

# ZONLICHT en de groei van wijnstokken

Jan Vos - gewasecoloog
Centre for Crop Systems Analysis
Wageningen University and Research

*De opbrengst aan druiven van een wijngaard hangt af van enorm veel factoren. Deze factoren zijn in te delen in drie klassen: ras (genotype), omgevingsfactoren en teeltmaatregelen ('management'). Veel teeltmaatregelen beïnvloeden omgevingsfactoren. Bemesting, bijvoorbeeld, beïnvloedt de beschikbaarheid van voedingsstoffen, welke op zijn beurt de groei mede bepaalt. Uiteindelijk zijn groei en opbrengst van een wijngaard altijd te relateren aan de hoeveelheid licht die een wijnstok over het seizoen opvangt. Goede bemesting, bijvoorbeeld, draagt bij aan bladvorming en het aantal bladeren is op zijn beurt sterk medebepalend voor de opvang van licht.*

*In dit artikel worden een aantal grondbeginselen behandeld van zonlicht en plantengroei. Zonlicht is de energiebron voor de plant. Het basisproces voor plantengroei is de vorming van suiker. Dit proces heet fotosynthese en speelt zich af in groene plantendelen. Zonlicht bestaat uit stralen van verschillende golflengten. De plant kan slechts een beperkt deel van het zonnespectrum gebruiken voor de aandrijving van de fotosynthese. Niet iedere bruikbare zonnestraal wordt geabsorbeerd en benut door de plant: er kan transmissie plaatsvinden (licht passeert onveranderd een blad) of reflectie (de lichtstraal kaatst af). De verschillende golflengten in het zonnespectrum hebben verschillende kansen op absorptie, transmissie en reflectie. Daardoor verandert de samenstelling van zonlicht van boven naar beneden in een plantenbestand. Er wordt uitgelegd dat de zogenaamde rood : ver-rood verhouding een signaal is waarmee de plant zijn omgeving waarneemt.*

*Alle planten bestaan uit aan elkaar gekoppelde basiseenheden: de fytomeren. De stapeling en vertakking van fytomeren bepalen de architectuur van de plant. De architectuur omvat ook het aantal en de ruimtelijke verdeling van bladeren; dat laatste bepaalt welke fractie van het zonlicht kan worden opgevangen. In de wijngaard is de architectuur sterk bepaald door de manier van snoeien. Zorgdragen voor lichtopvang is voorname doelstelling van (snoei)maatregelen die de architectuur bepalen.*



## DE ENERGIEHUISHOUDING VAN DE PLANT

Zonder energie kunnen planten niet groeien. Planten zijn de zonnecollectoren in de natuur. De zonne-energie wordt gevangen door lichtgevoelige stoffen. Met deze zogenaamde 'lichtreactie' wordt zonlicht chemisch vastgelegd in energierijke verbindingen. Met de chemische energie wordt de 'donkerreactie' aangedreven; dat is de feitelijke binding van koolzuurgas tot suiker. De binding van koolzuurgas uit de lucht tot suiker is het basisproces voor alle leven op aarde; alle voedselketens zijn er op gegrondvest (dieren eten planten, dieren eten dieren, etc.).
Bij zonnecollectoren moet je op de één of andere manier er voor zorgen dat je ook over energie kunt beschikken als de zon niet schijnt. Accu's kunnen daarbij van pas komen. In de plant speelt suiker die rol van energiedrager. Naast energiedrager dienen suikers ook als grondstof voor het maken van alle stoffen waaruit de plant bestaat (koolhydraten, eiwitten, vetten en vezels). Voor de productie van die stoffen is energie nodig. Suikers zijn dus energiedragers en grondstof tegelijk. Die energie wordt vrijgemaakt door een deel van de suikers te 'verbranden', dat is met behulp van zuurstof de suiker om te zetten in koolzuurgas en water plus energierijke verbindingen (grotendeels dezelfde stoffen als in de lichtreactie worden gemaakt met zonlicht). Dat 'verbrandingsproces' heet 'ademhaling'; sterk overeen komend met onze ademhaling. Planten slaan overdag in het zonlicht energie op in suikers die worden aangemaakt. Met deze overdag opgebouwde suikerreserves (of zetmeel) kan groei als volcontinu-proces plaatsvinden. Suikers kunnen tot in iedere uithoek van de plant getransporteerd worden en dus overal groei mogelijk maken, bijvoorbeeld in de wortels.

## FOTOSYNTHESE

Fotosynthese is het proces waarbij, in een aantal stappen, koolzuurgas uit de lucht onder invloed van zonlicht en met binding van water wordt omgezet tot suiker; daarbij komt zuurstof vrij – een levensvoorwaarde voor de meeste organismen op aarde – inclusief de mens. In woorden kan het proces beschreven worden als:

**koolzuurgas + water + zonlicht geeft suiker + zuurstof**

In chemische termen luidt de reactievergelijking:

$$6CO_2 + 6H_2O \xrightarrow{\text{zonlicht}} C_6H_{12}O_6 + 6O_2.$$

Zes moleculen koolzuurgas plus zes moleculen water geven één molecuul suiker plus zes moleculen zuurstof. Fotosynthese is wel een toepasselijke naam: met licht iets samenstellen. Synoniemen zijn 'assimilatie' of 'koolzuurassimilatie'; de producten die dan samengesteld worden heten dan ook wel 'assimilaten' (primair dus suiker). Fotosynthese vindt alleen plaats in de groene delen van de plant, want de stoffen die lichtenergie kunnen vangen zitten alleen in de groene delen.

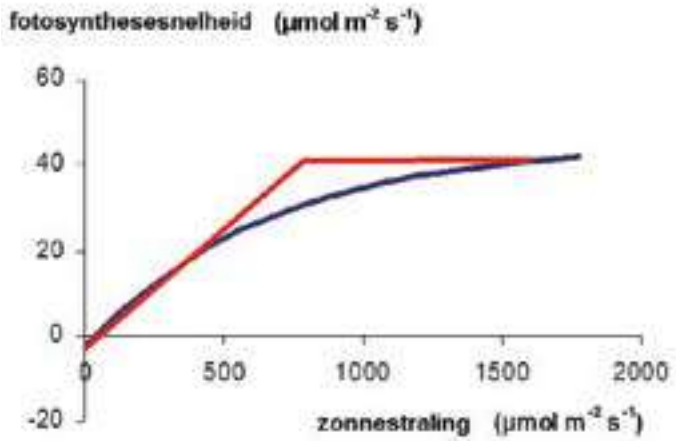
## FACTOREN DIE DE FOTOSYNTHESESNELHEID BEPALEN

We kijken nu eerst naar de fotosynthesesnelheid per eenheid groen oppervlak, dat is de hoeveelheid suiker die per seconde en per vierkante meter wordt geproduceerd. Voor de groei van de plant is natuurlijk van belang hoeveel groen bladoppervlak een plant heeft – daar komen we later op terug. De snelheid van fotosynthese per eenheid bladoppervlak wordt bepaald door:

- De hoeveelheid zonlicht. Deze hoeveelheid hangt af van het tijdstip op de dag, de dag in het jaar, breedtegraad (plek ten opzichte van polen en evenaar) en bewolkingsgraad.
- De temperatuur van het blad (er zijn gegevens die wijzen op een optimum temperatuur boven de 30 °C).
- Soms het tijdstip van de dag: vooral bij fel weer is 's middags de fotosynthese lager dan 's morgens.
- Al dan geen gebrek aan water en meststoffen; bij ontoereikende minerale voeding (bemesting), vooral van stikstof, nemen fotosynthese en groeisnelheid evenredig af.
- Het koolzuurgehalte van de lucht. Door verbranding van fossiele brandstoffen neemt het gehalte toe. Deze stijging is de voornaamste motor achter de klimaatveranderingen. Op onze breedtegraad kan de toename in de concentratie van koolzuurgas in de atmosfeer de groei van planten bevorderen. Hoe groot het voordeel is valt nog te bezien en globaal gesproken vallen de voordelen van klimaatveranderingen in het niet bij de te verwachten nadelen.

## DE FOTOSYNTHESE-LICHT-RESPONSE CURVE

We gaan nader in op de eerste factor: licht. Figuur 1 zou een zogenaamde fotosynthese-licht-response-curve kunnen zijn van een blad aan een wijnstok. Dat betekent dat de grafiek laat zien hoe de fotosynthesesnelheid per eenheid blad (Y-as) afhangt van de hoeveelheid licht (X-as). Bij laag lichtniveau geeft een toename van de hoeveelheid licht een evenredige toename van de fotosynthesesnelheid. Bij nog meer licht begint de toename van de fotosynthesesnelheid af te vlakken en bij nog hoger lichtniveau neemt de fotosynthesesnelheid helemaal niet meer toe. We spreken dan van lichtverzadiging van de fotosynthese. Dit plateau treedt op omdat de hoeveelheid licht dan niet meer de beperkende factor is. Andere factoren zijn dan beperkend, bijvoorbeeld het koolzuurgehalte van de lucht of de hoeveelheid lichtgevoelige stoffen die zonlicht omzetten in chemische energie. (NB hieronder volgt een uitleg over de eenheden waarin licht en fotosynthese worden gemeten, maar de lezer voor wie dit te veel detail is kan dit overslaan zolang aanvankelijke toename van fotosynthese met meer licht en het bereiken van lichtverzadiging onthouden worden).




Figuur 1. Voorbeeld van een fotosynthese-licht-response curve. De blauwe gebogen lijn geeft de curve zoals die vaak bij metingen wordt gevonden. De rode lijnen zijn een versimpeling: startend bij laag lichtniveau neemt de snelheid evenredig toe bij meer licht totdat er een verzadigingsniveau wordt bereikt en nog meer licht geen verdere stijging van de snelheid geeft.

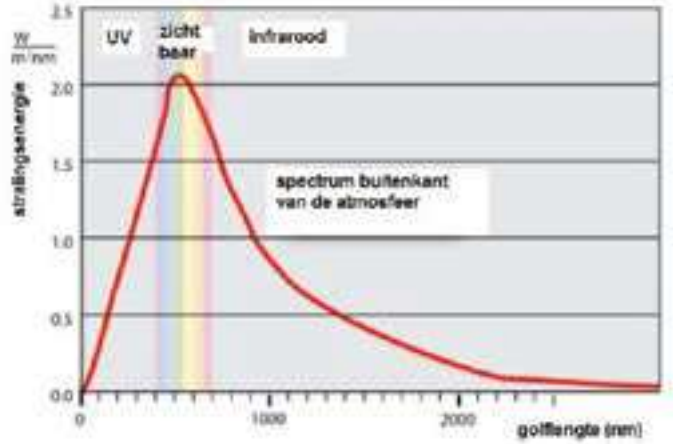
## EENHEDEN VOOR METEN VAN LICHT EN FOTOSYNTHESE

In Figuur 1 staat op de X-as de sterkte van het zonlicht, uitgedrukt in aantal lichtdeeltjes per vierkante meter bladoppervlak per seconde. Er zijn twee manieren om de sterkte van het licht uit te drukken. De eerste, zoals hier gebruikt, het aantal lichtdeeltjes (synoniem: fotonen); de tweede manier is meten hoeveel energie er binnenkomt op een eenheid blad, uitgedrukt in Watt per vierkante meter (W $m^{-2}$) of in Joules per vierkante meter per seconde (J $m^{-2}s^{-1}$). De ene eenheid kan in de ander omgerekend worden: Voor het fotosynthetisch actieve spectrum van het zonlicht geldt: één Watt per vierkante meter = één Joule per vierkante meter per seconde = 4.6 micro mol per vierkante meter per seconde (µmol $m^{-2}s^{-1}$). Op de Y-as van Figuur 1 is de eenheid van fotosynthese ook µmol $m^{-2}s^{-1}$ : micromol koolzuurgas vastgelegd per vierkante meter bladoppervlak per seconde. Het aantrekkelijke van deze maat is dat zowel lichtsterkte als fotosynthese uitgedrukt zijn in 'aantallen deeltjes'. Voor het eerste, stijgende deel van de respons in Figuur 1 kun je de zogenaamde 'lichtefficiëntie' uitrekenen: hoeveel deeltjes (moleculen) koolzuur worden vastgelegd per 'lichtdeeltje'? De practicus is echter meer geïnteresseerd in kilo's groei: hoeveel kilo koolzuur wordt per hectare per dag vastgelegd en omgevormd tot suiker? Micromolen koolzuurvastlegging kunnen omgerekend worden in gewichtshoeveelheden vastgelegde koolzuur en geproduceerde suiker: één micromol (µmol) fotosynthese = 44 microgram (µg) vastgelegde koolzuur = 30 microgram geproduceerde suiker. Wat betekenen deze getallen voor de uiteindelijke groei per hectare wijngaard per dag? Het antwoord hangt af van alle genoemde factoren die de fotosynthesesnelheid bepalen, maar om de gedachten te bepalen moet men denken in de orde van grootte van 50 tot wellicht 100 kilogram droge plantmassa die per dag wordt geproduceerd. Omgerekend naar vers, waterhoudend plantmateriaal moet men denken aan 250 – 500 kilo per hectare per dag. (Voor veldgewassen en grasland wordt wel 200 kg droog materiaal per hectare per dag als vuistgetal gehanteerd).

## HET ZONNESPECTRUM

Zonnestraling beslaat een breed palet aan golflengten. Het spectrum loopt van ongeveer 150 tot 4000 nm (nm = nanometer = $10^{-9}$ m = het miljardste deel van een meter) met een piek bij ongeveer 500 nm. Als het gaat over het gehele zonnespectrum spreken we over globale straling. Figuur 2 laat zien hoeveel energie er binnenkomt van de zon. Het spectrum kan in drie zones worden verdeeld: UV-licht (ultraviolet), zichtbaar licht en infrarood licht. Alleen het zichtbare licht is waarneembaar door het menselijk oog. Zichtbaar licht beslaat de golflengten van 400 tot 700 nm; dit deel

van het spectrum bevat letterlijk alle kleuren van de regenboog. Zichtbaar licht vertegenwoordigt ongeveer de helft van de globale stralingsenergie. De andere helft van de energie is voor ons oog donker. UV is schadelijk voor het leven op aarde, maar gelukkig wordt de meeste UV op weg door de atmosfeer uitgefilterd en bereikt die het aardoppervlak niet. Infrarood licht heet ook wel warmtestraling.




Figuur 2. Zonnespectrum aan de buitenrand van de atmosfeer, weergegeven als hoeveelheid energie (Watt) per vierkante meter oppervlakte per golflengte. Het globale spectrum bestaat uit drie delen: ultraviolette straling (UV), zichtbaar licht en infrarood licht. (Met dank aan Green Rhino Energy in Londen UK).

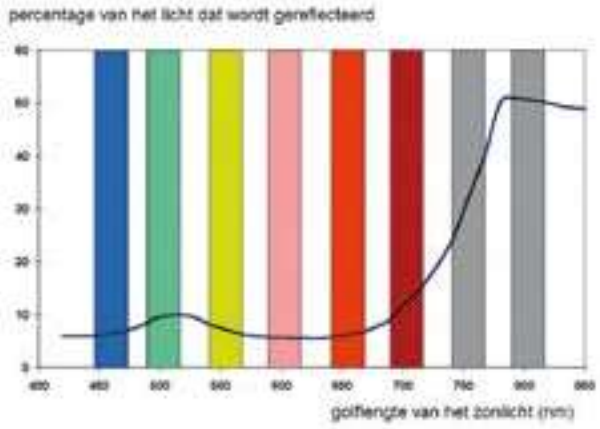
Het aardige is dat alleen zichtbaar licht voor fotosynthese benut kan worden. Met golflengten buiten het zichtbare gebied kan de fotosynthese niet worden aangedreven. Het bereik 400-700 nm wordt in de plantenteelt dan ook als regel aangeduid met 'fotosynthetisch actieve straling', of in het Engels 'photosynthetically active radiation', afgekort tot PAR.

## DE MOGELIJKE LOTGEVALLEN VAN EEN ZONNESTRAAL

Wanneer een zonnestraal een druivenblad treft zijn er drie mogelijke lotgevallen:

1. terugkaatsing of reflectie: zonder energie te verliezen kaatst de straal af;
2. transmissie, dat wil zeggen zonder energieverlies passeert de straal het blad;
3. absorptie, de energie wordt afgegeven (bijv. ten behoeve van fotosynthese) en de straal 'verdwijnt'.

Ieder van deze mogelijke lotgevallen gebeurt met een zekere kans. Licht dat getransmitteerd of gereflecteerd wordt kan een ander blad treffen en ondergaat dan opnieuw dezelfde drie mogelijke lotgevallen (reflectie, transmissie en absorptie). Figuur 3 illustreert de lotgevallen van zonnestralen in het zichtbare gebied die op een groen blad vallen.




Figuur 3. Percentage van zonlicht in de verschillende kleuren dat gereflecteerd wordt (getrokken zwarte curve). Golflengten tussen 400 en 700 nm vormen het zichtbare licht dat tevens gebruikt kan worden voor aandrijving van de fotosynthese. (Met dank aan CropScan Inc. in Rochester MN, USA)

Van de kleuren van de regenboog wordt 5 tot 10% gereflecteerd en doorgelaten. Zo'n 90 – 95 % van dat licht wordt geabsorbeerd. De reflectie van het groene licht is iets meer dan van de andere kleuren en daarom zien we bladeren als groen. Figuur 4 is in essentie hetzelfde als Figuur 3, maar dan voor een groter traject van golflengten. Figuur 4 laat de reflectie, transmissie en absorptie zien voor alle golflengten van het zonnespectrum. Let op de eenheden van de X-as; hier worden µm (micrometer) gebruikt en in Figuur 3 nm (nanometer); het verschil is een factor 1000; bijvoorbeeld 700 nm = 0.7 µm. We zien in Figuur 4 dat bladeren het meeste licht van het zichtbare licht absorberen. In het infrarode traject met golflengten tussen de dik 700 en 1300 nm vindt er bijna geen absorptie van het licht plaats. Lichtstralen passeren het blad (transmissie) of worden weerkaatst. Van de golflengten groter dan 1300 nm wordt weer een aanzienlijk deel door het blad geabsorbeerd en bijdragend aan de opwarming van het blad.

## 'BUURDETECTIE'

Planten zijn uitgerust met stoffen die alleen rood licht absorberen en stoffen die alleen ver-rood licht absorberen. Deze stoffen heten fytochromen. Rood licht betreft een golflengte van 670 nm (rode lijn in Figuur 4) en ver-rood 730 nm (blauwe lijn in Figuur 4). Rood licht wordt in

hoge mate geabsorbeerd door bladeren, maar ver-rood niet. Dit heeft tot gevolg dat de verhouding rood: ver-rood licht daalt naarmate het zonlicht dieper doordringt in een plantenbestand. Ook als een plant buren heeft zal het licht dat de betreffende plant bereikt een lagere rood : ver-rood verhouding hebben dan bij alleenstaande planten het geval is (immers: de buren hebben al rood licht uit het spectrum gehaald maar de ver-rode straling ongemoeid gelaten). Middels de fytochromen neemt de plant de rood : ver-rood verhouding waar en daarmee zijn concurrentiepositie ten opzichte van buurplanten planten onderling en van scheuten binnen een plant. De rood : ver-rood verhouding is een uitermate belangrijk ecologisch signaal en heeft invloed op tal van processen. Bijvoorbeeld: ondiep in de grond gelegen (onkruid)zaden kunnen gevoelig zijn voor de rood : ver-rood verhouding van het licht. Kieming van zaden kan verhinderd worden door licht met een lage rood : ver-rood verhouding. Die lage verhouding betekent namelijk dat er een plant boven het (onkruid)zaadje staat en een jong kiemplantje in lichtarme omstandigheden zou moeten groeien; dat avontuur gaat het zaadje niet aan en het blijft in kiemrust tot zich een betere gelegenheid voor doet om te kiemen. Ook de mate van uitlopen van ogen, waardoor nieuwe scheuten ontstaan, reageert op rood : ver-rood, evenals strekkingsgroei en bladdikte. Lage rood : ver-rood verhouding geeft minder, maar langere scheuten en dunnere bladeren.

## DE ARCHITECTUUR VAN DE HET PLANTENBESTAND

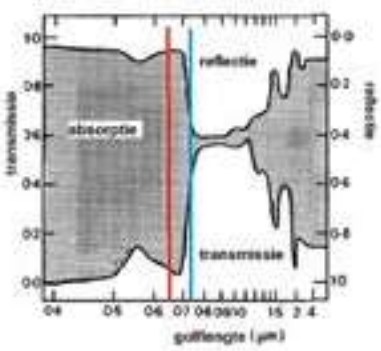
De productie van een plantenbestand, bijvoorbeeld een wijngaard, is rechtevenredig met de hoeveelheid zonlicht die over het seizoen door de wijnstokken wordt geabsorbeerd. De fractie van het zonlicht dat geabsorbeerd wordt hangt af van factoren als (i) het aantal planten per hectare (ruimte in de rij en tussen de rijen), (ii) het totale oppervlak aan bladeren per wijnstok en (iii) het tijdstip op de dag (de fractie absorptie is bij lage zonnestand groter dan bij hoge zonnestand – maar natuurlijk komt er wel meer licht binnen bij hoge zonnestand dan bij lage zonnestand). De ruimtelijke verdeling van bladeren bepaalt de lichtabsorptie. De ruimtelijke structuur van een plant of plantenbestand wordt wel de 'architectuur' genoemd. Hieronder verstaan we de verschillende typen 'onderdelen' van een plant, hun vorm en ruimtelijke oriëntatie. Bij de wijnstok zijn die typen onderdelen: de overblijvende stam, de leggers en de opgaande scheuten, de bladeren en de trossen. Ook de ruimtelijke verdeling van wortels in de grond behoort tot de architectuur. In natuurlijke omstandigheden komt de architectuur van het plantenbestand tot stand door wisselwerkingen tussen planten en hun omgeving, zijnde onder meer de hoeveelheid licht en de rood: ver-rood verhouding, beschikbaarheid van meststoffen en water. In de wijnbouw laten we de totstandkoming van de architectuur niet aan de natuur over, maar grijpen we drastisch in. De manier waarop we de architectuur van een wijnstok manipuleren is resultaat van een lange periode van collectieve ervaring. Vanuit kennis van planten en hun reacties is echter wel te verklaren hoe bepaalde maatregelen werken. Succesvolle ingrepen bewerkstelligen o.a. (i) een goede opbrengst (dus goede mate van absorptie van licht), (ii) een goede balans tussen vegetatieve groei (= bladeren en scheuten) en productie van druiven en (ii) voldoende vorming van reserves die nodig zijn om scheutgroei in het volgende voorjaar met kracht op gang te brengen.

## FYTOMEREN: DE LEGOBLOKJES VAN DE PLANT

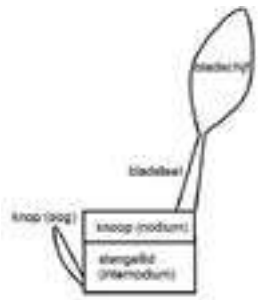
Iedere plant, hoe groot en complex ook of hoe klein ook, bestaat uit met elkaar verbonden basale eenheden: de legoblokjes. De wetenschappelijke naam voor die eenheid is 'fytomeer' ('phytomer' in het Engels). In zijn simpelste vorm (Figuur 5) bestaat een fytomeer uit een knoop (nodium) met daarop ingeplant een blad; een stengellid (internodium) en aan de basis daarvan een knop of oog.
De architectuur van een scheut wordt bepaald door het aantal legoblokjes dat gestapeld wordt. Voor de plant als geheel wordt de architectuur vooral bepaald door het lot van de ogen: blijven ze in rust of gaan ze uitlopen en een nieuwe scheut vormen? Als de ogen van alle fytomeren zouden uitlopen zou iedere plant een kluwen scheutjes worden. Het al dan niet uitlopen van ogen wordt echter 'streng' gereguleerd en is een manier waarmee de plant zich aan zijn omgeving aanpast. Van de regulering van ooguitloop moeten we een aantal aspecten weten omdat die een rol spelen bij de opbouw van de loofwand die de teler nastreeft.
Een zeer belangrijk verschijnsel is de zogenaamde apicale dominantie. In het groeipunt van een scheut, de plek waar nieuwe fytomeren ontstaan, wordt het hormoon auxine gevormd. Auxine kan alleen maar verticaal naar beneden worden getransporteerd. Die

neerwaartse stroom van auxine verhindert ooguitloop. Omdat dit groeipunt ook wel 'apex' wordt genoemd spreken we van 'apicale dominantie'. Wanneer verticaal neerwaarts transport niet mogelijk is is er ook geen apicale dominantie en kunnen ogen gaan uitlopen. Van dit gegeven maken we gebruik door leggers min of meer horizontaal te leggen waardoor scheuten uit alle ogen uitgroeien. Goede stikstofvoeding en veel licht met hoge rood : ver-rood verhouding verzwakken de apicale dominantie – met andere woorden bevorderen het uitlopen van ogen en vormen van vertakkingen (zijscheuten).

De stam van een wijnstok is een allerminst natuurlijk gevormd onderdeel. In een vroeg stadium is deze primaire stam geknot. Elk jaar ontstaan er nieuwe scheuten uit deze 'knot'. De meeste daarvan worden in de winter weggesnoeid terwijl er maar één of twee uitverkoren worden om legger te worden. Kennelijk herbergt de 'knot' voldoende ogen om nieuwe scheuten te kunnen maken. Eigenlijk best merkwaardig. Waar komen die ogen vandaan en wordt de voorraad ogen nooit uitgeput? Het antwoord op de laatste vraag is 'kennelijk niet'. Dit heeft er onder andere mee te maken dat, na aangelegd te zijn, ogen zich verder ontwikkelen. Er ontstaan aanlegsels van secundaire of zelfs tertiaire ogen, vooral aan de basis van het 'primaire oog', die niet uitlopen maar in een volgend seizoen zorgen voor een nieuwe scheut. Iedere scheut die uit de 'knot' verschijnt laat rustende ogen achter die op een later tijdstip hun kans grijpen.




Figuur 4. Fracties absorptie (gearceerde deel), reflectie en transmissie van het globale zonnespectrum van 0.4 – 4 µm (400 – 4000 nm). De rode lijn staat voor rood licht van 0.67 µm (670 nm); de blauwe lijn staat voor ver-rood licht van 0.73 µm (730 nm). De rood : ver-rood verhouding is een belangrijk signaal betreffende de concurrentiepositie van de plant in kwestie.



Figuur 5. Schematische weergave van een fytomeer, de basale eenheid waaruit planten zijn opgebouwd.

