

Minder belichten Phalaenopsis zonder productieverlies II



Juli 2016

G. Trouwborst, S.W. Hogewoning en Reinder van der Spek

Minder belichten Phalaenopsis zonder productieverlies II

Juli 2016

G. Trouwborst, S.W. Hogewoning, Reinder van der Spek

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

info@plantlighting.nl
www.plantlighting.nl

REFERAAT

G. Trouwborst, S.W. Hogewoning, R. van der Spek. 2016. Minder belichten Phalaenopsis zonder productieverlies II. Plant Lighting B.V., Bunnik. 45p.

Projectnummer: 14958.02



Ministerie van Economische Zaken



© 2016 Plant Lighting B.V.

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

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

Inhoudsopgave

REFERAAT.....	3
SAMENVATTING.....	5
DANKWOORD.....	7
1 INLEIDING EN DOELSTELLING.....	8
1.1 Inleiding CAM-fotosynthese bij Phalaenopsis	8
1.2 Probleemstelling	9
1.3 Doelstelling.....	11
1.4 Werkzaamheden en leeswijzer	11
1.5 Gebruikte begrippen in het rapport.....	12
2 MATERIAAL EN METHODEN.....	13
2.1 Plantmateriaal	13
2.2 Teeltcondities en behandelingen gedurende de afkweek.....	15
2.3 Teeltcondities en behandelingen gedurende de opkweek tot en met de afkweek ...	17
2.4 Methode bepaling CO ₂ -opname blad en ETR-som.....	19
3 RESULTATEN EN DISCUSSIE MINDER BELICHTEN IN AFK WEEK.....	21
3.1 Effect van daglengte en dimstrategieën op de CO ₂ -opname.....	21
3.2 Relatie ETR, CO ₂ -opname en PARsom in de afkweek	22
3.3 C ₃ -fotosynthese in de namiddag in de afkweek?	27
3.4 Bloemtellingen	28
3.5 Conclusies dimstrategie in de afkweek.....	28
4 RESULTATEN EN DISCUSSIE MINDER BELICHTEN IN OPK WEEK EN AFK WEEK.....	29
4.1 Effect van licht dimmen op de CO ₂ -opname (opkweek)	29
4.2 Koeling	33
4.3 Effect van licht dimmen op uiteindelijke plantkwaliteit.....	34
4.4 Conclusies en slotbeschouwing.....	36
REFERENTIES.....	37
BIJLAGE 1 LITERATUURSTUDIE CAM-FOTOSYNTHESE	39
B1.1 Rol van de interne klok in de CAM-fotosynthese.....	39
B1.2 Fotorespiratie tijdens CAM-fase III.....	42
B1.3 Hoe wordt decyclus van organische zuren gedurende CAM-fase III gereguleerd?	44

Samenvatting

Inleiding en aanleiding onderzoek

Phalaenopsis is een CAM-plant: Het blad slaat in de nacht CO₂ op in de vorm van malaat (appelzuur). Overdag komt het CO₂ weer vrij en wordt met behulp van licht verwerkt tot suikers. De aanleiding voor dit onderzoek is de eerdere constatering dat de lichtbenutting van Phalaenopsis in de winter gedurende de eerste en laatste uren van de dag laag is (respectievelijk langzaam toeneemt en langzaam afneemt). Lage lichtbenutting viel samen met momenten dat de huidmondjes nog ('s ochtends) of alweer (namiddag) openstaan en CO₂ opgenomen wordt waarmee de malaatpool gevuld wordt.

Doelstelling en onderzoeksvragen

Het hoofddoel is een zeer forse besparing op elektraverbruik in de teelt van Phalaenopsis. Dit door met een lagere intensiteit te belichten tijdens de uren waarop het licht niet of nauwelijks voor de fotosynthese benut wordt (CAM-fase II en IV). De besparing zou dus geen productie moeten kosten. Helemaal geen licht tijdens de 'inefficiënte uren' bleek eerder al een ongunstig effect te hebben, blijkend uit minder CO₂ opname per etmaal. Er zijn twee strategieën getoetst:

- Tijdens de vroege ochtenduren (CAM-fase II) en later in de middag (CAM-fase IV) is de lichtbenutting zo laag dat de maximale voor de plant bruikbare lichtenergie (ETR) al bij vrij lage lichtniveaus bereikt wordt. Door in de ochtend en namiddag precies zoveel te belichten dat de maximale ETR wordt behaald in plaats van voluit belichten, is een besparing van ruim 20% elektra zonder productie-verlies een reëel vooruitzicht.
- Mogelijk is alleen lage intensiteit stuurlicht in de ochtend, en alleen daglicht in de middag tijdens de uren waarin de lichtbenutting laag is, al voldoende is om niet terug te gaan in malaat-opslag. Zo zou de elektra- besparing voorbij de 30% kunnen stijgen.

Om dit doel te verwezenlijken wordt de vraag beantwoord of, en in welke mate, een andere belichtingsstrategie de opbouw en verwerking van de malaat-voorraad beïnvloedt. Indien de besparende belichtings-strategieën geen negatieve terugkoppeling op malaat-opbouw en verwerking geven, en niet leiden tot minder plantkwaliteit, dan kan inderdaad fors minder worden belicht. De praktijk heeft niet per sé een dimregeling voor de lampen nodig, maar kan dit ook oppakken door een gedeelte van de armaturen af te schakelen (bijvoorbeeld 2/3 of 1/2).

Onderzoeksmethoden

Het onderzoek vond plaats in klimaat-units van Plant Lighting B.V. te Bunnik met cultivar 'Sacramento'. Het onderzoek was verdeeld in drie onderzoeksrondes. Twee maal achter elkaar is er op kleine schaal onderzoek gedaan naar de effecten van verschillende dimstrategieën in de afkweek. Vervolgens is het onderzoek met de meest succesvolle behandelingen opgeschaald naar grotereklimaat-units waarbij vanaf opkweek-2 200 planten per behandeling zijn geteeld tot veilbaar stadium. Details worden hieronder opgesomd:

- Alle behandelingen 2 mol/m²/dag kunstdaglicht: 10:00 tot 18:00 (simulatie daglicht in de winter in een kas).
- Aanvulling van de lichtsom met SON-T: maximaal 90 µmol/m²/s, 2:00-18:00.

- Twee proefrondes afkweek op kleine schaal: acht behandelingen, twee behandelingen met 7 mol en twee met 5.2 mol PAR bij een korte en lange dag, en verder vier dimstrategieën bij een lange dag door het SON-T licht trapsgewijze te schakelen aan het begin en einde van de dag. De verschillende dimstrategieën resulteerden in een besparing op SON-T-belichting tot 36%.
- De twee meest succesvolle dimstrategieën zijn vervolgens op grotere schaal getest door een proef die liep van opkweek tot en met afkweek. Hier werden drie behandelingen in duplo met lichtsommen van 7 mol (controle), 5.9 mol (22% besparing SON-T) en 5.4 mol (32% besparing SON-T) getoetst. Tijdens de koelfase werd er geen licht gedimd.

Belangrijkste conclusies proefrondes afkweek

Op basis van de CO₂-opname over een etmaal bleek het volgende:

- De dim-strategie werkt: er was evenveel CO₂ opname over het etmaal bij controle en alle dim-behandelingen. Dus 36% besparing SON-T is mogelijk bij gelijke CO₂-opname.
- Er was zelfs een lagere opname bij de 7 mol behandeling met lange nacht dan bij 5.2 mol bij de stuurlichtbehandeling. De nachtlengte is dus een belangrijke factor.

Belangrijkste conclusies proefronde opkweek tot afkweek

Er kan geconcludeerd worden dat op het juiste moment dimmen van de belichting geen productie- of kwaliteitsverlies geeft in de teelt van *Phalaenopsis* (zie ook Tabel onder):

- Geen verlaging CO₂-opname over een etmaal
- Gelijke ETR bij gesloten huidmondjes
- Gelijk aantal takken en bloemen.

Opkweek: Effect van het dimmen van de belichting op de netto CO₂-opname. Verschillende letters (a, b, c) geven statistisch significante verschillen tussen de gemiddelden aan (n=9-11, Fishers LSD, $\alpha < 0.05$, ns=niet significant)

	Controle (7 mol)	Dim SON (5.9 mol)	Stuur SON (5.4 mol)
Dagsom CO ₂ (mol CO ₂)	0.235 ^{ns}	0.214 ^{ns}	0.236 ^{ns}
CO ₂ opnametijd etmaal	15:05	14:48	14:46
Percentage 2-takkers	89% ^{ab}	87% ^b	94% ^a
Totaal bloemknoppen hoofdtakken per plant	16.8 ^{ns}	16.4 ^{ns}	16.9 ^{ns}
Totaal bloemknoppen per plant (inc. zijtakken)	22.0 ^{ns}	21.4 ^{ns}	21.4 ^{ns}

Resumerend: De succesvolle dimstrategieën die getoetst zijn sluiten nauw aan bij de werking van het CAM-mechanisme met zijn vier fases. Voor een zo hoog mogelijke CO₂-opname per etmaal dient *Phalaenopsis* een lange dag belicht te worden (hier 16 uur). CAM-fase III blijkt zo'n 9-10 uur lang te zijn. In die uren wordt het malaat afgebroken en het vrijkomend CO₂ vastgelegd als suikers. Gedurende die uren zal er voldoende licht gegeven moeten worden. De overige 6-7 uren, deels aan het begin (CAM-fase II) en deels aan het einde van de dag (CAM-fase IV) kan er fors bespaard worden op de belichting.

Dankwoord

Dit rapport geeft de resultaten weer van een langlopend belichtingsonderzoek aan Phalaenopsis. Dit onderzoek had een sterk plant-fysiologische insteek om op procesniveau te achterhalen hoe Phalaenopsis omgaat met belichting. Voor een zo hoog mogelijke CO₂-opname per etmaal dient Phalaenopsis een lange dag belicht te worden (hier 16 uur). Echter gedurende slechts 9-10 van die 16 uur zijn de huidmondjes dicht moet er voldoende licht worden gegeven. De overige 6-7 uren aan het begin en het einde van de dag kan er fors bespaard worden op de belichting. Zo kan fors bespaard worden op elektra. Dit onderzoek is ondersteund door het programma 'Kas als Energiebron', gefinancierd door het Ministerie van EZ, het Productschap Tuinbouw en LTO-Glaskracht. De gewascoöperatie potorchidee heeft tevens bijgedragen aan de financiering van dit onderzoek.

We willen een aantal personen nog met name hartelijk bedanken voor hun bijdrage: We willen Dirk-Jan Uittenbogaard (SO natural) en Martin van Dijk (Ter Laak Orchids) hartelijk danken voor de gegeven teeltadviezen gedurende de proef. Martin van Dijk, Dirk-Jan Uittenbogaard, Raymond van der Knaap (Optiflor), Robert en Peter Ammerlaan (Ammerlaan Orchideeën), Erwin van Vliet (Levoplant) en Erwin van de Werken (Floricultura) worden bedankt voor hun positief-kritische bijdrage in de BCO. Levoplant en Ammerlaan Orchideeën worden bedankt voor levering en transport van de de planten. Astrid van der Helm (LTO Glaskracht Nederland) wordt bedankt voor het coördineren van de BCO's. Sander Pot (Plant Dynamics), Ad Schapendonk (Photosyntax B.V.) en Johan Ceusters (K.U. Leuven) worden bedankt voor het meedenken tijdens het uitwerken van de proefopzet. Als laatste willen we de onderzoekscoördinatoren Dennis Medema en Leo Oprel van het programma Kas als Energiebron bedanken voor hun steun bij de totstandkoming en uitvoering van dit project.

Juli 2016,

Govert Trouwborst, Sander Hogewoning & Reinder van der Spek

1 Inleiding en doelstelling

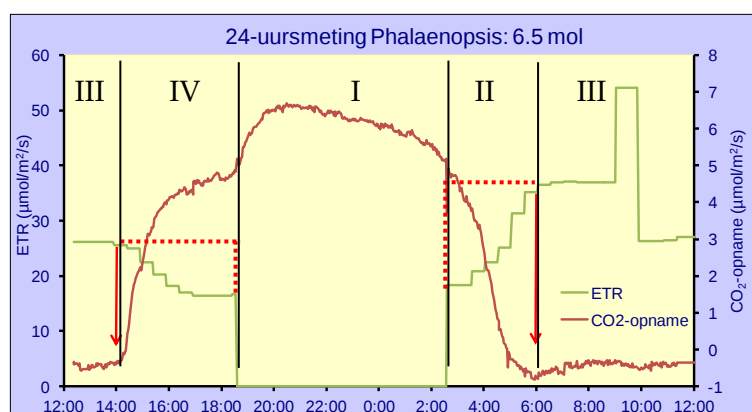
1.1 Inleiding CAM-fotosynthese bij Phalaenopsis

Het fotosyntheseproces van de meeste tuinbouwgewassen verloopt via het zogeheten C3-metabolisme, waarbij overdag CO₂ wordt opgenomen door de bladeren en met behulp van energie uit licht wordt vastgelegd in suikers. Bij een beperkte groep planten, waaronder Phalaenopsis, verloopt de fotosynthese via het CAM-metabolisme (Crassulacean Acid Metabolism). In de CAM-bladeren wordt CO₂ 's nachts vastgelegd in de vorm van malaat (appelzuur) dat wordt opgeslagen in de vacuole van de cellen. Overdag wordt het malaat naar het cytoplasma getransporteerd en komt het CO₂ weer vrij. Vervolgens wordt het CO₂ onder invloed van licht omgezet in suikers. Het samenspel tussen de opbouw van de malaatvoorraad en de verwerking van malaat tot suikers is dus een bepalende factor voor de potentiële groei van phalaenopsis.

De in paragraaf 1.2 omschreven geschetste oplossingsrichting aangaande de meest energie-efficiënte aansturing van de CAM-fotosynthese hangt nauw samen met de werking van de vier fasen van de CAM-fotosynthese (Figuur 1):

- Fase I, nacht: Huidmondjes zijn open, CO₂ wordt vastgelegd in malaat (appelzuur).
- Fase II, overgang van nacht naar dag: Huidmondjes gaan sluiten en start afbraak malaat en mogelijk kortstondig (directe) C3 fotosynthese.
- Fase III, overdag: Gesloten huidmondjes en afbraak malaat, productie assimilaten uit het vrijkomende CO₂.
- Fase IV, overgang van dag naar nacht: Malaat op, huidmondjes gaan weer open en mogelijk kortstondig (directe) C3 fotosynthese.

Voor meer achtergrondinformatie over de CAM-fotosynthese, zie Bijlage 1 in Trouwborst *et al.* 2014 en genoemde referenties daarin.



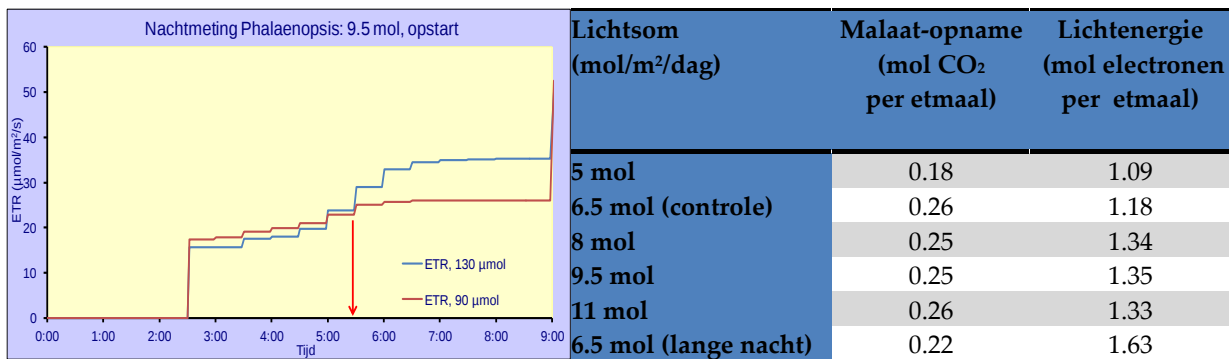
Figuur 1. De vier fasen van de CAM-fotosynthese bij Phalaenopsis belicht van 2:30 tot 18:30. Van links naar rechts: CAM-fase III eindigt rond 14:00, vervolgens gaan in CAM-fase IV de huidmondjes in het licht al open. Dit geeft een beperking op de ETR: groene lijn volgt rode stippellijn niet (ETR is de door licht opgewekte energiestroom om suikers te maken). 18:30 startte de nacht: CAM-fase I. 2:30 startte de dag: CAM-fase II, huidmondjes gaan sluiten en ETR is pas vol op gang als de CO₂ opname beëindigd is. Rond 6:00 startte CAM-fase III: gesloten huidmondjes en ETR die niet beperkt was (data afkweek, Trouwborst *et al.* 2014).

1.2 Probleemstelling

In de Phalaenopsisteelt stijgen de belichtingsniveaus zeer rap. Van het totale areaal potplanten neemt Phalaenopsis 17%, ofwel 230 ha. in (2012). Daarentegen verbruikt Phalaenopsis bijna de helft van de elektra voor belichting van het totale areaal bloeiende potplanten (LEI, 2013). In september 2014 werd het project "Minder belichten Phalaenopsis zonder productieverlies" afgerond (Trouwborst *et al.* 2014). De resultaten geven concrete aanleiding tot besparen op elektra en minder CO₂ verbruik: Voor de opkweek is duidelijk geworden wat de maximale lichtsom is waarbij een blad nog productiever wordt. Ook is aangetoond dat het geven van een hogere lichtsom in de afkweek dan in de opkweek er niet toe leidt dat bladeren meer assimilaten produceren. Dit terwijl de praktijk fors meer belicht in de afkweek (tot 10 mol licht/m²/dag) dan in de opkweek (tot 7 mol). Bovendien blijkt dat directe C3-fotosynthese nauwelijks een rol van betekenis speelt, waardoor CO₂ doseren gedurende een heel aantal uren overdag zinloos is (Nb. mogelijk gedragen andere dan de gemeten rassen zich anders).

Verder is er een verrassend inzicht naar voren gekomen dat een kans biedt tot nog verder gaande besparing, zonder daarvoor productie te hoeven inleveren. Uit eerder onderzoek bleek al dat het licht in de vroege ochtenduren en in de middag slecht wordt benut (Figuur 1, groene lijn). Dit zijn ongeveer 7 uren van de 16 uur licht! De uren dat de lichtbenutting laag is, vallen samen met de uren dat de huidmondjes open zijn (CAM-fasen II en IV; Figuur 1). Op die uren neemt het blad CO₂ op dat wordt vastgelegd in de vorm van malaat (appelzuur), er vindt niet of slechts beperkt directe C3-fotosynthese plaats. Het licht wordt alleen efficiënt benut op die uren dat het CO₂ vrijkomt uit het malaat (CAM-fase III) en onder invloed van licht tot suikers wordt verwerkt. In een kassituatie wordt in de winter al kort na middernacht gestart met belichten. In zo'n situatie is rond de middag, als er volop gratis daglicht is, de malaat-voorraad alweer op en zakt de lichtbenutting in.

Het lijkt dan logisch om simpelweg de lampen later aan te zetten: Zo kan energie bespaard worden tijdens de ochtenduren wanneer de plant het lamplicht slecht benut, terwijl dan het gratis daglicht rond de middag wel benut gaat worden. Dat is in bovengenoemd onderzoek onderzocht: Een lichtsom van 6.5 mol werd in de ene behandeling gegeven zoals in de praktijk (SON-T aan om 2:30) en in de andere behandeling ging de SON-T pas aan op een tijdstip dat het blad het licht wel goed kan benutten. Dit leverde een verrassende conclusie op: De behandeling waarbij de lampen later aangingen (6.5 mol lange nacht) resulteerde inderdaad in veel meer voor de plant beschikbare lichtenergie per etmaal (ETR-som per etmaal van 1.63 t.o.v. 1.18, zie tabel in Figuur 2). Maar dit resulteerde NIET in meer, maar juist in minder CO₂-opname (0.22 t.o.v. 0.26, zie tabel in Figuur 2), en dus in minder productie van assimilaten! Kortom, een korte nacht aanhouden bleek dus een negatief effect te hebben op de CO₂-opname.



Figuur 2. links: Lichtenergie bruikbaar voor de plant (ETR) gemeten in de vroege ochtend met 90 en met 130 μmol belichting (SON-T aan: 2:30 uur). Het duurt uren voordat het blad volledig 'op stoom' is (pas vanaf 6:00 uur) en voor die tijd werd het licht slecht benut (lage ETR). Tot 5:30 maakte het niets uit of het blad 90 of 130 μmol licht kreeg. Waarschijnlijk kan de lichtintensiteit in de ochtend nog veel verder omlaag zonder daarvoor te moeten inleveren. Tabel rechts: Effect van de lichtsom tijdens de afkweek op de malaat-opslag (netto CO₂ opname per etmaal) en de lichtenergie bruikbaar voor de plant (ETR per etmaal). Opvallend is dat meer beschikbare lichtenergie niet correleert met meer malaat-opslag en dus groeipotentie! (data afkweek, Trouwborst et al. 2014)

Onderzoeksvraag

Er is dus geconstateerd dat belichting in de vroege ochtend en later in de middag niet of nauwelijks door Phalaenopsis benut wordt voor fotosynthese: Het blad is op die momenten voornamelijk bezig met malaat-opslag en niet met assimilatie. De potentieel bruikbare lichtenergie (ETR) tijdens de vroege ochtenduren en later in de middag wordt dus niet of nauwelijks gebruikt voor directe C₃-fotosynthese. Deze uren vallen in de zogeheten CAM-fasen II en IV (zie paragraaf 1.1). Dit zijn ruwweg 7 van de 16 uren belichting per dag! Echter, helemaal geen licht tijdens deze 'inefficiënte uren' bleek verrassend genoeg averechts te werken. Deze constatering geeft twee gevolgtrekkingen die centraal staan in dit onderzoek:

- Het blijkt dat helemaal geen belichting tijdens de ochtenduren resulteert in minder malaat-opslag en dus een daling in productiviteit. Dit biedt een grote kans voor energiebesparing. Immers, als de lichtbenutting zo laag is dat de maximale voor de plant potentieel bruikbare lichtenergie (ETR) al bij vrij lage lichtniveaus bereikt wordt, dan is de verwachting dat er ongestraft minder kan worden belicht (Figuur 2 links laat hier een voorbeeld van zien). Door in de ochtend en namiddag precies zoveel te belichten dat de maximale ETR wordt behaald in plaats van voluit belichten, is een besparing van ruim 20% op elektra zonder productiviteit te hoeven inleveren een reëel vooruitzicht. Deze vraag staat centraal in dit onderzoek.
- Tevens is de vraag of de relatief lage ETR-waarden die op die tijdstippen gehaald worden (zie Figuur 1 en 2 links), überhaupt nodig zijn om de plant productief te houden. Wellicht is een lage intensiteit stuurlicht in de ochtend, en alléén daglicht in de middag, al voldoende om niet terug te gaan in malaat-opslag. Zo zou de besparing op elektra tot boven de 30% uit kunnen komen. Ook deze vraag wordt beantwoord in dit onderzoek.

1.3 Doelstelling

Het hoofddoel van dit project is een zeer forse besparing op elektraverbruik tijdens zowel de opkweek als de afkweek van *Phalaenopsis*. Dit door minder uren te belichten tijdens de uren waarop is aangetoond dat het licht niet of nauwelijks voor de fotosynthese benut wordt. De besparing zou dus geen productie moeten kosten. Er zijn twee strategieën die in dit project getoetst worden:

- Tijdens de vroege ochtenduren en later in de middag de belichting afstemmen op het behalen van de maximale ETR die al bij lage lichtintensiteiten wordt bereikt. Stel dat de uitgangssituatie in de winter een belichting met $90 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ SON-T van 2:00 tot 18:00 uur is. Dan zou bijvoorbeeld gedurende het eerste uur van de ochtend met $30 \mu\text{mol}$, de daaropvolgende anderhalf uur met $60 \mu\text{mol}$, daarna voluit, en gedurende de laatste 4 uur in de middag weer met $30 \mu\text{mol}$ kunnen worden belicht, in plaats van continu voluit. Dus eenderde of tweederde van de lampen afschakelen. Dit zou ruim 20% besparing aan elektra opleveren, zonder daarvoor te hoeven investeren. Bij telers met een hogere intensiteit belichting dan de $90 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ uit het rekenvoorbeeld is de besparing groter, bij telers met een lagere intensiteit is de besparing lager.
- Tijdens de vroege ochtenduren alleen een lage intensiteit stuurlicht en later in de middag helemaal geen belichting, omdat het daglicht al voldoende is. Hierbij is de besparing nog veel groter: Bij eenzelfde uitgangssituatie als in bovenstaand voorbeeld en een stuurlichtintensiteit van $15 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ gedurende de eerste 2.5 uur in de ochtend zou de besparing op elektra op bijna 40% uit kunnen komen.

Om dit doel te verwezenlijken dient de vraag beantwoord te worden of, en in welke mate, een andere belichtingsstrategie de opbouw en verwerking van de malaat-voorraad beïnvloedt. Indien een besparende belichtings-strategie geen negatieve terugkoppeling op malaat-opbouw en verwerking geeft, dan kan inderdaad fors minder worden belicht zonder negatief effect op de productie van assimilaten.

1.4 Werkzaamheden en leeswijzer

Het onderzoek is verdeeld in drie onderzoeksrondes. Twee maal is er op kleine schaal onderzoek gedaan naar de effecten van verschillende dimstrategieën tijdens de afkweek. Vervolgens is het onderzoek met de meest succesvolle behandelingen opgeschaald naar een groter oppervlak waarbij er planten vanaf opkweek 2 zijn doorgeteeld tot veilbaar stadium, zodat ook de plantkwaliteit uitgebreid beoordeeld kon worden.

Het rapport is als volgt opgebouwd: Paragraaf 1.5 bevat een tabel met veel gebruikte begrippen rondom CAM-fotosynthese. Hoofdstuk 2 omschrijft de onderzoeksmethoden. Hoofdstuk 3 geeft de resultaten en discussie van twee proefrondes afkweek. Hoofdstuk 4 geeft de resultaten en discussie van de teelt van opkweek tot afkweek en sluit af met een slotbeschouwing. De bijlage bevat verdiepende fysiologische achtergrondinformatie over het functioneren van CAM-planten en is vooral voor onderzoekers bedoeld.

1.5 Gebruikte begrippen in het rapport

In Tabel 1 worden de meest gebruikte begrippen kort toegelicht. Lezers die deze begrippen niet kunnen plaatsen, wordt aangeraden Bijlage 1 van het rapport Minder belichten I (Trouwborst *et al.* 2014) te lezen.

Tabel 1. Toelichting van de meest gebruikte begrippen in het rapport.

Begrip	Toelichting
C3-fotosynthese	'Normale' fotosynthese zoals optreedt bij de meeste planten. Dit proces bestaat uit twee deelprocessen die tegelijkertijd plaats vinden: Lichtreactie: gemeten d.m.v. chlorofyl-fluorescentie en uitgedrukt in elektronentransportsnelheid (ETR). Donkerreactie: Binding van CO ₂ (en O ₂ , zie fotorespiratie) via Rubisco (centraal enzym uit de Calvin-cyclus) en verdere verwerking van CO ₂ tot suiker. De snelheid van de donkerreactie is o.a. afhankelijk van de energie die wordt geleverd door de lichtreactie, het aanbod van CO ₂ en de efficiëntie van Rubisco
Calvin-cyclus	Binding van CO ₂ via Rubisco en verdere verwerking van CO ₂ tot suiker. Ook wel licht-onafhankelijke reactie of donkerreactie genoemd
CAM-plant	Plant met het Crassulecean Acid Metabolisme
CAM-fotosynthese	CAM-fotosynthese kan benoemd worden als <i>indirecte</i> C3-fotosynthese. Het CO ₂ wordt 's nachts door middel van het enzym PEPc gebonden en vervolgens vastgelegd als malaat (appelzuur). Overdag komt dit CO ₂ vrij in de bladeren en wordt gebonden door Rubisco, waarna de 'normale' donkkereactie volgt. In de CAM-fotosynthese worden vier CAM-fasen onderscheiden.
CAM-fasen	Fase I: nacht, huidmondjes open, opgenomen CO ₂ wordt vastgelegd als malaat. Fase II: overgang nacht naar dag, huidmondjes sluitende, mogelijkheid tot opname van CO ₂ dat direct gebonden wordt aan Rubisco (directe C3-fotosynthese). Fase III: overdag, huidmondjes gesloten, CO ₂ in het blad komt vrij uit malaat. Via de C3-fotosynthese wordt dit verwerkt tot suiker. Fase IV: overgang dag naar nacht: malaat op, huidmondjes gaan open, mogelijkheid tot opname van CO ₂ dat direct gebonden wordt aan Rubisco (directe C3-fotosynthese).
ETR	Elektronentransport-snelheid; de snelheid van de lichtreactie van de fotosynthese. Met andere woorden: ETR is de door licht opgewekte energiestroom die aangewend kan worden om suikers te maken. Deze wordt gemeten door middel van chlorofyl-fluorescentie. Voor details over het meten van de ETR via chlorofyl-fluorescentie, zie Pot <i>et al.</i> (2011).
Fotorespiratie	Het enzym Rubisco bindt O ₂ i.p.v. CO ₂ en er komt CO ₂ vrij. Dit is dus een verliespost. Hoe hoger de verhouding O ₂ /CO ₂ hoe meer fotorespiratie er plaats vindt. Zie ook bijlage I.2.
Huidmondjes	Poriën in het blad waardoor CO ₂ naar binnen kan en water naar buiten gaat (verdamping).
PEP	Fosfo-enol-pyruvaat: grondstof voor malaatvorming
PEPc	Fosfo-Enol-Pyruvaat-Carboxylase: Enzym dat CO ₂ bindt aan PEP zodat er uiteindelijk malaat ontstaat.
Rubisco	Ribulose-bifosfaat-carboxylase/oxygenase: Centraal enzym voor de eerste stap in de Calvin-cyclus: Het bindt CO ₂ aan RuBP, en in een aantal vervolgstappen worden suikers gevormd. NB afhankelijk van de verhouding CO ₂ /O ₂ in het blad bindt Rubisco ook zuurstof. Dit wordt fotorespiratie genoemd.

2 Materiaal en methoden

2.1 Plantmateriaal

Er zijn volgtijdelijk drie proeven uitgevoerd in de klimaatkamers van Plant Lighting in Bunnik. Eerst tweemaal een afkweek-teelt (16 maart - 22 mei en 2 juni - 5 augustus 2015), vanwege de relatief korte teeltduur waardoor snel de juiste richting bekend wordt. Vervolgens een teelt die van opkweek tot en met de afkweek werd gevolgd (12 oktober 2015; week 42) tot 19 mei 2016 (week 20). De proeven zijn uitgevoerd met cv. 'Sacramento'. Dit omdat in eerdere proeven al veel gemeten is aan dit ras en zo resultaten met elkaar verbonden kunnen worden. De afkweek vond plaats in de kleinere klimaat-units (Foto 1) en de teelt vanaf opkweek in de grotere klimaat-units (Foto 2)



Foto 1. Overzicht afkweekproef *Phalaenopsis* 'Sacramento' in kleine klimaat-units van Plant Lighting (de grotere units staan op volgende pagina). Rechtsonder een indruk van het plantstadium een week na start van de proef.

Afkweek

- Ronde I: 16 maart 2015 (week 12) werden de planten geleverd door Levoplant. De planten hadden net een koelperiode van 6 weken achter de rug (start koeling: 29 januari 2015, week 5). De uitgelopen bloemtakken hadden een lengte tot ± 5 cm (Foto 1). Gedurende de koeling bij Levoplant was de lichtsom $7 \text{ mol/m}^2/\text{dag}^1$, de daglengte 14.5

¹ Lichtsom wordt uitgedrukt in de eenheid ' $\text{mol/m}^2/\text{dag}$ '. In de verdere tekst wordt dit afgekort tot ' mol '.

uur en de dichtheid 52 pl/m² in een teeltvaas. Gedurende opkweek 1 werd een PARsom van 4.5 mol en gedurende opkweek 2 werd een lichtsom van 6.0-7.0 mol aangehouden.

- Ronde II: 2 juni 2015 (week 23) werden de planten geleverd door Levoplant. De planten hadden net een koelperiode van 7 weken achter de rug (start koeling, 14 april 2015, week 16). De uitgelopen scheuten hadden een lengte tot ±5 cm. Gedurende de koeling bij Levoplant was de lichtsom 7 mol/dag en de dichtheid 52 pl/m² in een teeltvaas. De plantdatum was 26 september 2014 en gedurende opkweek 1 werd een PARsom van 4.5 mol en in opkweek 2 (week 1, 2015) werd een PARsom van 6 mol aangehouden.

Opkweek tot afkweek

- Het geleverde plantmateriaal dat bestemd was voor verdere opkweek in de proef was 9 weken oud (plantdatum 12 augustus 2015, week 33). Deze planten kregen gedurende opkweek 1 bij Levoplant een lichtsom van 3.5 mol/m²/dag. De dichtheid gedurende opkweek 1 was 85-90 planten/m². De planten werden verder opgekweekt bij drie verschillende lichtregimes (zie 2.3) in zes grotere klimaat-units van Plant Lighting B.V. De planten werden 12 oktober 2015 (week 42) geleverd, gingen eind week 2 de koelfase in en zijn teruggeleverd op 20 mei 2016 (week 20; enige bloemen open).



Foto 2. Overzicht teelt Phalaenopsis 'Sacramento' in grotere klimaatunits van Plant Lighting (100 planten per unit). Op foto onder is het plantstadium te zien bij start van deze proefronde. De hartblaadjes werden bij aankomst gemerkt met een elastiekje. Fotosynthese werd 10 weken later gemeten aan volgroeide bladeren volgens op de gemerkte bladeren.

2.2 Teeltcondities en behandelingen gedurende de afkweek

De Phalaenopsisplanten groeiden in acht klimaat-units van 0.8 bij 0.8 m ieder bij Plant Lighting te Bunnik. Er waren twee opeenvolgende teeltronden waarbij er acht behandelingen getoetst werden. De tweede teeltronde diende als herhaling van de eerste teeltronde. De luchttemperatuur was gedurende de dag/nacht 21/19.5°C met een etmaalgemiddelde van 21°C en de RV was $68 \pm 3\%$. De concentratie CO₂ was continu 600 ppm (zuivere CO₂). Er werd een standaard Phalaenopsisvoeding gebruikt (EC=1.0 en pH=5.5-5.8). Er werd naar behoefte water gegeven, gemiddeld was dit eens in de vijf dagen.

In alle acht klimaatcabines werd 2 mol kunstmatig daglicht aangeboden (meer details onderkopje 'belichting'). Dat is representatief voor het daglicht in een kas in de winter. Daarbovenop werd met een aantal varianten SON-T belicht: In Tabel 2 staat een overzicht. De controle kreeg 5 mol SON-T (87 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ gedurende 16 uur), zodat de totale lichtsom 7 mol was. De tweede behandeling kreeg in totaal ook 7 mol, maar dan bij kortere daglengte (11.5 uur), om eerdere resultaten waaruit een kortere daglengte ongunstig bleek te bevestigen (zie hoofdstuk 1.2). Er waren vier varianten waar de SON-T in de ochtend en/of middag getrapt gedimd werd, waarbij bij de extreemste variant 3.2 mol SON-T overbleef (36% besparing). De gedachte achter de dimstrategieën is dat er voldoende licht moet worden aangeboden tijdens CAM-fase III. Buiten deze fase zou er wel licht moeten zijn, maar is de intensiteit minder van belang. Daarnaast werd ook 3.2 mol SON-T (5.2 mol totaal) aangeboden door niet te dimmen maar door SON-T eerder uit te schakelen (behandeling 7), en als extra controle door de daglengte te verkorten in plaats van te dimmen (behandeling 8, hypothese ongunstig effect).

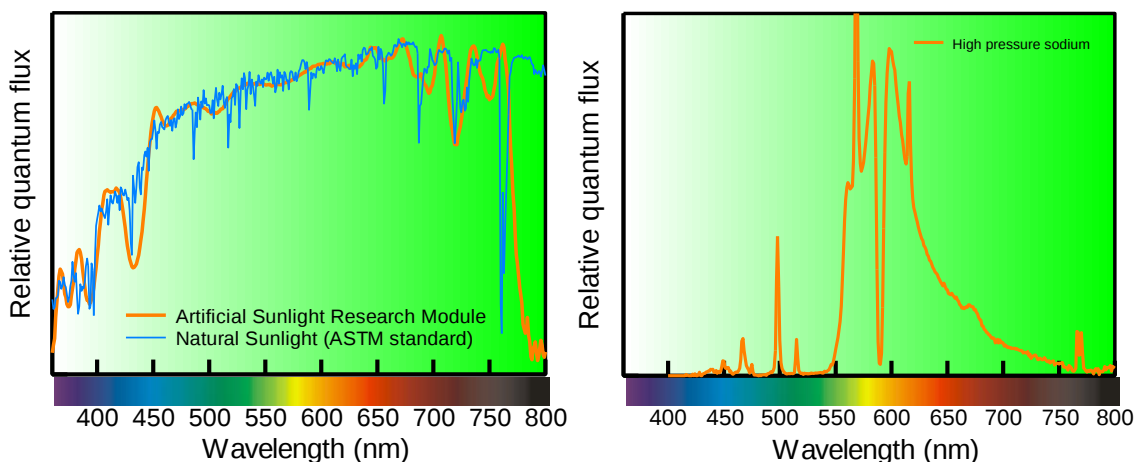
Tabel 2. Behandelingen bij twee volgtijdelijke proefrondes gedurende de afkweek. Het kunstdaglicht had een lichtsom van 2.0 mol en stond aan van 10:00-18:00. De dagsom SON-T varieerde tussen de 3.2 en de 5 mol.

Behandeling	Dagsom PAR in $\text{mol}/\text{m}^2/\text{dag}$ (besparing SON-T)	SON-T aan-uit (overal daglicht 10:00-18:00)	Intensiteit SON-T in $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$	fotoperiode
1 Controle 7 mol	7.0 (0%)	2:00-18:00	87 (16 uur)	16 uur
2 korte dag 7 mol	7.0 (0%)	6:30-18:00	121 (11.5 uur)	11.5 uur
3 getrapt ochtend	6.6 (8.3%)	2:00-18:00	29 (1 uur), 58 (2 uur), 87 (13 uur)	16 uur
4 dim middag	6.2 (17%)	2:00-18:00	87 (12 uur), 29 (4 uur)	16 uur
5 getrapt ochtend, dim middag	5.8 (25%)	2:00-18:00	29 (1 uur), 58 (2 uur), 87 (9 uur), 29 (4 uur)	16 uur
6 stuurlicht ochtend; middag uit	5.2 (36%)	2:00-14:00	24 (2.5 uur), 87 (9.5 uur), uit (4 uur)	16 uur
7 5.2 mol	5.2 (36%)	2.00-12:12	87 (10:12 uur)	16 uur
8 korte dag 5.2 mol	5.2 (36%)	6:30-16:42	87 (10 uur)	11.5 uur

Patronen van CO₂ opname en lichtbenutting over een etmaal zijn na minimaal 4 weken teelt in de klimaat-units bij de verschillende lichtregimes gemeten aan onbeschaduwde volgroeide bladeren. Zie een uitgebreidere omschrijving van de fotosynthese metingen in 2.4.

Belichting

De belichting in de klimaat-units was een combinatie van *kunstmatig* daglicht en bijbelichting met SON-T. Het kunstmatig daglicht werd in alle behandelingen toegepast om het daglicht in kassen in de Nederlandse winter te simuleren. Dit kunstmatig daglicht werd gecreëerd door een op LED-lampen gebaseerde dimbare en programmeerbare lichtbron (Artificial Sunlight Research Module, Specialty Lighting Holland, Breda, Nederland). Deze lichtbron produceert licht met een spectrale samenstelling die vrijwel gelijk is aan het lightspectrum van natuurlijk daglicht (golflengtegebied 360-760 nm; Figuur 3). De intensiteit van dit daglicht was gedurende de twee proefronden in de afkweek bij alle behandelingen 70 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ gedurende 8 uur van 10:00 tot 18:00 uur. Dit resulteerde in een daglichtsom van 2 $\text{mol}/\text{m}^2/\text{dag}$. Dit is vergelijkbaar met de gemiddelde lichtsom daglicht in de kas gedurende enige weken rondom de kortste dag. Gedurende de proefronde waarin van opkweek tot veiling geteeld werd (zie ook 2.3) is ook 2 $\text{mol}/\text{m}^2/\text{dag}$ kunstmatig daglicht per dag aangeboden, maar in die proefronde waren de lampen zo geprogrammeerd dat de lichtintensiteit langzaam toenam en later weer afnam, net als het natuurlijk daglicht.



Figuur 3. Links: Spectrale samenstelling van natuurlijk zonlicht (blauwe lijn) en van de zonlichtlampen (oranje lijn). Rechts: Spectrale samenstelling van SON-T licht.

Het kunstmatig daglicht werd in alle behandelingen aangevuld met SON-T belichting. In zes van de acht afkweek-behandelingen werd een fotoperiode van 16 uur aangehouden, waarbij de SON-T belichting om 2:00 aanging en het kunstmatig daglicht om 18:00 uur uitging. In de tussenliggende uren werd het SON-T licht constant gehouden (controle) of via DALI-dimming trapsgewijs op- en weer afgeschakeld. In de praktijk zou simpelweg een gedeelte van de lampen kunnen worden afgeschakeld om de intensiteit te dimmen. Bij twee behandelingen werd er een fotoperiode van 11.5 uur aangehouden door om 6:30 te starten met belichten. Voor details zie Tabel 2.

2.3 Teeltcondities en behandelingen gedurende de opkweek tot en met de afkweek

De Phalaenopsisplanten cv. 'Sacramento' werden van zo'n 9 weken oud geteeld in zes klimaat-units van 1.65 bij 1.25 m ieder bij Plant Lighting te Bunnik. De etmaaltemperatuur was tijdens de opkweek 29°C. De plantdichtheid was tijdens de verdere opkweek 50 planten/m² (100 planten per unit). RV, CO₂, voeding en gietstrategie waren gelijk aan de eerdere proefronden in de afkweek (zie 2.2).

Patronen van CO₂ opname en lichtbenutting over een etmaal zijn aan het einde van de opkweek-fase gemeten aan bladeren die gedurende de proef zijn ontwikkeld. Hiertoe werden de hartbladeren bij aankomst gemerkt (zie elastiekjes om bladeren, Foto 2). Het blad dat zich daarna ontwikkelde werd als meetblad beschouwd. Zie een uitgebreidere omschrijving van de fotosynthese metingen in 2.4.

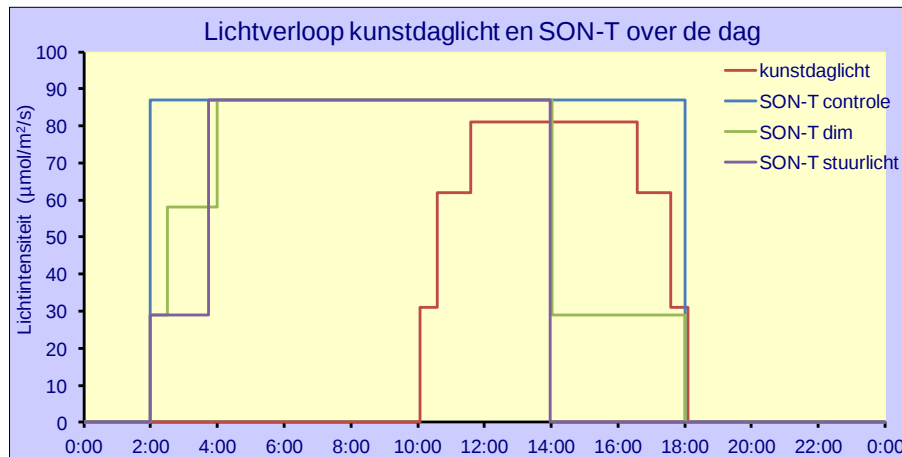
Tijdens de daarop volgende 8 weken koeling van week 2 tot week 10 werd de etmaaltemperatuur verlaagd naar 19°C. Tevens werd de plantdichtheid verlaagd van 50 naar 45 planten/m². Tijdens de afkweek van week 10 tot week 20 was de etmaaltemperatuur 21°C.

In Tabel 3 zijn de drie behandelingen, die in duplo werden uitgevoerd, weergegeven. Naast een controle werd één behandeling uitgevoerd waar er geschakeld werd met SON-T in de ochtend en in de middag. Bij de derde behandeling werd er 1¼ uur lang aan het begin van de dag een lage intensiteit SON-T gegeven ('stuurlicht') en 's middags stond de SON-T volledig uit. Het kunstmatig daglicht werd in trappen op- en afgeschakeld van 31 (½ uur), naar 62 (1 uur) naar 81 µmol/m²/s (5 uur) en weer terug. In Figuur 4 staan de patronen van de SON-T belichting en het daglicht weergegeven. De besparing aan elektra voor SON-T in de dim- en stuurlichtbehandeling (respectievelijk 22% en 32%, Tabel 3) is iets lager dan bij diezelfde behandelingen in de twee eerdere afkweek-proeven (25% en 36%, zie Tabel 2). Dit komt doordat in de derde proefronde de tijdsduur dat het licht gedimd werd in de ochtend verkort is. De reden hiervoor is dat in proefronde 1 en 2 (afkweek) bleek dat de ETR ongeveer 2 uur na aangaan van de belichting vrijwel volledig op stoom was.

Tabel 3. Behandelingen bij 'Sacramento' gedurende de opkweek tot en met de afkweek (in duplo uitgevoerd). Het kunstdaglicht had een lichtsom van 2.0 mol en stond aan van 10:00-18:00, zie ook Figuur 4. De dagsom SON-T varieerde tussen de 3.4 en de 5 mol.

Behandeling	Dagsom PAR (besparing SON-T)	SON-T aan-uit	Intensiteit (µmol) SON-T	fotoperiode
controle 7 mol	7 (0%)	2:00-18:00	87 (16 uur)	16 uur
getrapt ochtend, dim middag	5.9 (22%)	2:00-18:00	29 (½ uur), 58 (1½ uur), 87 (10 uur), 29 (4 uur)	16 uur
Stuurlicht ochtend, middag uit	5.4 (32%)	2:00-14:00	29 (1¼ uur), 87 (10¼ uur), uit (4 uur)	16 uur

Er wordt in dit rapport gesproken over 'dim-' en 'stuurlicht'-behandelingen. Voor toepassing in de praktijk hebben bedrijven niet per sé een dimregeling voor de lampen nodig. Praktijktoepassing kan eenvoudigweg door een gedeelte van de armaturen af te schakelen (bijvoorbeeld 2/3 of 1/2).



Figuur 4. Lichtverloop van het kunstdaglicht en de SON-T over de dag. De lichtsom kunstdaglicht was 2.0 mol/dag en de lichtsom SON-T was respectievelijk 5, 3.9 en 3.4 mol/dag voor de controle, dim en stuurlichtbehandeling.



Foto 3. Meting van de CO₂-opname, huidmondjesopening en de ETR (via chlorofyl-fluorescentie) met de LI-COR-6400 draagbare fotosynthesemeter. In het apparaat kunnen PAR, CO₂, temperatuur en vocht gevarieerd worden. Bewerkte versie van foto door Gert Janssen, VidiPhoto.

2.4 Methode bepaling CO₂-opname blad en ETR-som

De metingen zijn verricht met een fotosynthesemeter (Li-6400; Foto 3). In de meetcuvet is eenzelfde RV, luchttemperatuur en CO₂ concentratie ingesteld als in de klimaat-units. Ook het verloop van de lichtintensiteit over het etmaal was in de Li-6400 zo geprogrammeerd dat die overeen kwam met de instellingen in de klimaat-units. Door de bladeren gedurende een etmaal in te klemmen konden drie belangrijke zaken worden bepaald (Figuur 5):

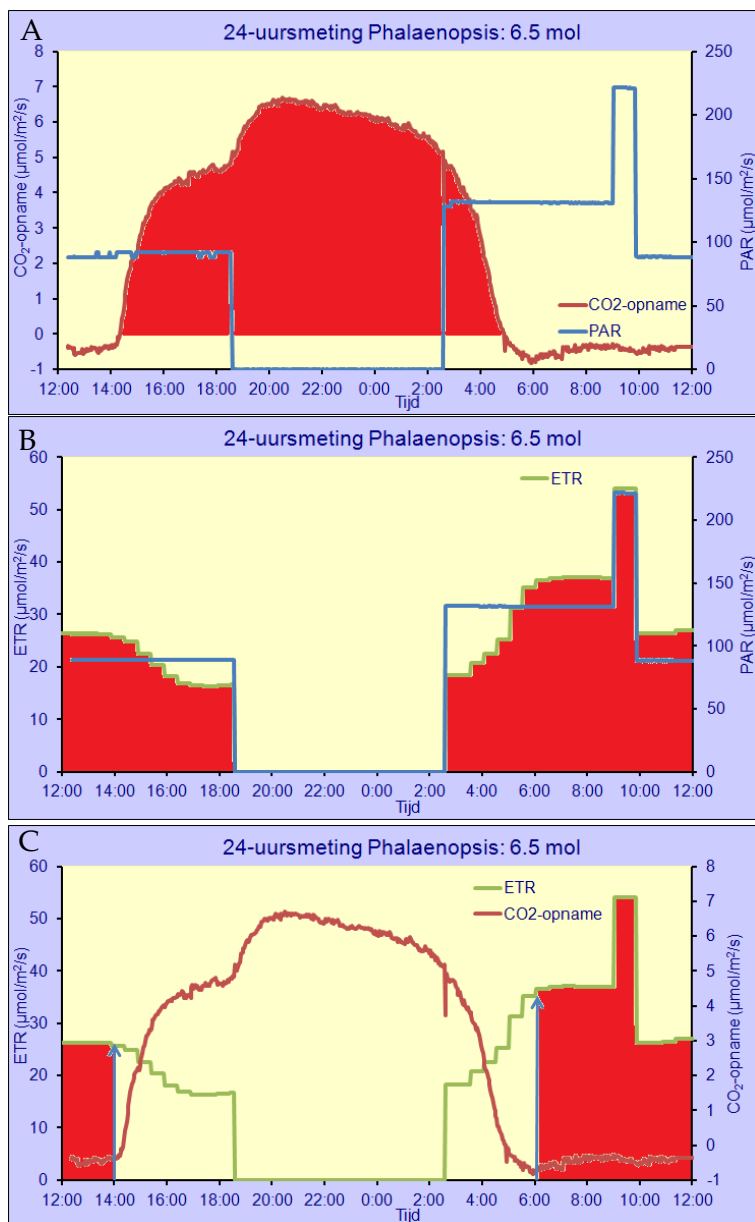
- Het verloop van de CO₂-opname over 24 uur (rode lijn) en dus ook de dagsom (rode vlak in Figuur 5A).
- Het verloop van de ETR gedurende de dag (groene lijn) en dus ook de dagsom (rode vlak in Figuur 5B).

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

- ETR-som bij gesloten huidmondjes (rode vlak in Figuur 5C).

De ETR-som bij gesloten huidmondjes wordt aangewend om suikers te maken van het CO₂ dat uit de malaatpool vrijkomt. Wat er met de ETR gebeurt in de tijd dat de huidmondjes open zijn, is nog niet geheel opgehelderd. Duidelijk wordt dat er in die tijd fors in lichtintensiteit gedimd kan worden, waardoor ook de ETR op die momenten verlaagd wordt. Dit heeft geen negatieve gevolgen voor de CO₂-opname gedurende een etmaal (zie resultaten hoofdstuk 4).

Per klimaat-unit is aan 4 tot 6 bladeren een etmaal gemeten, totaal 9 tot 11 bladeren per behandeling.



Figuur 5. Methode bepaling totale CO₂-opname in de nacht en ETR-som overdag. De blauwe lijn in A en B geeft de lichtintensiteit (PAR) aan. Het rode oppervlak laat respectievelijk zien: de totale CO₂-opname over een etmaal dat grotendeels gelijk staat aan de malaatpool (A), De totale ETR-som (B) en de ETR-som bij gesloten huidmondjes (C). De CO₂-som is berekend aan de hand van metingen aan de CO₂-opname per twee minuten. De ETR-som is berekend aan de hand van metingen van de chlorofyl-fluorescentie eens per half uur (data afkweek 'Sacramento'; Trouwborst et al. 2014).

3 Resultaten en discussie minder belichten in afkweek

In twee volgtijdelijke teeltrondes is het effect van acht belichtingsstrategieën op de dagelijkse CO₂-opname getoetst: vier verschillende dimstrategieën ten opzichte van twee controles met respectievelijk 7 en 5.2 mol belichting. De centrale gedachte achter de dimstrategieën is dat er voldoende licht moet worden aangeboden tijdens CAM-fase III. Buiten deze fase om zou het licht gedimd kunnen worden. Tevens zijn er twee behandelingen uitgevoerd waarbij het licht dan volledig uit stond, zodat de dag korter werd (11.5 in plaats van 16 uur).

Kortgezegd stonden dus twee vragen centraal:

- Kunnen de SON-T-lampen uitgezet worden buiten CAM-fase III, dus een kortere daglengte (behandeling 2 en 8) zonder dat de dagelijkse CO₂-opname lager wordt?
- Kan de belichting buiten CAM-fase III om gedimd worden (behandeling 3-6) zonder dat de dagelijkse CO₂-opname lager wordt? En moet tijdens de ‘dimuren’ dan nog altijd een zekere ETR gehaald worden of is een lagere intensiteitstuurlicht voldoende?

Deze vragen sluiten aan bij de in paragraaf 1.3 geformuleerde doelstellingen en worden beantwoord door in paragraaf 3.1 in te gaan op de dagsom CO₂-opname en in paragraaf 3.2 in te gaan op de relatie CO₂-opname, ETR en PARsom. Verder is nagegaan of er nog enige directe C3-fotosynthese plaats vindt in de namiddag (3.3) en zijn de bloemen bij alle behandelingen geteld (3.4).

3.1 Effect van daglengte en dimstrategieën op de CO₂-opname

In Tabel 4 staan de dagsommen van de CO₂-opname weergegeven voor proefronde I en II in de afkweek. De volgende zaken vallen op:

- De twee behandelingen met een korte dag (12.5 uur nacht) hebben een lagere dagsom CO₂-opname dan de behandelingen met een gelijke PARsom met 8 uur nacht (behandeling 2 ten opzichte van 1 en behandeling 8 ten opzichte van 7). Een langere nacht is dus negatief voor de dagsom CO₂-opname.
- De dimbehandelingen 3 tot en met 6 doen het niet slechter dan de controle: Verschillen zijn statistisch niet significant. Dit houdt in dat in de CAM-fases II en IV het licht gedimd kan worden zonder dat dit negatieve gevolgen heeft voor de dagelijkse CO₂-opname. Stuurlicht in de ochtend en alleen daglicht in de middag (behandeling 6, hoogste besparing elektra) blijkt voldoende.
- De controle 5.2 mol 16 uur (behandeling 7) doet het in ronde II ook redelijk. In deze behandeling wordt aan het begin van de dag wel voluit SON-T gegeven, maar staat ‘s middags uit. Eenzelfde lichtsom bij 11.5 uur dag (behandeling 8) presteert veel slechter.
- De CO₂-opname ligt in ronde II hoger dan in ronde I. Echter deze zijn nog steeds lager dan in de afkweek eind 2013 (Trouwborst *et al.* 2014). De reden hiervoor zal waarschijnlijk in de bladmorphologie liggen, welke bepaald is tijdens de voorafgaande opkweek II en de koeling bij Levoplant.

Tabel 4. Effect van daglengte en dimstrategie op de dagsom van de CO₂-opname in de afkweek in proefronde I en II. Verschillende letters (a, b, c) geven per proefronde statistisch significante verschillen tussen de gemiddelden aan (n=6-8 en 7-10 in respectievelijk ronde I en II, Fishers LSD, $\alpha < 0.05$)

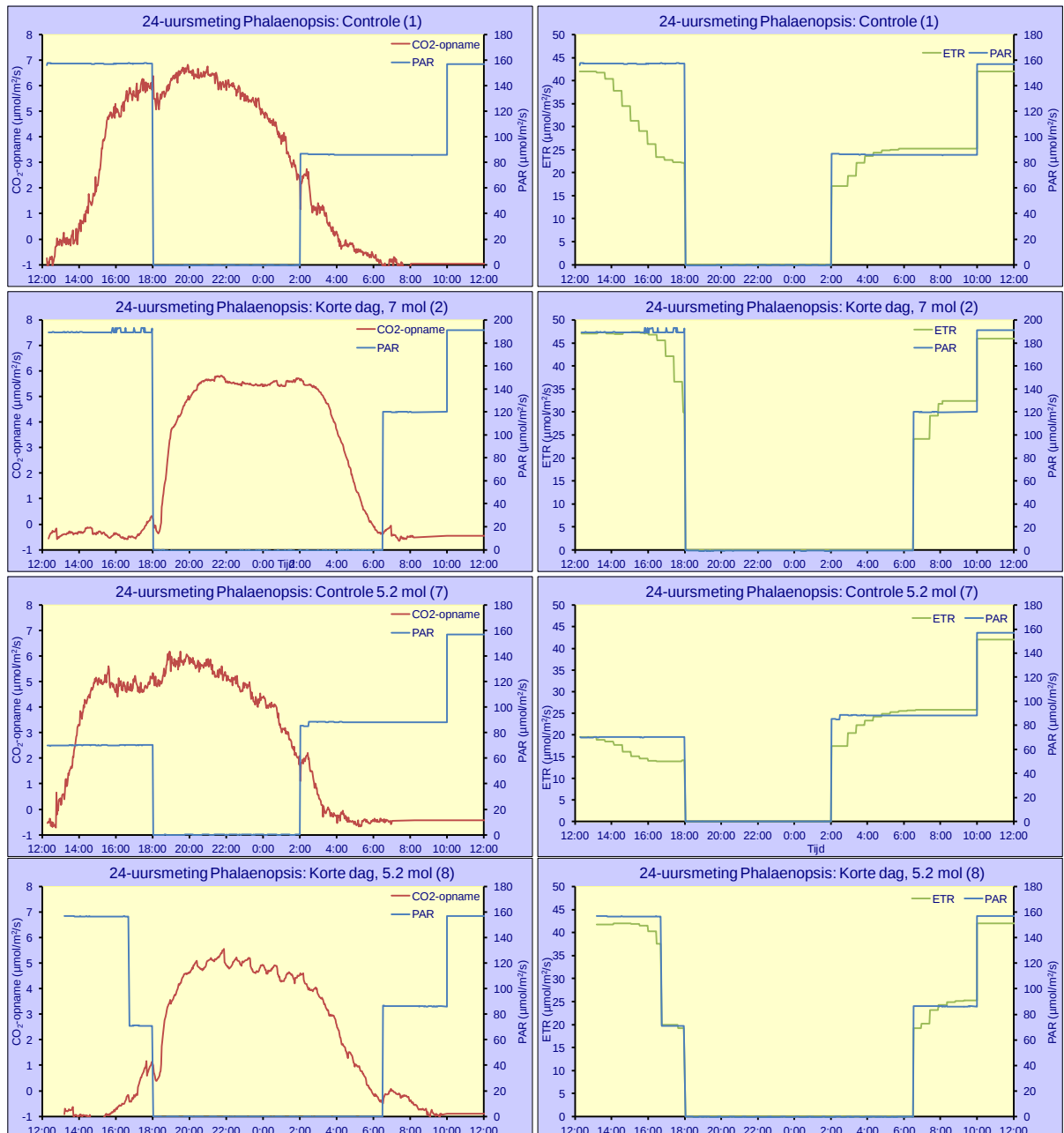
Behandelingen		Dagsom CO ₂ (mol) Ronde I	Dagsom CO ₂ (mol) Ronde II
1	controle 16 uur (7 mol)	0.179 ^{ab}	0.220 ^a
2	korte dag 11.5 uur (7 mol)	0.169 ^{bc}	0.182 ^{bc}
3	getrapt ochtend (6.6 mol)	0.190 ^{ab}	0.209 ^a
4	dim middag (6.2 mol)	0.196 ^a	0.211 ^a
5	getrapt ochtend, dim middag (5.8 mol)	0.187 ^{ab}	0.205 ^{ab}
6	stuurlicht ochtend, middag uit (5.2 mol)	0.195 ^a	0.213 ^a
7	5.2 mol 16 uur (5.2 mol)	0.162 ^c	0.200 ^{ab}
8	korte dag 11.5 uur (5.2 mol)	0.137 ^d	0.173 ^c

3.2 Relatie ETR, CO₂-opname en PARsom in de afkweek

3.2.1 Patronen CO₂-opname en ETR bij een korte dag ten opzichte van een lange dag

Figuur 6 laat representatieve patronen zien van het verloop van de CO₂-opname en de ETR over een etmaal voor de lange- en korte dag (16 uur versus 11.5 uur) bij een PARsom van 7 en 5.2 mol. De volgende zaken vallen op:

- Rond 13:00 uur start de CO₂-opname bij de controle 7 mol en 5.2 mol (beide 16 uur dag), dit valt samen met de trapsgewijze daling van de ETR. Nadat de belichting aangaat in de ochtend (2:00 uur) stijgt de ETR trapsgewijs. Rond 4:00 stopt de CO₂-opname en dit valt samen met een niet meer stijgende ETR (onder gelijk lichtniveau).
- Rond 4:00 ochtend is dus de ETR 'op stoom', bij de start van de dag langer dan twee uur licht dimmen lijkt niet nodig te zijn. Dit in tegenstelling tot resultaten in Trouwborst et al. 2014, waar de ETR ruim 3 uur na aangaan belichten op stoom was. Voor toepassing avn dimstrategieën verdient het dus de aanbeveling dat een tuinder altijd het ritme van de planten ter controle laat meten.
- De patronen van de CO₂-opname bij een korte dag van 11.5 uur liggen duidelijk verschoven ten opzichte van de dag van 16 uur. De opnametijd is korter. Hierdoor zijn de momenten dat de ETR gelimiteerd is zeer beperkt ten opzichte van de beide controle-behandelingen. Vanuit de ETR bezien lijkt een daglengte verkorting dus zinvol, echter dit gaat gepaard met een significant lagere CO₂-opname.
- Bij drie van de vier behandelingen is er een dip(je) in de CO₂-opname op het moment dat het licht uit gaat. Dit suggereert enige directe C3-fotosynthese, hier wordt in paragraaf 3.3. nader op ingegaan.



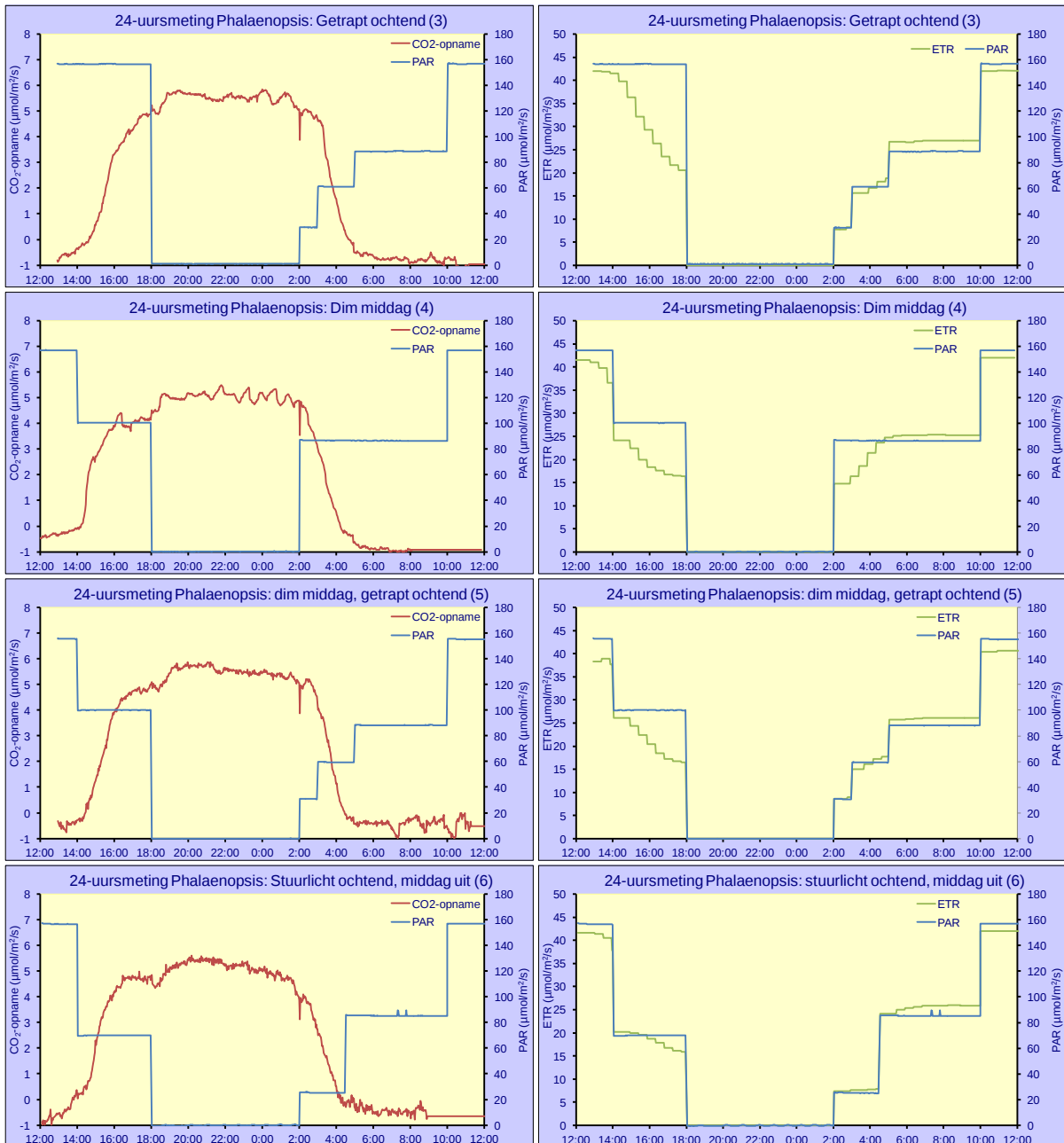
Figuur 6. Representatieve patronen van de CO₂-opname (rode lijnen links) en de ETR (groene lijnen rechts) over het etmaal van de lange (16 uur) en korte (11.5 uur) dag behandelingen bij een PARsom van 7 en 5.2 mol. De blauwe lijn geeft de lichtintensiteit (PAR) in de klimaat-eenheden aan. De gekozen grafieken liggen het dichtst bij het gemiddelde patroon gemeten bij de desbetreffende behandeling. De gemiddelden van de CO₂-opname staan weergegeven in Tabel 4. In de titel van iedere afzonderlijke grafiek staat tussen haakjes het behandelingsnummer uit Tabel 4 weergegeven.

3.2.2 Patronen CO₂-opname en ETR dimbehandelingen

Figuur 7 bevat representatieve patronen van het verloop van de CO₂-opname (rode lijnen links) en de ETR (groene lijnen rechts) over een etmaal van de dimbehandelingen. De volgende zaken vallen op:

- De tijden van het begin en einde van de CO₂-opname (van ongeveer 13:00 tot 4:00 uur) zijn vergelijkbaar met de controle 7 mol (Figuur 6 en Tabel 5).

- Naarmate het licht gedurende de laatste en eerst uren van de dag meer gedimd stond, treedt er minder afname in ETR op bij een gelijklichtniveau (Nb. afname ETR bij gelijk licht is een signaal van stress).



Figuur 7. Representatieve patronen van de CO₂-opname (rode lijnen links) en de ETR (groene lijnen rechts) over het etmaal van de dimbehandelingen met een PARsom van respectievelijk 6.6, 6.2, 5.8 en 5.2 mol. De blauwe lijn geeft de lichtintensiteit (PAR) in de klimaat-eenheden aan. De gekozen grafieken liggen het dichtst bij het gemiddelde van desbetreffende behandeling. De gemiddelden staan weergegeven in Tabel 4. In de titel van iedere afzonderlijke grafiek staat tussen haakjes het behandelingsnummer uit Tabel 4 weergegeven.

3.2.3 Relatie ETR en CO₂-opname

Tabel 5 geeft de dagsom ETR en de ETRsom bij gesloten huidmondjes (= tijdens CAM-fase III) weer. Door een toenemende mate van dimming van licht in de behandelingen 3 tot 6 daalt de dagsom ETR nauwelijks (alleen 'stuurlicht' behandeling 6 significant lager dan controle). De ETRsom bij gesloten huidmondjes daalt helemaal niet bij de dimbehandelingen. Dit was ook het doel van de proefbehandelingen: geen lichtdimming in de tijd dat de huidmondjes dicht zitten en malaat wordt afgebroken (CAM-fase III).

In Tabel 5 staat ook de PARsom weergegeven gedurende de tijd dat de huidmondjes gesloten zijn (CAM-fase III). Voor de controle en de dimbehandelingen is er ongeveer 4 mol gegeven gedurende de tijd dat de huidmondjes gesloten waren (~10 uur per dag). Nb. dit zijn PAR-waardes die bepaald zijn op het platte vlak, naarmate de bladhoek stijgt, wordt het licht verdeeld over een groter oppervlak zodat er meer licht per m² moet worden gegeven om hetzelfde effect te bereiken (zie Figuur 2 in Trouwborst *et al.* 2014). Bij de korte-dag behandelingen (2 en 8) is de PAR-som in CAM-fase III beduidend hoger, terwijl de CO₂ opname lager ligt. Dit benadrukt nog eens het belang van het sturende effect van een lange dag voor een hogere CO₂-opname. In CAM-fase III zal ongetwijfeld een zekere minimale PAR-som behaald moeten worden voor een maximale CO₂-opname: Behandeling 7 (5.2 mol bij lange dag) heeft een wat lagere PAR-som in CAM-fase III en ook een iets lagere CO₂ opname dan de controle en de dim-behandelingen.

De resultaten naar aanleiding van deze metingen in de afkweek duiden er op dat voor een maximale CO₂ opname een PAR-som van minimaal 4 mol nodig is tijdens de ~10 uur durende CAM-fase III en dat de daglengte met een lagere lichtintensiteit (stuurlicht of daglicht) aangevuld moet worden tot 16 uur.

Tabel 5. Effect van daglengte en dimstrategie op de dagsom van de CO₂-opname, dagsom ETR met open en gesloten huidmondjes, de CO₂-opnametijden en de lichtsom gedurende CAM-fase III. Verschillende letters (a, b, c) geven per proefronde statistisch significante verschillen tussen de gemiddelden aan (n=6-8 en 7-10 in respectievelijk ronde I en II, Fishers LSD, α<0.05).

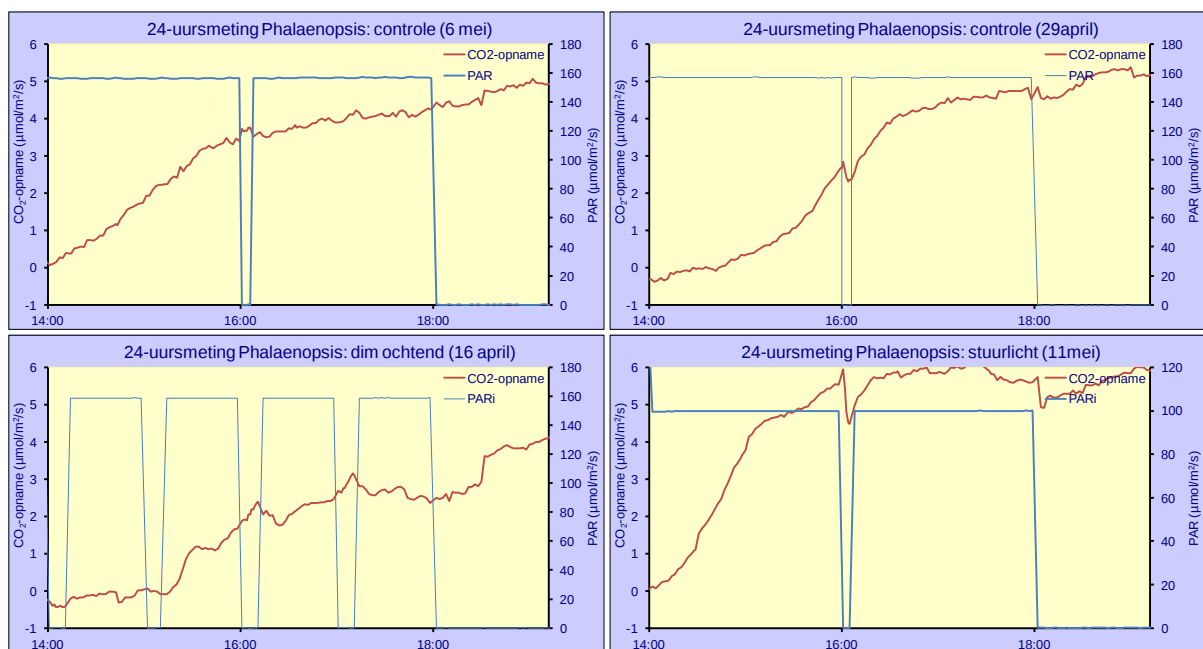
	Dagsom CO ₂ (mol)	Dagsom ETR (mol)	Dagsom ETR gesloten huidmondjes	Starttijd opname	Eindtijd opname	Opnametijd (uren)	PARsom CAM-fase III (mol)
Proefronde I							
1 Controle 16 hr	0.179 ^{ab}	1.52 ^{bc}	1.02 ^{cd}	13:29 ^{cd}	3:38 ^{bc}	14:08 ^a	3.97
2 korte dag 11.5 hr (7 mol)	0.169 ^{bc}	1.67 ^a	1.54 ^a	17:25 ^a	5:59 ^a	12:34 ^b	6.85
3 getrapt ochtend	0.190 ^{ab}	1.46 ^{cd}	1.05 ^{cd}	14:07 ^{bc}	4:14 ^b	14:07 ^a	4.05
4 dim middag	0.196 ^a	1.53 ^{bc}	1.05 ^{cd}	13:26 ^{cde}	3:29 ^{bc}	14:03 ^a	3.98
5 getrapt ochtend, dim middag	0.187 ^{ab}	1.45 ^{cd}	1.12 ^c	14:14 ^b	3:37 ^{bc}	13:22 ^{ab}	4.20
6 stuurlicht ochtend; middag uit	0.195 ^a	1.40 ^{de}	1.09 ^c	13:59 ^{bc}	3:47 ^{bc}	13:48 ^a	4.04
7 5.2 mol 16 hr	0.162 ^c	1.34 ^e	0.96 ^d	12:47 ^e	3:09 ^c	14:21 ^a	3.60
8 korte dag 5.2 mol 11.5 hr	0.137 ^d	1.34 ^e	1.24 ^b	17:30 ^a	5:53 ^a	12:23 ^b	5.09
Proefronde II							
1 Controle 16 hr	0.220 ^a	1.65 ^a	1.13 ^{de}	14:11 ^d	4:08 ^c	13:57 ^{ab}	4.20
2 korte dag 11.5 hr (7 mol)	0.182 ^{bc}	1.60 ^{ab}	1.40 ^a	17:35 ^a	6:36 ^a	13:00 ^b	6.62
3 getrapt ochtend	0.209 ^a	1.62 ^{ab}	1.20 ^{cd}	14:44 ^c	4:17 ^c	13:33 ^b	4.39
4 dim middag	0.211 ^a	1.56 ^{bc}	1.10 ^e	13:53 ^d	4:06 ^c	14:12 ^a	4.05
5 getrapt ochtend, dim middag	0.205 ^{ab}	1.51 ^c	1.11 ^{de}	14:13 ^d	4:06 ^c	13:52 ^{ab}	4.09
6 stuurlicht ochtend; middag uit	0.213 ^a	1.42 ^d	1.11 ^{de}	14:08 ^d	4:00 ^{cd}	13:51 ^{ab}	4.08
7 5.2 mol 16 hr	0.200 ^{ab}	1.39 ^d	0.99 ^f	13:13 ^e	3:34 ^d	14:20 ^a	3.62
8 korte dag 5.2 mol 11.5 hr	0.173 ^c	1.38 ^d	1.26 ^{bc}	16:43 ^b	6:14 ^b	13:31 ^b	4.89

3.3 C3-fotosynthese in de namiddag in de afkweek?

Door middel van het kortstondig verlagen van de lichtintensiteit is nagegaan of er nog sprake is van een significante directe C3-fotosynthese in de namiddag: immers de opname-snelheid van CO₂ voor directe C3-fotosynthese reageert direct op het lichtniveau, terwijl de opname-snelheid van CO₂ dat als malaat wordt vastgelegd ('vullen malaapool') onafhankelijk van lichtintensiteit plaats vindt. Figuur 8 laat enige varianten zien van verschijnselen die kunnen optreden:

- Regelmatig heeft een tijdelijke verlaging van licht geen enkel effect op de CO₂-opname (Figuur 8 linksboven): dus geen directe C3-fotosynthese aanwezig.
- Soms vindt er een kleine daling plaats (Figuur 8 rechtsboven), dit zou op enige (minimale) directe C3-fotosynthese kunnen duiden.
- Soms vindt er tijdens de tijdelijke verlaging van het licht juist een verhoging van de CO₂-opname plaats (Figuur 8 linksonder). Directe C3-fotosynthese speelt dan geen rol.
- Soms vindt er een daling van de CO₂-opname plaats die pas zo'n twee minuten na de verlaging van de lichtintensiteit inzet (Figuur 8 rechtsonder). Deze daling is te traag om toegeschreven te worden aan directe C3-fotosynthese.

Uit bovenstaande punten kan worden geconcludeerd dat C3-fotosynthese in de afkweek bij 'Sacramento' nauwelijks tot geen bijdrage heeft op de CO₂-opname per etmaal.



Figuur 8. Effect kortstondige verlaging van lichtintensiteit op de CO₂-opname in de afkweek. Door middel van het kortstondig verlagen van de lichtintensiteit (blauw lijn) is getest of directe C3-fotosynthese in de namiddag een rol van betekenis speelt. In volgorde van linksboven naar rechtsonder: geen verlaging in de CO₂-opname, zeer beperkte verlaging van de CO₂-opname, verhoging van de CO₂-opname, en vertraagde afname CO₂-opname.

3.4 Bloemtellingen

In Tabel 6 staan de bloemtellingen van proefronde 1 en 2. De bloemtellingen komen globaal overeen met CO₂-opname: korte dag 5.2 mol heeft minder bloemen. Er moet worden opgemerkt dat voor een variable factor als aantal bloemen het aantal planten klein is (17-20 planten per behandeling). Er moet dus niet teveel waarde worden gehecht aan deze gegevens.

Tabel 6. Effect van de verschillende behandelingen op het aantal bloemen van *Phalaenopsis* 'Sacramento'. Er is alleen gemeten aan twee-takkers. Verschillende letters (a, b, c) geven statistisch significante verschillen tussen de gemiddelden aan (n=17-20, Fisher's LSD, $\alpha < 0.05$).

	Behandelingen	# bloem kam (2-takkers) Ronde I	# bloem kam (2-takkers) Ronde II	# bloem totaal ronde I	# bloem totaal ronde II
1	controle 16 uur (7 mol)	18.9 ^{ns}	18.7 ^{ab}	23.5 ^{ab}	23.0 ^a
2	korte dag 11.5 uur (7 mol)	19.0 ^{ns}	18.3 ^{abc}	23.8 ^{ab}	20.6 ^{abc}
3	getrapt ochtend (6.6 mol)	18.9 ^{ns}	18.7 ^{ab}	24.0 ^{ab}	21.7 ^{ab}
4	dim middag (6.2 mol)	18.8 ^{ns}	19.1 ^a	24.7 ^a	23.0 ^a
5	getrapt ochtend, dim middag (5.8 mol)	19.1 ^{ns}	17.6 ^{bcd}	24.7 ^a	20.0 ^{bc}
6	stuurlicht ochtend, middag uit (5.2 mol)	18.8 ^{ns}	17.5 ^{cd}	24.2 ^{ab}	20.2 ^{bc}
7	5.2 mol 16 uur (5.2 mol)	18.2 ^{ns}	17.7 ^{bcd}	22.8 ^{ab}	20.7 ^{abc}
8	korte dag 11.5 uur (5.2 mol)	17.9 ^{ns}	16.7 ^d	21.4 ^b	18.0 ^c

3.5 Conclusies dimstrategie in de afkweek

Op basis van de CO₂-opname van de planten kunnen de volgende conclusies getrokken worden:

- Dim-strategie werkt: Evenveel CO₂ opname over het etmaal bij controle en alle dim-behandelingen. Ook de stuurlichtbehandeling (36% elektrabesparing)!
- Er is zelfs een lagere opname bij de 7 mol behandeling met lange nacht dan bij 5.2 mol bij de stuurlichtbehandeling.
- 5.2 mol zonder dimmen en volle daglengte (16 uur) presteert minder dan de 7 mol controle en dimbehandelingen in ronde I (niet in ronde II).
- 5.2 mol met lange nacht veruit de laagste opname.

Er kan dus gesteld worden dat de timing van de belichting heel belangrijk is bij *Phalaenopsis*: Gedurende CAM-fase III (huidmondjes dicht en malaatafbraak) zal er niet gedimd kunnen worden, maar daarbuiten wel. Dit is *in deze proef* een periode van ongeveer 6 uren per dag, namelijk: 2:00-4:00 en 14:00-18:00. Het plantritme wordt door belichtingstijden bepaald.

De directe C₃-opname is bij 'Sacramento' in de afkweek minimaal. Dit komt overeen met wat gemeten is in Trouwborst *et al.* 2014, maar wil niet zeggen dat dit voor alle cultivars of klimaten geldt.

4 Resultaten en discussie minder belichten in opkweek en afkweek

In de derde proefronde is een teelt met 600 planten uitgevoerd die duurde van opkweek tot afkweek. Er waren drie proefbehandelingen in duplo (6 klimaat-units met ieder 100 planten): de controle (7 mol) en de twee dimbehandelingen met de hoogste besparing in de eerdere twee proefronden in de afkweek. Zie details in Tabel 3 op pagina 17.

De planten zijn geleverd in week 42 2015, (pootweek 33), de koel-fase startte eind week 2 2016, de afkweek startte eind week 10 en planten waren eind week 20 'velingrijp'. In de volgende paragrafen wordt achtereenvolgens het effect van de behandelingen op de CO₂-opname in de opkweek besproken, en de eindkwaliteit van de planten. Tijdens de koeling is er bewust niet gedimd om mogelijke effecten van de dimbehandelingen op de takuitloop uit te sluiten. Het effect van dimmen tijdens de koelfase verdient nog nader onderzoek.

4.1 Effect van licht dimmen op de CO₂-opname (opkweek)

4.1.1 CO₂-opname en ETR over een etmaal

De metingen van de CO₂-opname en ETR (de door licht opgewekte energiestroom die aangewend kan worden om suikers te maken) vonden in de laatste vier weken van de opkweek plaats (week 52/53/1/2). De planten waren dus gemiddeld 20 weken oud. Alle metingen zijn uitgevoerd aan volgroeide bladeren die volledig onder de proefomstandigheden zijn ontwikkeld. In Tabel 7 staan de resultaten weergegeven:

Tabel 7. Effect van dimstrategie op de dagsom van de CO₂-opname, dagsom ETR met open en gesloten huidmondjes, de CO₂-opnametijden en de lichtsom gedurende CAM-fase III in de opkweek van proefronde III. Verschillende letters (a, b, c) geven statistisch significante verschillen tussen de gemiddelden aan (n=9-11, Fishers LSD, $\alpha < 0.05$)

	Controle (7 mol)	Dim SON (5.9 mol)	Stuur SON (5.4 mol)
Dagsom CO ₂ (mol CO ₂)	0.235 ^{ns}	0.214 ^{ns}	0.236 ^{ns}
Dagsom ETR (mol e ⁻)	1.60 ^a	1.49 ^b	1.40 ^c
Dagsom ETR gesloten huidmondjes (mol e ⁻)	0.95 ^{ns}	0.98 ^{ns}	0.95 ^{ns}
Start opname	12:15 ^a	12:42 ^b	12:36 ^{ab}
Eind opname	3:20 ^{ns}	3:30 ^{ns}	3:22 ^{ns}
Opnametijd	15:05 ^{ns}	14:48 ^{ns}	14:46 ^{ns}
PARsom CAM-fase III	3.28	3.46	3.48

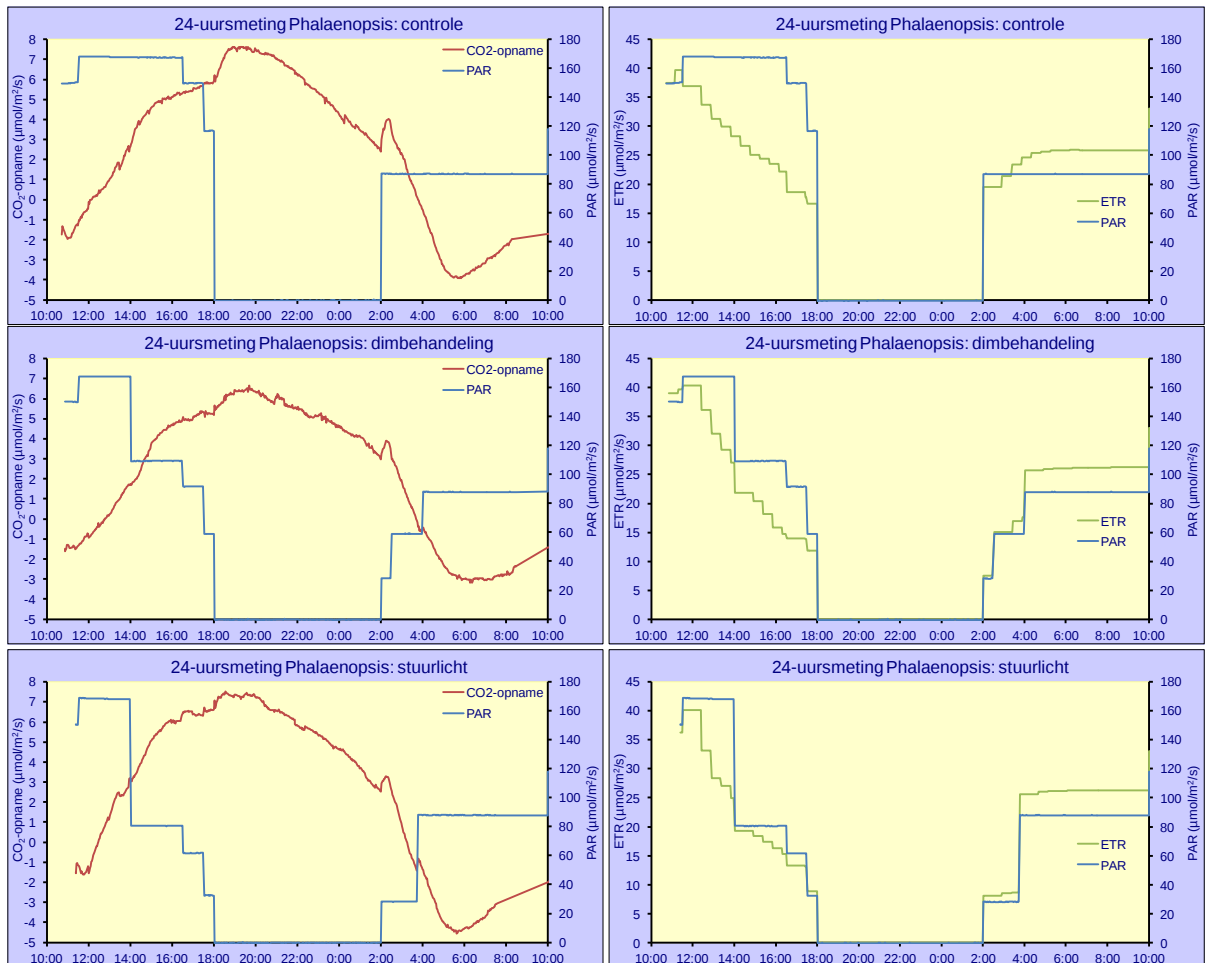
- De dagsommen voor de CO₂-opname verschillen niet significant van elkaar.
- De dagsom ETR is het hoogst bij de hoogste PARsom

- Voor verwerking van CO₂ uit malaat is de dagsom ETR bij gesloten huidmondjes van belang, want in die uren wordt malaat afgebroken. Het licht dimmen in de eerste en laatste uren van de dag geeft geen lagere ETR bij gesloten huidmondjes.
- Tussen ongeveer 3:30 en 12:30 waren de huidmondjes gesloten (CAM-fase III) en moet een zekere lichtsom gehaald worden om het opgeslagen malaat af te breken en om te zetten in suikers. De hier gerealiseerde PARsom bij gesloten huidmondjes lag rond de 3.3-3.5 mol (NB platte vlak, bladhoek kan PARsom fors beïnvloeden).

4.1.2 *Patronen CO₂-opname en ETR van de dimbehandelingen*

Figuur 9 laat representatieve patronen zien van het verloop van de CO₂-opname (rode lijnen links) en de ETR (groene lijnen rechts) over een etmaal voor de verschillende dimbehandelingen. De volgende zaken vallen op:

- Op moment dat de het licht geheel uit gaat om 18:00 uur stijgt de CO₂-opname iets. Waarschijnlijk is dit gerelateerd aan de huidmondjesopening en de VPD (dit is eerder ook waargenomen, zie Trouwborst *et al.* 2014).
- Tussen ongeveer 4:00 en 8:00 uur vindt er een opvallende 'lekkage' van CO₂ uit het blad plaats (in de grafiek te zien als negatieve CO₂-opname). Bij het tijdelijk licht uitschakelen in de meetcuvet nam de 'lekkage' toe (data niet getoond). Blijkbaar zijn de huidmondjes dan niet hermetisch gesloten. 'Lekkage' van CO₂ in deze omvang is door de onderzoekers van Plant Lighting nog niet eerder waargenomen.
- Naarmate het licht gedurende de laatste en eerst uren van de dag meer gedimd stond, treedt er minder afname in ETR op bij een gelijklichtniveau (Nb. afname ETR bij gelijk licht is een signaal van stress).



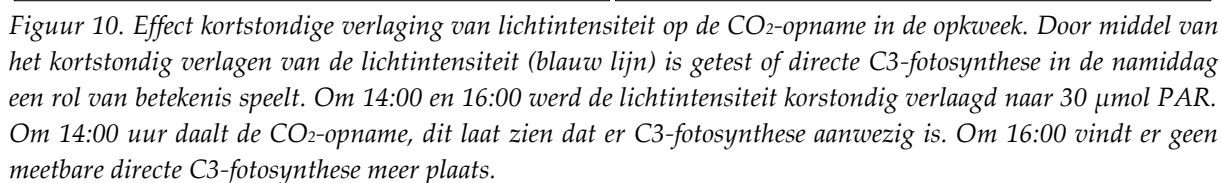
Figuur 9. Representatieve patronen van de CO₂-opname (rode lijnen links) en de ETR (groene lijnen rechts) over het etmaal van de dimbehandelingen met een PARSom van respectievelijk 7, 5.9 en 5.4 mol. De blauwe lijn geeft de lichtintensiteit (PAR) aan. De gekozen grafieken liggen het dichtst bij het gemiddelde van desbetreffende behandeling. De gemiddelden staan weergegeven in Tabel 7.

4.1.3 Directe C3-fotosynthese in de opkweek?

Ook in de opkweek is nagegaan of directe C3-fotosynthese een significante rol speelt in de CO₂-opname over een etmaal. In Figuur 10 wordt getoond dat het kortstondig verlagen van de lichtintensiteit om 14:00 een lichtafhankelijke verlaging in CO₂-opnamesnelheid geeft, terwijl dit om 16:00 niet meer het geval is. Te zien is dat om 14:00 uur de CO₂-opname daalt van ongeveer 3 naar 1 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ opname. Ook Figuur 11 laat zien dat het maximale aandeel directe C3-fotosynthese rond de 2 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ ligt. Met behulp van de twee zwarte lijnen in Figuur 8 kan een schatting van de bijdrage van directe C3-fotosynthese in de middag aan de CO₂-opname over een etmaal gemaakt worden (Nb. eerder overschatting dan onderschatting):

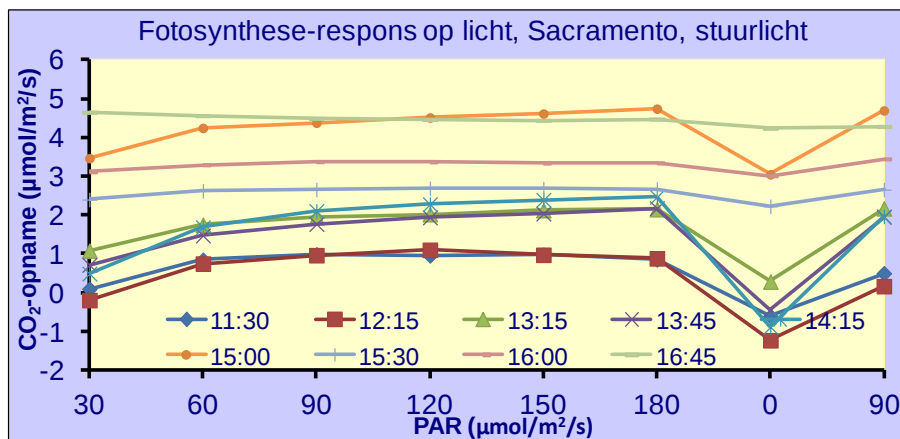
- Rond 12:00 is de directe fotosynthese 0 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$.
- Rond 14:00 is de directe C3-fotosynthese 2 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$.
- Rond 16:00 is de directe fotosynthese 0 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$.

Dit geeft 4 uur lang gemiddeld een directe C3-fotosynthese van 1 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Dit geeft 4 uur * 3600 seconden * 1 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ CO₂ = 0.0144 mol CO₂. Dit is ongeveer 6% van de etmaalopname.



- Om 11:30 en 12:15 (rode en blauwe lijn) ligt de CO₂-opname rond de 0-0.5. Bij het uitzetten van het licht daalt de CO₂-opname tot -0.5/-1: De huidmondjes beginnen dan net open gegaan. Vanaf dit moment ligt beginnen met CO₂-dosering voor de hand (Nb. in het najaar van 2016 komt een rapport uit naar de effect van CO₂-dosering bij Phalaenopsis).
- Om 13:15, 13:45 en 14:15 is er lichtafhankelijke directe C3-fotosynthese, de maximale opname ligt rond de 2 μmol/m²/s CO₂. Hier is 60 μmol/m²/s PAR voor nodig. CO₂ doseren zal rond deze tijd een gunstig effect hebben op de CO₂-opname door het blad.
- Rond 15:00 is er een mix van indirecte en directe C3-fotosynthese aanwezig.
- Om 15:30, 16:00 en 16:45 wordt er geen lichtafhankelijke daling in de CO₂-opname waargenomen, alle CO₂-opname is dan toe te schrijven aan de CAM-fotosynthese (binding CO₂ aan PEPC en vastlegging in malaat). Licht heeft dan dus alleen nog een stuurlichtfunctie. Over het nut van CO₂ doseren op zulke momenten heerst onzekerheid, dit wordt najaar 2016 duidelijk bij het verschijnen van het rapport over het effect van CO₂-dosering bij Phalaenopsis.

32



Figuur 11. Effect van lichtintensiteit op de CO₂-opname op verschillende tijdstippengedurende de tweede helft van de dag. Let op dat de x-as na 180 µmol teruggaat naar 0 en vervolgens naar 90 µmol. Na 15:00 uur reageerde de CO₂-opname niet meer op lichtintensiteit, hetgeen laat zien dat alle CO₂ dan al door PEPC gebonden wordt en wordt vastgelegd in malaat.

De conclusie kan getrokken worden dat in de opkweek van 'Sacramento' directe C3-fotosynthese wel een rol speelt gedurende een korte periode in de middag. Deze rol ligt ten hoogste op zo'n 6% van de totale CO₂-opname over een etmaal.

4.2 Koeling

Zoals eerder aangegeven, is er bewust niet gedimd tijdens de 8 weken koelfase, omdat het effect van dimming op de takuitloop nog niet bekend is. Enige dagen voordat de koelfase van start ging, is de plantdichtheid verlaagd van 50 pl/m² naar 45 pl/m². Hierdoor zijn alle planten dus iets verzet. Enige dagen na start van de koelfase is het lichtniveau voor alle behandelingen gelijk aan de controle gesteld. Kort daarna ontstonden er gele plekken op wat oudere bladeren (Foto 4), deze vlekken trokken later weer weg. Deze vlekken worden in de praktijk als kouschade aangeduid. Deze bladeren zaten waarschijnlijk in eerdere instantie in de schaduw. De combinatie van verzetten (blootstellen aan meer licht) en een forse daling in temperatuur levert dus lichtstress op. Koudeschade kan inderdaad eerder optreden in het licht dan in het donker (Hogewoning en Harbinson, 2007). Waarschijnlijk had de schade (deels) voorkomen kunnen worden door eerder de plantdichtheid te verlagen, zodat de eerder beschaduwde bladeren zicht konden aanpassen aan een hoger lichtniveau voordat de temperatuur daalde.



Foto 4. 'kouschade' in de koeling door kort ervoor verplaatsen van de planten. De gele plekken zitten op de oudere bladeren die waarschijnlijk eerder beschaduwde werden. Deze gele plekken zijn later weer weggetrokken.

4.3 Effect van licht dimmen op uiteindelijke plantkwaliteit

Aan het einde van de afkweek, 18 weken na start koelen, zijn de planten gestokt en is het aantal takken, aantal bloemen en zijtakjes geteld en is de taklengte bepaald (Foto 5).

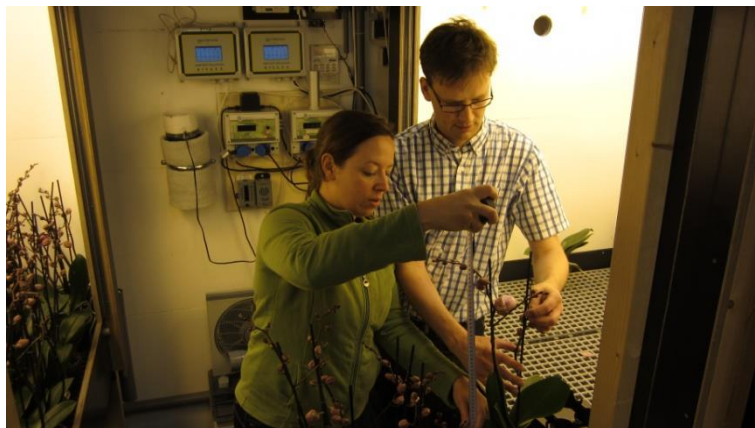


Foto 5. Stokken van de planten en meting van de taklengte en aantal bloemen (18 mei 2016; week 20).

Tabel 8 geeft de resultaten van de bloemtellingen weer. Er is botanische geteld. Dit houdt in dat alle knoppen zijn geteld en er geen rekening is gehouden met knopgrootte zoals in de veilingdefinities. De volgende zaken vallen op:

- Het percentage tweetakkers per klimaatunit varieert tussen de 84% en 94%. Er zit geen logisch verband tussen de behandeling en percentage meertakkers. Geen enkele plant gaf meer dan twee bloemtakken.
- Het gemiddelde aantal open bloemen is bij de controle iets hoger dan bij de andere behandelingen. Het ligt voor de hand dat dit veroorzaakt is door een iets hogere bloemtak-temperatuur in de uren dat bij de andere behandelingen de SON-T gedimd werd.
- Het aantal bloemenknoppen op de hoofdkam en het totaal aantal bloemenknoppen per plant verschilde niet significant tussen de behandelingen.
- Het aantal zijtakken en aantal knoppen op de zijtakken lag voor de controle iets hoger dan voor de stuurlichtbehandeling, echter statistisch niet significant verschillend. Hier staat tegenover dat de stuurlichtbehandeling 5% meer 2-takkers had. Het ligt voor de hand dat er dan net iets meer tweetakkers met een lager aantal zijtakken en knoppen op de zijtakken voorkomen. Immers, de planten die met moeite een tweede takproduceren zullen niet de sterkste planten zijn, en dus ook minder of zwakkere zijtakken produceren.
- De taklengte van de twee bloemtakken van een tweetakker verschilde gemiddeld 6 tot 7 cm. Tussen de behandelingen zat geen significant verschil in takgelijkheid. De taklengte zelf verschilde nauwelijks tussen de behandelingen (tak 1 52.5 cm en tak 2 46.2 cm gemiddeld).

- De begeleidende Phalaenopsiskwekers die de proef hebben bezocht rond de eindoogst konden geen verlies aan plantkwaliteit constateren in de elektra-besparende behandelingen ten opzichte van de controle.
- In het algemeen kan dus gesteld worden dat slim dimmen van de belichting geen verlies aan plantkwaliteit oplevert, maar wel een elektrabesparing van 32% kan opleveren.

Tabel 8. Effect van de verschillende belichtingsbehandelingen op de bloei-kenmerken van *Phalaenopsis* 'Sacramento'. Meetwaarden worden gegeven voor alle planten en voor een selectie van alleen twee-takkers. Verschillende letters (a, b) geven statistisch significante verschillen tussen de gemiddelden aan (ns=niet significant verschil; twee herhalingen, 90 planten per herhaling, Fisher's LSD, $\alpha < 0.05$).

	Controle (7 mol)	Dim SON (5.9 mol)	Stuur SON (5.4 mol)
% tweetakker	88.7% ^{ab}	86.9% ^b	93.8% ^a
Aantal bloemknoppen op hoofdkammen	16.8 ^{ns}	16.4 ^{ns}	16.9 ^{ns}
Totaal bloemknoppen per plant	22.0 ^{ns}	21.4 ^{ns}	21.4 ^{ns}
Aantal zijtakken per plant	1.48 ^{ns}	1.34 ^{ns}	1.29 ^{ns}
Alleen twee-takkers:			
Rijpheid (aantal bloem open)	0.93 ^a	0.10 ^b	0.27 ^b
Aantal bloemknoppen per hoofdkam	8.8 ^{ns}	8.7 ^{ns}	8.7 ^{ns}
Aantal zijtakken per plant	1.46 ^{ns}	1.30 ^{ns}	1.28 ^{ns}
Aantal bloemknoppen op de zijtakken	4.9 ^{ns}	4.7 ^{ns}	4.4 ^{ns}
Verskil lengte tak 1 en 2 (cm)	6.4 ^{ns}	6.1 ^{ns}	7.0 ^{ns}

4.4 Conclusies en slotbeschouwing

4.4.1 *Conclusies*

Op basis van de resultaten kan geconcludeerd worden dat het op het juiste moment dimmen (of gedeeltelijk afschakelen) van de belichting mogelijk is zonder dat er productie- of kwaliteitsverlies optreedt in de teelt van *Phalaenopsis*:

- Geen verlaging CO₂-opname over een etmaal
- Gelijke ETR bij gesloten huidmondjes
- Gelijk aantal bloemtakken en bloemen.

In opkweek is er tussen 12:00 en 15: uur enige directe C3-fotosynthese aanwezig. De totale bijdrage is echter gering: ~6% van de totale CO₂-opname. Van die 6% wordt het grootste deel met daglicht behaald. Twee tot drie uur voor einde dag heeft lichtintensiteit geen effect meer op de CO₂-opnamesnelheid, dan is een lage lichtintensiteit ('stuurlicht') voldoende.

4.4.2 *Slotbeschouwing*

De behandelingen die getoetst zijn in de beschreven proef sluiten nauw aan bij de werking van het CAM-mechanisme met zijn vier fases:

- Fase I, nacht: Huidmondjes zijn open, CO₂ wordt vastgelegd in malaat (appelzuur).
- Fase II, overgang van nacht naar dag: Huidmondjes gaan sluiten en start afbraak malaat en mogelijk kortstondig (directe) C3 fotosynthese.
- Fase III, overdag: Gesloten huidmondjes en afbraak malaat, productie assimilaten uit het vrijkomende CO₂.
- Fase IV, overgang van dag naar nacht: Malaat op, huidmondjes gaan weer open en mogelijk kortstondig (directe) C3 fotosynthese.

Doordat de bijdrage van de directe C3-fotosynthese in de opkweek beperkt is tot zo'n 6% en in de afkweek nihil is, kan de lichtintensiteit in CAM-fasen II en IV fors gedimd kan worden.

Voor een zo hoog mogelijke CO₂-opname per etmaal dient *Phalaenopsis* een lange dag belicht te worden (hier 16 uur). CAM-fase III blijkt zo'n 9-10 uur lang te zijn. In die uren wordt het malaat afgebroken en wordt vrijkomende CO₂ vastgelegd als suikers. Gedurende die uren zal er voldoende licht gegeven moeten worden en moet dus een zeker PAR-som gehaald worden. De overige 6-7 uren, deels aan het begin en deels aan het einde van de dag, kan er fors bespaard worden op de belichting.

Tot nu toe is er in de proeven van Plant Lighting ongeveer 3.5-4 mol licht in het platte vlak aangeboden in deze fase (Tabel 5 en 7). In het onderzoek naar het effect van verschillende lichtsommen op CO₂-opname van *Phalaenopsis* bleek ook dat 4 mol licht in het platte vak gedurende CAM-fase III voldoende is voor een maximale CO₂-opname (Trouwborst *et al.* 2014). Hierbij moet niet vergeten worden dat de bladhoek van *Phalaenopsis*, al dan niet door het gebruik van vazen en kragen, dermate hoog kan zijn dat er hogere lichtsommen nodig zijn gedurende CAM-fase III (Figuur 2 in Trouwborst *et al.* 2014).

Referenties

- Black C, Osmond CB.** 2003. Crassulacean acid metabolism photosynthesis: 'working the night shift'. *Photosynthesis Research* 76, 329-341.
- Borland AM, Barrera Zambrano VA, Ceusters J, 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.
- Borland AM, Taybi T.** 2004. Synchronization of metabolic processes in plants with Crassulacean acid metabolism. *Journal of Experimental Botany* 55, 1255-1265.
- Buchanan BB.** 2002 Modulation of phosphoenolpyruvate carboxylase in C4 and CAM Plants. Webessay 8.1 Taiz & Zeiger, 2015.
- Ceusters J, Borland AM, Taybi T, Frans M, Godts C, Maurice P.** 2014. Light quality modulates metabolic synchronization over the diel phases of crassulacean acid metabolism. *Journal of Experimental Botany* 65, 3705-3714.
- Grams TE, Haag-Kerwer A, Olivares E, Ball E, Arndt S, Popp M, Medina E, Lüttge U.** 1997. Comparative measurements of chlorophyll a fluorescence, acid accumulation and gas exchange in exposed and shaded plants of *Clusia minor* L. and *Clusia multiflora* HBK in the field. *Trees* 11, 240-247.
- Griffiths H, Helliker B, Roberts A, Haslam RP, Girnus J, Robe WE, Borland AM, Maxwell K.** 2002. Regulation of Rubisco activity in crassulacean acid metabolism plants: better late than never. *Functional Plant Biology* 29, 689-696.
- Haag-Kerwer A, Grams T, Olivares E, Ball E, Arndt S, Popp M, Medina E, Lüttge U.** 1996. Comparative measurements of gas-exchange, acid accumulation and chlorophyll a fluorescence of different species of *Clusia* showing C3 photosynthesis, or crassulacean acid metabolism, at the same field site in Venezuela. *New Phytologist* 134, 215-226.
- Hogewoning SW, Harbinson J.** 2007. Insights on the development, kinetics, and variation of photoinhibition using chlorophyll fluorescence imaging of a chilled, variegated leaf. *Journal of Experimental Botany* 58, 453-463
- Lüttge U.** 2004. Ecophysiology of crassulacean acid metabolism (CAM). *Annals of Botany* 93, 629-652.
- Lüttge U.** 2010. Photorespiration in phase III of crassulacean acid metabolism: evolutionary and ecophysiological implications. *Progress in Botany* 72, 371-384.
- Maxwell K, Borland AM, Haslam RP, Helliker BR, Roberts A, Griffiths H.** 1999. Modulation of Rubisco Activity during the Diurnal Phases of the Crassulacean Acid Metabolism Plant *Kalanchoë daigremontiana*. *Plant Physiology* 121, 849-856.
- Miszalski Z, Kornas A, Rozpądek P, Fischer-Schliebs E, Lüttge U.** 2013. Independent fluctuations of malate and citrate in the CAM species *Clusia hilariana* Schltdl. under low light and high light in relation to photoprotection. *Journal of Plant Physiology* 170, 453-458.
- Taiz L, Zeiger E.** 2015. Plant physiology and development. Sunderland (USA): Sinauer. 761p.
- Trouwborst G, Hogewoning SW, Pot CS.** 2013a. Meer rendement uit belichting en CO₂ bij *Phalaenopsis*. Bunnik: Plant Dynamics B.V. & Plant Lighting B.V., 28p.

- Trouwborst G, Hogewoning SW, Pot CS. 2013b.** Meer rendement uit belichting en CO₂ bij Bromelia. Bunnik: Plant Dynamics B.V. & Plant Lighting B.V., 34p.
- Trouwborst G, Hogewoning SW, Pot CS. 2014.** Minder belichten Phalaenopsis zonder productieverlies? Plant Lighting B.V., Bunnik. 60p.

Bijlage 1 Literatuurstudie CAM-fotosynthese

Om kennis over de fysiologische mechanismen die specifiek bij Phalaenopsis en andere CAM-planten een rol kunnen spelen te verdiepen, is in deze korte literatuurstudie gezocht naar achtergrondliteratuur over de volgende drie onderwerpen:

- B1.1 Aansturing van het CAM-mechanisme door de interne klok
- B1.2 Fotorespiratie gedurende CAM-fase III
- B1.3 Regulatie malaatcyclus gedurende CAM-fase III

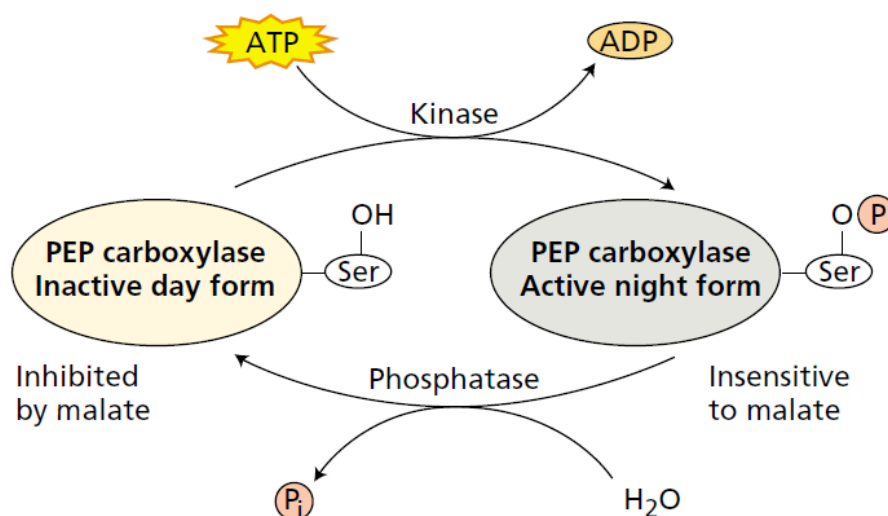
B1.1 Rol van de interne klok in de CAM-fotosynthese

Aansturing van het enzym PEPC

Bij CAM-planten wordt CO₂ dat in de vorm van malaat wordt vastgelegd eerst door het enzym PEPC gebonden. Doordat PEPC heel efficiënt CO₂ bindt, moet PEPC niet de hele dag actief zijn. Anders zou de CO₂ die in CAM-fase III uit malaat vrijkomt niet aan Rubisco worden gebonden voor assimilatie, maar direct weer aan PEPC om opnieuw tot (de precursor van) malaat gevormd te worden. Dit zou zinloos zijn. Er zijn twee vormen van het enzym PEPC:

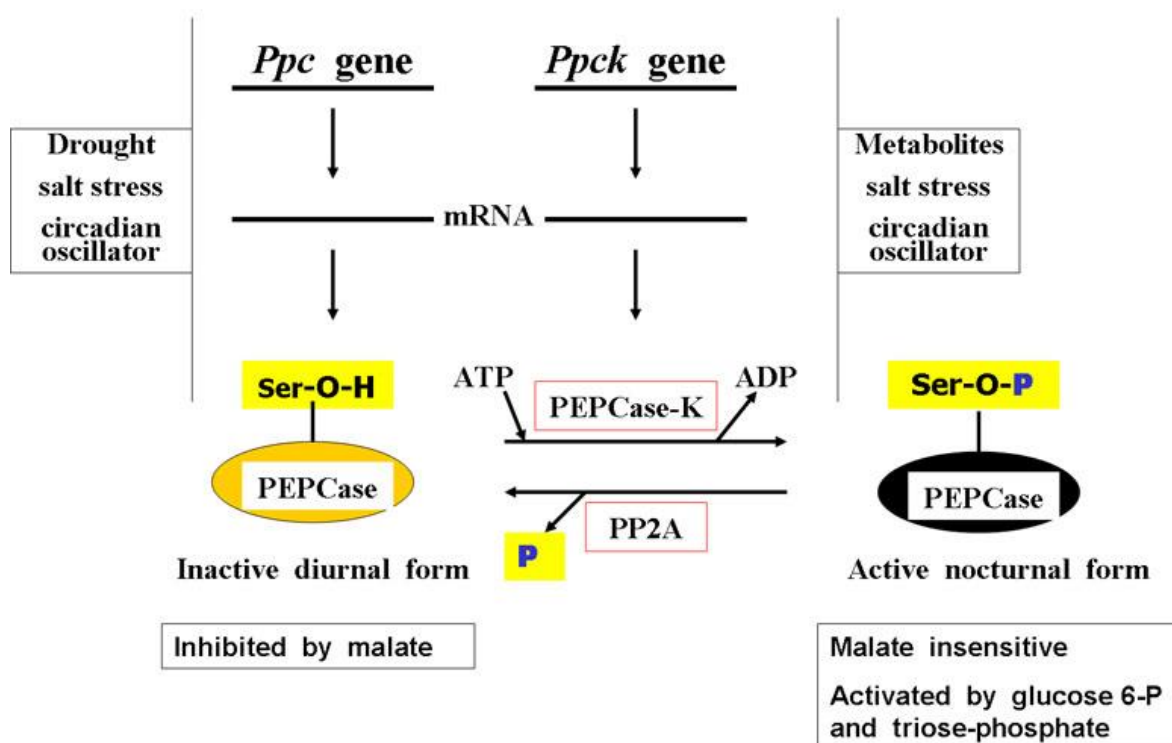
- Een minder actieve vorm van PEPC dat geremd wordt naarmate er meer malaat is.
- Een actieve vorm gefosforiliseerd PEPC die ongevoelig is voor de malaatconcentratie.

Het enzym PEPC-kinase zorgt ervoor dat het minder actieve PEPC gefosforiliseerd wordt tot het actievorm PEPC (Figuur 12). PEPC-kinase wordt aangestuurd door de interne klok van de plant, zodat 's nachts een ophoping van dit enzym plaats vindt waardoor veel actief (gefosforiliseerd) PEPC ontstaat. Via de interne klok wordt gereguleerd dat als de dag begint PEPC-kinase degradeert en vervolgens defosforiliseert PEPC tot de vorm die geremd wordt door de malaathoeveelheid (Borland, 2011). Fotoperiode reguleert de interne klok.



Figuur 12. Dagelijkse regulatie van het enzym PEPC. Fosforilisatie resulteert in een vorm van het enzym dat actief is in de nacht en relatief ongevoelig is voor de malaatconcentratie. Gedurende de dag geeft de de-fosforilisatie van PEPC door het enzym fosfatase een vorm van PEPC dat geremd wordt door malaat (Taiz & Zeiger, 2010).

Omgevingsfactoren zoals droogte, zoutstress en de interne klok reguleren de expressie van Ppc-genen en de Ppck-genen. Deze genen coderen respectievelijk voor PEPC en PEPC-kinase (Figuur 13). Zowel het Ppc-gen als het Ppck-gen kan geïnduceerd worden door omgevingsfactoren (bijvoorbeeld water- of zoutstress). Fotoperiode geeft een lange-termijn respons van deze genen via de interne klok. Ppck-transcripten accumuleren gedurende de nacht in CAM-planten, dat resulteert in nachtelijke PEPC-kinase accumulatie en PEPC-fosforilatie. Gefosforileerd PEPC is actiever, gevoeliger voor activatie door glucose-6-fosfaat and triose-fosfaat, en minder gevoelig voor remming door malaat (Figuur 13; Borland & Taybi 2004).

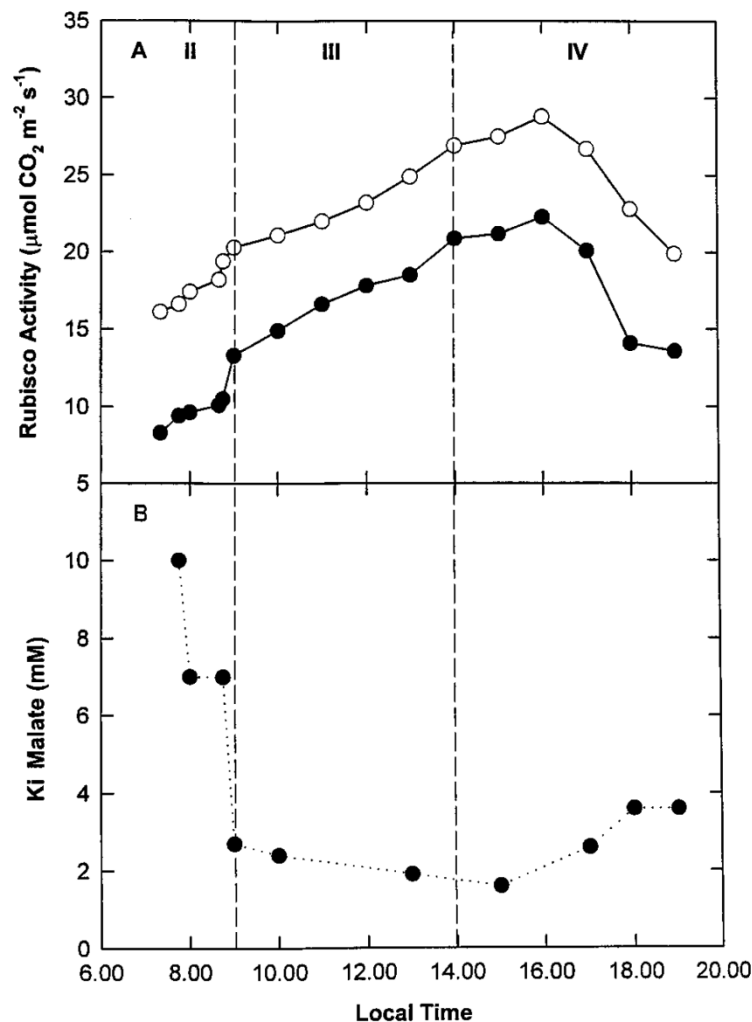


Figuur 13. Dagelijkse regulatie van PEPC. Fosforilatie in de nacht resulteert in een vorm van het enzym dat relatief ongevoelig is voor malaat. Gedurende de dag geeft de defosforilatie van PEPC door enzym PP2A een vorm dat geremd wordt door malaat. De interne klok (circadian oscillator) en omgevingsfactoren zoals droogte, zoutstress reguleren de expressie van Ppc genen en de Ppck genen. Deze coderen voor PEPC en PEPC-kinase (PP2A=type 2 fosfatase; Ppc gen=; Ppck gen=; Bron: Buchanan, 2002; Borland & Taybi 2004).

Aansturing van het enzym Rubisco

Er zijn bij Kalanchoë aanwijzingen gevonden dat de activeringsstatus van Rubisco tegengesteld gereguleerd wordt aan die van PEPC om de concurrentie om CO₂ te bekorten. Figuur 14 laat zien dat de activeringsstatus van Rubisco in CAM-fase II laag is, toeneemt in CAM-fase III, en piekt halverwege CAM-fase IV. De tweede helft van CAM-fase IV neemt de

activiteit van Rubisco af. Dit laatste valt samen met een toename in PEPC-activiteit (Figuur 14; Maxwell *et al.* 1999; Griffiths *et al.* 2002). Een lage ETR in CAM-fase II en IV zou dus deels veroorzaakt kunnen zijn doordat de activeringsstatus van Rubisco laag is en niet alleen doordat Rubisco de concurrentie met PEPC om CO₂ verliest. Echter, Griffith *et al.* (2002) laten zien dat ondanks de lagere activiteit van Rubisco, deze nog voldoende hoog is voor de gemeten CO₂-opname. Een lage ETR weerspiegelt dus voornamelijk een beperking in CO₂-beschikbaarheid voor Rubisco door concurrentie met PEPC (Griffith *et al.* 2002).

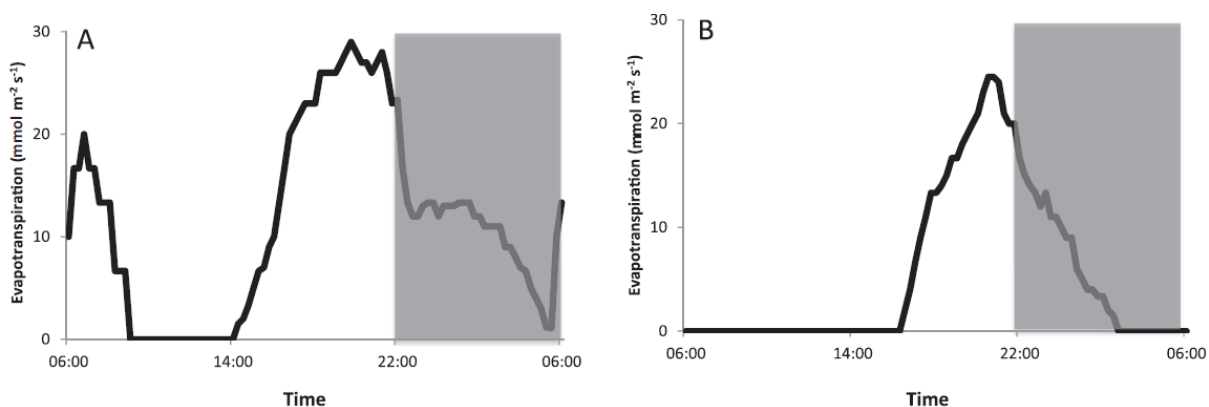


Figuur 14. Dagelijkse patronen van de (momentane) initiële (●) en (potentiele) totale (○) Rubisco-activiteit (A) en de activeringsstatus van PEPC (B) in bladeren van *Kalanchoe dagremontiana*. Te zien is dat de activiteit van Rubisco in CAM-fase II laag is, in CAM-fase III toeneemt en halverwege CAM-fase IV afneemt. Dit laatste valt samen met een toename van PEPC-activiteit (bron: Maxwell *et al.* 1999).

Aansturing van de huidmondjes

Ceusters *et al.* (2014) hebben door *Aechmea* 'Maya' twee dagen aan puur blauw, groen of rood licht van 10 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$ bloot te stellen laten zien dat blauw licht essentieel is voor de huidmondjes-opening gedurende CAM-fase II (Figuur 15). Blauw licht bleek ook essentieel te zijn voor de mobilisatie van organische zuren en de-carboxylase overdag. Maar waar normaliter de zetmeelconcentratie bij CAM-planten overdag (CAM-fase IV) piekt, nam deze juist gradueel af onder blauw licht, terwijl dit onder groen en rood stuurlicht dit niet het geval

was. De de-carboxylase van organische zuren overdag was juist bij rood en groen licht fors vertraagd. De data laten dus zien dat dat rood en blauw licht beide nodig zijn voor het synchroniseren van de metabolische en fysiologische componenten van de CAM-fotosynthese gedurende een etmaal (Ceusters *et al.* 2014). Overigens zouden de huidmondjes van *Phalaenopsis* anders kunnen reageren dan die van de bromelia *Aechmea* 'Maya': hoewel beiden CAM-planten zijn, kent *Aechmea* een sterke C3-fotosynthese-fase in de middag en *Phalaenopsis* niet of veel minder (Trouwborst *et al.* 2013a en b).



Figuur 15. Netto evapotranspiratie van jonge volgroeide bladeren van *Aechmea* 'Maya' na blootstelling aan twee dagen blauw (A) of rood stuurlicht (B; $10 \mu\text{mol/m}^2/\text{s}$). De donkerperiode is in grijs weergegeven. Te zien is dat onder puur rood licht de huidmondjes gedurende CAM-fase II niet open gaan (Bron: Ceusters *et al.* 2014).

B1.2 Fotorespiratie tijdens CAM-fase III

Bij CAM-fotosynthese wordt er vaak vanuit gegaan dat dankzij het hoge interne CO_2 -gehalte achter de gesloten huidmondjes gedurende CAM-fase III de fotorespiratie wordt lamgelegd. Black en Osmond (2003) noemen bijvoorbeeld dat het CO_2 -niveau op kan lopen tot zo'n 25.000 ppm. Echter, de zuurstofconcentratie kan ook stijgen tot zo'n 41.5% (referenties in Black & Osmond, 2003). Lüttge (2011) noemt dan ook dat fotorespiratie in CAM-fase III door een hoog O_2 -gehalte voorkomt. Deze fotorespiratie zou zelfs nog een nuttige functie kunnen vervullen, omdat het de zuurstofconcentratie verlaagt. Hoge zuurstofconcentraties kunnen namelijk vorming van schadelijke vrije radicalen veroorzaken (Webtopic 8.12, Taiz & Zeiger, zie onder). Door fotorespiratie zou dan oxidatieve stress door vrije radicalen verminderen. Tevens wijzen Griffith *et al.* (2002) er op dat het elektronentransport de benodigde capaciteit voor CO_2 -vastlegging overstijgt en dat dit kan nut hebben: (1) voor het voorkomen van lekken van CO_2 , (2) het verlaagt de CO_2 concentratie in de cellen en gaat zo verzuring tegen van het cytosol, en (3) voor het dissiperen van geabsorbeerde lichtenergie. In het laatste geval fungeert fotorespiratie dan als elektronsink.

Onderstaande bevat de samenvatting van webtopic 8.12 'Photorespiration in CAM plants' behorende bij het boek *Plant Physiology and Development* editie 6 (Taiz & Zeiger, 2015):

In CAM-fase III zorgen de gesloten huidmondjes ervoor dat er niet of nauwelijks gasuitwisseling met de atmosfeer plaatsvindt. De volgende zaken hebben invloed op de interne CO₂- en O₂-concentratie:

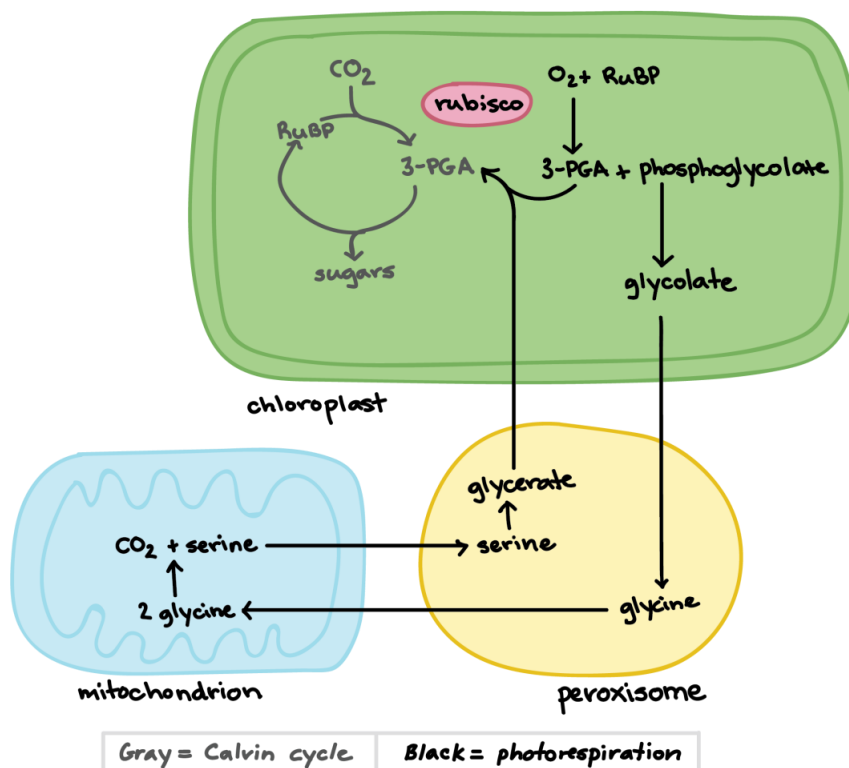
- Afname van CO₂-concentratie door de werking van de Calvin-cyclus.
- De Calvin-cyclus wordt voorzien van energie vanuit de lichtreactie van de fotosynthese. Door watersplitsing in de lichtreactie stijgt de O₂-concentratie.
- Door de mitochondriële respiratie daalt de O₂-concentratie en stijgt de CO₂-concentratie. Echter de stijging in O₂ door watersplitsing in de lichtreactie gaat sneller!
- De oxygenase-activiteit van Rubisco activeert de fotorespiratiecyclus waardoor 75% van de carbon wordt geregenereerd en 25% vrijgegeven als CO₂.

Het vrijgeven van één mol CO₂ in een enkele ronde van de fotorespiratiesyclus (Figuur 16) vereist 2 mol O₂ door de oxygenase activiteit van rubisco in de stroma van de chloroplasten en één mol O₂ voor de gecoördineerde actie van glycolaat oxidase en catalase in de kleine zuurstofcyclus die plaats vindt in de peroxisoom (organel in het cytosol). Dus er wordt 3 mol O₂ geconsumeerd per 1 mol vrijkomende CO₂. Deze route consumeert dus 3 keer zoveel O₂ per vrijkomende CO₂ dan 'gewone' respiratie. Dit wordt in onderstaande reactievergelijking weergegeven:

- Fotorespiratie:

$$2\text{Ribulose-bisfosfaat} + 3\text{O}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{ATP} \rightarrow 3\text{fosfoglyceraat} + \text{CO}_2 + 2\text{Pi} + \text{ADP}$$
- Respiratie:

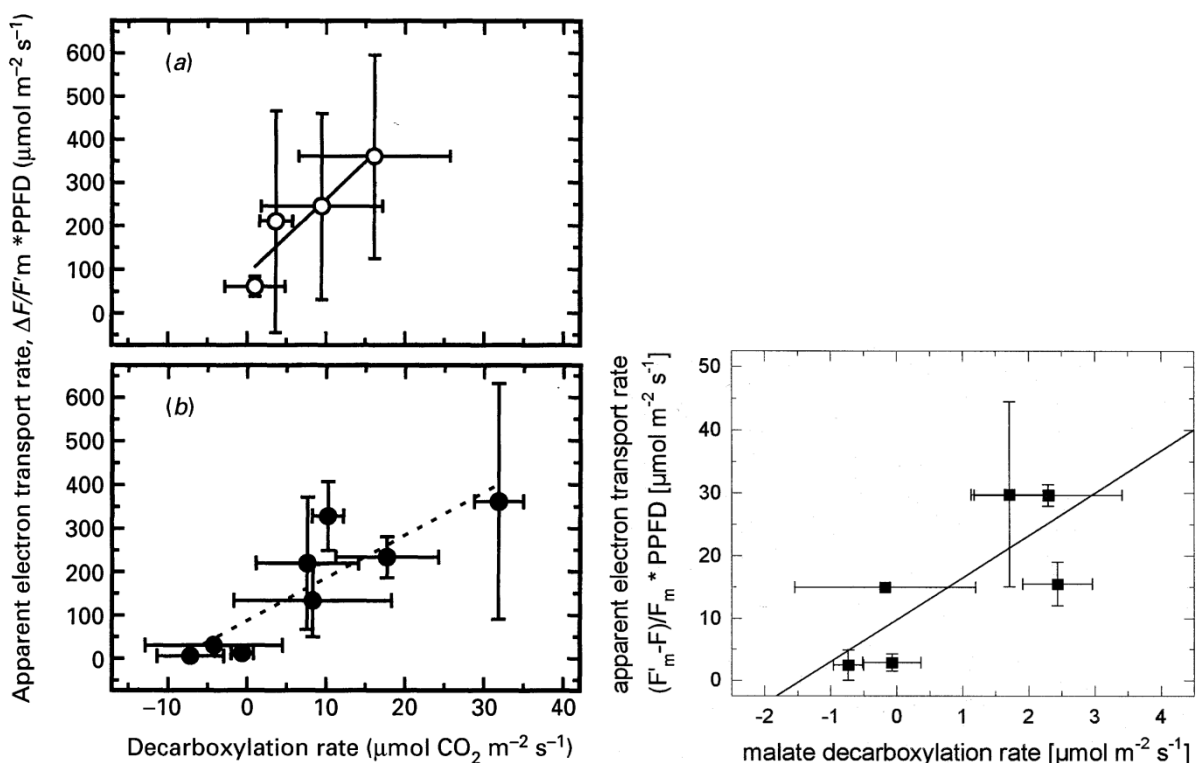
$$\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \rightarrow 6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$$



Figuur 16. Schematische weergave van fotorespiratie-cyclus (bron: KhanAcademy.org).

B1.3 Hoe wordt de cyclus van organische zuren gedurende CAM-fase III gereguleerd?

De snelheidsbeperkende stap gedurende CAM-fase III kan zijn (1) de lichtafhankelijke assimilatie van CO₂ via rubisco, (2) malaatafbraak in het cytosol of (3) de malaat-efflux uit de vacuole. Lüttge (2004) merkt op dat lichtintensiteit gedurende CAM-fase III de snelheid van mobilisatie van organische zuren uit de vacuole bepaalt. Het ligt voor de hand dat de ETR hier een rol in speelt. Haag *et al.* 1996 en Grams *et al.* 1997 laten een correlatie zien tussen de ETR en de snelheid van afbraak van malaat (Figuur 17), hoewel deze correlatie ook kan duiden op simpelweg een lagere ETR bij een langzame malaatafbraak door een gelimiteerde CO₂-toevoer naar Rubisco.



Figuur 17. Correlatie tussen ETR en de snelheid van malaatafbraak voor *Clusia rosea* en *alata* (links; Haag *et al.* 1996) en een beschaduwde *Clusia minor* (rechts; Grams *et al.* 1997).

De som aan daglicht (CAM-fase III) bepaalt ook de hoogte van de CO₂-opname gedurende CAM-fase I, doordat het de hoeveelheid geproduceerde assimilaten bepaalt, welke nodig zijn voor de nachtelijke voorraad aan PEP als grondstof voor malaat (inleiding Ceusters *et al.* 2014). Daglengte is tevens van invloed op de hoogte van de CO₂-opname gedurende CAM-fase I (deze studie).

Overige opmerkingen

Haag *et al.* 1996 noemen de aanwezigheid van interne recycling van CO₂. Het verschil in malaat tussen start en eind CAM-fase III minus de nachtelijke CO₂-opname geeft de recycling aan van

respiratie- CO_2 . Zo zou er dus 's nachts een beperkte CO_2 -opname kunnen zijn terwijl de malaatpool groter is dan de nachtelijke opname.

Miszalski *et al.* (2013) laten zien dat in eerste instantie citraat geen functie heeft als CO_2 -bron gedurende CAM-fase III, terwijl na transitie naar hoog licht citraat wel als CO_2 -bron fungeert. Een mol citraat kan dusdanig afgebroken worden dat er 3 mol CO_2 vrijkomt.