daigremontiana*. De hoge fotorespiratie wordt veroorzaakt door de zeer lage interne CO₂ weerstand (bij *Kalanchoe daigremontiana* welke vooral het gevolg is van de bladdikte).

Hoewel het CAM-ritme van nature aanwezig is bij *Kalanchoe* is de overgang van licht naar donker nodig om het ritme in stand te houden (starten/ resetten EOD (= End of Day) effect). Het resetten (opnieuw synchroniseren) is nodig omdat natuurlijke etmaal ritme niet precies gelijk is aan 24 uur. Soms kan een wisseling in temperatuur ook het reset effect geven.

De fotoreceptor (het pigment dat licht gewaar wordt) die dus een belangrijke rol speelt bij het instandhouden van het CAM – ritme, is fytochroom. Er is rood/ver-rood omkeerbaarheid (kenmerk van fytochroom gestuurde reactie). Bij CAM - fotosynthese worden ook varianten waargenomen men spreekt wel van incomplete of facultatieve CAM (9).

CAM - cycling

Sommige planten vertonen toch de dagelijkse fluctuatie in malaat concentratie zonder CO₂ opname in de nacht. De malaat ophoping 's nachts ontstaat dan door hergebruik van CO₂ uit de respiratie (=ademhaling) ⇒ CAM – cycling.

CAM-cycling komt onder andere voor bij subfamilies van Cactaceae en *Sedum telephium*.

CAM - idling

Andere CAM planten openen echter hun huidmondjes helemaal niet (dag of nacht) wanneer ze aan zeer grote waterstress worden blootgesteld. Ook hier vindt dan hergebruik van CO₂ uit de respiratie plaats ⇒ CAM - idling. *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae), die in optimale omstandigheden CAM - cycling toepast, schakelt bij droogte over op CAM - idling.

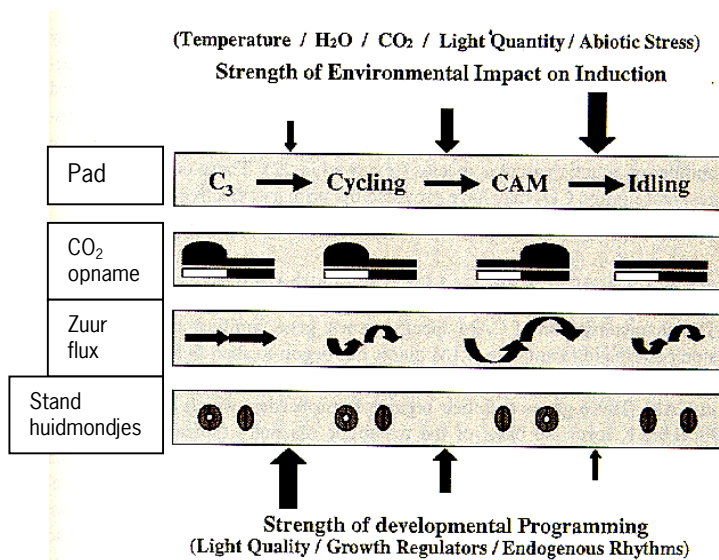
Daarnaast zijn er facultatieve CAM planten: deze planten vertonen onder optimale omstandigheden (bijvoorbeeld voldoende water beschikbaar) C₃ - of C₄ – fotosynthese, wanneer ze echter blootgesteld worden aan droogte wordt overgeschakeld op CAM fotosynthese.

Van *Kalanchoe petitiata* is bekend dat naast droogte ook de leeftijd van het blad bepalend is of naar CAM-fotosynthese wordt omgeschakeld. Oud blad gaat CAM-metabolisme gebruiken.

Figuur 3 geeft een overzicht van de invloed die omgevings- en ontwikkelingsfactoren hebben op de belangrijkste CAM aanpassingen. Bij een toenemende lichtintensiteit, en/of een stijgende temperatuur en/of een afname van de waterbeschikbaarheid zullen de planten een andere methode gebruiken om CO₂ op te nemen. De CO₂opname verplaatst van overdag naar 's nachts (afhankelijk van de stand van de huidmondjes) en zal in extreme situaties stoppen (zie CO₂ opname en huidmondjes onder 'idling' in figuur 3). De zuurflux laat het verloop gedurende de dag van de malaat concentratie in de vacuole zien. Als gevolg van deze aanpassingen (aan o.a. waterstress) zal de ontwikkeling (e.g. relatieve groei snelheid) trager gaan.

Meer recente literatuur laat meer van het CAM mechanisme zien:

Het vrijgeven van malaat uit de vacuole is geen homogeen proces. Sommige cellen of groepen van cellen zullen 's morgens eerder beginnen met het vrij geven van malaat dan andere. Het niet homogene verloop van dit proces komt met name naar voren tijdens de overgang van fase II naar fase III (van nacht naar dag) en de overgang van fase III naar fase IV (van dag naar nacht). Door de stijging van de interne CO₂-concentratie (C_{int}) in het blad als gevolg van decarboxylatie, sluiten de huidmondjes overdag. Naast deze C_{int} stijgt ook de interne O₂-concentratie. Aan het einde van fase III (dag), wanneer ook de interne O₂-concentratie hoog is, neemt C_{int} af met het zelfde niet homogene verloop als in de ochtend. In deze overgangsfase komen C₃-fotosynthese en CAM-fotosynthese naast elkaar voor. De kans op het optreden van fotorespiratie is in deze fase dus hoog (12).



Figuur 3 - Invloed van omgevings- en ontwikkelingsfactoren op de belangrijkste CAM varianten. De grootte van de pijlen geeft de relatieve kracht aan van de factoren. Bij CO₂ opname staat het witte balkje voor de licht periode en het zwarte balkje voor de donker periode – Cushman and Bohnert, 1999 (0)

CAM fotosynthese bij waterplanten

Ook bij waterplanten is CAM fotosynthese waargenomen. In dit geval niet vanwege waterstress maar omdat de CO₂ concentratie in water (vooral overdag, dan is het water warmer, en kan er minder CO₂ in opgelost zijn) erg laag is. Daarnaast zijn huidmondjes vaak niet aanwezig en is het transport van CO₂ in water langzaam.

Van *Crassula helmsii* is bekend dat bladeren die omgeven worden door water gedurende de nacht CAM-fotosynthese vertonen. Terwijl de bladeren die omgeven worden door lucht geen nachtelijke CO₂ opname kennen. In de lichtperiode nemen zowel de 'waterbladeren' als 'luchtbladeren' CO₂ volgens het C₃ pad op.

4 CO₂ en CAM-fotosynthese bij Phalaenopsis

4.1 CAM-fotosynthese bij orchideeën

Uit de literatuur blijkt dat in Orchideeën alleen C₃ en CAM fotosynthese wordt gevonden (bijlage 1). De grens voor C₃ of CAM fotosynthese zou liggen tussen dunbladige respectievelijk dikbladige orchideeën (6). Bij dikbladige orchideeën komt vooral CAM-fotosynthese voor. Soorten van de orchidee *Angraecum* zijn onderzocht op CAM fotosynthese, 50% van deze orchideeën zijn C₃, 20% licht/matig CAM en 30% uitgesproken CAM. Factoren die bepalen welk type CO₂-opname ze gebruiken zijn voornamelijk droogte en temperatuur(13).

Niet alleen bladeren maar ook (bloem)stelen en luchtwortels van orchideeën (6, 9) vertonen fotosynthese. De luchtwortels van orchideeën bevatten chlorofyl en zijn dus in staat om fotosynthese te bedrijven.

De fotosynthese van *Phalaenopsis* bloemstelen komt het meest overeen met CAM fotosynthese terwijl de luchtwortels C₃-fotosynthese laten zien (3, 4). De bijdrage van de luchtwortels van *Phalaenopsis* aan de netto fotosynthese is negatief, omdat de wortels een hoge ademhaling hebben(3, 6). (Maar zonder fotosynthese zou deze bijdrage nog negatiever zijn.)

Het ritme van de CO₂-opname wordt niet beïnvloed door de leeftijd van het blad of de bloemaanleg (16). Daarnaast is de CO₂-opname van bladeren hoger wanneer bloemen aanwezig zijn t.o.v. planten waarin geen bloemen aanwezig zijn (16).

4.2 Effecten van CO₂ doseren op de groei en ontwikkeling van *Phalaenopsis*

Bij de vermeerdering van *Phalaenopsis* door middel van weefselweek wordt bij hoge CO₂-dosering (1000 ppm) een hoger versgewicht, bladoppervlak en een hogere netto fotosynthese waargenomen (3, 7).

Hoge CO₂ dosering tot 950 ppm bij *Phalaenopsis* hybride '70' en 'L', geteeld bij een daglengte van 12 uur en een dag/nacht temperatuur van 25/20°C en een licht intensiteit van 180 μmol m⁻² s⁻¹, resulteerde tot 82% hogere CO₂-opname (10, 11). Dit is echter in tegenstelling met de resultaten van Matschke (15) waar een verhoging van de CO₂ concentratie naar 600 ppm bij hybride 'Klon T1' juist leidde tot een afname van de CO₂ opname van circa 28%. Deze planten werden geteeld bij een daglengte van 12 uur, dag/nacht temperatuur 25/15°C en een lichtintensiteit van 500 μmol foton m⁻² s⁻¹. Opgemerkt moet worden dat de verzadigde opname van CO₂ bij 'Klon T1' hybride (1.6 μmol CO₂ m⁻²s⁻¹) lager is dan de '70'en 'L' hybride (resp. 3.5 en 4.5 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹). Er zijn dus verschillen tussen cultivars wat betreft reactie op CO₂. In Japans onderzoek (5) werd bij snij-*Phalaenopsis* een hoger versgewicht van bloemtakken gevonden bij stijgende CO₂-concentratie (700 – 1000 ppm). De temperatuur tijdens deze proef werd gehouden tussen de 20 - 30°C. Door schermen werd de lichtintensiteit tussen de 89 – 125 μmol m⁻² s⁻¹ gehouden. Er werden vijf teelten gevolgd (in herfst en voorjaar). De grootste effecten van CO₂ verhoging werden in het voorjaar gevonden, in de vierde en vijfde teelt waren de effecten van het verhogen van de CO₂-concentratie kleiner t.o.v. de voorgaande teelten. Naast een hoger versgewicht werden er ook meer bloemen en meer bloemtakken gevormd.

Doordat de huidmondjes overdag sluiten loopt ook bij *Phalaenopsis* de interne CO₂-concentratie (C_{int}) in het blad op overdag, dit kan tot zeven maal de natuurlijke CO₂-concentratie (12). Naast deze C_{int} stijgt ook de interne O₂-concentratie waardoor op het moment dat de huidmondjes weer opengaan (aan het einde van de dag) de kans op fotorespiratie sterk toeneemt (12). Door het verhogen van de externe CO₂-concentratie zal de netto O₂-opname, in de overgangsfase van dag naar nacht dalen waardoor de fotorespiratie zal afnemen. Bij extreem hoge externe (tot 2% CO₂) CO₂-concentraties zullen de huidmondjes ook 's nachts dicht gaan. Het moment van openen en sluiten van de huidmondjes is per temperatuur en per cultivar verschillend (figuren 4 en 5).

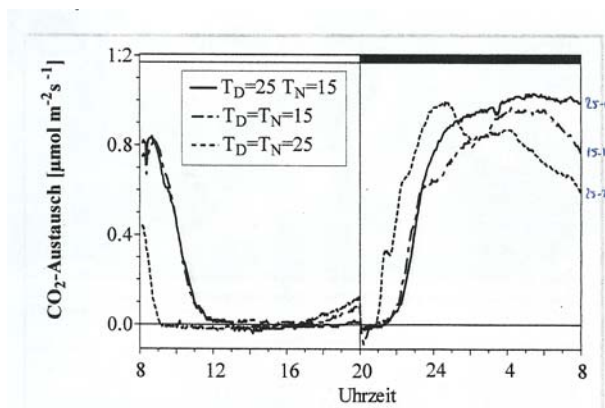
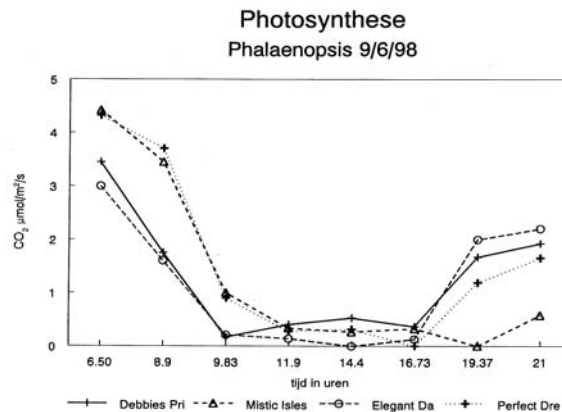


Abbildung 2: Tagesgänge des CO₂-Austausches von *Phalaenopsis spec.* (Klon T 1) in Abhängigkeit von der Temperaturführung



Figuur 8 - Verloop van de CO₂-opname uitgezet tegen de tijd gedurende een deel van de dag.

Figuren 4 en 5 - Het verloop van de opname van CO₂ gedurende de dag bij verschillende temperaturen (links) en bij verschillende cultivars (rechts). (Matschke et. All (15) en Uitermark et. all (21))

4.3 Effect van licht op groei en ontwikkeling van Phalaenopsis

4.3.1 Daglengte

In Japans onderzoek (2) werden weefselkweek planten geteeld bij drie verschillende daglengtes (8 uur, 16 uur of continu licht) in combinatie met twee CO₂-concentraties (400 –800 ppm). Onafhankelijk van de CO₂-concentraties gaf een langere daglengte meer biomassa (zowel versgewicht als drooggewicht). Een effect van de CO₂-dosering werd alleen gevonden in het drooggewicht van de wortels (hoog CO₂: hoger drooggewicht wortels).

Bij ander Japans onderzoek uit 1990 (8) zijn *Phalaenopsis* planten geteeld onder daglengtes van 4, 8, 10, 12 en 16 uur tijdens de bloei-inductie met een lichtintensiteit van 100 µmol m⁻² s⁻¹ en een dag/nacht temperatuur van 25/20°C. Vooral bij een daglengte van 4 en 8 uur bleef de ontwikkeling van de plant achter. Daarnaast werden de bloemtakken korter naar mate de dag langer was. Naarmate de dag langer werd nam het aantal dagen tot bloei af. Dit ging echter, bij een daglengte van 12 en 16 uur, wel ten koste van het aantal bloemtakken per plant.

Het gebruik van verschillende soorten lampen (Xenon, HPS en FL) had geen effect op de ontwikkeling e.d. van *Phalaenopsis* (8).

4.3.2 Lichtintensiteit

Uit recent Amerikaans onderzoek (14) is bekend dat bij een hogere lichtintensiteit naast een hoger versgewicht ook de ontwikkeling wordt versneld. In het onderzoek werd met behulp van verschillende schermdoek 12, 5.4 of 2.6% van het volle zonlicht door gelaten. Dit leverde in de zomer licht niveaus van respectievelijk 320, 160 en 85 µmol m⁻² s⁻¹ op. In de winter werden deze lichtniveaus ongeveer gehalveerd. Een hogere lichtintensiteit resulteerde in dikkere bladeren, groter bladoppervlak, meer en grotere bloemen, meer bloemtakken en een hogere fotosynthese snelheid.

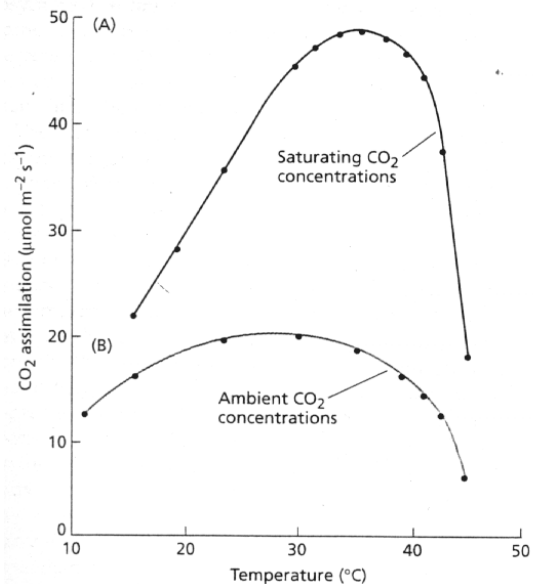
Een snellere ontwikkeling bij *Phalaenopsis* en dus ook snellere bloei zijn ook waargenomen in het eerder genoemde Japans onderzoek uit 1990 (8). Hier werd in de bloei-inductie periode verschillende licht intensiteiten gegeven van 48, 96, 190 en 380 µmol m⁻² s⁻¹ bij een dag/nacht temperatuur van 25/20°C. Het aantal dagen tot bloei bedroeg respectievelijk 136, 125, 120 en 120 dagen. In een andere proefopzet werden soort gelijke resultaten ook gevonden in Amerikaans onderzoek (22, 23). Ook bij Nederlands onderzoek met assimilatiebelichting (37,5 en 53 µmol m⁻² s⁻¹) in de bloei-inductie periode (6 weken 18°C) was de ontwikkeling sneller en het aantal afgesplitste bloemtakken hoger, er waren echter wel cultivar verschillen (20, 21).

4.4 Parameters die ook invloed hebben op de opname van CO₂

4.4.1 Temperatuur

Temperatuur heeft een groot effect op de activiteit van enzymen. Omdat veel enzymen als katalysator dienen in het fotosyntheseproces heeft temperatuur invloed op de fotosynthese. Een hoge temperatuur verhoogt de fotorespiratie. Daar waar bij CAM planten ook CO₂ opname overdag plaatsvindt zal dit dus een negatief effect hebben op de opname van CO₂. Bij een hoge CO₂-concentratie is de opname van CO₂ sterker afhankelijk van de temperatuur (figuur 6 (19)). Wanneer bij een hoog CO₂ niveau de temperatuur gewijzigd wordt zal dit dus een groter effect op de CO₂ opname hebben dan bij een normaal CO₂ niveau.

Figuur 6 – Het veranderen van de fotosynthese als functie van de temperatuur bij hoge en lage CO₂ concentraties (naar Berry en Björkman 1980 uit 19)



Optimale CAM - fotosynthese vindt plaats bij een warme dagtemperatuur en een koele nachttemperatuur. Extreme dagtemperaturen zullen de nachtelijke CO₂-opname sterk reduceren. Volgens Japans onderzoek uit 1989 (3) zou de optimale temperatuur voor de opname van CO₂ bij 20°C liggen. Later onderzoek laat zien dat juist het verschil in dag/nacht temperatuur, 25/15°C (16, 15) of 20/15°C (10, 11, 16) tot een 20% hogere CO₂-opname leidde dan wanneer dag/nacht temperatuur gelijk bleef (15/15, 20/20 of 25/25). Echter bij een dag/nacht temperatuur van 25/20 werd geen hogere CO₂-opname waargenomen (11). Belangrijk lijkt dat de temperatuur voldoende laag wordt in de nacht. Bij een dag/nacht temperatuur van 10/20°C werd de CO₂-opname 's nachts drastisch verlaagd en de opname overdag gestimuleerd (C₃-fotosynthese), deze stimulans kon echter de lage CO₂-opname van de nacht niet compenseren.

Een verschil van meer dan 5°C verschil in dag/nacht temperatuur zou bloem inductie geven(11).

4.4.2 Substraat

In één literatuur verwijzing bleek dat ook het type substraat waarin geteeld werd bepalend was voor een verhoogde CO₂-opname. De opname van CO₂ bij planten geteeld in een Cambria mengsel (samenstelling onbekend) was 22% hoger dan wanneer geteeld werd in steenwolgranulaat (Orchid mengsel) en 49% hoger dan wanneer geteeld werd in boomschors/ turfmenngsel (15).

4.4.3 Waterstress

Een eerste reactie van Phalaenopsis op waterstress is minder CO₂ opnemen (15). Onder zwaardere waterstress is het waarschijnlijk dat Phalaenopsis overschakelt naar CAM-idling. In dit stadium blijven de huidmondjes gedurende de dag gesloten en wordt de CO₂ die vrijkomt uit de ademhaling weer hergebruikt in de fotosynthese. Uiteindelijk teert de plant in op zijn reserves.

5 Toepassing voor Phalaenopsis

Uit de resultaten van het literatuur onderzoek komt naar voren dat er verschillende parameters zijn die de opname van CO₂ kunnen verhogen c.q. van invloed zijn op de groei en ontwikkeling van Phalaenopsis:

- **CO₂** Van het verhogen van de CO₂-concentraties zijn positieve effecten gevonden op groei bij een verhoging tot 1000 ppm. In één artikel wordt zelfs een toename van de CO₂-opname met 82% beschreven, een gedeelte van deze toename zal voor rekening komen van de lagere nacht temperatuur gedurende de nacht periode. Eén keer gaf het verhogen van de externe CO₂-concentratie een negatief effect op de groei en ontwikkeling. Dit was bij een cultivar met een laag verzadigingsniveau van de fotosynthese (1.6 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹ onder een hoge lichtintensiteit). Fotorespiratie is wel aangetoond bij Phalaenopsis aan het einde van de dag (18) maar speelt een veel kleinere rol dan bij b.v. Kalanchoe. Dit komt omdat de huidmondjes bij Kalanchoe eerder in de middag open gaan. Om fotorespiratie tegen het einde van de dag te verminderen is een CO₂-concentratie tussen de 900 - 1000 ppm gewenst.
Op welk tijdstip moet worden begonnen in de middag c.q. of een hogere CO₂-concentratie wenselijk is zal afhangen van het tijdstip waarop de huidmondjes open gaan. Dit is per cultivar verschillend.
- **Daglengte** Tijdens bloeinductie werd de ontwikkeling/groei versneld vanaf een daglengte van 10 uur tot 16 uur. Daglengtes van 12 en 16 uur leverden wel minder bloemtakken per plant.
- **Lichtintensiteit** Lichtintensiteit heeft vooral invloed op de groei en ontwikkeling tijdens bloei-inductie. Hogere licht intensiteit in die periode resulteerden in een hogere biomassa en een snellere ontwikkeling. De verzadiging van de fotosynthese is afhankelijk van de temperatuur en lichtintensiteit. Bij 20°C ligt de verzadiging van de fotosynthese bij 180 μmol PPF m⁻² s⁻¹ terwijl bij 25°C de fotosynthese nog niet verzadigd is bij < 300 PPF μmol m⁻² s⁻¹ (10, 11). De resultaten van Konow et. al (2001) laten tot 320 μmol PPF m⁻² s⁻¹ positieve effecten zien, het is niet bekend bij welke temperatuur geteeld werd (waarschijnlijk hoger dan 20°C omdat het verschil in lichtniveaus bereikt werd door zonlicht weg te schermen).
- **dag/nacht temp.** Een verschil van 10°C tussen dag/nacht temperatuur (dag warm en nacht koel) verhoogt de opname van CO₂ met circa 20%.

Duidelijk is dat deze parameters niet los van elkaar mogen worden gezien. Bij een te lage of een te hoge lichtintensiteit heeft een verhoging van CO₂ geen effect en daarbij speelt ook de hoogte c.q. het verschil tussen dag/nacht temperatuur ook een belangrijke rol.

Wanneer de resultaten uit de literatuur worden vergeleken met de huidige praktijkteelt in Nederland dan valt op dat in het buitenland (Japan, Duitsland en België) er 's nachts een veel lagere temperatuur wordt gehandhaafd dan overdag. Het is meermalen aangetoond dat bij deze lagere temperatuurcondities meer CO₂ wordt opgenomen gedurende de nacht.

Een hogere lichtintensiteit tijdens de bloei-inductie periode is mogelijk en zal onder de huidige temperatuur regiems zijn optimum waarschijnlijk vinden in de buurt van de 180 μmol PPF m⁻² s⁻¹.

6 Literatuur

- 0 Cushman J.C. and H.J. Bohnert, 1999. Crassulacean acid metabolism: Molecular genetics. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 50: 305 – 332
- 1 Crockburn W., 1979. Relation between stomatal behaviour and internal carbon Dioxide concentration in Crassulacean acid metabolism plants. Plant physiol. 63, 1029-1032
- 2 Doi M., H.Oda, N. Ogasawara and T. Asahira, 1992. Effect of CO₂ enrichment on the growth and development of in vitro cultured plantlets. J. Japan, Soc. Hort. Sci. 60(4): 963 - 970
- 3 Endo M. and I. Ikusima, 1989. Diurnal rhythm and characteristics of photosynthesis and respiration in the leaf and root of a *Phalaenopsis* plant. Plant Cell Physiol. 30(1): 43 – 47
- 4 Endo M. and I. Ikusima, 1992. Changes in concentration of sugars and organic acids in the long-lasting flower clusters of *Phalaenopsis*. Plant Cell Physiol. 33(1): 7 – 12
- 5 Endo M. and I. Ikusima, 1997. Effect of co2 enrichment on yield and preservability of cut flowers in *Phalaenopsis*. J.Japan. Soc. Hort. Sci. 66(1) : 169-174.
- 6 Goh C.J., J. Arditti and P.N. Avadhani, 1983. Carbon fixation in orchid aerial roots. New Phytol. 95, 367 – 374
- 7 Hahn E-J and K-Y Paek, 2001. High photosynthetic photon flux high CO₂ concentration under increased number of air exchanges promote growth and photosynthesis of four kinds of orchid plantlets in vitro. In Vitro Cell. Dev. Biol. –Plant 37: 678-682
- 8 Inoue Y. and H. Higuchi, 1990. The year-round production system in *Phalaenopsis* by means of “Hybrid Plant Factorail System”. Proceedings of NIOS, Nagoya.
- 9 Lambers, H., F.S., Chapin III and T.L. Pons, 1998. Plant Physiological Ecology. Springer, New York
- 10 Lootens P, P. Vandecasteele en F. Verspeeten, 1999. Effect van het serreklimaat op de vegetatieve groei van *Phalaenopsis* - hybriden. Verbondsnieuws 4 pp. 28 - 29
- 11 Lootens P. and J. Heursel, 1998. Irradiance, temperature, and Carbon dioxide enrichment affect photosynthesis in *Phalaenopsis hybrids*. Hortscience 33(7): 1183 –1185
- 12 Lüttge U., 2002. CO₂-concentrating: consequences in crassulacean acid metabolism. Journal of Experimental Botany, Vol. 53, No. 378, pp. 2131-2142
- 13 Kluge M., B. Vinson and H. Ziegler, 1997. Ecophysiological studies on orchids of Madagascar: incidence and plasticity of crassulacean acid metabolism in species of the genus *Angreacum* Bory. Plant Ecology 135: 43 - 57
- 14 Konow E.A. and Y-T Wang, 2001. Irradiance levels affect in vitro and Greenhouse growth, flowering, and photosynthetic behavior of a hybrid *Phalaenopsis* orchid. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 126 (5): 531-536.
- 15 Matschke J., B. Orthen und D. J von Willert, 1998. *Phalaenopsis*, eine CAM-Pflanze. Gärtnerbörse 01, 30 - 33
- 16 Ota K., K. Morioka and Y. Yamamoto, 1991. Effects of leaf age, inflorescence temperature, light intensity and moisture conditions on CAM photosynthesis in *Phalaenopsis*. J. Japan Soc. Hort. Sc. 60(1): 125 - 132
- 17 Schmidt K. und D. Lauterbach, 1987. Topf-Phalaenopsis Gezielte Blüte durch kühle kultur. Deutscher Gartenbau 22, 1324 - 1327
- 18 Salisbury, F.B. & C.W. Ross, 1992. Plant Physiology, 4th Edition. Wadsworth Publishing Company, Belmont, California.
- 19 Taiz L. & E. Zeiger, 1998. Plant Physiology. 2nd edition. pp. 216 - 219; 242 - 247.
- 20 Uitermark C.G.T., N.M. van Mourik en M. Lindeboom, 1996. Invloed van tijdens de inductiefase van pot-Phalaenopsis. PBG-rapport 49
- 21 Uitermark C.G.T., N.M. van Mourik en H. Schuttler, 1998. Invloed van assimilatiebelichting en plantleeftijd op de inductie van bloemtakken bij pot-Phalaenopsis. PBG-rapport 144
- 22 Wang, Y-T, 1998, Deferring flowering of greenhouse-grown *Phalaenopsis* orchid by alternating dark and light. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 123(1): 56-60
- 23 Wang, Y-T, 1995. *Phalaenopsis* orchid light requirement during the induction of spiking. HortScience 30(1): 59-61

Bijlage 1

CAM-fotosynthese

Angraecum eburneum

Angraecum sesquipedale

Arachnis

Aranda

Dendrobium ekapol

Phalaenopsis-cane-type Dendrobium

Phalaenopsis

Vanilla planifolia

C₃-fotosynthese

Angraecum sororium

Cymbidium

Paphiopedilum malipoense

Paphiopedilum micranthum
