

Meer rendement uit licht en CO₂ bij *Dendrobium nobile*



Govert Trouwborst, Sander Hogewoning & Sander Pot
Juli 2015

Meer rendement uit licht en CO₂ bij *Dendrobium nobile*

Juli 2015

Dr. ir. G. Trouwborst¹
Dr. ir. S.W. Hogewoning¹
Ing. C.S. Pot²

¹ Plant Lighting B.V.
Veilingweg 46
3981 PC Bunnik
+31 (0)30 7512069
+31 (0)6 14271525

www.plantlighting.nl
info@plantlighting.nl

² Plant Dynamics B.V.
Koningin Julianastraat 23
6668 AG Randwijk

www.plant-dynamics.nl
sander@plant-dynamics.nl

Deze studie naar grenswaarden voor een energie-efficiënte belichtingsstrategie en CO₂-dosering bij het gewas *Dendrobium nobile* is uitgevoerd in opdracht van het Productschap Tuinbouw en het ministerie van Economische zaken in het kader van het programma Kas als Energiebron. De studie is gebaseerd op fotosynthesemetingen in drie seizoenen uitgevoerd door Plant Dynamics BV en Plant Lighting BV. Voor een snelle indruk van de bevindingen volstaat Bijlage 1 Protocol. In hoofdstuk 1 wordt een korte uitleg over fotosynthese gegeven.

© 2015 Bunnik, Plant Lighting B.V. & Randwijk, Plant Dynamics B.V.

De resultaten van deze uitgave mogen vrij gebruikt worden, mits de bronnen worden vermeld. Plant Dynamics BV en Plant Lighting BV zijn niet aansprakelijk voor eventuele schadelijke gevolgen als gevolg van gebruik van gegevens uit deze uitgave.

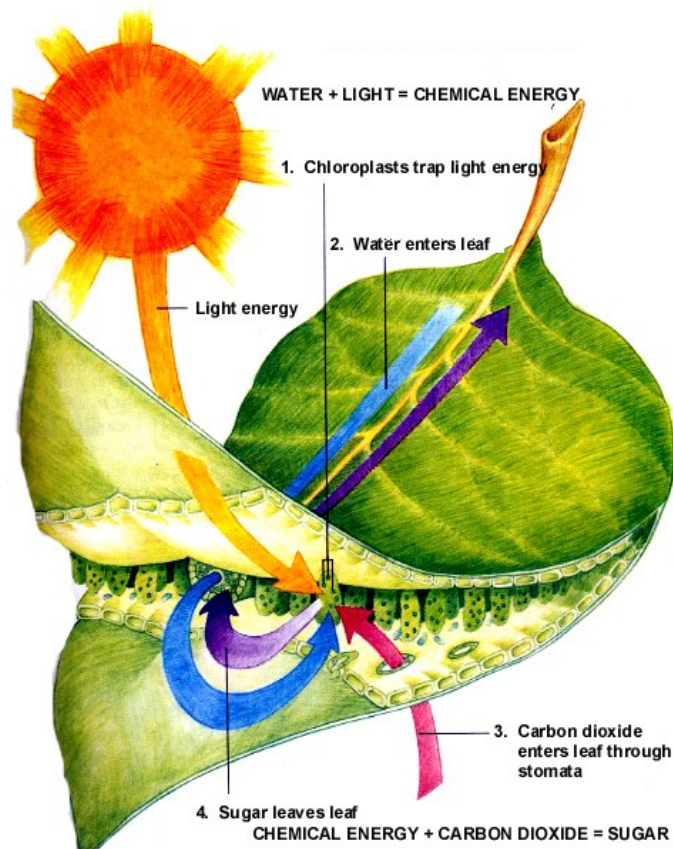
Inhoudsopgave

1	Inleiding.....	4
1.1	Inleiding fotosynthese	4
1.2	Fotosynthese bij CAM-planten	6
1.3	Lichtrespons van de fotosynthese.....	7
1.4	CO ₂ -respons van de fotosynthese.....	8
2	Materiaal en methoden	9
2.1	Inleiding	9
2.2	Plantmateriaal en meetcondities.....	9
2.3	Metten van de fotosynthese.....	9
2.4	CAM-toets.....	11
3	Resultaten fotosynthesemetingen.....	12
3.1	Effect van groeistadium op de fotosynthese?.....	12
3.2	Grenswaarden belichting per seizoen.....	13
3.3	Anders belichten begin en einde dag?.....	14
3.4	Effect van de huidmondjes op de fotosynthese?	16
3.4.1	Watergift.....	17
3.4.2	VPD.....	17
3.5	CAM-eigenschappen bij <i>Dendrobium nobilé</i> ?.....	18
3.6	Grenswaarden scherming bij hoge instraling	20
3.7	Grenswaarden CO ₂ -dosering.....	21
4	Conclusies en advies	22
	Referenties.....	24
	Bijlage 1. Protocol belichting en CO₂-dosering <i>Dendrobium nobilé</i>.....	i
	Bijlage 2. Omrekeningstabel Lux, Watt, μmol.....	iv
	Bijlage 3 CAM-eigenschappen <i>Dendrobium nobilé</i>.....	v

1 Inleiding

1.1 Inleiding fotosynthese

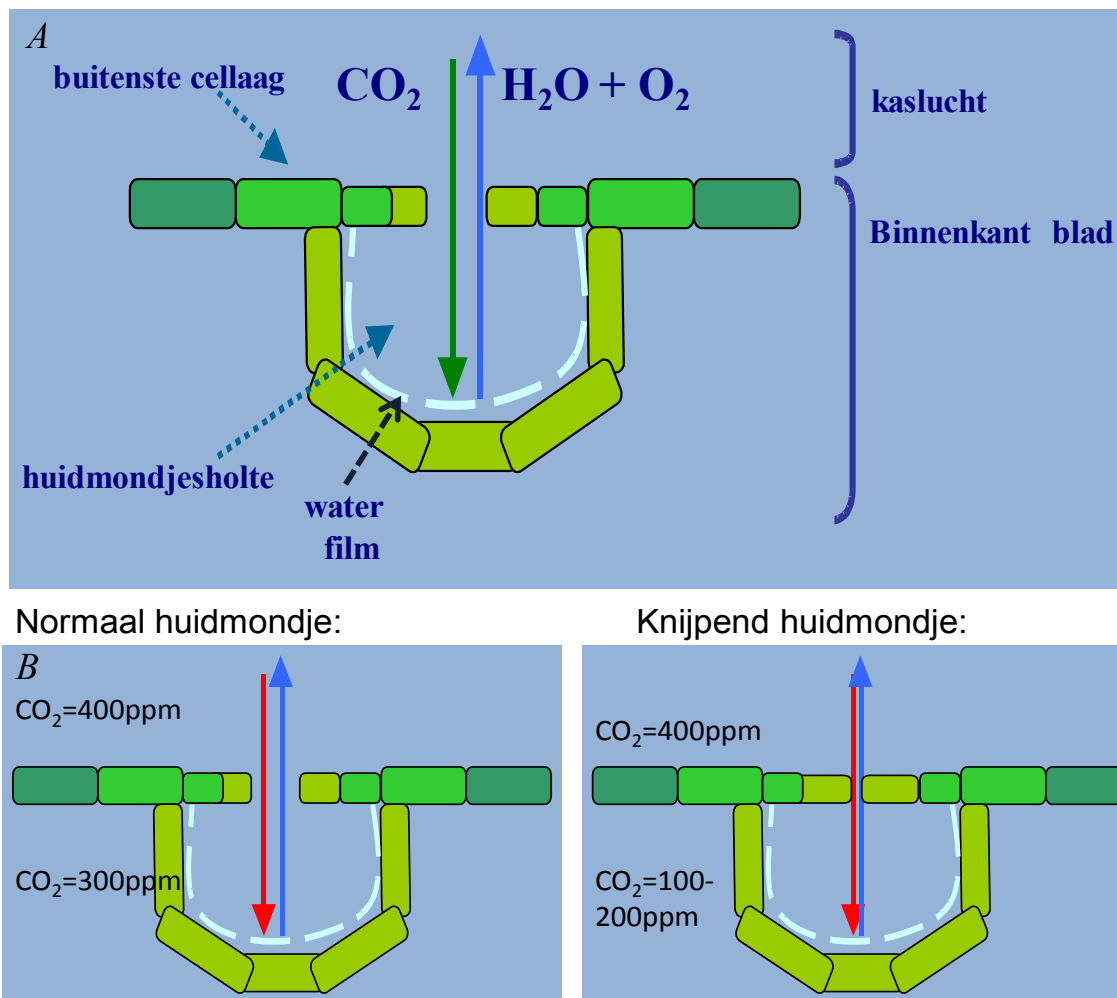
Planten nemen water en voedingsstoffen op via hun wortels en CO₂ via de huidmondjes in hun bladeren. Fotosynthese is het proces waarbij de plant met behulp van lichtenergie het opgenomen water en CO₂ omzet in suikers (assimilaten). De fotosynthese is dus de motor van de plant en CO₂ fungeert als brandstof. Door middel van fotosynthesemetingen kan worden vastgesteld in welke mate verschillende lichtintensiteiten benut worden voor de fotosynthese en dus de groei. Op basis hiervan kan er bepaald worden tot welke lichtintensiteit bijbelichten rendabel is en bij welke lichtintensiteit de belichting beter uitgeschakeld kan worden. Tevens kan worden bepaald bij welke intensiteit daglicht de plantstress te hoog wordt en er dus beter geschermd kan worden.



Figuur 1. 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).

Fotosynthesemetingen bieden ook de mogelijkheid om de efficiëntie van de CO₂-opname bij verschillende CO₂-concentraties te meten. Uit deze metingen komt naar voren tot waar CO₂ doseren toegevoegde waarde heeft voor de fotosynthese. Uit de metingen kan tevens de

geleidbaarheid van de huidmondjes berekend worden. Huidmondjes zijn poriën in het blad waardoor water kan verdampen en de CO_2 naar binnen kan gaan (zie nr. 3 in Fig. 1 en Fig. 2A). Bij een grotere geleidbaarheid van de huidmondjes komt de CO_2 gemakkelijker het blad binnen en verdampt 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 CO_2 minder goed naar binnen kan. Hierdoor kan het interne CO_2 -gehalte in het blad fors dalen ten opzichte van dat van de kaslucht. Als de huidmondjes open zijn ligt de interne CO_2 -concentratie op ongeveer 70% van de concentratie in de buitenlucht, maar dit kan bij knijpende huidmondjes dalen tot bijvoorbeeld 25% (Zie Fig. 2B). De consequentie is dat de fotosynthese bij knijpende huidmondjes fors lager ligt dan bij normaal geopende huidmondjes.



Figuur 2. Schematische tekening van een huidmondje (A) en het verschil tussen de CO_2 -concentratie in de kaslucht en in het blad door de mate van huidmondjesopening (B).

Dendrobium nobilé is—fotosynthetisch bezien—een bijzondere plant. De fotosynthese vindt voornamelijk plaats via het zogenoemde C3-mechanisme. Er zijn echter ook aanwijzingen die erop duiden dat het CAM-mechanisme (zie paragraaf 1.2) een rol speelt. Bij de C3-planten vindt de opname van CO_2 in het licht plaats, waarbij dit proces hinder ondervindt van zuurstof.

Voor een efficiënte fotosynthese bij C₃-planten is het dus essentieel dat de huidmondjes goed openen. Bij slechte huidmondjesopening is de CO₂ concentratie in het blad laag en wordt teveel O₂ in plaats van CO₂ gebonden aan Rubisco¹. Dat kost veel energie. Redenen dat een huidmondje dicht kan gaan zijn onder andere: een te hoog CO₂-niveau in de kaslucht, een beperking in de wateropname, of een te hoog dampdruk-deficit tussen kaslucht en blad (VPD)². Als bij een hoge instraling een te hoge VPD ontstaat waardoor de huidmondjes sluiten, dan kan het voorkomen van een te hoge VPD door op tijd te schermen meer netto resultaat opleveren dan het toelaten van meer licht.

1.2 Fotosynthese bij CAM-planten

Bij klassieke CAM-planten zoals Phalaenopsis zitten overdag de huidmondjes dicht en staan ze 's nachts open. '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. De CO₂ wordt vervolgens met behulp van de lichtenergie via het enzym Rubisco vastgelegd als suiker. Echter, niet alle CAM-planten werken volledig op deze manier, er zijn ook tussenvormen. In de literatuur worden drie gradaties CAM, van zwak tot sterk, onderscheiden (Matiz *et al.* 2013):

- CAM-cycling: Overdag C₃-fotosynthese met huidmondjes open en 's nachts wordt de CO₂ die vrijkomt door respiratie vastgelegd als malaat. De bladeren zijn 's ochtends dus zuur. Overdag wordt het malaat weer afgebroken.
- Klassiek CAM: Hier zijn de vier CAM-fasen van toepassing, namelijk (1) nachtelijke CO₂ opname (2) overgang nacht/dag waarbij soms enige directe C₃ fotosynthese plaatsvindt, (3) afbraak malaat bij dichte huidmondjes en vastleggen CO₂ overdag en (4) einde dag waarbij als het malaat op is soms enige directe C₃ fotosynthese plaatsvindt.
- 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

¹ Rubisco is het enzym dat zorgt voor de vastlegging van CO₂ tot suikers in het fotosynthese proces, maar bindt onder normale CO₂-concentraties ook O₂. Dit proces wordt fotorespiratie genoemd. Voor meer uitleg over fotorespiratie, zie Pot *et al.* 2015.

² Het dampdruk-deficit tussen blad en kaslucht (VPD) is de drijvende kracht achter gewasverdamming. De mate van verdamping is een samenspel van de *drijvende kracht* (=VPD) en de *weerstand* (=huidmondjesgeleidbaarheid). Hetzelfde principe is aanwezig bij water uit de kraan. De waterstraal wordt bepaald door de *druk* in de waterleiding en de *openingsstand* van de kraan.

De VPD wordt als volgt bepaald:

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

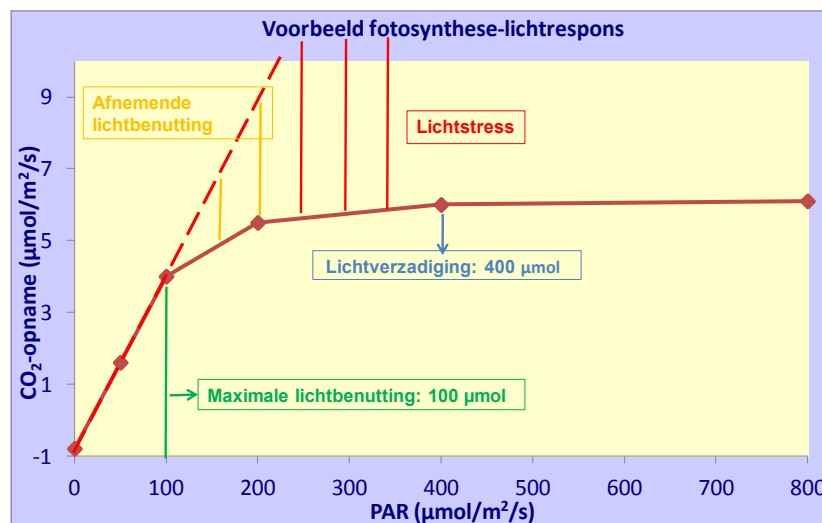
Over het algemeen is bij een hoge RV de VPD laag en bij een lage RV de VPD hoog. Echter, bij een gelijkblijvende temperatuur en RV van de kaslucht, kan de VPD toch toenemen door een stijgende planttemperatuur.

invloed van omgevingsfactoren, ongeacht de plant- of bladleeftijd (juveniel/vegetatief of adult/generatief). Obligate CAM planten zijn vaak als juveniele plant C3 (en soms facultatief CAM), maar als adulte plant zijn ze klassiek CAM en kunnen ze 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).

Gezien het feit dat bij onze waarnemingen aan *Dendrobium* de hele dag lichtafhankelijke CO₂-opname plaats vindt (C3-fotosynthese), vallen de opties klassiek CAM en CAM-idling af en blijft de mogelijkheid over dat *Dendrobium nobile* aan CAM-cycling doet. *Dendrobium 'Viravuth Pink'* wordt door Thaise onderzoekers ingedeeld als waarschijnlijk een CAM-cycling orchidee (Ritchie en Bunthawin, 2010). In hoofdstuk 4 wordt hier verder op ingegaan.

1.3 Lichtrespons van de fotosynthese

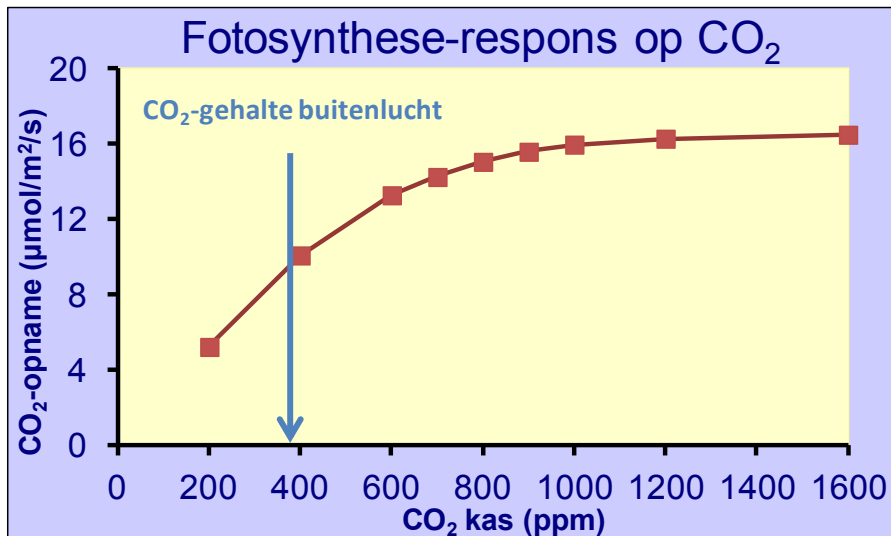
Het is algemeen bekend dat een hogere lichtintensiteit leidt tot een hogere fotosynthesesnelheid (Fig. 3). Dit verband verloopt eerst lineair (1% meer licht= 1% meer fotosynthese), bij hogere lichtintensiteiten neemt de toegevoegde waarde van licht af (1% meer licht < 1% meer fotosynthese), en bij nog hogere lichtintensiteiten is de fotosynthese lichtverzadigd (1% meer licht= 0% meer fotosynthese) en ontstaat lichtstress. Let op: alle lichtrespons-metingen volgens onderstaand voorbeeld zijn in dit onderzoek uitgevoerd aan bladeren bovenin het gewas. Het verval in rendement waarmee licht benut wordt bij toenemende lichtintensiteiten is voor een heel gewas minder steil dan voor een enkel blad.



Figuur 3. Voorbeeld respons van de fotosynthese bij toenemende lichtintensiteit. Zolang als de fotosynthese meeloopt met de rood gestreepte lijn is het lichtrendement voor de fotosynthese 100%. Naarmate de 2 lijnen verder uit elkaar gaan lopen (weergegeven via de oranje en rode verticale lijnen) is er sprake van een steeds lager lichtrendement. Bij een afnemend lichtrendement geeft belichten steeds minder toegevoegde waarde. Bij een te hoge lichtintensiteit ontstaat zelfs lichtstress.

1.4 CO₂-respons van de fotosynthese

De respons van de fotosynthesesnelheid van C₃-bladeren op CO₂ is vergelijkbaar met de lichtrespons: van lage naar hoge CO₂-concentraties in de kas neemt de fotosynthese eerst snel toe om vervolgens bij hoge concentraties af te vlakken (Fig. 4).



Figuur 4. Voorbeeld respons van de fotosynthese bij toenemend CO₂. Van lage naar hoge CO₂-concentraties in de kas neemt de fotosynthese eerst snel toe om vervolgens bij hoge concentraties sterk af te vlakken.

Wat betreft de grenzen aan CO₂-dosering wordt nogal eens uitgegaan van de gedachte 'baat het niet, dan schaadt het niet'. Echter, het is om een aantal redenen van belang dat de optimale CO₂-concentratie wordt bepaald en dat beter niet méér CO₂ gedoseerd wordt. Hoge CO₂-concentraties in de kas kunnen namelijk de volgende nadelen hebben:

1. Rookgasverontreiniging: verhoogde concentraties NO_x en/of ethyleen in de kas → schade aan gewas / knopval
2. Kosten: bij gebruik van zuivere CO₂ speelt het probleem van rookgasverontreiniging niet, maar leidt meer CO₂ doseren dan nodig is wel tot onnodige kosten
3. Sluiting van de huidmondjes; hoog CO₂ kan als 'trigger' dienen voor huidmondjessluiting, waardoor de opname van CO₂ wordt bemoeilijkt. Sommige gewassen zijn hiervoor gevoeliger dan andere.
4. Verwende bladeren: Door langdurige blootstelling aan verhoogd CO₂ kan Rubisco (het enzym dat CO₂ bindt om suikers te maken) 'lui' worden. Dit hoeft geen probleem te zijn zolang de CO₂ concentratie maar hoog genoeg is. Echter, als de CO₂-concentratie door het openen van de luchtramen wegzakt, dan wordt het wel aanwezige CO₂ slechter opgenomen, met als gevolg daling van de productie.

2 Materiaal en methoden

2.1 Inleiding

Door middel van fotosynthesemetingen is bepaald waar de grenswaarden liggen voor het efficiënt inzetten van belichting en CO₂-dosering. Tevens zijn de grenswaarden van de lichtintensiteit bepaald waarboven beter geschermd kan worden om lichtstress te voorkomen.

Deze grenswaarden kunnen afhankelijk zijn van het:

- Seizoen
- Tijdstip van de dag (voornamelijk nacht-dag en dag-nachtovergangen)
- Ras en/of stadium

2.2 Plantmateriaal en meetcondities

Gewas: *Dendrobium nobile*

Cultivar: 'Apolon'

Plantstadium / leeftijd: opkweek (12-14 weken na oppotten) / afkweek (39 weken na oppotten)

Er is gemeten in de zomer (augustus 2014), het late najaar (november 2014) en het einde van de winter (februari 2015) aan jong volgroeide/onbeschaduwde bladeren. Voor details over de teeltcondities tijdens de meetperioden, zie Tabel 1.

Tabel 1. Teeltcondities tijdens de meetperioden.

	augustus	november	begin maart
Straling op meetdagen	Overwegend zonnig	Bewolkt	Bewolkt
Streefwaarde PARsom	8-9 mol/dag	8-9 mol/dag	8-11 mol/dag
Belichting $\mu\text{mol SON-T}$	125 μmol	125 μmol	125 μmol
	> 170 W \rightarrow 50%	> 170 W \rightarrow 50%	16 uur
	> 210 W \rightarrow uit	> 210 W \rightarrow uit	
Daglengte	16 uur	15,5 - 16 uur	16 uur
T range opkweek (dag)	27-28	27-28	27-28
T range afkweek (dag)	22-23	22-23	22-23
RV op meetdagen	60-70%	65-75%	60-70%
Overige opmerkingen	Schaduwdoek (xls 16/17 f firebreak) + verneveling	Energiedoek (sls 10 ultra+) voornamelijk dicht	Energiedoek ligt voornamelijk dicht

2.3 Meten van de fotosynthese

Met een draagbare fotosynthesemeter (LI-COR 6400, Foto 1) zijn er twee typen metingen verricht:

- Lichtrespons metingen
- CO₂-respons metingen

Voor de metingen van de lichtrespons wordt een blad ingeklemd (zie Foto 1). Vervolgens wordt de fotosynthese-snelheid gemeten bij verschillende lichtintensiteiten. De diverse lichtintensiteiten worden gerealiseerd door een interne LED-lamp in de meetkop. Er is voor gekozen om te meten bij een oplopende reeks van lichtintensiteiten bij een vast niveau van 600 ppm CO₂. Uit de metingen is berekend hoe efficiënt de bladeren de verschillende lichtintensiteiten benutten voor de fotosynthese. Hieruit kunnen twee dingen worden bepaald:

1. Bij welke lichtintensiteit het rendeert om het lamplicht aan te houden, dan wel af te schakelen.
2. Bij welke lichtintensiteit er lichtstress aan het fotosynthesesysteem ontstaat, zodat bepaald wordt hoe er beter beschermd kan worden.

De metingen zijn altijd verricht aan volgroeide, onbeschaduwde bladeren. Dat zijn de bladeren die het meeste licht opvangen en dus het meeste bijdragen aan de gewasproductiviteit. Voor alle type metingen zijn herhalingsmetingen uitgevoerd aan minimaal 5 verschillende bladeren.



Foto 1. LI-COR-6400 draagbare fotosynthesemeter voor het meten van de CO₂ opname (fotosynthese) in de praktijk. In het apparaat kunnen PAR, CO₂, temperatuur en vocht gevarieerd worden. Op deze manier is de fotosynthese-snelheid gemeten bij oplopend PAR of CO₂ aan een ingeklemd blad (rode pijl).

Voor de CO₂-respons metingen wordt eveneens een blad ingeklemd, maar dan wordt de lichtintensiteit constant gehouden en wordt de fotosynthese-afhankelijkheid van de CO₂-concentratie in kaart gebracht. Er is gemeten bij de volgende CO₂ concentraties: 200, 400, 500, 600, 700, 800, 900, 1000, en 1200 ppm. Op basis van deze metingen kan er een gericht advies worden gegeven aangaande het gewenste CO₂-niveau in de kas.

2.4 CAM-toets

Door Plant Dynamics is een test ontwikkeld waarmee aangetoond kan worden of bladeren CAM zijn of niet. De test is gebaseerd op de pH van een bladponsje die in een oplossing direct een kleuromslag laat zien. Het testresultaat is dus direct zichtbaar.

Zoals genoemd in hoofdstuk 1.2 nemen CAM-planten in de nacht CO₂ op dat vastgelegd wordt in malaat (appelzuur). Door de malaatopbouw in de nacht zakt de pH van de bladeren van ongeveer 6.5 aan het eind van de dag tot ongeveer 4 tot 4.5 aan het einde van de nacht. Door op een aantal momenten gedurende de dag en 's ochtends (aan het einde van de nacht) de pH van bladponsjes te bepalen, kan worden nagegaan of bladeren CO₂ vastleggen via het C3- of het CAM-metabolisme. Bij CAM is het blad in de ochtend zuurder dan later op de dag.

Werkwijze:

Vul met een pipet enkele gaten van de microwell-plaat met neutrale indicatorvloeistof (rood). Neem een bladponsjes met de kurkboor en doe deze in de vloeistof. Plet de bladponsjes zodat het sap zich mengt met de vloeistof. Noteer direct het resultaat en/of neem een foto (als voorbeeld, zie Foto 2).

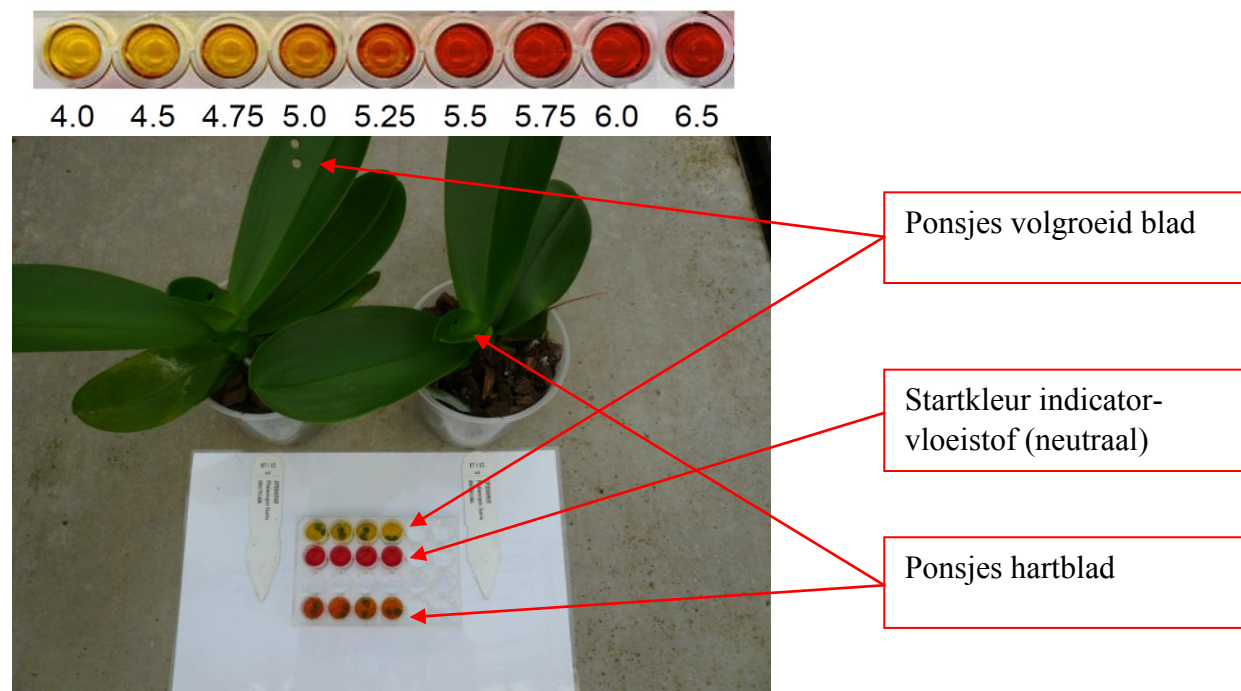
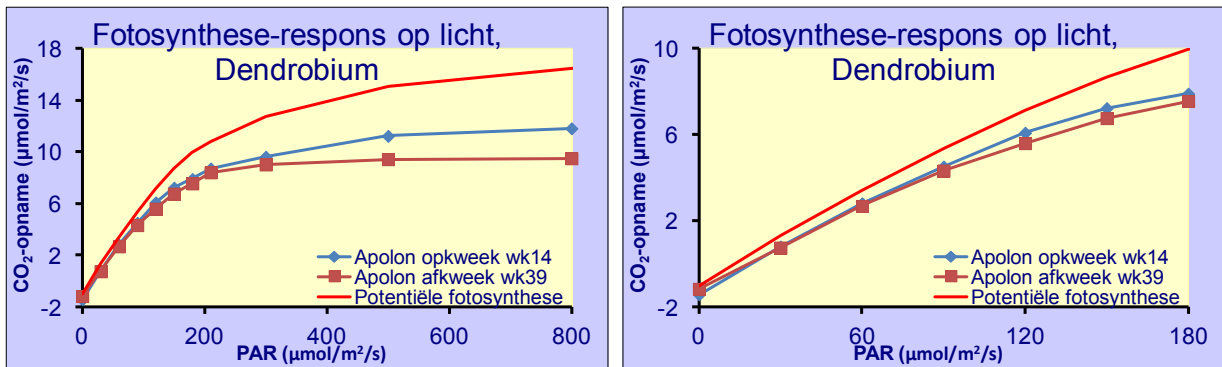


Foto 2. Kleurindicator met bijbehorende pH en toepassing van de CAM-toets bij *Phalaenopsis* 'Ikaria' vroeg in de ochtend. De volgroeide bladeren kleurden de rode neutrale vloeistof direct geel (zuur), conclusie: bladeren hebben CAM-fotosynthese. De hartbladeren kleurden de vloeistof oranje, conclusie: waarschijnlijk ook al CAM-fotosynthese met nog maar een kleine malaatopbouw in de nacht.

3 Resultaten fotosynthesemetingen

3.1 Effect van groeistadium op de fotosynthese?

De fotosynthese-lichtrespons verschilde bij lichtintensiteiten van 210 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ en lager nauwelijks tussen de opkweek en de afkweek (Figuur 5). De fotosynthese onder hogere lichtniveaus lag op alle drie de meetmomenten (augustus, november en februari) bij de afkweek iets lager dan bij de opkweek. In figuur 5 wordt ook de potentiële fotosynthese weergegeven (rode lijn). Deze lijn is bepaald door middel van chlorofyl-fluorescentie (voor uitleg chlorofyl-fluorescentie zie Pot *et al.*, 2011) en verschilde niet of nauwelijks tussen opkweek en afkweek. Of de gerealiseerde fotosynthese in de buurt komt van de rode lijnen, is onder andere afhankelijk van de beschikbaarheid van CO_2 en de mate van huidmondjesopening. In alle drie de seizoenen waarin gemeten is, was overdag de huidmondjesopening in de afkweek consequent zo'n 40% lager dan in de opkweek. Opvallend is dat zelfs bij lichtintensiteiten van 180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ en lager de potentiële fotosynthese niet gehaald wordt (Figuur 5 rechts), terwijl dit bij bijvoorbeeld *Alstroemeria* met een vergelijkbare huidmondjesopening en potentiële fotosynthese wel gehaald wordt (Trouwborst *et al.* 2015). Dit kan er mee te maken hebben dat het CO_2 bij de dikke, vlezige bladeren van *Dendrobium nobile* moeilijker bij de bladgroenkorrels (chloroplasten) terecht komt dan bij het dunne blad van *Alstroemeria*. Dit wordt aangeduid met het woord mesofyl-weerstand (Pons *et al.* 2009). Mogelijk kan het er ook op duiden dat bij *Dendrobium nobile* 'Apolon' deels CO_2 uit malaat vrij komt (i.e. CAM-fotosynthese; zie verder paragraaf 3.5).

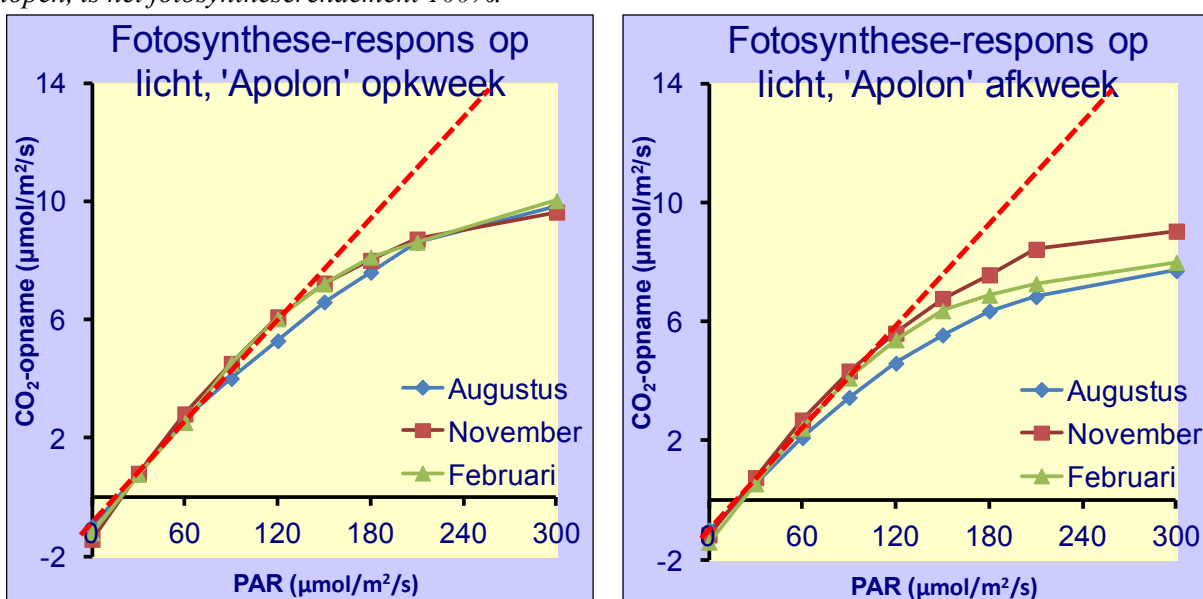


Figuur. 5. Lichtrespons van de fotosynthese van *Dendrobium nobile* 'Apolon' in de opkweek en de afkweek. De rode lijn geeft aan wat potentieel haalbaar is. Of de gerealiseerde fotosynthese in de buurt komt van de rode lijn is o.a. afhankelijk van de beschikbaarheid van CO_2 en de huidmondjesopening. De rechterfiguur is ingezoomd op de lage lichtintensiteiten. Alle lichtrespons-curves zijn gemeten bij 600 ppm CO_2 (data november).

3.2 Grenswaarden belichting per seizoen

In onderstaande figuur (behorend bij tabel 2) staat de gemiddelde lichtrespons van de fotosynthese weergegeven per seizoen. De lijnen zijn ‘ingezoomd’ op lage lichtintensiteiten (tot 300 μmol). Het lichtrendement nam in de afkweek iets sneller af dan in de opkweek. In november en februari blijft voor de opkweek het lichtrendement boven 95% tot een intensiteit lamplicht plus daglicht van 120 μmol en voor de afkweek 90 μmol (Tabel 2). Boven deze lichtintensiteit daalt het lichtrendement snel en wordt het sneller onrendabel om door te gaan met belichten.

Tabel 2. Verloop van het fotosyntheserendement bij toenemend lichtniveau voor *Dendrobium nobilè* ‘Apolon’ in de opkweek en afkweek. Zolang als de gemeten lijnen evenwijdig met de rode stippellijn lopen, is het fotosyntheserendement 100%.



PAR	augustus	november	februari	PAR	augustus	november	februari	Februari
0-30	100%	100%	100%	0-30	100%	100%	100%	
30-60	100%	100%	100%	30-60	100%	100%	100%	
60-90	86%	100%	100%	60-90	86%	100%	100%	
90-120	81%	100%	95%	90-120	73%	81%	82%	
120-150	83%	72%	75%	120-150	60%	74%	62%	94%
150-180	64%	49%	58%	150-180	51%	54%	33%	93%
180-210	63%	46%	32%	180-210	31%	50%	24%	90%
210-300	26%	19%	30%	210-300	18%	13%	15%	59%
300-500	12%	15%	13%	300-500	14%	4%	6%	25%
500-800	5%	4%	5%	500-800	3%	0%	2%	15%

Concreet betekent dit het volgende voor een aantal voorbeeldsituaties:

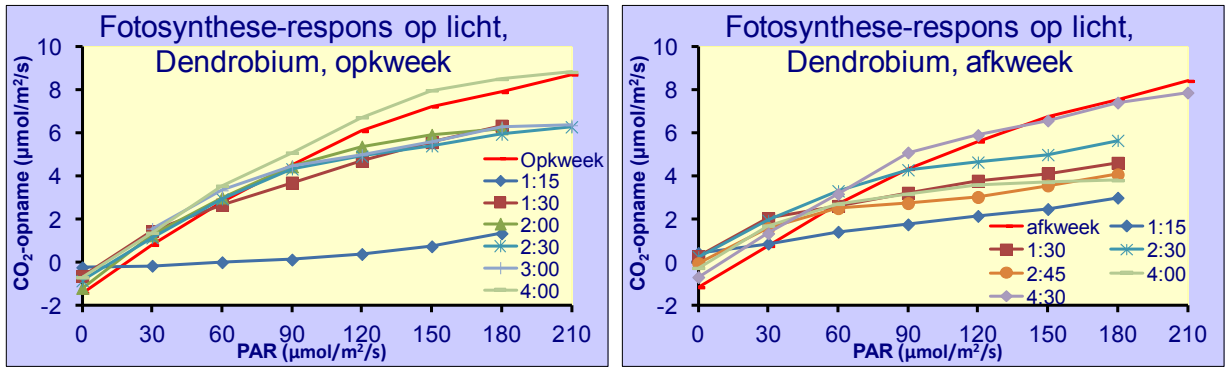
- *Situatie 1.* De lampen met een lichtintensiteit van $90 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ staan in de winter om 7:00 's ochtends aan en de lichtintensiteit aan daglicht is verwaarloosbaar. → Het rendement voor lamplicht op de fotosynthese is 100%.
- *Situatie 2.* De lampen met een lichtintensiteit van $90 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ staan om 10.00 's ochtends aan. Op een bewolkte dag in februari is de zonlichtintensiteit in de kas zo'n $60 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. → Bij elkaar is er dan $150 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ licht in de kas → Het rendement voor lamplicht op de fotosynthese ligt bij de opkweek voor de eerste $60 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ op 95% en zak voor de laatste $30 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ naar 75 %. Bij de afkweek zakt dit per $30 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ van 100% naar 82% naar 62%.
- *Situatie 3.* De lampen met een lichtintensiteit van $90 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ staan om 10.00 's ochtends aan. Op een heldere dag in februari is de zonlichtintensiteit in de kas al $150 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. → Bij elkaar is er dan $240 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ licht in de kas → rendement van het lamplicht op de fotosynthese zakt per $30 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ voor de opkweek naar 58-32-30% en voor de afkweek naar 33-24-15%. Hier kan, de overweging gemaakt worden om, indien mogelijk, voor de opkweek de helft of tweederde van de belichting af te schakelen en voor de afkweek geheel af te schakelen.

Een rendement van 100% lichtbenutting is geen vereiste; soms zijn de kwaliteitseisen en een strak teeltschema overwegingen om bij een lager rendement het licht toch aan te laten. De balans tussen de extra kosten van belichting tegenover de meeropbrengst door de hogere fotosynthese en/of andere kwaliteitsaspecten bepalen waar het economische optimum uiteindelijk ligt. Duidelijk is dat het rendement van belichting buiten de natuurlijke dag om hoger is dan belichting tijdens de natuurlijke dag. Als een kortere nacht geen negatieve effecten heeft, dan is dit aan te raden.

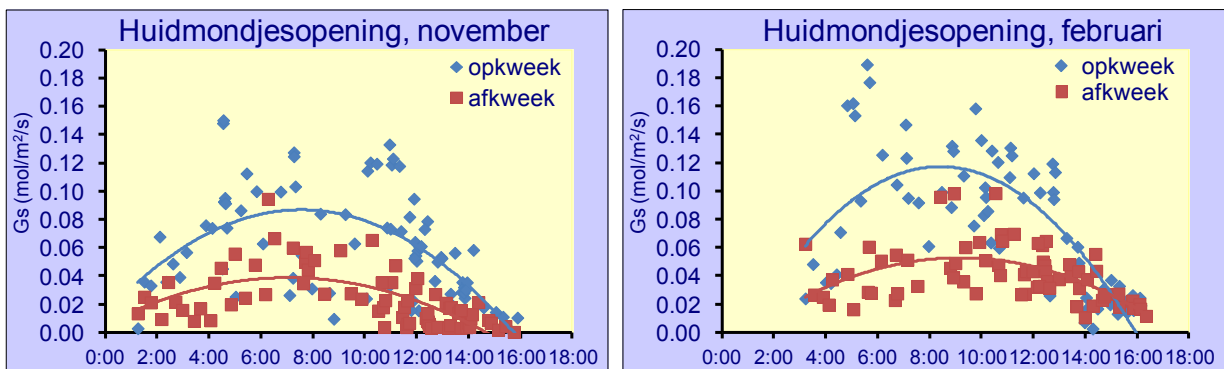
3.3 Anders belichten begin en einde dag?

Bij 'Apolon' is er, vooral in de afkweek, een fors opstart-effect van de fotosynthese (Figuur 6). Gegeven de lichtintensiteit SON-T ($\sim 100 \mu\text{mol}$) in de kas, duurt het opstarteffect zo'n 1 uur in de opkweek en zo'n 3 uur in de afkweek. Voor hogere lichtintensiteiten duurt het nog langer voordat de gemiddelde dagwaarde (rode lijn in Figuur 6) bereikt wordt. Dit opstarteffect wordt vooral veroorzaakt doordat de huidmondjes, zeker in de afkweek, maar langzaam open gaan (Figuur 7). Gemiddeld stonden de huidmondjes in de opkweek verder open dan in de afkweek. De ETR³ was alleen bij de eerste meting lager. Zeker in de afkweek verdient het dus de aanbeveling om gedurende de eerste uren van de ochtend slechts de helft van de lampen aan te zetten (uitgaande van volle intensiteit belichting $\pm 100 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$). In de opkweek kan overwogen worden om het eerste half uur de helft aan te schakelen alvorens op te schakelen naar 100%.

³ ETR staat voor elektronentransport, de snelheid van de lichtreactie van de fotosynthese. Voor details, zie Pot *et al.* 2011.

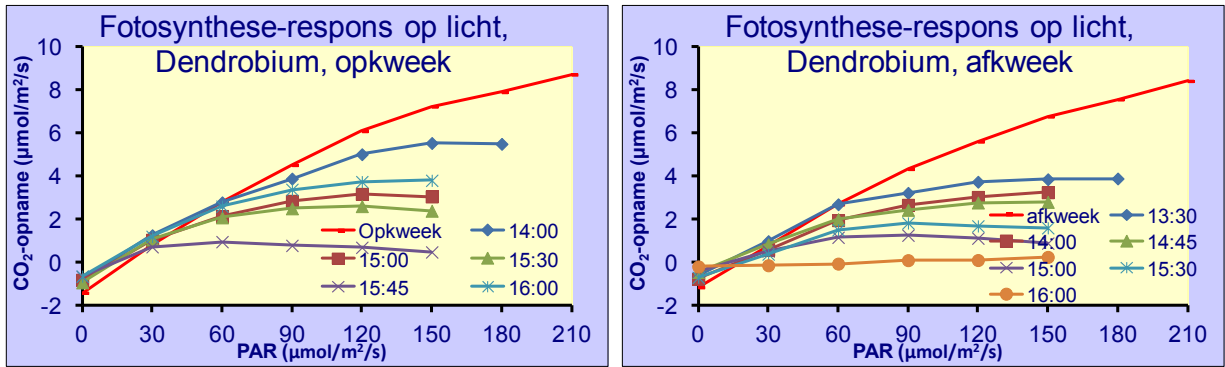


Figuur 6. Effect van het begin van de dag op de fotosynthese-lichtrespons van 'Apolon' in de opkweek en de afkweek in november. De lampen gingen aan om 1:15 uur. De rode lijn geeft de waarden van de fotosynthese van overdag weer. De data van februari liet hetzelfde beeld zien.



Figuur 7. Verloop van de huidmondjesopening (uitgedrukt in geleidbaarheid, G_s) over de dag van *Dendrobium nobilé* 'Apolon' in de opkweek en de afkweek in november en februari. De lampen gingen respectievelijk aan om 1:15 en om 3:00 uur. De lijnen geven een ruwe trend weer.

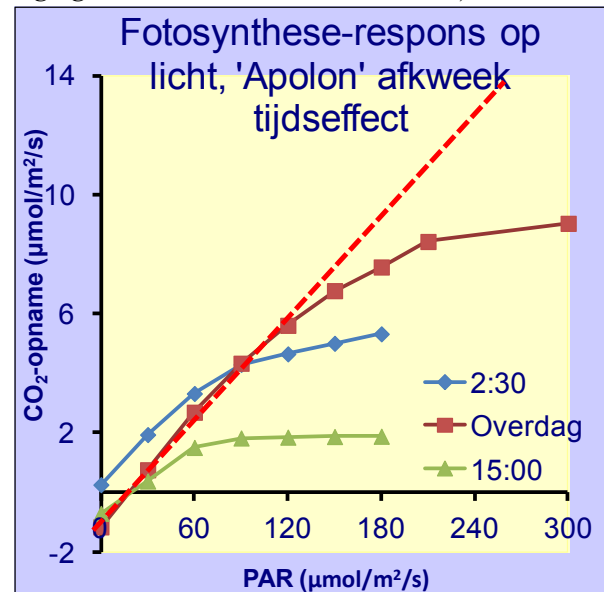
In november begon na 14:00 uur in de op- en afkweek de fotosynthese boven 60 μmol in te zakken (Figuur 8). Dit werd voornamelijk veroorzaakt door dichtlopende huidmondjes en niet door de ETR. In november gingen om 16:00 uur de lampen uit en het energiedoek (sls 10 ultra+) dicht om 16:30 uur. De data uit februari lieten hetzelfde beeld zien. Vaak zal het rendement van de belichting bovenop het aanwezige daglicht zo laag zijn dat de belichting in de middag gedeeltelijk of volledig uit kan (Tabel 3).



Figuur 8. Effect van het einde van de dag op de fotosynthese-lichtrespons van *Dendrobium nobilé* 'Apolon' in de opkweek en de afkweek in november. De rode lijn geeft de waarden van de fotosynthese van overdag weer. De data uit februari lieten hetzelfde beeld zien.

Tabel 3. Verloop van het fotosyntheserendement bij toenemend lichtniveau voor *Dendrobium nobilé* 'Apolon' in de afkweek. Zolang als de gemeten lijnen evenwijdig met de rode stippellijn lopen, is het fotosyntheserendement 100% (data november, de lampen gingen aan om 1:15 en uit om 16:00).

PAR daglicht + lamplicht	Begin dag 2:30	overdag	Eind dag 15:00
0-30	100%	100%	100%
30-60	88%	100%	72%
60-90	62%	100%	20%
90-120	22%	81%	2%
120-150	22%	74%	1%
150-180	20%	50%	0%
180-210		54%	
210-300		13%	



3.4 Effect van de huidmondjes op de fotosynthese?

De openingsgrootte van de huidmondjes heeft een zeer fors effect op de fotosynthese (Figuur 9). De fotosynthese neemt in eerste instantie lineair toe met de huidmondjesopening om vervolgens af te vlakken. Voor de fotosynthese is het dus zeer belangrijk om de huidmondjes zoveel mogelijk open te houden.

Oorzaken voor huidmondjessluiting kunnen zijn:

- Te hoog CO₂ (zie paragraaf 3.7)
- Te hoge VPD
- Tekort aan water

- Plantstadium ('uitontwikkelde plant' kan tekort aan sinks voor assimilaten hebben)
- Blad raakt aan het einde van de dag vol met zetmeel, dus koppeling aan dagsom licht

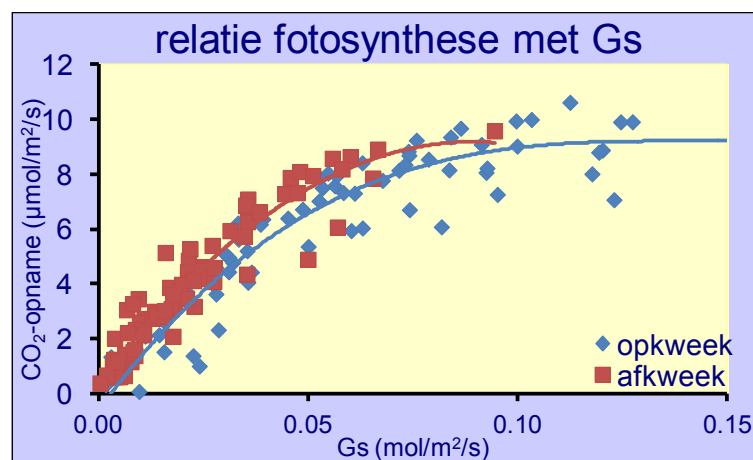
Het verdient de aanbeveling om te achterhalen wat de oorzaak is van de huidmondjessluiting bij *Dendrobium nobilé*. Het voorkomen hiervan en dus het op gang houden van het fotosynthese-rendement biedt mogelijkheden voor productietoename. En mocht blijken dat de plant geen behoefte heeft aan meer assimilaten, dan kan worden bespaard op belichting en CO₂.

3.4.1 Watergift

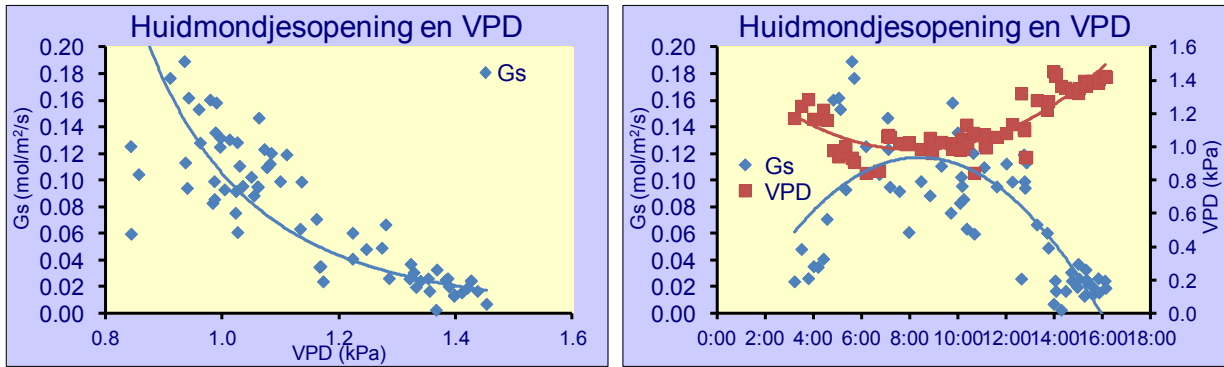
Tijdens de metingen in november is ook de planttemperatuur gemeten. In de opkweek waren potten aan de linkerkant van een looppaadje goed nat. Hieraan werd de fotosynthese gemeten. Op de roltafels aan de rechterkant van het looppaadje moesten nog worden water gegeven. De gewastemperatuur van de planten met natte potten was zo'n 23.5°C, terwijl de gewastemperatuur van de planten met droge potten 24.5-25°C was. Dit verschil in planttemperatuur kan alleen maar zijn veroorzaakt door een lagere verdamping en een kleinere huidmondjesopening. In Figuur 9 wordt duidelijk wat dat met de fotosynthese doet.

3.4.2 VPD

Uit paragraaf 3.3 is gebleken dat vooral tijdens de eerste en laatste uren van de dag de huidmondjesopening zwaar beperkend kan zijn voor de fotosynthese. In februari kon er een duidelijke relatie tussen de huidmondjesopening en de VPD worden gelegd (Figuur 10 links). De relatie was minder duidelijk in november. De hoge VPD kwam vooral voor in de vroege ochtend en de laatste uren van de dag (Figuur 10 rechts). Doordat momenten van een hoge VPD samenvielen met het begin en einde van de dag, kan er geen sluitende conclusie worden getrokken over of de hogere VPD nu een oorzaak is, of een gevolg van de huidmondjessluiting. Dit zal nader moeten worden onderzocht. Voor de zekerheid is het aan te bevelen om de VPD de eerste en laatste uren van de dag onder de 1 kPa te houden.



Figuur 9. Effect van huidmondjesopening (G_s) op de CO₂-opname bij 210 μmol PAR. De lijnen geven een ruwe trend weer (data november).

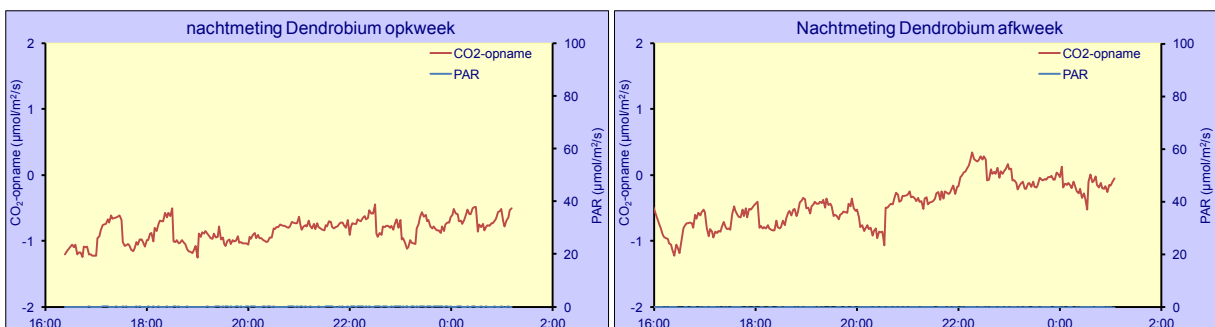


Figuur 10. Effect van VPD op de huidmondjesopening (links) en verloop Gs en VPD over de dag (rechts). De lijnen geven een ruwe trend weer (data februari).

3.5 CAM-eigenschappen bij *Dendrobium nobile*?

Op alle drie de meetmomenten is de CAM-toets (zie uitleg in paragraaf 2.4) uitgevoerd. In alle drie de seizoenen liet de CAM-toets kleuring zien van rood (neutraal) naar geel (dus zuur) in de ochtend en geen of mindere verkleuring in de middag (vloeistof blijft rood = neutraal). De CAM-toets laat zien dat om 3:00 uur (begin dag) de vloeistof van zowel ponsjes uit planten van opkweek als afkweek geel kleurt. Dit betekent dat in beide gevallen het blad zuur is. Bij de afkweek neemt de geelverkleuring in de tijd sterker af dan bij de opkweek (Foto 3 en 4). Dit laat zien dat het verschil in pH van de bladeren in de opkweek kleiner was dan dat van bladeren in de afkweek. Hoe groter het verschil in pH, hoe meer er sprake is van opbouw en afbraak van malaat, wat een kenmerk is voor het functioneren van het CAM-systeem. Het CAM mechanisme is dus bij de afkweek waarschijnlijk kwantitatief van groter belang dan bij de opkweek.

Welke van de drie genoemde systemen (CAM-cycling, Klassiek-CAM of CAM-idling; zie uitleg in hoofdstuk 1.2), kan echter met deze toets niet met zekerheid worden vastgesteld. Gezien het feit dat overdag de huidmondjes—zij het beperkt—open staan (Figuur 7), en er licht-afhankelijke CO_2 -opname is (C3-fotosynthese), valt de mogelijkheid van CAM-idling af. In november is 's nacht in de op- en afkweek nagegaan of er CO_2 -opname is zoals bij planten die klassiek-CAM zijn, zoals *Phalaenopsis*. Dit is echter niet het geval (Figuur 11). Hierdoor valt ook de optie Klassiek-CAM af en blijft de optie CAM-cycling over.



Figuur 11. Meting van de CO_2 -opname in de nacht van een blad in de opkweek en in de afkweek. Bij beide bladeren is er geen CO_2 -opname in de nacht waargenomen.

In Bijlage 3 zijn meer gedetailleerde gegevens opgenomen die de conclusie ondersteunen dat, bij de gemeten *Dendrobium nobilé* ‘Apolon’ planten, sprake is van CAM-cycling.

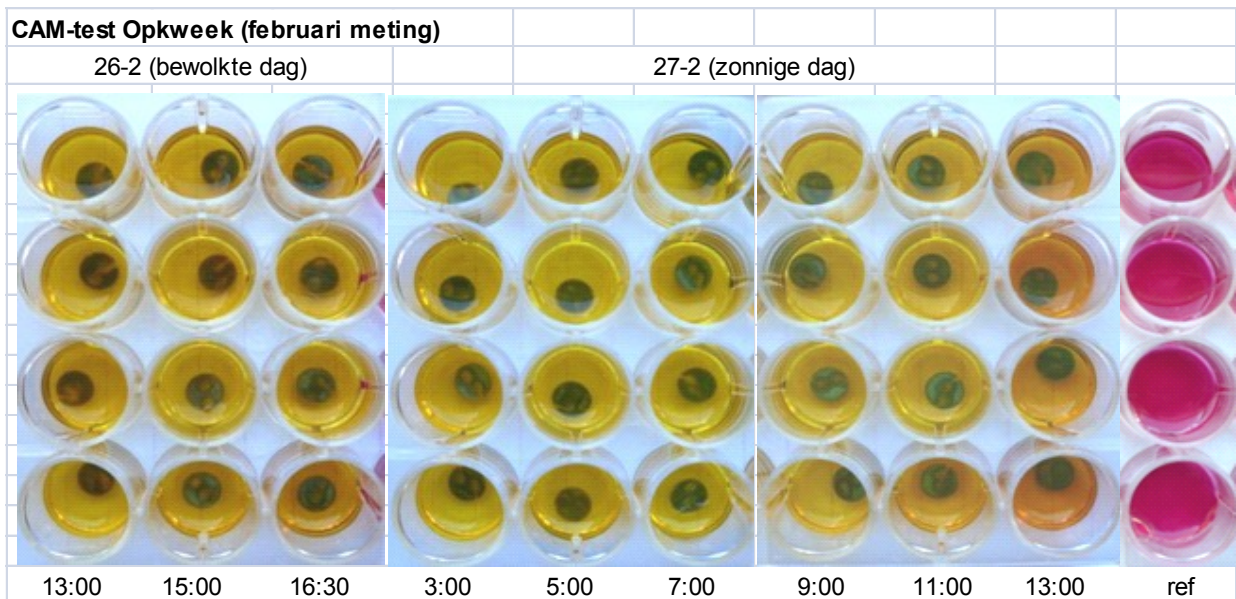


Foto 3. CAM-toets in de opkweek in februari. Op 26 februari blijft er geelverkleuring tot einde dag, het malaat is dus nog niet op. Op 27 februari (zonnigere dag) is er al duidelijk oranjekeuring om 13:00 uur. Op een zonnigere dag is het malaat dus eerder op. In november en augustus werd er in de opkweek een sterkere verkleuring aan het einde van de dag waargenomen.

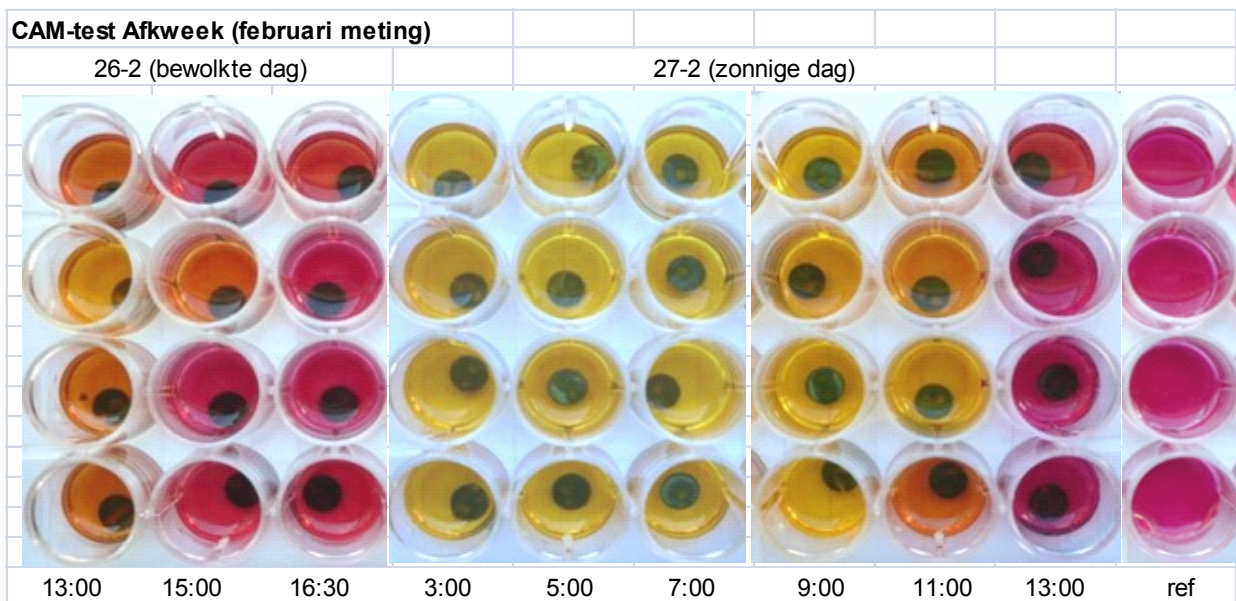


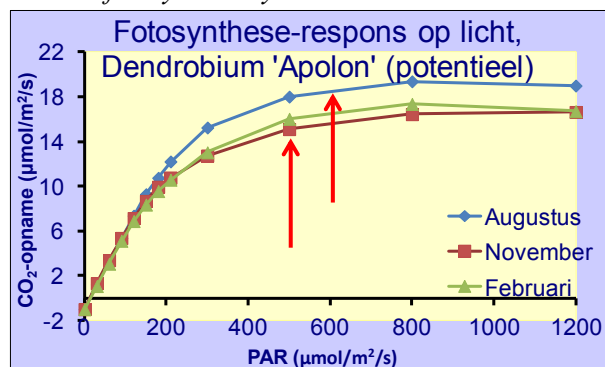
Foto 4. CAM-toets in de afkweek in februari. Op 26 februari is er al om 13:00 uur oranjekeuring. Het malaat begint dus op te raken. Op 27-2 (zonnigere dag) begint dit al rond 11:00. Op een zonnigere dag is het malaat dus eerder op.

3.6 Grenswaarden scherming bij hoge instraling

Bij de getekende rode pijlen in de figuren bij Tabel 4 is het lichtrendement dermate laag dat langdurige blootstelling schade aan het fotosynthese-systeem in het blad kan geven. Bij *Dendrobium nobilé* cultivars die gevoelig zijn voor bladschade, wordt schermen aangeraden.

Tabel 4. Lichtgrens waarboven er lichtstress ontstaat aan het fotosynthesesysteem.

	PAR binnen ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)	Straling buiten (Watt/m^2)
Augustus	600	~400
November	500	~330
Februari	500	~330

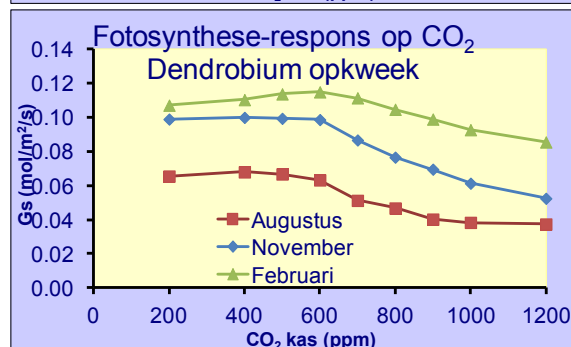
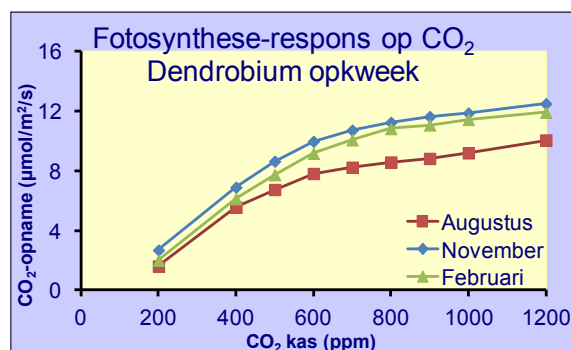


3.7 Grenswaarden CO₂-dosering

Net als de fotosynthese-respons op toenemend licht laat de fotosynthese-respons op toenemend CO₂ een verzadiging zien: naarmate er meer CO₂ gedoseerd wordt, wordt de toename in CO₂-opname (fotosynthese) steeds kleiner. De opname blijft, door de beperkte huidmondjesopening van de gemeten planten, op de korte termijn vrij lang doorstijgen (Tabel 5). Echter, de huidmondjes geven boven de 600 ppm een sterke sluitingsreactie op een verhoogde CO₂-concentratie. Op de langere termijn ligt vermoedelijk het optimum niet ver boven de 600 ppm. Eenzelfde sluitingsreactie op verhoogd CO₂ is waargenomen bij Bromelia Aechmea en Phalaenopsis (beide klassiek CAM-planten; zie Trouwborst *et al.* 2013ab).

Tabel 5. Rendement CO₂-dosering van *Dendrobium nobilé* 'Apolon' in de opkweek bij een lichtniveau van 210 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ PAR. In de afkweek werd een eenzelfde patroon waargenomen. Vanwege de sluitingsreactie van de huidmondjes boven de 600 ppm wordt aangeraden niet veel hoger dan 600 ppm te doseren.

CO ₂ in kas (ppm)	augustus % t.o.v. 400ppm	november	februari
200	29%	39%	33%
400	100%	100%	100%
500	122%	125%	126%
600	141%	145%	150%
700	148%	156%	165%
800	155%	163%	177%
900	159%	169%	181%
1000	166%	172%	187%
1200	181%	181%	195%



In absolute zin heeft CO₂ steeds meer effect naarmate er meer licht is. Een getallenvoorbeeld maakt dit duidelijk:

- Lichtintensiteit in de kas is 100 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$: bij 400 ppm is de fotosynthese 5.0 en bij 600 ppm neemt de fotosynthese 50% toe → Dit geeft een toename van 2.5 naar 7.5.
- Lichtintensiteit in de kas is 500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$: bij 400 ppm is de fotosynthese 15.0 en bij 600 ppm neemt de fotosynthese weer 50% toe → Dit geeft een toename van 7.5 naar 22.5.

4 Conclusies en advies

Dendrobium nobilé kan—fotosynthetisch gezien—redelijk veel licht aan ten opzichte van andere orchideeën als *Miltoniopsis* en *Phalaenopsis*, maar fors minder dan bijvoorbeeld een tomaten- of chrysantengewas. In Tabel 6 staan de grenzen voor maximale lichtbenutting voor de fotosynthese, het CO₂-verzadigingsniveau en het lichtniveau waarboven lichtstress kan optreden.

Tabel 6. Grenswaarde lichtintensiteit die nog voor 100% benut wordt en adviezen CO₂-dosering en lichtscherming.

	100% lichtbenutting (daglicht+lamplicht) tot aan:	CO ₂ -maximum	Lichtverzadiging (lichtstress), schermen bij:
Augustus	90 µmol	600-700 ppm	600 µmol
November	90 µmol	600-700 ppm	500 µmol
Februari	90 µmol	600-700 ppm	500 µmol

Uit de metingen gepresenteerd in paragraaf 3.5 en Bijlage 3 blijkt dat het CAM-systeem op de achtergrond meedraait. Uit de wetenschappelijke literatuur blijkt dat binnen de familie *Dendrobium* er verschillende typen fotosynthese zijn. Qiu *et al.* 2015 laten zien dat *Dendrobium loddigesii* een obligate CAM-plant is. *Dendrobium crepidatum* en *Dendrobium fimbriatum* zijn geïdentificeerd als obligate C3-planten. In contrast hiermee lieten *Dendrobium chrysotoxum* en *Dendrobium nobilé* gedurende de nacht onder normale watergift, geen positieve netto CO₂-opname en lage ΔpH waarden zien, dus hier was sprake van C3-fotosynthese. Echter deze planten hadden een positieve netto CO₂-opname en grote ΔpH waarden gedurende de nacht na een droogtestress van 21-28 dagen zonder water, dus hier was wel sprake van CAM-fotosynthese. Deze laatste twee soorten werden dus geïdentificeerd als facultatieve CAM planten. Ook Su en Zhang (2003) laten zien dat *Dendrobium nobilé* naar gelang de omstandigheden kan switchen tussen C3 en CAM. Voor de teelt van *Dendrobium nobilé* is het dus zaak dat de planten niet switchen van C3 naar CAM. Het voorkomen van droogtestress door regelmatige watergift en een niet te hoge VPD zijn hiervoor waarschijnlijk belangrijke maatregelen.

De openingsgrootte van de huidmondjes is een belangrijk aandachtspunt, vanwege het sterke verband met de fotosynthese en daarmee met het rendement van lichtbenutting. Een gelimiteerde huidmondjes-opening kan veroorzaakt worden door een te droge pot (watergift) en ook door een te hoge CO₂-concentratie in de kas. Daarnaast was aan het begin en einde van de dag de huidmondjesopening laag. Dit viel tevens samen met een VPD boven de 1 kPa. Het vergt nader onderzoek om uit te zoeken of een lagere VPD de huidmondjesopening aan het begin van de dag versnelt en huidmondjessluiting aan het einde van de dag voorkomt.

Overige opmerkingen:

- Maximale lichtbenutting hoeft niet gelijk op te lopen met het economisch optimum.
 - Zoek balans tussen extra kosten belichting en meeropbrengst door hogere fotosynthese en/of kwaliteit.
- Lange termijn effecten van CO₂ doseren op de huidmondjes zijn onbekend.
 - Zorg voor de zekerheid dat de concentratie niet hoger is dan het punt waar het optimale rendement bereikt wordt!
 - Herkomst CO₂:
 - Doseren zuiver CO₂ is duur.
 - Hoge concentratie rookgassen geeft risico op verontreiniging (NO_x, ethyleen, etc.)
 - ‘Verwende’ bladeren (lagere CO₂-benutting bij continue blootstelling aan hoog CO₂).
 - Optimaal voor de plant is niet altijd economisch rendabel!
 - afhankelijk van de CO₂-kosten (raamstand / ventilatievoud)

Referenties

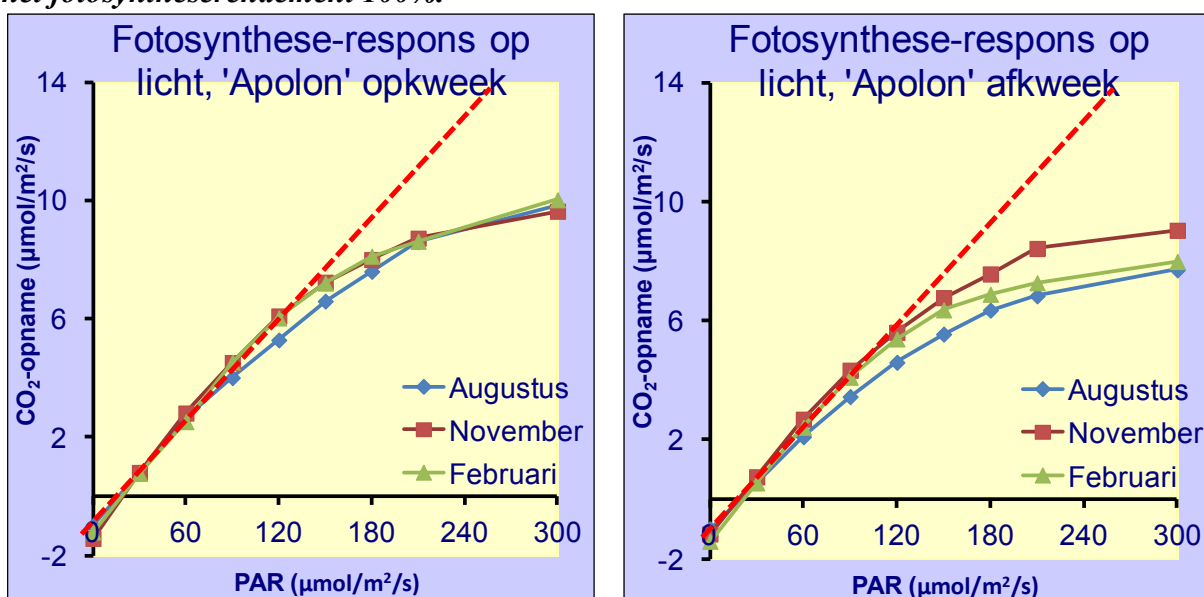
- Borland AM, Barrera Zambrano VA, Ceusters J, Shorrocks K.** 2011. The photosynthetic plasticity of crassulacean acid metabolism: an evolutionary innovation for sustainable productivity in a changing world. *New Phytologist* 191, 619-633.
- Matiz A, Miotto PT, Mayorga AY, Freschi L, Mercier H.** 2013. CAM photosynthesis in Bromeliads and Agaves: What can we learn from these plants? In: Dubinsky Z, ed. *Photosynthesis: InTech*, 91-134.
- Pons TL, Flexas J, von Caemmerer S, Evans JR, Genty B, Ribas-Carbo M, Brugnoli E.** 2009. Estimating mesophyll conductance to CO₂: methodology, potential errors, and recommendations. *Journal of Experimental Botany* 60, 2217-2234.
- Pot CS, Trouwborst G, Schapendonk AHCM.** 2011. Handleiding gebruik van plantsensoren voor de fotosynthese in de praktijk. Wageningen: Plant Dynamics B.V., 28p.
- Pot CS, de Vreede SJM, Trouwborst G, Hogewoning SW.** 2015. Activeren van de fotosynthese door sturing op huidmondjesopening. Plant Dynamics B.V. & Plant Lighting B.V., Randwijk. 53p.
- Qiu S, Sultana S, Liu ZD, Yin LY, Wang CY.** 2015. Identification of obligate C₃ photosynthesis in *Dendrobium*. *Photosynthetica* 53, 168-176.
- Raymond J, Ritchie RJ, Bunthawin S.** 2010. The use of Pulse Amplitude Modulation (PAM) Fluorometry to measure photosynthesis in a CAM Orchid, *Dendrobium* spp. (*D. cv. Viravuth Pink*). *Int. J. Plant Sci.* 171(6):575–585.
- Su W, Zhang G.** 2003. Primary study on photosynthetic characteristics of *Dendrobium nobile*. *Journal of Chinese medicinal materials* 26, 157-159.
- Trouwborst G, Hogewoning SW, Pot CS.** 2014. Minder belichten *Phalaenopsis* zonder productieverlies? Plant Lighting B.V., Bunnik. 60p.
- Trouwborst G, Hogewoning SW, Pot CS.** 2015. Meer rendement uit licht en CO₂ bij *Alstroemeria*. Bunnik: Plant Lighting B.V. & Plant Dynamics B.V., 26p.
- Trouwborst G, Hogewoning SW, Pot CS.** 2013a. Meer rendement uit licht en CO₂ bij *Bromelia*. Bunnik: Plant Lighting B.V. & Plant Dynamics B.V., 34p.
- Trouwborst G, Hogewoning SW, Pot CS.** 2013b. Meer rendement uit licht en CO₂ bij *Phalaenopsis*. Bunnik: Plant Lighting B.V. & Plant Dynamics B.V., 28p.

Bijlage 1. Protocol belichting en CO₂-dosering *Dendrobium nobile*

Grenswaarden belichting per seizoen

- Klein verschil in lichtrendement tussen de opkweek en afkweek.
- Slechts beperkt verschil in lichtrendement tussen november en februari.
- Grenswaarde >90% lichtrendement: 120 μmol in de opkweek en in de afkweek 90 μmol (Tabel 1).

Tabel 1. Verloop van het fotosyntheserendement bij toenemend lichtniveau (daglicht+lamplicht). Zolang als de gemeten lijn evenwijdig met de rode stippellijn loopt, is het fotosyntheserendement 100%.



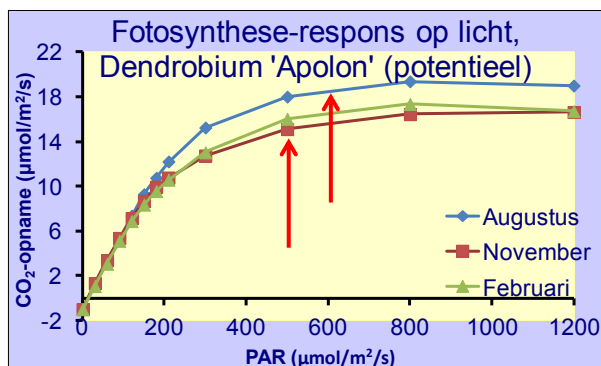
PAR	augustus	november	februari	PAR	augustus	november	februari	Februari
0-30	100%	100%	100%	0-30	100%	100%	100%	
30-60	100%	100%	100%	30-60	100%	100%	100%	
60-90	86%	100%	100%	60-90	86%	100%	100%	
90-120	81%	100%	95%	90-120	73%	81%	82%	
120-150	83%	72%	75%	120-150	60%	74%	62%	94%
150-180	64%	49%	58%	150-180	51%	54%	33%	93%
180-210	63%	46%	32%	180-210	31%	50%	24%	90%
210-300	26%	19%	30%	210-300	18%	13%	15%	59%
300-500	12%	15%	13%	300-500	14%	4%	6%	25%
500-800	5%	4%	5%	500-800	3%	0%	2%	15%

Grenswaarden scherming bij hoge instraling

- Langdurig hoge instraling geeft schade aan het fotosynthese-systeem in het blad.
- Bij lichtniveaus hoger dan de rode pijlen in de figuur bij Tabel 2 ontstaat er lichtstress.
- Bij rassen die gevoelig zijn voor bladschade, wordt schermen bij deze niveaus aangeraden.

Tabel 2. Lichtgrens waarboven er lichtstress ontstaat.

	PAR binnen ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)	Straling buiten (Watt/ m^2)
Augustus	600	~400
November	500	~330
Februari	500	~330

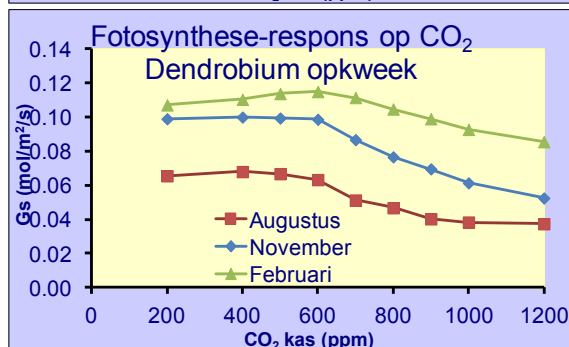
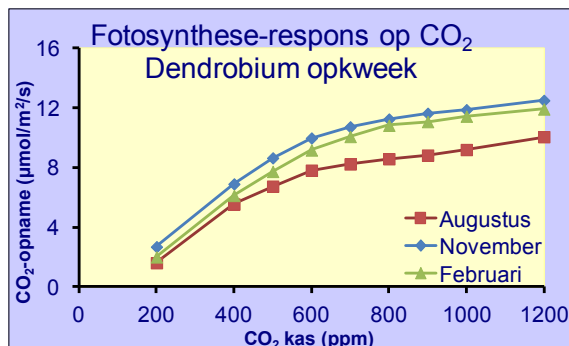


Grenswaarden CO₂-dosering

- Bij lichtniveaus rond de 210 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ PAR lopen boven de 600 ppm de huidmondjes dicht. Geadviseerd wordt om maximaal 600-700 ppm CO₂ aan te houden (Tabel 3).

Tabel 3. Rendement CO₂-dosering.

CO ₂ in kas (ppm)	augustus % t.o.v. 400ppm	november	februari
200	29%	39%	33%
400	100%	100%	100%
500	122%	125%	126%
600	141%	145%	150%
700	148%	156%	165%
800	155%	163%	177%
900	159%	169%	181%
1000	166%	172%	187%
1200	181%	181%	195%



In absolute zin heeft CO₂ steeds meer effect naarmate er meer licht is. Een getallenvoorbeeld maakt dit duidelijk:

- Lichtintensiteit in de kas is 100 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$: bij 400 ppm is de fotosynthese 5.0 en bij 600 ppm neemt de fotosynthese 50% toe → dit geeft een toename van 2.5 naar 7.5.
- Lichtintensiteit in de kas is 500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$: bij 400 ppm is de fotosynthese 15.0 en bij 600 ppm neemt de fotosynthese 50% toe → dit geeft een toename van 7.5 naar 22.5

Hierbij dient wel opgemerkt te worden dat bij een hoge instraling de ramen vaak (ver) open staan. Behoud van een hoge CO₂-concentratie in de kas vergt dan een hoge dosering en is daardoor wellicht niet rendabel.

Anders belichten begin en einde dag?

- Er wordt een fors rendementsverlies waargenomen gedurende de eerste en laatste uren van de dag, doordat de huidmondjesopening beperkend is voor de fotosynthese. Vooral in de afkweek is de huidmondjesopening zeer beperkt.
 - In de afkweek verdient het de aanbeveling om gedurende de eerste uren van de ochtend slechts de helft van de lampen aan te zetten (uitgaande van volle intensiteit belichting $\pm 100 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$).
 - In de opkweek kan overwogen worden om het eerste halfuur de helft aan te schakelen alvorens op te schakelen naar 100%.
 - In de middag is het rendement van de belichting bovenop het aanwezige daglicht vaak zo laag dat de belichting in de middag gedeeltelijk of volledig uit kan.
- Het is aan te raden om op die momenten de CO₂ rond de 600 ppm te houden om verder verlies aan lichtrendement te voorkomen.
- Mogelijk draagt een VPD van onder de 1 kPa hier ook aan bij.

Overige opmerkingen

- Maximale lichtbenutting hoeft niet gelijk op te lopen met het economisch optimum.
 - Zoek balans tussen extra kosten belichting en meeropbrengst door hogere fotosynthese en/of kwaliteit.
- Lange termijn effecten van CO₂ doseren op de huidmondjes zijn onbekend.
 - Zorg voor de zekerheid dat de concentratie niet hoger is dan het punt waar het optimale rendement bereikt wordt!
 - Herkomst CO₂:
 - Doseren zuiver CO₂ is duur.
 - Hoge concentratie rookgassen geeft risico op verontreiniging (NO_x, ethyleen, etc.)
 - ‘Verwende’ bladeren (lagere CO₂-benutting bij continue blootstelling aan hoog CO₂).
 - Optimaal voor de plant is niet altijd economisch rendabel!
 - Afhankelijk van de CO₂-kosten (raamstand / ventilatievoud)

Bijlage 2. Omrekeningstabel Lux, Watt, μmol

PAR-licht is licht dat beschikbaar is voor de fotosynthese en heeft een bereik van 400-700 nm. PAR-licht wordt uitgedrukt in aantal deeltjes ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) en niet in energie (W/m^2). PAR staat voor photosynthetically active radiation (=fotosynthetisch actieve straling). Soms wordt ook PPF (photosynthetic photon flux density) gebruikt. In de tabel wordt een omrekening gegeven.

Als er geen PAR-sensor in de kas beschikbaar is, dan kan op basis van de buitenstraling een schatting worden gemaakt van de lichtintensiteit in de kas:

- Buitenstraling (Kip solarimeter) meet globale straling (energie) in W/m^2 ($=\text{J}/\text{m}^2/\text{s}$)
- $1 \text{ W}/\text{m}^2$ globale straling $\approx 2.15 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ PAR
- Kassen hebben een transmissie variërend tussen de 70-80%
- Omrekeningsfactor voor Watt buiten naar $\mu\text{mol}/\text{s}$ binnen: 1W buiten $= 2.15 * 0.7 = 1.5 \mu\text{mol}$ PAR binnen. Het getal 0.7 staat voor de kasdektransmissie.

Omrekeningstabel van Lux en Watt naar μmol PAR

PAR ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) (in de kas)	Lux SON-T*	Solarimeter (Watt/m^2) (buiten de kas)**
30	2300	20
60	4600	40
90	6900	60
120	9200	80
150	11500	100
180	13800	120
210	16200	140
240	18500	160
270	20800	180
300	23100	200
400		270
500		330
800		530
1200		800
1600		1060

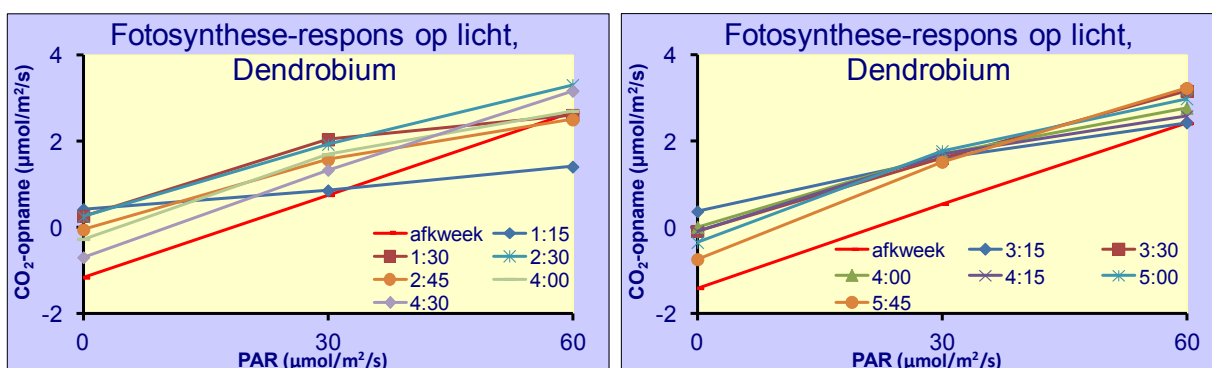
*Omrekeningsfactor voor lux naar $\mu\text{mol}/\text{s}$: $1000 \text{ lux SON-T} = 13 \mu\text{mol}/\text{s}$

**Omrekeningsfactor voor Watt buiten naar $\mu\text{mol}/\text{s}$ binnen: 1W buiten $= 2.15 * 0.7 = 1.5 \mu\text{mol}$ PAR binnen. De factor 0.7 is een gemiddelde kastransmissie.

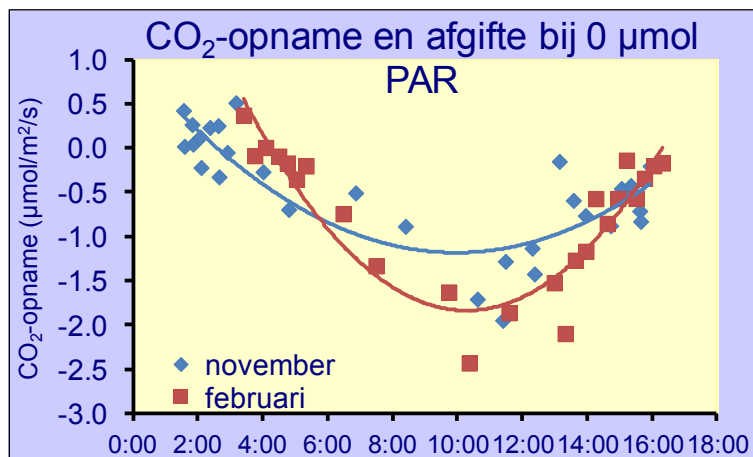
Bijlage 3 CAM-eigenschappen *Dendrobium nobilé*

In aanvulling op de genoemde zaken in paragraaf 3.5 worden hier nog enkele gemeten zaken toegelicht aangaande de CAM-eigenschappen van *Dendrobium nobilé*.

Opvallend is dat de metingen in de vroege ochtend een CO₂ opname van nul of zelfs een heel kleine positieve CO₂-opname laten zien als het meetlicht in de Licor fotosynthese meetkop kortstondig uit staat (Figuur 12). Dit terwijl normaal bij C₃ planten een negatieve waarde gemeten wordt in donker vanwege de donkeradenmhaling van de plant (respiratie). Tot zo'n 60 $\mu\text{mol PAR}$ ligt de CO₂-opname zelfs hoger dan de waarden die overdag (rode lijn) gemeten zijn. Dit suggereert dat tijdens de ochtenduren tussen globaal 1:00 en 4:00 uur de malaatpool gevuld wordt. Waarschijnlijk wordt in de nacht de CO₂ afkomstig van de respiratie ook vastgehouden, omdat de eerste metingen van de CAM-toets al een zuur blad laten zien. Rond 4:30 (lichtpaarse lijn in Figuur 12 links en Figuur 6 rechts) verloopt de curve hetzelfde als overdag (rode lijn), maar de CO₂-afgifte bij 0 $\mu\text{mol PAR}$ is nog vrij laag. Ditzelfde geldt voor de lijn van 5:45 (oranje) in februari (Figuur 12 rechts). In beide gevallen ligt de CO₂-afgifte rond de -0.5 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$ CO₂ (waarde bij 0 $\mu\text{mol PAR}$). Dit niveau van CO₂-afgifte (=respiratie) is op basis van de gehele lichtrespons te verwachten bij normale C₃-planten. Waarschijnlijk zijn alle waarden later op de dag die negatiever zijn dan -0.5 (tot -1.5 à -2.0; Figuur 13) toe te rekenen aan lekkage van CO₂ uit malaat-afbraak. Als dus 's ochtends de waarde van -0.5 bereikt wordt, duidt dit waarschijnlijk op het overgangsmoment tussen malaat-aanmaak en -afbraak. Figuur 13 laat zien dat rond 12:00 de CO₂-afgifte minder negatief wordt, wat suggereert dat de malaatpool begint op te raken.

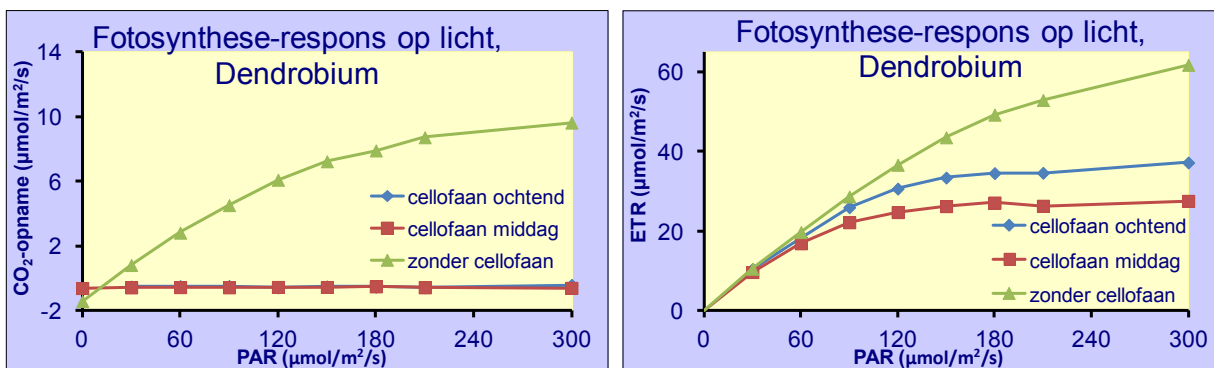


Figuur 12. Lichtrespons van *Dendrobium nobilé* in de afkweek kort nadat de belichting in de kas aangaat in november (links) en februari (rechts). Bij het kortstondig uitschakelen van het meetlicht werd een positieve CO₂-opname gemeten en tot zo'n 60 $\mu\text{mol PAR}$ ligt de CO₂-opname hoger dan de waarden die overdag (rode lijn) gemeten zijn.



Figuur 13. CO_2 -opname en afgifte bij 0 μmol PAR (kortstondig uitschakelen van het meetlicht in Licor fotosynthese meetkop) in de afkweek. Te zien is dat er aan het begin van de dag CO_2 -opname is en vervolgens neemt de afgifte van CO_2 toe (wordt negatiever) tot zo'n 10:00-12:00 uur om vervolgens weer af te nemen. Dit duidt op het opraken van de malaatpool. Waarschijnlijk is alles wat negatiever is dan -0.5 toe te rekenen aan lekkage van CO_2 uit malaat-afbraak.

Als laatste zijn er nog metingen gedaan aan de ETR terwijl de huidmondjes kunstmatig zijn uitgeschakeld door cellofaan om het blad heen te wikkelen. Hierdoor kan er dus geen CO_2 van buiten het blad naar binnen komen. Bij C3-planten heeft dit een fors negatief effect op de ETR. Als het blad klassiek CAM is, komt er voldoende CO_2 vrij uit malaat zodat de ETR niet teruggereguleerd wordt. Als de malaatpool opraaft, zal de ETR daarentegen wel teruggereguleerd worden (zie ook Phalaenopsis-studie Trouwborst *et al.* 2014). In figuur 14 links is te zien dat het cellofaan om het blad inderdaad de CO_2 -opname plat legt. In figuur 14 rechts is te zien dat door cellofaan de ETR wegzakt onder hogere lichtintensiteiten. Dit laat zien dat de interne CO_2 vanuit malaat niet afdoende is om aan de CO_2 -vraag te voldoen. 's Middags zakt de ETR dieper weg dan 's ochtends, wat erop duidt dat er nog minder CO_2 beschikbaar is en dat dus de malaatpool opraaft.



Figuur 14. Lichtrespons van de CO_2 -opname (links) en de ETR (rechts) van *Dendrobium nobilé* met en zonder cellofaan om het blad. Cellofaan houdt CO_2 tegen. Te zien is dat door cellofaan de ETR wegzakt onder hogere lichtintensiteiten, dit laat zien dat de interne CO_2 vanuit malaat niet afdoende is om aan de CO_2 -vraag te voldoen. 's Middags zakt de ETR dieper weg dan 's ochtends, wat erop duidt dat er nog minder CO_2 beschikbaar is en dat dus de malaatpool opraaft (data opkweek november).

Uit de gegevens in deze Bijlage is duidelijk geworden dat het CAM-mechanisme op de achtergrond meedraait bij de gemeten *Dendrobium nobile* 'Apolon' planten. In de afkweek is dit in sterkere mate het geval dan in de opkweek. De malaatpool werd opgebouwd in de nacht via het binnenhouden van CO₂ afkomstig van de ademhaling en de opbouw leek door te gaan tot 4:00-5:00 uur 's ochtends. Vervolgens vond er afbraak van malaat plaats tussen globaal 5:00 uur en 14:00 à 15:00 uur.