



Verdamping: Inventarisatie en kennisinteractie

Deelverslag 2 van het project "Kennisonwikkeling over verdamping van fundamenteel naar toegepast"

Danja Brandsma-Razzon



WAGENINGEN
UNIVERSITY & RESEARCH

Referaat

Met de toepassing van energiebesparende maatregelen in de glastuinbouw zijn er veel vragen ontstaan omtrent gewasverdamping. Door het toestaan van een hoge RV kan er veel energie bespaard worden, maar dit leidt tot een vermindering in verdamping. Dit wordt in verband gebracht met een reeks aan gewasproblemen die in dit rapport worden besproken. Aan de hand van gesprekken met ervaringsdeskundigen en door literatuuronderzoek zijn de verschillende problemen dieper uitgewerkt. Hieruit wordt onder anderen duidelijk dat niet alleen de RV van invloed is, maar ook licht kwaliteit en kwantiteit. Dit roept onder anderen de vraag op wat voor invloed assimilaten (suikers) hebben op de besproken gewasproblemen. Of de vermindering in stralingswarmte richting het gewas onder LED ook leidt tot een reductie in verdamping is nog niet aangetoond. Het lijkt eerder dat dit gewasverdamping stimuleert. Om gewasverdamping in kaart te brengen worden in dit verslag verschillende meetmethodes besproken, waarin weeggoten als de meest betrouwbare oplossing naar voren komen. Als afsluiting van dit verslag worden nieuwe onderzoeksrichtingen aanbevolen waaronder het opstellen van betere fysiologische beschrijvingen van de genoemde problemen. Dit rapport dient als een brug tussen de fundamentele kennis en de praktijk en draagt bij aan de verduurzaming van de glastuinbouw.

Abstract

The use of energy saving measures in greenhouse horticulture let to many questions about crop transpiration. By allowing a higher RH in the greenhouse, a lot of energy can be saved, but this also leads to a reduction in crop transpiration. This is associated with a series of problems in crops which will be discussed in this report. Based on interviews with experts and a literature study the various problems are discussed in more detail. This unveils, that not only RH, but also light quality and quantity are involved. This might point towards the involvement of assimilates (sugars) in the discussed problems. Whether the reduction in radiative heat towards the crop when using LED also leads to a reduction in crop transpiration has not been shown. It seems that this rather stimulates crop transpiration. In this report several methods will be discussed to measure crop transpiration, of which the use of weighing gutters seem the most reliable. In the conclusion of this report, new research direction are recommended, including a better physiological formulation of the discussed problems. This report serves as a bridge between fundamental knowledge and practice and contributes to the advancement of sustainability of the greenhouse horticulture sector.

Rapportgegevens

Rapport WPR-1357

Projectnummer: 3742346900

DOI: <https://doi.org/10.18174/675275>

Dit project is mede tot stand gekomen door de bijdrage van het Ministerie van Landbouw, Visserij, Voedselzekerheid en Natuur en Glastuinbouw Nederland in het kader van het onderzoeksprogramma Kas als Energiebron.



Disclaimer

© 2024 Wageningen, Stichting Wageningen Research, Wageningen Plant Research, Businessunit Glastuinbouw

Postbus 20, 2665 MV Bleiswijk T 0317 48 56 06, wur.nl/plant-research

Kamer van Koophandel-nr.: 09098104 | BTW-nr.: NL 8113.83.696.B07

Stichting Wageningen Research. Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand, of openbaar gemaakt, in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, mechanisch, door fotokopieën, opnamen of enige andere manier zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Stichting Wageningen Research. Stichting Wageningen Research aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen

Adresgegevens

Wageningen University & Research, Businessunit Glastuinbouw

Postbus 20, 2665 ZG Bleiswijk

Violierenweg 1, 2665 MV Bleiswijk

T +31 (0)317 48 56 06

wur.nl/glastuinbouw

Postbus 644, 6700 AP Wageningen

Droevendaalsesteeg 1, 6708 PB Wageningen

T +31 (0)317 48 60 01

wur.nl/glastuinbouw

Inhoud

Samenvatting deelproject 2	5
1 Inleiding hoofdproject	7
1.1 Project structuur en indeling deelrapporten	7
1.2 Aanleiding voor het hoofdproject	7
1.3 Samenwerking drie kennisinstellingen	7
1.4 Algemene kennisvragen	8
1.5 Doelstelling	8
2 Inleiding deelproject 2, inventarisatie en kennisinteractie	9
3 Kasklimaat in een energiezuinige teelt	10
3.1 Het kasklimaat in samenspel met het gewas	10
3.2 Ventilatie en energiedoeken	10
3.3 Het gebruik van LED	11
3.4 Ontvochtigen en verticale luchtbeweging	12
4 Verdieping op verdamping	13
4.1 Verder kijken dan latente warmtevraag	13
4.2 Watertransport in planten	14
4.2.1 Waterpotentiaal en capillaire werking	14
4.2.2 Osmotisch potentiaal	15
4.2.3 De route van water	17
4.2.4 Bladgeleiding (K_{blad})	18
4.2.5 Watertransport door het floëem	19
4.3 Huidmondjes	19
4.3.1 Huidmondjes geleidbaarheid	19
4.3.2 Huidmondjes en licht	19
4.3.3 Huidmondjes en CO_2	20
4.3.4 Droogtestress, RWC en Ψ_{blad}	20
4.3.5 ABA en calcium als sluitingssignaal	20
4.3.6 Het mesofyl, suikerproductie en huidmondjes	21
4.3.7 Grenslaag en de VD	22
4.4 Verdamping onder LED en SON-T	22
5 Methodes voor het meten van verdamping	23
5.1 Introductie	23
5.2 Gewichtsmetingen	23
5.2.1 Weeggoten	23
5.2.2 Lysimeters	23
5.3 Gasuitwisselingsmetingen	24
5.3.1 Porometer	24
5.3.2 Draagbare fotosynthese meter	24
5.3.3 Eddy-Covariantie methode	26
5.4 Verdamping modeleren en berekenen	27
5.5 Sapstroom sensor	27
5.6 Stam diameter sensor	28
5.7 Blad- en luchttemperatuur	28
5.7.1 Thermokoppels en ΔT	28
5.7.2 IR & Thermal imaging	29
5.8 Welke sensor te gebruiken?	29
5.9 Overzicht van methodes met voor- en nadelen	30

6	Verdamping gerelateerde problemen in de praktijk	31
6.1	Inleiding	31
6.2	Bladproblemen	31
6.2.1	Schade aan de bladranden	31
6.2.2	Vochtophoping in de bladeren	33
6.2.3	Bolblad in komkommer en chrysant	35
6.3	Vrucht-, bloem- en stengelschade	35
6.3.1	Beschadigde vruchten/knollen	35
6.3.2	Beschadigde bloemen	36
6.3.3	Stengelschade	37
6.3.4	Vruchtverkleuring	38
6.4	Fysiologische veranderingen	38
6.4.1	Functionaliteit van de huidmondjes en houdbaarheid	38
6.4.2	Guttatie	39
6.4.3	Vegetatief gewas	39
6.5	Overige problemen	40
6.5.1	Bestuivingsproblemen	40
6.5.2	Schimmels	40
7	Kennislacunes en nieuwe vragen	41
7.1	Introductie	41
7.2	Zijn de beschreven problemen een gevolg van lage verdamping?	41
7.3	Behoeftte aan betere fysiologische beschrijvingen van gewasproblemen	42
7.4	Onderschatten wij het effect van licht?	42
7.5	Het belang van onderzoek naar suikers	43
7.6	Calcium als signaal molecuul	43
7.7	De wortelfunctionaliteit	43
	Literatuur	44

Samenvatting deelproject 2

Met de toepassing van energiebesparende maatregelen in de glastuinbouw zijn er veel vragen ontstaan omtrent gewasverdamping. Door het toestaan van een hogere RV en het gebruik van LED kan er veel energie bespaard worden. Een verhoogde RV kan er echter zorgen dat het gewas zijn vocht minder goed kwijt, wat leidt tot een vermindering in verdamping. Bij LED vermindert de stralingswarmte richting het gewas, waarvan gedacht wordt dat dit ook leidt tot een vermindering in verdamping. In dit verslag zijn de huidige kennis en problemen met betrekking tot gewasverdamping in kaart gebracht. Dit is gedaan aan de hand van gesprekken met ervaringsdeskundigen en door literatuuronderzoek. Dit verslag dient als brug tussen de fundamentele kennis en de praktijk en laat zien welk vervolgonderzoek nodig is.

De hoeveelheid gewasverdamping is niet alleen afhankelijk van de energietoevoer naar het gewas. Er zijn een groot aantal factoren die verdamping beïnvloeden. De drijvende kracht voor gewas verdamping is de verplaatsing van water van een hoog naar een laag waterpotentiaal. Omdat het waterpotentiaal in de lucht (meestal) vele malen lager is dan de verzadigde lucht in bladeren zal het vocht door de huidmondjes afgeven worden aan de omgeving. Door verdamping verplaatst het water zich door de plant en kunnen nutriënten vanuit de wortelzone meegevoerd worden naar de bladeren en vruchten. Water wordt niet alleen gebruikt voor transpiratie, maar ook voor de turgordruk in cellen en het transport van suikers door het floëem. De huidmondjes op het blad kunnen door veranderingen in turgordruk openen en sluiten en hierdoor de verdampingssnelheid beïnvloeden. Dit mechanisme wordt door veel verschillende signalen en omgevingsfactoren beïnvloed. Zo kunnen zowel licht kwaliteit als kwantiteit effect hebben op de mate van opening. Maar ook CO₂ concentraties, hormonen, suikers en droogtestress. Hoewel er gedacht wordt dat de overschakeling naar LED voor een reductie in verdamping zorgt, is het nog maar de vraag of dit wel echt zo is. Uit meerdere onderzoeken blijkt dat LED niet direct leidt tot een vermindering in gewasverdamping en bij een hoog percentage blauwlicht kan het zelfs verdamping stimuleren.

Er zijn verschillende methodes waarmee verdamping gemeten kan worden. Elke methode heeft zijn eigen voor en nadelen. Over het algemeen zijn metingen gebaseerd op gewichtsafname het meest betrouwbaar voor het meten van verdamping. Voor deze metingen kunnen weeggoten en lysimeters gebruikt worden. Met behulp van een porometer of draagbare fotosynthesemeters kunnen meer specialistische metingen gedaan worden. Hiermee kan goed in kaart gebracht kan worden hoe de plant reageert op zijn omgeving doormiddel van het meten van gasuitwisseling. Deze apparaten meten echt een klein oppervlak van het blad en geven enkel een moment opname. Verdamping kan ook in kaart gebracht worden aan de hand van modeleren, met behulp van sapstroom sensoren of door het meten van de bladtemperatuur.

Een vermindering in gewasverdamping wordt vaak gezien als oorzaak van een reeks aan gewasproblemen. Bladschade, vrucht-, bloem- en stengelschade maar ook fysiologische veranderingen in het gewas worden toegekend aan een vermindering in verdamping. Uit de literatuur blijkt echter dat de oorzaak van deze problemen complexer is dan enkel gewasverdamping en vaak niet volledig onderzocht. Zo wordt schade aan de bladranden in verband gebracht met een verminderde aanvoer in calcium naar de jonge bladeren door een te lage verdamping. Minder calcium zou leiden tot verzwakte cellen en bij verandering in turgordruk zouden deze knappen. Dit is echter nooit aangetoond. Ook wordt oedeem in verband gebracht met een vermindering in verdamping, maar uit de literatuur blijkt dat dit wellicht meer te maken heeft met lichtkwaliteit.

Uit dit verslag blijkt dat er nog essentiële informatie mist om bepaalde gewasproblemen bij de 'wortel' aan te pakken. Om te beginnen lijkt de aanname dat LED tot een vermindering in verdamping leidt niet direct te kloppen. Daarbij lijkt een vermindering in gewasverdamping niet altijd de (enige) oorzaak te zijn van de besproken gewasproblemen. Om toch tot de oorzaak van het probleem te komen en een mogelijke oplossing is er om te beginnen behoefte aan betere fysiologische beschrijvingen van de gewasproblemen. Uit deze studie blijkt ook dat het effect van zowel de licht kwaliteit als kwantiteit waarschijnlijk wordt onderschat. Verder is er meer onderzoek nodig naar het effect van suikers, voornamelijk omdat de overschakeling naar LED ook gezorgd heeft voor een hogere PAR toevoer naar het gewas.

Er is ook nog weinig bekend over het effect van calcium als signaal molecuul in de beschreven problemen en hoe een hoge RV of licht de wortelfunctionaliteit beïnvloed. Meer inzicht op deze gebieden kan mogelijk leiden tot betere oplossingen en toepassingen om de besproken problemen te voorkomen.

Dit verslag is onderdeel van het hoofdproject "Kennisonwikkeling over verdamping: van fundamenteel naar toegepast", waar drie kennisinstellingen (Wageningen UR Glastuinbouw, Delphy en Plant Lighting) ieder met een ander gewas (naast Komkommer ook Tomaat en Chrysant) met financiering van het programma Kas als Energiebron aan werken. De werkzaamheden zijn samengevat in 4 afzonderlijke rapporten. De samenwerking is voortgezet in het onderzoeksproject "Verdamping en vochtbalans van plant en kas in een energiezuinige teelt" dat met financiering van de TopSector en Stichting Kijk/ Glastuinbouw Nederland is gestart.

1 Inleiding hoofdproject

1.1 Project structuur en indeling deelrapporten

Het project "Kennisonwikkeling over verdamping: van fundamenteel naar toegepast" bestaat uit 4 deelprojecten: een inventarisatie en experimenten bij drie kennisinstellingen, ieder met een ander gewas. Per Deelproject is er een apart deelrapport uitgegeven (behalve voor Deelproject 1: de projectleiding en organisatie). Ieder deelrapport begint met deze gezamenlijke inleiding en bevat als bijlage een samenvatting van de overige deelrapporten. In de volgende paragrafen lichten we eerst de aanleiding, structuur en algemene onderzoeksvragen van het volledig project toe (secties 1.2 tot 1.5) waarna we inleiden het experiment behorende bij Deelproject 4 met komkommer wat is uitgevoerd door Wageningen UR-Glastuinbouw (Hoofdstuk 2).

De structuur is hieronder schematisch weergegeven.



1.2 Aanleiding voor het hoofdproject

De Nederlandse tuinbouwsector heeft de ambitie om in 2040 klimaatneutraal te zijn en tegelijkertijd economisch rendabel te blijven (Convenant energietransitie glastuinbouw 2022-2030). Het afgelopen jaar is er in de praktijk, mede vanwege de hoge energieprijzen, al een stap gezet richting lager energieverbruik zowel in de belichte als in de onbelichte teelt. In de praktijk en in proeven is gebleken dat energiezuinig telen problemen kan geven die waarschijnlijk gerelateerd zijn aan onvoldoende gewasverdamping ('activiteit'). Immers, verdamping is een energie-gedreven proces, en minder energietoevoer verlaagt de verdamping met mogelijk negatieve gevolgen. Vochtbeheersing en gewasverdamping zijn hierdoor van groter belang geworden. In het white paper: **Kennisonwikkeling over verdamping van kasgewassen** hebben de kennisinstellingen (Plant Lighting, Delphy Improvement Centre en Wageningen UR-Glastuinbouw) gezamenlijk beschreven welke stappen nodig zijn om meer inzicht te krijgen in verdamping (Zie Bijlage 1), en welke kennisvragen er zijn.

1.3 Samenwerking drie kennisinstellingen

De belangen voor de sector zijn groot en de vragen zijn complex. Daarom werken in dit onderzoek de kennisinstellingen Delphy Improvement Centre, Plant Lighting en Wageningen UR Glastuinbouw op uitnodiging van Kas als Energiebron samen. De kennis gerelateerd aan dit thema en uitkomsten van dit project worden met elkaar en de sector gedeeld om op een verantwoorde manier snel adviezen aan de sector te kunnen geven.

In dit project is gezamenlijk een eerste invulling gegeven aan het onderzoek.

Een gezamenlijk vervolg loopt ondertussen als een PPS (Publiek-Private Samenwerking) met financiering van de Topsector Agri en Food en Glastuinbouw Nederland / Stichting Kijk, met als titel "Verdamping en vochtbalans van plant en kas in een energiezuinige teelt".

1.4 Algemene kennisvragen

Hoewel in het verleden al veel onderzoek is gedaan naar verdamping, is het belangrijk om een aantal van deze vragen in te kaderen en te beantwoorden onder de huidige teeltomstandigheden, dat is in de wintersituatie, met gebruik van LED belichting en meerdere schermdoeken. De verdamping is in eerder onderzoek niet altijd gekwantificeerd, maar vaak modelmatig berekend.

Kennis en controle over verdamping vraagt onderzoek naar de volgende aspecten:

1. Verdamping meetbaar maken.

Voor controle over verdamping moet een tuinder inzicht hebben in de mate van momentane verdamping van het gewas. Dus een betrouwbare, robuuste en werkbare meetmethode voor in de kas is nodig. Er zijn technieken en modellen voor bepaling van verdamping over een langere termijn, en methoden die vooral geschikt zijn voor onderzoek, maar hoe kun je tot een betrouwbare (momentane) toepassing in de dagelijkse praktijk komen?

2. Bepalen van het minimum.

Hoeveel verdamping is wenselijk? Dat is een complexe vraag met meerdere deelvragen:

Is verdamping in de nacht nodig? Moet een gewas de hele dag een minimum hoeveelheid verdampen, of is enige uren verdamping al voldoende? En in hoeverre hangt dat van het teeltstadium af? Is er een 'time-window' waarbinnen te weinig verdamping problemen geeft?

- Bij gewassen met een gedetermineerde groei (chrysant, tulp) ligt het voor de hand dat verdamping in een bepaalde periode van de teelt bepalend is voor de kwaliteit.
- Bij een gewas met ongedetermineerde groei (komkommer, tomaat, gerbera) zal verdamping gedurende de hele teelt goed gecontroleerd moet worden. Ook de verdamping van verschillende bladlagen is van belang. Gaat het om verdamping van de toplaag van het gewas, het groeipunt of is de verdamping van bladlagen daaronder belangrijk?

3. Relatie verdamping met kasuitrusting en klimaatinstellingen.

Hoe verdamping te sturen in de kas? Wat is de meest energiezuinige en goedkope methode?

4. Alternatieven in plaats van verhoogde verdamping.

Zijn er alternatieven om verdampings-gerelateerde problemen te compenseren? Mogelijk kan dat met voeding, watergift of EC, in plaats van "standaard" sturen op een hogere verdamping.

1.5 Doelstelling

Doel van het hoofdproject is het reduceren van de energie-input, met behoud van groei en gewas/productkwaliteit door sturing en nauwkeurige controle van de verdamping bij toepassing van systemen zoals actieve ventilatie en hoog-isolerende schermssystemen in belichte (LED) systemen.

Naarmate kassen beter geïsoleerd worden, wordt de resterende warmtevraag meer en meer bepaald door de verdamping van het gewas. De besparing op energie voor de vochtbeheersing kan, afhankelijk van gewas en teeltomstandigheden, oplopen tot meer dan 5 m³/m² aan aardgas. Minder noodzaak tot ventileren beperk bovendien verlies van CO₂.

Hiertoe is het belangrijk kennis op te doen over waar, wanneer en hoeveel de minimale verdamping van een plant of plantdeel moet zijn. Deze kennisontwikkeling is gewas overstijgend omdat het plan fysiologische processen betreft die voor meerdere glastuinbouwgewassen relevant zijn.

2 Inleiding deelproject 2, inventarisatie en kennisinteractie

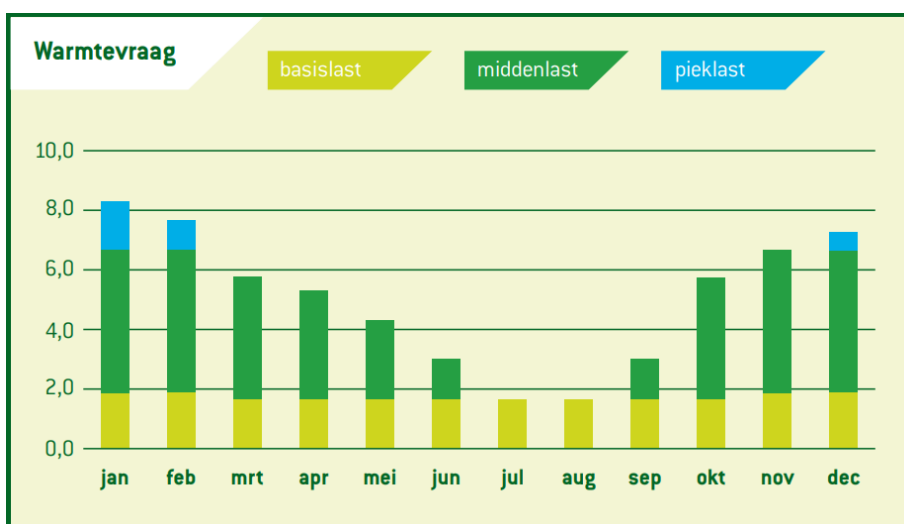
Voor het project Verdamping is het belangrijk om de huidige kennis en problemen met betrekking tot verdamping in kaart te brengen. Dit is gedaan aan de hand van gesprekken met ervaringsdeskundigen (telers, voorlichters, onderzoekers) en door literatuuronderzoek. In dit verslag worden de bevindingen beschreven. Aan de hand hiervan hopen we een brug te slaan tussen de fundamentele kennis en de praktijk.

Het verslag is als volgt opgebouwd: Eerst zal er kort worden ingegaan op enkele energiebesparende maatregelen en de invloed op het kasklimaat. Daarna wordt er besproken welke processen gewasverdamping beïnvloeden en welke onderzoeken er zijn gedaan om verdamping onder LED in kaart te brengen. Deze bestaande kennis zal naar de praktijk toe worden samengevat. Er zullen hierna methodes beschreven worden, waarmee verdamping gemeten kan worden. Vervolgens zullen de gewasgerichte problemen in een energiezuinige teelt worden besproken verdeeld over verschillende thema's: Bladproblemen, vrucht- en bloemschade, fysiologische veranderingen en schimmels. Als laatste zullen de kennislacunes die ontdekt zijn aan de hand van deze studie beschreven worden. De ontbrekende informatie moet richting geven aan het onderzoek dat loopt en in de nabije toekomst gaat lopen, zodat het kan bijdragen aan het telen met verminderde verdamping om ons zo dichterbij een fossiel neutrale teelt te brengen.

3 Kasklimaat in een energiezuinige teelt

3.1 Het kasklimaat in samenspel met het gewas

Het kasklimaat en het gewas zijn constant in samenspel. Het klimaat heeft invloed op het gedrag van het gewas en het gewas beïnvloedt het klimaat. Dit samenspel vraagt om nauwkeurige regulatie van het kasklimaat om zo een optimale omgeving voor het gewas te creëren. Voor een goede teelt moet er aan de energievraag van het gewas voldaan kunnen worden: De temperatuur, PAR (licht gebruikt in fotosynthese) en VD (vocht deficit) moet gunstig zijn. In een teelt zonder energiebesparende maatregelen is dit relatief makkelijk te sturen. Wanneer de VD te laag wordt, kan door ventilatie of verwarming de VD verhoogd worden. Bij te weinig instraling kan er belicht worden en tijdens koude periodes kunnen zowel de lampen als de verwarmingsbuizen het gewas opwarmen. In de lichtarme koude wintermaanden is de energievraag van het gewas het hoogst (Figuur 1). Worden er in deze tijd energiebesparende maatregelen getroffen, dan kan dit van invloed zijn op het gewas. Hieronder worden enkele van deze energiebesparende maatregelen besproken.



Figuur 1 Warmtevraag in de glastuinbouw.

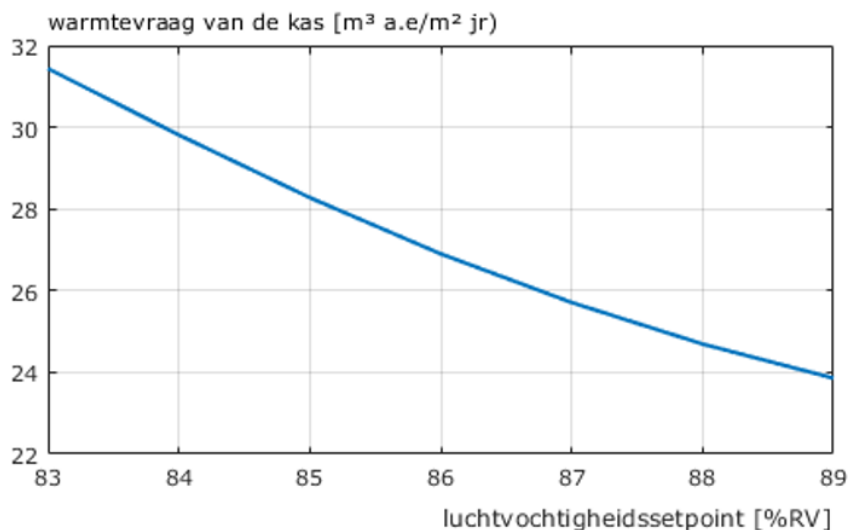
Weergave van de warmtevraag in de glastuinbouw door het jaar heen. Voornamelijk in de lichtarme wintermaanden is de warmtevraag het hoogst.

Bron: 23-096 GTNL Visie Doc Energie 3Luik LOS.indd (glastuinbouwnederland.nl).

3.2 Ventilatie en energiedoeken

Één van de oudste en meest bekende energiezuinige maatregelen is het verminderen van de ventilatie om zo de warmte in de kas te houden. Bij ontvochtiging door ventilatie gaat warmte verloren. Het is geschat dat dit in een tomatenteelt per jaar zo'n 8-10 m³ m⁻² aardgas kost (P. A. van Weel et al., 2016). Door een hogere RV toe te staan in de kas, en minder snel te ventileren voor ontvochtiging, zal de warmtevraag afnemen. Een schatting voor een kas met een dubbele scherminstallatie en een energiezuinige regeling is dat het verhogen van het luchtvochtigheidssetpoint met 1% al snel 1 m³ aardgas kan besparen (Figuur 2). Om de warmtevraag door warmteverliezen te verminderen is het belangrijk om de kas te isoleren, met bijvoorbeeld energiedoeken. Een energiedoek voorkomt dat de warmte via het kasdek verdwijnt. Boven het energiedoek kan geventileerd worden, eventueel met een kier in het doek, om zo toch de RV te verlagen. Een onderzoek bij paprika en Amaryllis wees uit dat het gebruik van een dubbel energiedoek het gasverbruik sterk verlaagde en de uitstraling van het gewas naar het kasdek tijdens de nacht verminderde (De Zwart et al., 2017; Kromwijk et al., 2015).

Hoewel dit voor een reductie in gasverbruik zorgt, verminderde het gebruik van een energiedoek in de winter ook de instraling met zo'n 20-28%. Er is veel vooruitgang geboekt bij de ontwikkeling van energiedoeken waardoor de transparantie van de doeken is toegenomen. Transparante energiedoeken dragen bij aan isolatie met beperkt lichtverlies. Het tolereren van een hoge RV is zoals vermeld een goede energiebesparingsmaatregel, maar kan in de praktijk voor gewasproblemen zorgen (zie hoofdstuk 4, en specifiek voor tomaat zie Dieleman, 2008).



Figuur 2 Warmtevraag van de kas als functie van het ingestelde luchtvochtigheidssetpoint. Uitgangspunt is een kas met een dubbele scherminstallatie en een energiezuinige regeling.

3.3 Het gebruik van LED

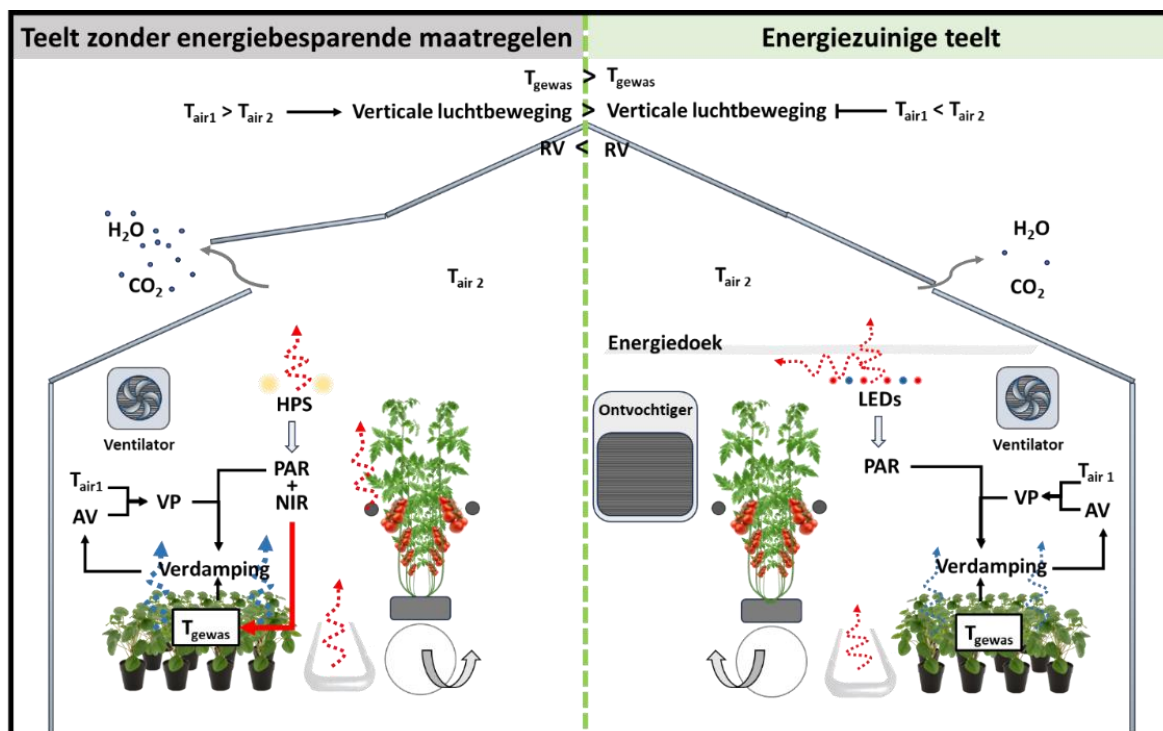
In de winter van 2022-2023 stegen de kosten voor gas en elektra fors. Van de telers die al gebruik maakten van hybride belichting (SON-T met LED) zijn toen veel overgestapt naar volledig gebruik van LED. LED is een efficiëntere lichtbron die kan leiden tot meer dan 40% energiebesparing. Een teelt onder LED is echter anders dan met SON-T belichting. In tegenstelling tot SON-T bevat LED nauwelijks kortgolvlige warmtestraling (Nelson & Bugbee, 2015). In de praktijk betekent dit, dat bij een zelfde hoeveelheid PAR de warmte toevoer naar het gewas ten opzichte van SON-T vermindert met een schatting van 55% naar 15% stralingswarmte. Hoewel de confectie warmte van de lampen verhoogt met 14% blijft dit juist boven in de kas hangen (de Geest, 2017). Het is dan ook geschat dat de overschakeling naar LED een verschil op levert van 1-2°C in gewastemperatuur afhankelijk van andere omgevingsfactoren (Nelson & Bugbee, 2015). Dit tekort in energietoevoer naar het gewas kan indien nodig en gewenst, gecompenseerd worden met extra verwarming. De totale energiebesparing die bij het gebruik van LED met temperatuurcompensatie behaald kan worden is daarom geschat op 10-25% (J. Jiang et al., 2020; Katzin et al., 2021). Een 'koude' teelt onder LED kan er juist van profiteren dat er minder geventileerd moet worden om de juiste temperatuur te behouden. Bij een onderzoek in gerbera leidde dit bijvoorbeeld tot een hogere RV en CO₂ voornamelijk in de ochtend uren (García Victoria et al., 2016). In gerbera is recent onderzoek gedaan in de praktijk naar teelt onder LED, omdat dit gewas met veel problemen te kampen kreeg na overschakeling op LED. Één van die problemen is dat bij SON-T door stralingswarmte eerst de kop van de bloem opwarmt en bij LED met het gebruik van verwarmingsbuizen eerst het onderste gedeelte van de bladeren¹. Hoewel het gebruik van LED tot minder warmtetoevoer naar het gewas leidt, geeft het wel convectie warmte af aan zijn directe omgeving. Dit zorgt voor een warme lucht rondom de armaturen die vervolgens opstijgt. Dit kan tot gevolg hebben dat deze warme lucht boven in de kas blijft hangen ($T_{air1} < T_{air2}$, Figuur 3) en de verticale luchtbeweging van het gewas naar boven verstoord raakt. Wanneer de luchtlaag rondom het gewas kouder is dan de lucht in de bovenlaag zal deze niet opstijgen.

¹ https://www.onderglas.nl/de-uitdaging-is-vochtbeheersing-in-de-ochtend-rond-de-bloem/?utm_source=mailpoet&utm_medium=email&utm_campaign=Onder+Glas+Focus+week+43.

De vochtige lucht vanuit het gewas zal blijven hangen wat resulteert in een soort koude vochtige 'deken' op het gewas (Figuur 3). Dit vermindert de gewasverdamping en verhoogt het risico op aantasting door schimmels².

3.4 Ontvochtigen en verticale luchtbeweging

Om voor meer vochtafvoer vanuit de kas te zorgen is het installeren van een ontvochtiger of het stimuleren van verticale luchtbeweging een optie (Figuur 3). Een ontvochtiger zal actief de RV in de kas verlagen door het onttrekken van vocht uit de lucht. Zo kan de latente warmte worden teruggewonnen. Dit kan door het vocht in de kas te laten condenseren op een koud oppervlak. De afgekoelde lucht wordt vervolgens weer opgewarmd en terug de kas in geblazen terwijl de latente warmte opgeslagen wordt in een seizoensopslag bijvoorbeeld een aquifer. Een andere manier is het gebruik van een zoutabsorber, waarbij een zoutoplossing het vocht uit de kas door osmose onttrekt (Van Weel et al., 2016). Voor het stimuleren van verticale luchtbeweging kan lucht ingeblazen worden van onder of van boven het gewas. Dit voorkomt dat de vochtige lucht tussen het gewas blijft hangen. Al deze maatregelen kosten echter energie en kunnen er toe leiden dat het gewas meer gaat verdampen (de Gelder, 2016). Vocht dat ook afgevoerd moet worden wat het energieverbruik verhoogt. Het is daarom van groot belang dat we beter begrijpen hoeveel verdamping een plant eigenlijk nodig heeft om dit energieverbruik te reduceren en hoe we dit kunnen sturen. Dit kan verschillend zijn per gewas. Bij een proef in Phalaenopsis had luchtbeweging bijvoorbeeld geen stimulerend, maar een remmend effect op de verdamping (Baas, 2009). Het bleek dat de luchtbeweging resulteerde in een snellere droging aan de onderkant van de pot. Dit had een negatief effect op de wateropname door de plant en dus de transpiratie. Het is daarom goed om ons te verdiepen in de belangrijkste processen die watertransport in de plant beïnvloeden.



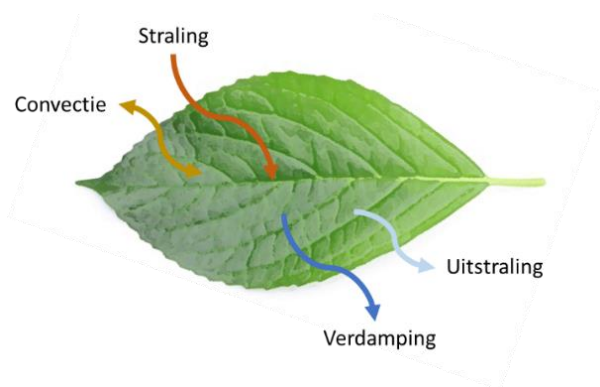
Figuur 3 Versimpelde weergave van een teelt met en zonder energiebesparende maatregelen. Een versimpelde weergave van een teelt met en zonder energiebesparende maatregelen. 1. de temperatuur van het gewas onder LED is doorgaans kouder dan onder SON-T. 2. De warmte inbreng in een teelt zonder energiebesparende maatregelen zorgt voor meer verticale luchtbeweging dan bij een energiezuinige teelt. 3. In een energiezuinige teelt wordt een hogere RV getolereerd.

² <https://www.onderglas.nl/geringe-verticale-luchtbeweging-kan-botrytis-veroorzaken/>
https://www.glastuinbouwnederland.nl/content/glastuinbouwnederland/docs/themas/Energie/Licht/LichtEvent/2023/1b_Praktijker_varingen_met_LED_bij_gerbera_Peter_van_Weel.pdf <https://www.kasalsenergiebron.nl/nieuws/full-led-en-vochtbeheersing-centraal-op-gerbera-bijeenkomst/>.

4 Verdieping op verdamping

4.1 Verder kijken dan latente warmtevraag

Gewasverdamping wordt vaak gezien als een puur energetisch proces, waarbij de benodigde energie om een eenheid aan water te verdampen, ofwel de latente warmte, als drijvende kracht voor verdamping wordt genomen. De berekende verdamping is hierin afhankelijk van de energiebalans van de plant (Figuur 4). De inkomende energie wordt bepaald door de stralingswarmte (kort- en langgolvlige straling) en convectiewarmte van de lucht. De opgenomen energie gaat vervolgens verloren aan uitstraling, reflectie en convectiewarmte van het blad (een klein deel <5% wordt gebruikt in de fotosynthese). De overige energie wordt gebruikt voor bladverdamping en/of resulteert in opwarming van het blad. Echter zijn er veel onderliggende fysiologische processen in de plant die van belang zijn voor het sturen van verdamping. Zo kan bij dezelfde energie-input toch een andere mate van verdamping plaats vinden afhankelijk van omgevingsfactoren, plantensoort en de reactie van de huidmondjes. Dit werd duidelijk geschetst in een onderzoek bij paprika waarin behandelingen werden toegepast met verschil in stralingsenergie en lichtspectrum. De berekende huidmondjesgeleiding (g_s) aan de hand van de energiebalans verschilde sterk met de daadwerkelijke verdamping. Hoewel g_s in de energiebalans tussen LED 9% blauw en LED 30% blauw gelijk was, viel deze in de praktijk significant hoger uit onder LED met een hoog blauw licht percentage. Bij een verhoogde energietoevoer door LED met een hoog PAR bleef de g_s gelijk en ook bij een hogere warmte toevoer door IR-warmtestraling bleef g_s gelijk (Trouwborst et al., 2022). Wat laat zien dat de toevoegde energie dus niet altijd bepalend is voor de verdamping (voor het effect van blauw licht zie ook H4.2.4 & H4.3.2). Omdat de reactie van de plant op zijn omgeving zo complex is, zijn verdampfingsmodellen vaak niet toereikend. Om meer grip te krijgen op de benodigde verdamping van een gewas en de juiste sturingsmethoden moeten we een helder beeld hebben van de verschillende fysiologische processen die verdamping beïnvloeden. In dit hoofdstuk worden de basisprincipes van gewasverdamping genoemd en zullen we dieper ingaan op de verschillende plantprocessen die verdamping beïnvloeden.



Figuur 4 *Energiebalans van het blad.*

4.2 Watertransport in planten

4.2.1 Waterpotentiaal en capillaire werking

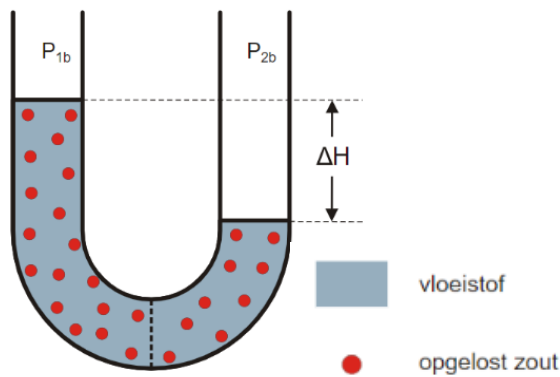
Watertransport in planten kan beschreven worden aan de hand van verschillende natuurkundige principes. Één van de meest fundamentele principes voor watertransport is de verplaatsing van water van hoog naar een laag waterpotentiaal (Ψ). Het Ψ beschrijft de potentiële energie van het water in vergelijking met zuiver water en wordt vaak uitgedrukt in MPa of bar (1 MPa = 10 bar).

Het Ψ wordt bepaald door verschillende componenten, beschreven in de volgende formule:

$$\Psi = \Psi_g + \Psi_o + \Psi_p + \Psi_m$$

Gravitatiepotentiaal (Ψ_g): Door gravitatie zal water naar beneden getrokken worden. Dit verlaagd de potentiële energie van het water.

Osmotisch potentiaal (Ψ_o): Het osmotisch potentiaal wordt bepaald door de aanwezigheid van opgeloste stoffen. Hoe hoger de concentratie van osmotisch werkzame stoffen, hoe lager de potentiële energie van water. Gescheiden door een semipermeabel membraan zal het water naar de kant met de hoogste concentratie van osmotisch werkzame stoffen bewegen (Figuur 5).



Figuur 5 Osmose.

Door verschil in de osmotische druk van twee oplossingen, gescheiden door een selectief permeabel membraan, beweegt water tegen de zwaartekracht in.

Druk potentiaal (Ψ_p): Het drukpotentiaal geeft de verhoging van het waterpotentiaal onder druk weer. Als er bijvoorbeeld druk wordt uitgeoefend op het wateroppervlak aan één kant van een zelfde buis als weergegeven in Figuur 5, dan zal het water tegen de zwaartekracht in de andere kant op bewegen.

Matrix potentiaal (Ψ_m): Het matrixpotentiaal wordt beïnvloed door de porositeit van de vaste stoffen en de adhesie met de watermoleculen. Dit wordt vaker gebruikt om de componenten van het waterpotentiaal in substraten weer te geven, maar deze kracht speelt ook een rol bij watertransport in planten. Het matrix potentiaal wordt in de plant vaak verwaarloost.

Het Ψ in de lucht is afhankelijk van de temperatuur en vochtgehalte wat samen de dampdruk bepaald. Hoeveel vocht de lucht kan vasthouden is afhankelijk van de temperatuur en het verschil in hoeveelheid vocht tussen de actuele dampdruk met verzadigde lucht wordt het vocht deficit (VD) genoemd. Omdat de lucht vaak een hogere VD heeft dan het blad (Het blad is vrijwel altijd verzadigt met vocht en de dampdruk zal hier dus alleen afhangen van de bladtemperatuur) is de VD vaak een belangrijke factor voor de hoeveelheid verdamping. Wanneer het Ψ in een blad (Ψ_{blad}) door verdamping afneemt, stimuleert dit de opwaartse beweging van water vanuit de wortels richting het blad. Deze beweging, tegen de zwaartekracht in, is mogelijk door capillaire werking.

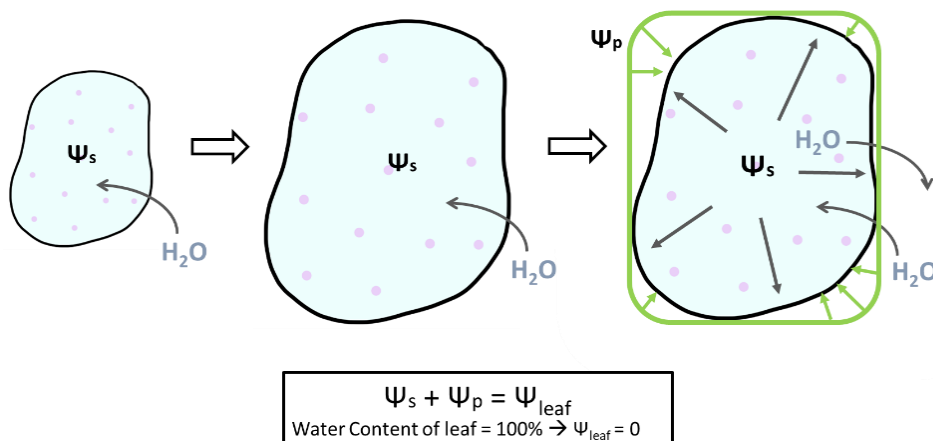
Capillaire werking ontstaat door de onderlinge aantrekkingskracht van de watermoleculen, wat bijdraagt aan de oppervlaktespanning van het water (cohesie), en de aantrekkingskracht van het water met de wand van het xyleem (adhesie). In een kolom met een kleine diameter, zoals in het xyleem, zal er een sterke adhesie plaats vinden tussen de watermoleculen en de celwanden ten opzichte van de cohesieve krachten. Hierdoor zal het water opstijgen tegen de zwaartekracht in.

Als er veel spanning op de waterkolommen in het xyleem komt te staan, zoals bij droogte stres, kan cavitatie plaatsvinden (Tyree & Sperry, 1989). Dit is het 'breken' van de waterkolommen waardoor luchtbubbels vormen die embolie worden genoemd. Deze emboli verminderen de doorlaatbaarheid van het xyleem (Sperry et al., 1993). Hoe gevoelig een plant is voor cavitatie is onderanderen afhankelijk van de soort en anatomie van de plant (Scoffoni et al., 2017). Ook fungeren de bladeren als een soort buffer tegen cavitatie in het xyleem (Scoffoni et al., 2017; Wolfe et al., 2016).

4.2.2 Osmotisch potentiaal

4.2.2.1 Osmotisch potentiaal en turgor druk in het blad

Het Ψ_{blad} wordt voornamelijk bepaald door twee verschillende componenten: Ψ_p en Ψ_o . Osmotisch werkzame stoffen in de cel verlagen de Ψ_o . Dit trekt water aan van buiten de cel en hierdoor neemt het volume in de protoplast toe (de protoplast is de cel zonder celwand). Het celmembraan wordt hierdoor tegen de celwand aangedrukt. De celwand is meer rigide dan het celmembraan en geeft tegendruk. Dit zorgt voor turgor in de plant en is één van de belangrijkste redenen voor de structurele integriteit van de plant. Wanneer de druk door osmose gelijk is aan de tegendruk van de celwand is er een evenwicht bereikt en zal het volume van de cel niet verder toenemen (Figuur 6).

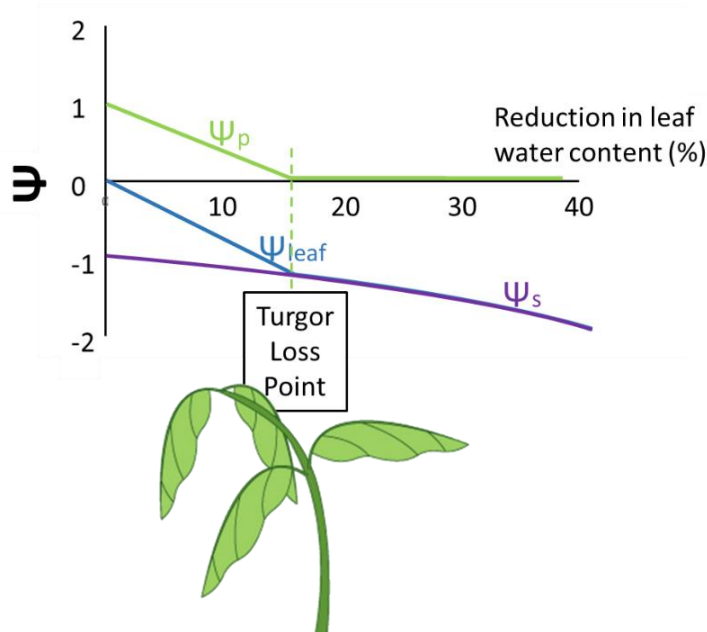


Figuur 6 De osmotische druk in een cel.

De verschillende druk componenten in een plantencel. Door een laag osmotisch potentiaal (Ψ_o) in de cel, beweegt water de cel in en neemt de volume in de cel toe. De meer rigide celwand van de plant (in groen) geeft tegendruk tot er een evenwicht is bereikt. Bron: eigen archief

Deze drukcomponenten kunnen in beeld gebracht worden met behulp van een Druk-Volume curve (Figuur 7). Hierbij wordt het Ψ_{blad} gemeten in een drukkamer tijdens de uitdroging van het blad. In de drukkamer, wordt het blad met de stengel vastgedraaid in een afgesloten kamer. Vervolgens wordt de druk in de kamer langzaam opgevoerd met stikstofgas. De druk die nodig is om het water weer via de stengel uit het xyleem naar buiten te drukken geeft het actuele Ψ_{blad} weer. Dit wordt vervolgens uitgezet tegen de relatieve watergehalte van het blad (RWC). Bij 100% hydratatie is $\Psi_{\text{blad}} = 0$, daarna zal Ψ_{blad} afnemen tot het blad zijn turgor verliest. Dit is het moment waar er geen 'tegendruk' meer is van het celmembraan op de celwand. Deze component valt dus weg en een verdere afname in Ψ_{blad} wordt toegeschreven aan de afnemende Ψ_s . De osmotische concentratie zal immers toenemen naarmate er minder water er in het blad zit (Figuur 7). Aan de hand van deze metingen kunnen verschillende belangrijke componenten bepaald worden, zoals de capaciteit van het blad, de rigiditeit van de celwand en de osmotische concentratie bij 100% RWC.

De capaciteit van het blad (C_{FT} , uitgedrukt in $\text{mol m}^{-2} \text{MPa}^{-1}$), geeft weer hoeveel water het blad kan verliezen voordat het zijn turgor verliest (Aritsara et al., 2022; Scholz et al., 2011). Dit hangt weer nauw samen met de rigiditeit van de celwand, wat wordt weergegeven met ϵ en uitgedrukt in MPa. Een flexibele celwand met een lage ϵ kan namelijk meer 'uitrekken' voordat $\Psi_p + \Psi_s = 0$. Dit betekent dat de cel in volume kan toenemen. Saito et al., (2006) liet zien dat ϵ toeneemt tijdens de ontwikkeling van het blad. Dit vindt vaak gelijktijdig plaats met een toename in osmotische druk. De osmotische druk is de druk die nodig is om osmose tegen te gaan en is de inverse van Ψ_s . Het wordt daarom ook geopperd dat het toenemen van ϵ een reactie is op de toegenomen druk op de celwanden door osmose (Pavlik, 1984; Tyerman, 1982). De treksterkte van de celwand, of wel de kracht die het weefsel aan kan voor het breekt, in groeiende cellen kan zo hoog zijn als 100 MPa (Höfte & Voxeur, 2017). Ter vergelijking, de osmotische druk in bladeren van tomaat lag in verschillende onderzoeken rond de 1 MPa (García et al., 2007; Song et al., 2023).



Figuur 7 Verschillende componenten van Ψ_{blad} .

Een weergave van de verschillende componenten die samen Ψ_{blad} vormen; het drukpotentiaal (Ψ_p) en het osmotische potentiaal (Ψ_o) uitgezet tegen het watergehalte in het blad. Wanneer de plant zijn turgor verliest (Turgor Loss Point), wordt Ψ_{blad} bepaald door Ψ_o . Bron: Eigen archief.

4.2.2.2 Worteldruk

Niet alleen in het blad, maar ook in de wortels kan water transport gestimuleerd worden door osmotische veranderingen. Wanneer de wortel actief mineralen uit de bodem opneemt zal de osmotisch druk in de wortel toenemen. Dit verlaagt het Ψ_{wortel} en trekt water aan vanuit het substraat met een hoger Ψ . Ook dit zal het volume lokaal doen toenemen wat het water naar boven drukt (Figuur 5). Hoewel de meest dominante vorm van watertransport door verdamping wordt gedreven, heeft worteldruk voornamelijk in de nacht een significant aandeel in het watertransport naar het blad, omdat de huidmondjes tijdens de nacht meestal gesloten zijn (Costa et al., 2015). Worteldruk tijdens periodes met lage transpiratie kan ook emboli in de steel herstellen (Gleason et al., 2017).

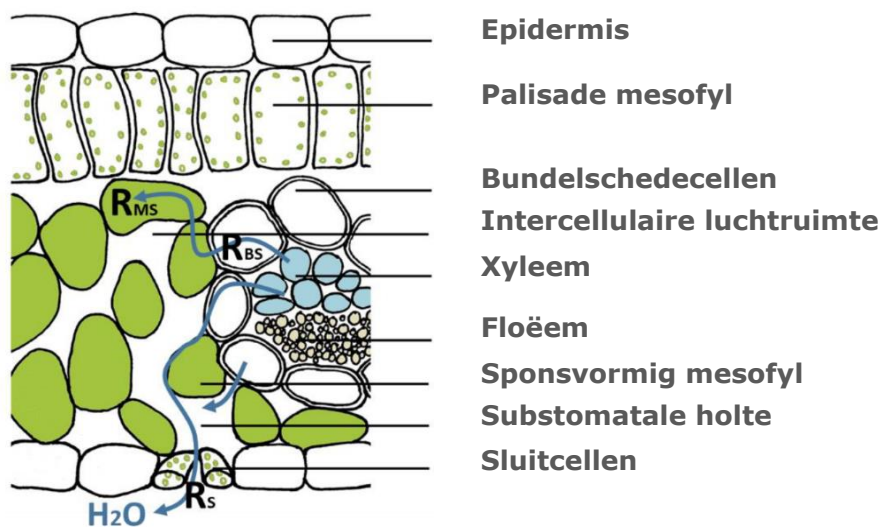
4.2.3 De route van water

Nadat water is opgenomen door de wortels, vindt watertransport primair plaats in het xyleem. In het xyleem worden zowel water als nutriënten naar het blad getransporteerd. Voordat het water het blad bereikt moet het water eerst langs de bundelschedecellen. Deze cellen omsluiten het hele vasculaire systeem; dus zowel het xyleem als het floëem (waar suiker transport plaats vindt). Als het water langs de bundelschedecellen is getransporteerd kan het zich op verschillende manieren door het blad verplaatsen:

1. Symplastisch; van cel- tot cel door plasmodesmata. Dit zijn kanalen tussen aangrenzende cellen omgeven door een plasmamembraan die het cytosol van verschillende cellen verbinden.
2. Transcellulair; door Aquaporines (AQPs) in het celmembraan. AQPs zijn kanaaleiwitten die watertransport van cel naar cel vergemakkelijken. Er zijn veel verschillende soorten AQPs en sommige van deze kanalen transporteren ook kleine moleculen en gassen. Zie verder 4.2.4.
3. Buiten de celwand door de apoplast.
4. Gasvormig (als waterdamp) door de intercellulaire ruimtes.

Het oppervlak van het water met de lucht is belangrijk voor de snelheid van verdamping. Hoe groter het oppervlak, hoe meer moleculen uit de vloeistof kunnen ontsnappen als gas. De intercellulaire ruimtes vormen een groot oppervlak voor verdamping en zijn gevuld met lucht die vrijwel altijd verzadigd is met vocht. Hoewel er ook voorbeelden zijn van plantsoorten waar dit niet zo is (Cernusak et al., 2018), betekent dit dat de dampdruk van het blad vrijwel altijd afhangt van de bladtemperatuur (zie ook 4.2.1).

Welk van deze 4 genoemde routes de grootste contributie heeft op het water transport in het blad is tot op heden alleen geschat in modellen (Barbour et al., 2017; Buckley, 2015). De laatste barrière voor water zijn de huidmondjes. Huidmondjes worden gevormd door twee sluitcellen die door turgor druk een opening in het bladoppervlak kunnen creëren, zodat de vochtrijke lucht in de substomatale holtes naar buiten kan. Hoewel bladtranspiratie vanaf de epidermis ook mogelijk is wordt dit geschat op een klein percentage van de totale transpiratie wanneer de huidmondjes open staan (Boyer et al., 1997).



Figuur 8 Weerstanden van bladweefsels voor water.

Een schematische weergave van de doorsnede van een blad met de verschillende weerstanden voor water; R_{BS} de weerstand van de bundelschede cellen. R_{MS} de weerstand van de mesofyl cellen. R_s de weerstand van de huidmondjes.

4.2.4 Bladgeleiding (K_{blad})

Het gemak waarmee het watertransport plaats vindt in het blad hangt af van de geleidbaarheid (of weerstand) van de verschillende weefsels. Er is veel onderzoek gedaan naar de geleiding van het blad (K_{blad} uitgedrukt in $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$), omdat dit het Ψ_{blad} beïnvloed en daarmee ook de g_s . Het gemak waarmee de plant water kan aanvullen in het blad tijdens bladtranspiratie, zal namelijk beïnvloeden hoeveel water er in het blad zit en dus van invloed zijn op Ψ_{blad} . Dit heeft weer effect op de huidmondjesgeleidbaarheid (zie hoofdstuk 4.3). K_{blad} verschilt sterk per soort, zo hebben kruidachtige gewassen een relatief hoge- en naaldbomen een relatief lage K_{blad} (Sack & Holbrook, 2006). K_{blad} kan worden berekend aan de hand van de totale blad transpiratie, gedeeld door het verschil in waterpotentiaal tussen de stam en het blad.

K_{blad} wordt beïnvloed door verschillende factoren, zoals de dichtheid van het vasculaire systeem of de doorlaatbaarheid van individuele weefsels. De bundelschede cellen spelen een belangrijke rol bij de regulatie van watergeleiding in het blad (Figuur 8, R_{BS}). De doorlaatbaarheid van dit weefsel kan beïnvloed worden door bijvoorbeeld blauw licht waardoor de conductiviteit van het blad kan veranderen (Grunwald et al., 2022). Bundelschede cellen bevatten, net als andere cellen, aquaporines (AQPs), kleine waterkanalen die passief water doorlaten (door de kleine opening van deze kanalen worden grotere moleculen tegen gehouden). Zowel de activiteit als de hoeveelheid van deze kanalen kan gereguleerd worden door plantsignalen en omgevingsfactoren, zoals het plant hormoon ABA, het pH van het xyleem en blauw licht (Chaumont et al., 2005; Fischer & Kaldenhoff, 2008; Kaldenhoff et al., 1996; Shatil-Cohen et al., 2011). Bundelschede cellen zijn gespecialiseerde cellen waarvan het recent is aangetoond dat zij belangrijke transport eiwitten bevatten afhankelijk van hun locatie. Naast het xyleem bevatten deze cellen voornamelijk nutriëntentransport eiwitten. De bundelschede cellen naast het floëem bevatten naast nutriëntentransport- ook suikertransport eiwitten (Cui et al., 2014). Een onderzoek van Shatil-Cohen (2012) liet zien dat stoffen getransporteerd door het xyleem selectief kunnen worden tegengehouden door de bundelschede cellen. Stoffen die via het xyleem getransporteerd worden kunnen ook via de hydathoden uitgescheiden worden door guttatie (Figuur 9). Ook de doorlaatbaarheid van mesofylcellen kunnen K_{leaf} beïnvloeden (Yaaran et al., 2023).



Figuur 9 Mannitol uitscheiding bij de hydathoden van tomaat.

Een afgesneden tomatenplant in een oplossing van water met 200mmol Mannitol. De Mannitol werd uitgescheiden via de hydathoden en hoopte zich op aan de bladranden.

4.2.5 Watertransport door het floëem

Watertransport in de plant vindt niet alleen plaats via het xyleem. Er is ook water nodig om suikers door het floëem te verplaatsen. In autotrofe bladeren, die niet afhankelijk zijn van de aanvoer van suikers, gaat het floëemtransport tegen de transpiratiestroom in. Dit betekent dat water dat aangedragen wordt via het xyleem, deels in het floëem wordt opgenomen en weer uit het blad wordt vervoerd richting andere bladeren (Hölttä et al., 2006). In organen die afhankelijk zijn van de aanvoer van assimilaten, zoals vruchten en jonge bladeren, gaat deze stroom in dezelfde richting als het xyleem. Bij de ontwikkeling van aardbeivruchten en perzik kan de stroomsnelheid van het xyleem en floëem, en dus de aanvoer van water vanuit deze twee verschillende transportnetwerken, van elkaar verschillen. Dit is afhankelijk van de tijd van de dag en de ontwikkelingsfase van de vrucht (Winkler et al., 2021; Winkler & Knoche, 2021). Dit laat zien dat watertoevoer naar sinkweefsel niet alleen via het xyleem plaats vindt, maar ook door het floëem. Dat suikertransport afhankelijk is van waterbeschikbaarheid duidt aan dat niet al het water dat naar de autotrofe bladeren wordt aangedragen gebruikt wordt in verdamping. Een deel van dit water wordt gebruikt voor de export van suikers. De efficiëntie van suikertransport is afhankelijk van de viscositeit van de suikeroplossing en het verschil in osmotische druk tussen de organen. Een hoge viscositeit zal de snelheid van het transport verlagen, maar de concentratie van de suikers mag ook niet te laag zijn, want dan kan er niet voldoende osmotische druk opgebouwd worden voor transport (Jensen et al., 2013). Het is daarom geopperd dat huidmondjesopening (en dus g_s) zo gereguleerd wordt dat er optimaal transport van suikers plaats kan vinden (Hölttä et al., 2006; Nikinmaa et al., 2013). Wanneer er teveel suikers aanwezig zijn in de bladeren kunnen huidmondjes dicht gaan, om zo water beschikbaar te stellen voor floëemexport en suikerothopping te voorkomen.

4.3 Huidmondjes

4.3.1 Huidmondjes geleidbaarheid

De huidmondjes bestaan uit twee ovale sluitcellen die door turgordruk op kunnen zwellen waardoor de huidmondjes openen. Deze turgordruk kan gecreëerd worden door osmose en de actieve en passieve opname van osmotisch werkzame stoffen als, K^+ , H^+ , Cl^- en suikers. Een uitdaging in het schatten van verdamping aan de hand van de energiebalans is de veranderingen van de geleidbaarheid van de huidmondjes (g_s). G_s geeft weer hoe makkelijk vocht uit de substomatale holtes kan 'ontsnappen' naar de omgeving en is afhankelijk van de mate van opening van de huidmondjes en/of de grote en dichtheid/aantal per bladoppervlak. Dit verschilt per plantensoort en wordt beïnvloed door een groot aantal factoren. Omgevingsfactoren zoals licht intensiteit en kwaliteit, CO_2 concentraties en VD hebben hier allemaal invloed op, maar ook signalen vanuit de plant zelf, zoals hormonen en watergehalte in het blad. Hieronder worden een aantal belangrijke factoren genoemd die de morfologie en de opening van de huidmondjes beïnvloeden.

4.3.2 Huidmondjes en licht

Licht en CO_2 zijn de belangrijkste componenten voor fotosynthese. De opname van CO_2 wordt gefaciliteerd door de huidmondjes en dit is de belangrijkste reden dat huidmondjes vooral bij licht openen. Alleen CAM planten kunnen s' nachts CO_2 opslaan zodat tijdens de dag de huidmondjes gesloten blijven waardoor deze planten in droge gebieden kunnen overleven. De reactie van de huidmondjes op licht (de mate- en snelheid van openen) wordt zowel door de lichtkwaliteit als de kwantiteit bepaald. De plant heeft verschillende receptoren voor licht die elk een eigen deel van het lichtspectrum detecteren. De opening van de huidmondjes onder rood licht wordt voornamelijk gereguleerd door de rood/ver-rood licht receptor fytochroom B (Wang et al., 2010). De reactie op blauw licht wordt gereguleerd door fototropinen en cryptochromen. Fototropinen activeren H^+ -ATPase in het plasma membraan door Fosforylering. Dit zorgt voor hyperpolarisatie van het membraan, de activatie van de K^+ kanalen, het vervolgens toenemen van de turgor en het openen van de huidmondjes (Horrer et al., 2016; Inoue & Kinoshita, 2017). De samenstelling van het lichtspectrum is ook belangrijk voor de mate van huidmondjes opening. Zo werd er een hogere huidmondjes geleidbaarheid geobserveerd bij een 90:10 ratio rood/blauw licht dan bij monochromatisch rood licht (Matthews et al., 2019). De daadwerkelijk reactie op het lichtspectrum hangt ook sterk samen met de plantsoort en zal bijvoorbeeld blauw licht niet bij elke soort een trigger zijn voor opening (voor review zie Matthews et al., 2020).

Naast het openen en sluiten van de huidmondjes beïnvloed licht ook de morfologie van de huidmondjes en de dichtheid op het blad. In basilicum zorgde additioneel ver-rood licht in het spectrum voor grotere huidmondjes zonder de dichtheid te veranderen (Park et al., 2023). Blauw licht verhoogt de dichtheid van de huidmondjes op het bladoppervlak van tomaat (Palmitessa et al., 2021). Een verhoging van PAR licht resulteerde in een toename in dichtheid van de huidmondjes op het bladoppervlak van de zandraket (Casson et al., 2009). Dit is nog maar een kleine greep uit de totale hoeveelheid onderzoeken die gedaan zijn naar het effect van licht op de geleidbaarheid en ontwikkeling van huidmondjes. De huidmondjes opening onder licht gaat daarnaast ook gepaard met het activeren van ELONGATED HYPOCOTYL5 (HY5). Dit is een eiwit die gen transcriptie reguleert en huidmondjes opening stimuleert. Het is aangetoond dat HY5 na activatie in de bovengrondse delen naar de wortels kan bewegen (Chen et al., 2016; Kelly et al., 2021, 2023). In de wortels stimuleert HY5 vervolgens de opname van nutriënten. Zo kan de plant assimilatenproductie onder licht coördineren met de opname van bouwstoffen vanuit de wortelomgeving. Dit laat zien dat lichtsignalen ook belangrijk zijn voor de nutriënten opname in de transpiratiestroom (Chen et al., 2016).

4.3.3 Huidmondjes en CO₂

Wanneer de plant bij licht tot fotosynthese overgaat zal het CO₂ in het blad verbruiken en verlaagt de interne CO₂ concentratie (C_i) (omgekeerd zal in de nacht de C_i toenemen door respiratie). Omdat CO₂ nodig is voor de fotosynthese, is een verlaagde C_i een trigger voor de opening van de huidmondjes. Omgekeerd, zorgt een verhoogde CO₂ concentratie voor de reductie van huidmondjes opening (review; Engineer et al., 2016). Hoewel de precieze sensor voor interne CO₂ concentraties nog niet geïdentificeerd is, blijkt carbonic anhydrase een belangrijke mediator. In water zal een deel van de CO₂ oplossen en koolzuur (H₂CO₃) vormen met water. Carbonic anhydrase is een enzym dat deze overgang katalyseert. Het is recent aangetoond dat wanneer dit enzym niet beschikbaar is in de plant het effect van CO₂ op de huidmondjes afneemt (Engineer et al., 2014; Hu et al., 2009). Het is goed om bewust te zijn dat een verhoogde CO₂ concentratie over het algemeen voor een lagere transpiratie en watergebruik zorgt en een verminderde ontwikkeling van de huidmondjes (X. Li et al., 2015; Pan et al., 2020). Voornamelijk, omdat bij minder ventilatie in de kas niet alleen de RV zal verhogen, maar ook de CO₂ concentratie.

4.3.4 Droogtestress, RWC en Ψ_{blad}

Bij droogtestress zullen de huidmondjes van de plant sluiten om zo verder waterverlies te voorkomen. Een reductie in de relatieve waterinhoud van het blad, en daarmee dus ook het Ψ_{blad} , is een belangrijke trigger voor de huidmondjes om te sluiten (Brodribb & Holbrook, 2003; Xue et al., 2021). Bij welk Ψ_{blad} de g_s afneemt en bij welke Ψ_{blad} de huidmondjes volledig gesloten zijn hangt af van de plantensoort. Als huidmondjes bij een relatief hoog Ψ_{blad} al sluiten kan dit negatieve effecten hebben op de groei door de verminderde opname van CO₂. Soorten worden vaak ondergebracht in twee verschillende categorieën; isohydrische- en anisohydrische planten (Attia et al., 2015). Isohydrische planten sluiten vaak heel geleidelijk hun huidmondjes wanneer Ψ_{blad} afneemt. Hierdoor nemen deze planten een minder groot risico en zijn ze vaak beter beschermt tegen uitdroging. Anisohydrische planten hebben een voorkeur voor de opname van CO₂ en het onderhouden van de fotosynthese. Bij deze soorten zal je een minder snelle afname in g_s waarnemen tijdens droogtestress en zijn over het algemeen gevoeliger voor uitdroging (Sade et al., 2012). Om deze reactie per soort in kaart te brengen kan de transpiratie van de plant gemeten worden tijdens de afname van het watergehalte in het substraat met de lysimeter (Zie 5.2.2).

4.3.5 ABA en calcium als sluitingssignaal

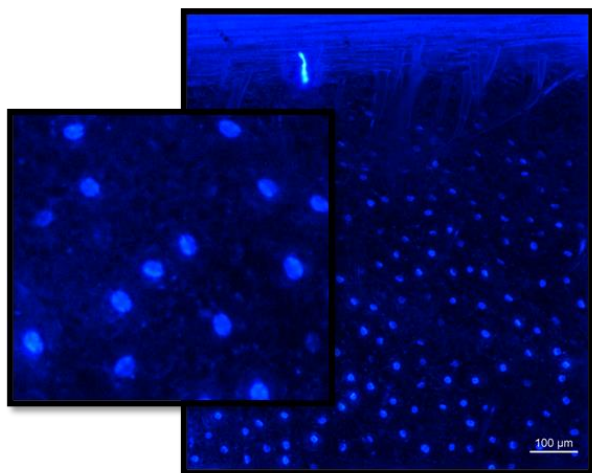
Een belangrijk sluitingshormoon is Abscicinezuur (ABA). Onder droogte stres zorgt dit hormoon voor het sluiten van de huidmondjes. Eenmaal aangemaakt in de wortels wordt dit signaal vervoerd door het xyleem naar de transpirerende delen van de plant (Jiang & Hartung, 2008). Bij de huidmondjes stimuleert ABA een stijging in de concentratie van calcium in het cytosol van de sluitcellen door de activatie van calcium kanalen in het plasmamembraan (Allen et al., 2002; Edel & Kudla, 2016; Levchenko et al., 2005). Calcium concentraties in het cytosol zijn onder normale omstandigheden laag terwijl de concentraties in het Endoplasmic Reticulum (ER) en de mitochondria hoog zijn (Thor, 2019). Een stijging van calcium in het cytosol door ABA zet een reeks van reacties in gang die leiden tot het sluiten van de huidmondjes (Blatt, 2000).

Ook bij het sluiten van de huidmondjes bij een hoge CO₂ concentratie bleek de verhoging van calcium in het cytosol van belang te zijn. Wanneer calcium concentraties in de apoplast buiten de cel toenemen kan dit leiden tot sluiting bij hoge CO₂ concentraties (Young et al., 2006). Echter kan een combinatie van een verhoogde calcium concentratie in het cytosol met blauw licht ook huidmondjes opening stimuleren. Een reactie die afhankelijk is van de intensiteit van het blauw licht (Harada & Shimazaki, 2007).

Plotselinge veranderingen in de calcium concentratie in planten hebben niet alleen effect op de huidmondjes, maar op vele andere processen. Zoals het effect op hydrotropisme in wortels, door een verhoogde calcium concentratie in de wortelpunt (Shkolnik et al., 2018). Voor geprogrammeerde cel dood is een verhoogde concentratie van calcium in het cytosol nodig die ook plaats vindt in reactie op het binnendringen van plagen en ziekten (Ma & Berkowitz, 2007; Ren et al., 2021). De precieze reactie van de plant op veranderingen in calcium concentraties hangt nauw samen met de sterkte van het signaal en de frequentie.

4.3.6 Het mesofyl, suikerproductie en huidmondjes

Het mesofyl en de huidmondjes staan in nauw contact met elkaar en signalen uit het mesofyl hebben effect op het openen en sluiten van de huidmondjes en ook de huidmondjes dichtheid (Fujita et al., 2013, 2019; Sibbernsen & Mott, 2010). Een belangrijke signaal uit het mesofyl zijn de daar geproduceerde suikers die een grote rol spelen in het openen en sluiten van de huidmondjes. Suikers die vanuit het mesofyl met de transpiratiestroom meegevoerd worden richting de huidmondjes en daar tijdens de dag accumuleren in de apoplast kunnen de geleidbaarheid van de stomata verminderen (Azcon-bieto & Barry Osmond, 1983; Lee & Bowling, 1995). Figuur 10 laat zien hoe de suikeranalooog esculin zich ophoopt in de huidmondjes van een tabaksblad na het toedienen van deze fluorescente suiker met de transpiratiestroom. Eenmaal opgenomen in de sluitcellen kunnen deze suikers in samenwerking met het enzym hexokinase, een suikerfosforylerend enzym, het sluiten van de huidmondjes veroorzaken (Kelly et al., 2012; Kottapalli et al., 2018; Lugassi et al., 2015). Zoals beschreven in 4.2.5, wordt gedacht dat dit als een feedback signaal dient om suikerophoping in het blad te voorkomen.



Figuur 10 Suikerophoping in de sluitcellen.

Een foto van suiker accumulatie in de sluitcellen van tabak na het toedienen van een fluorescente suiker analoog Esculin met de transpiratiestroom.

Suikers uit het mesofyl kunnen naast sluiting ook huidmondjes opening stimuleren. Deze suikers kunnen namelijk in de huidmondjes opgeslagen worden als zetmeel (Flütsch et al., 2020; Flütsch & Santelia, 2021; Santelia & Lunn, 2017). Zetmeel kan in het begin van de lichtperiode binnen 30 minuten worden gedegradeerd wat leidt tot het openen van de huidmondjes. Deze zetmeel degradatie wordt gereguleerd door blauw licht receptoren in de huidmondjes (Horrer et al., 2016). Deze voorbeelden laten zien dat suikers vanuit het mesofyl van groot belang zijn voor de regulatie van huidmondjes. Of deze suikers ook op andere manieren dan met de transpiratiestroom in de huidmondjes kunnen accumuleren is tot op heden niet bekend.

4.3.7 Grenslaag en de VD

Rond om het blad bevindt zich de grenslaag; een laag lucht rond het blad met een ander microklimaat dan de omgeving van de plant. Voor gasuitwisseling tussen het blad en de omgeving moet deze luchtlaag overbrugd worden door diffusie van de moleculen. De grenslaag van het blad is daarom belangrijk voor de transpiratie. Hoe dikker de grenslaag hoe minder makkelijk de diffusie van gassen naar de omliggende lucht en dus hoe lager de transpiratie. De dikte van de grenslaag is sterk afhankelijk van de windsnelheid rondom het blad (een hoge windsnelheid verkleint de grenslaag), maar ook van de bladmorphologie. Zo zal een blad met veel trichomen (bladharen) een dikkere grenslaag hebben dan een blad zonder trichomen, een groot blad een dikkere grenslaag dan een klein blad en een simpel gevormd blad een dikkere grenslaag dan een blad met een complexere structuur. Daarnaast zal de plantarchitectuur ook een van invloed zijn op de grenslaag; een dichter gewas heeft een hogere grenslaag dan een open gewas (Bunce, 1985; Stokes et al., 2006). Voornamelijk bij veel luchtbeweging, en dus een lagere grenslaag, heeft de g_s een grote invloed op de transpiratie. Bij stilstaande lucht speelt de g_s een minder grote rol (Bange, 1953). Zo kunnen de huidmondjes in een 'dood' klimaat open staan en toch weinig tot geen verdamping te weeg brengen. Dit laat zien dat het verschil in dampdruk tussen de lucht en het blad een groot effect heeft op de verdamping.

4.4 Verdamping onder LED en SON-T

Zoals genoemd in 4.3.1 zijn licht kwaliteit en kwantiteit belangrijk voor het functioneren van de huidmondjes en daarmee voor de regulatie van de verdamping. Het overschakelen van SON-T naar LED leverde in de glastuinbouw veel gewasproblemen op die werden gerelateerd aan een verminderde verdamping (zie H6). De vraag is of deze verandering in lichtbron inderdaad leidt tot een vermindering in verdamping, of dat een verlaagde VD dit beïnvloedt, of dat de problemen in zijn geheel niet verdamping gerelateerd zijn (zie 3.3). Er zijn verschillende studies gedaan om verdamping onder LED en SON-T lampen te vergelijken. In een studie naar een winterteelt van komkommer werd er gekeken naar het effect van SON-T boven belichting, SON-T boven belichting met LED tussenbelichting en volledig LED (boven belichting en tussenbelichting). Hierbij werd het totale PAR gelijk gehouden. Bij volledig LED werd er een verhoogde transpiratie gevonden die zowel in jonge als oude bladeren soms bijna twee keer zo hoog was. Dit gold zowel voor de transpiratie als de huidmondjes geleidbaarheid (Gajc-wolska et al., 2021). Een tweede studie in komkommer liet zien dat de planten in verhouding meer water verbruikten, maar de fotosynthese reduceerde onder LED in vergelijking met SON-T (Särkkä et al., 2017). In paprika werd geen verschil in transpiratie gevonden tussen SON-T en LED. En in dat zelfde onderzoek gaf een zelfde intensiteit LED met een hoge blauwlicht concentratie (30% ipv 6%) een zichtbaar hogere huidmondjes geleidbaarheid (Trouwborst et al., 2022). Dit laat zien dat de lichtkwaliteit van de LEDs van groot belang is. Dat blauw licht voor een hogere verdamping zorgt is in overeenstemming met de kennis over het effect van blauw licht op de huidmondjesgeleidbaarheid en conductiviteit van het blad (zie 4.2.4). In tomaat werd onder LED ook een hogere huidmondjes geleidbaarheid geconstateerd (Palmitessa et al., 2021). Dit verschil tussen LED en SON-T ging gepaard met een toename in huidmondjes dichtheid, wat laat zien dat LED verlichting ook een ander effect heeft op de ontwikkeling van de huidmondjes dan SON-T. In een studie met *Lisianthus* ging de verdamping van niet geacclimatiseerde planten omhoog onder LED in vergelijking met SON-T, maar na acclimatisering werd deze weer vergelijkbaar met de SON-T behandeling (Lanoue et al., 2017). Dit laat zien dat de tijd van blootstelling ook een effect heeft op de transpiratie onder LED. Transpiratie nam ook toe in chrysant bij blootstelling aan LED met rood en blauw licht, zowel in een lange- als korte dag behandeling. Onder LED samengesteld uit rood en wit licht was er nauwelijks verschil in transpiratie in vergelijking met SON-T (Leonardos et al., 2019). Dit laat opnieuw het belang van blauw licht zien voor de stimulering van de transpiratie. Een studie in roos liet echter zien dat de naoogst verdamping in roos geteeld onder hoge RV (90%) onder LED met 20% blauwlicht significant lager was in vergelijking tot SON-T met 5% blauwlicht (Arve et al., 2015). De kwaliteit van het licht is dus niet alleen belangrijk tijdens de teelt maar ook na de oogst. Een studie in hortensia waarin blauw LED werd toegevoegd aan de SON-T verlichting liet geen verschil in naoogst transpiratie zien (Terfa & Torrea, 2019). Het merendeel van deze studies laat zien dat LED bij een zelfde intensiteit als SON-T geen duidelijke problemen oplevert met verdamping en eerder verdamping stimuleert. Een verhoogde gewasverdamping zorgt wel voor een toename in AV in de kas en een afname in VD wat de verdamping verlaagt als er geen maatregelen worden getroffen met betrekking tot het kasklimaat (zie 3.3). De aanname dat een verlaagde toevoer van stralingswarmte onder LED ook daadwerkelijk leidt tot een vermindering in verdamping lijkt echter niet perse correct.

5 Methodes voor het meten van verdamping

5.1 Introductie

Het meten van verdamping heeft belangrijke informatie voor het energieuw sturen van het kasklimaat ten behoeve van een goede gewasontwikkeling. Gewasverdamping kan door de dag heen sterk verschillen en voor telers is het belangrijk om te weten hoeveel en wanneer het gewas verdampt. Er zijn een grote hoeveelheid aan methodes ontwikkeld om gewasverdamping te meten. Deze metingen hebben echter stuk voor stuk voor- en nadelen. Afhankelijk van het uiteindelijke doel van de meting moet er een methode (of combinatie van methodes) gekozen worden. Hieronder wordt een deel van de methodes besproken en worden voor- en nadelen in een tabel weergegeven.

5.2 Gewichtsmetingen

5.2.1 Weeggoten

Één van de meest bekende methodes voor het meten van gewasverdamping in de kas is het gebruik van weeggoten. Deze methode is ideaal voor hogedraad gewassen en meet door de dag heen verdamping met behulp van een weegcel die het gewicht van de mat vaststelt. De afname in gewicht van de mat per tijdinterval geeft de mate van verdamping weer. Gelijktijdig wordt het gewicht van het gewas gemeten, waardoor ook gewasgroei bepaald kan worden. De groei van het gewas wordt verrekend met de totale hoeveelheid verdamping. Hoewel deze methode als één van de meest nauwkeurige methodes voor het meten van verdamping wordt beschouwd zitten hier wel nadelen aan. Tijdens irrigatiebeurten, gewasmanagement en oogst worden de metingen verstoord. Dit kan leiden tot het verkeerd vaststellen van de totale transpiratie. Het verwerken van de data vraagt, mede door dit soort verstoringen, om tijdrovende analyses en berekeningen waar getraind personeel voor nodig is. Daarbij zijn de weegcellen gevoelig voor temperatuurveranderingen. Dit geeft vooral problemen voor de metingen van het gewas, omdat de weegcellen boven in de kas hangen.

5.2.2 Lysimeters

Het meten van verdamping met behulp van Lysimeters is net als bij weeggoten gebaseerd op het continu meten van het gewicht van de plant met het substraat (behalve bij percolatielysimeters, maar daar wordt hier niet op ingaan). Lysimeters worden voor verschillende toepassingen gebruikt van het meten van bodemtranspiratie tot gewasverdamping. Omdat deze weegschalen ook in het open veld gebruikt kunnen worden is het een handige tool om verdamping bij bomen te kunnen meten (Tfwala et al., 2018). Daarnaast wordt de lysimeter veelvuldig gebruikt in kassen bij verschillende gewassen, zoals tomaat, zonnebloem en tabak (Figuur 11). Tot op heden wordt dit voornamelijk gebruikt voor onderzoeksdoeleinden en voor selectie van droogte resistente gewassen. Het werkt als volgt: Een pot met plant en substraat wordt op een plastic afwateringscontainer geplaatst met hieronder een weegcel die gecorrigeerd wordt voor temperatuur. Het substraat wordt afgedekt om waterverlies vanaf het substraat tegen te gaan. In de nul meting wordt het gewicht van de pot, plant en het substraat bepaald en het gewicht na irrigatie. Elke nacht, wanneer transpiratie laag is, wordt de pot opnieuw geïrrigeerd. Het verschil tussen het potgewicht met het gewicht van de dag daarvoor geeft de gewichtstoename van de plant weer. Wanneer er gebruik wordt gemaakt van een bodemvocht sensor, kan er naast transpiratie ook bepaald worden hoeveel water er door de wortels wordt opgenomen. Aan de hand van water influx door de wortels en water outflux door transpiratie, kan het relatieve water percentage in de plant berekend worden (Halperin et al., 2017). Het is vooral voor onderzoeksdoeleinden gunstig dat bij het gebruik van lysimeters voor elke individuele plant transpiratie en gewichtstoename (groei) gemeten kan worden. Dit kan echter een nadeel zijn voor telers, voor wie een gemiddelde gewasverdamping wellicht meer informatief is.



Figuur 11 *Tabaksplanten op lysimeters.*

5.3 Gasuitwisselingsmetingen

5.3.1 Porometer

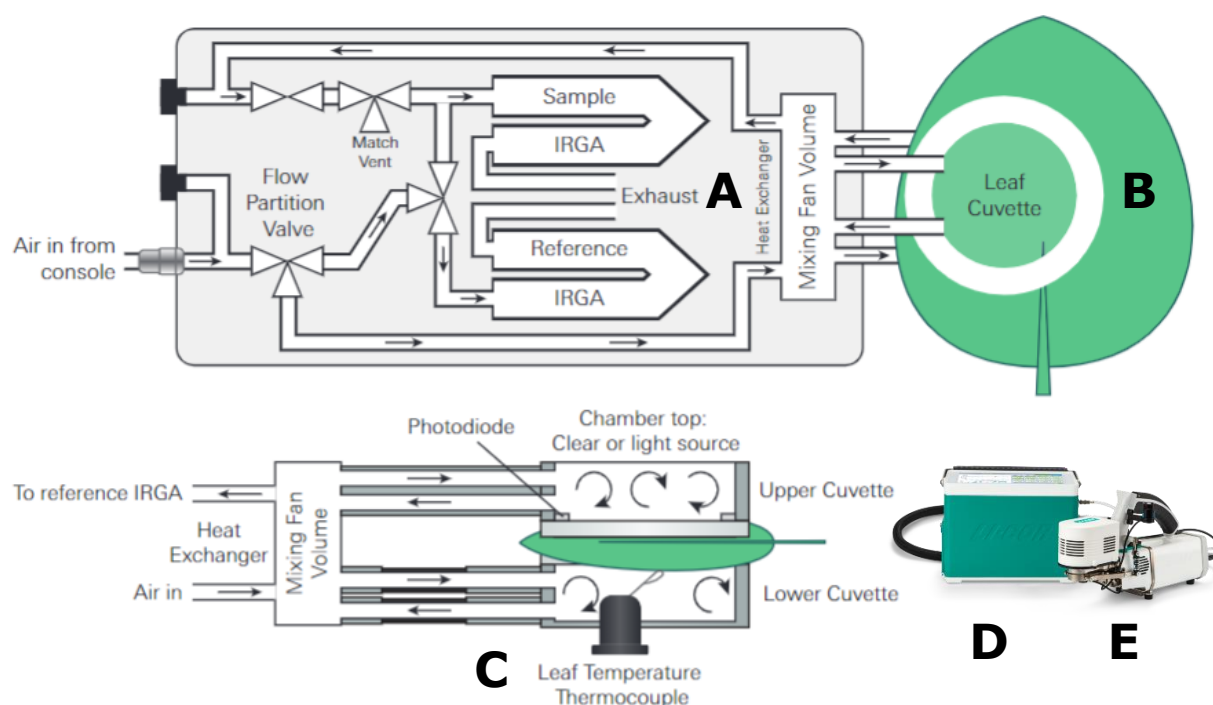
Een porometer kan gebruikt worden voor het meten van bladverdamping en huidmondjesgeleidbaarheid bij een gegeven kasklimaat. Er zijn twee verschillende porometers; de steady-state porometer en een dynamische porometer. Bij beide porometers wordt er een kleine kamer op het blad gezet en wordt de toename in luchtvochtigheid gemeten. Een steady-state porometer meet op twee verschillende plekken de dampdruk en berekent dan aan de hand van het verschil in dampdruk en de bekende geleidbaarheid tussen de twee sensoren de g_s . Deze meting is betrouwbaar, maar kan relatief lang duren, gezien de meting pas genomen wordt wanneer een evenwicht is bereikt. Dit, in tegenstelling tot de dynamische porometer, waarbij gemeten wordt hoeveel tijd het kost voor de luchtvochtigheid tot een vooraf gestelde waarde toeneemt over de tijd. Bij een gewas met een lage g_s zal dit langer duren dan bij een gewas met een hoge g_s . Deze meting is over het algemeen sneller, maar wordt als minder betrouwbaar beschouwd. Hoewel porometers over het algemeen snelle metingen doen en erg handzaam zijn, is het nadeel dat ze enkel een moment opname schetsen van verdamping en alleen een klein oppervlak van het blad meten.

5.3.2 Draagbare fotosynthese meter

Met een draagbare fotosynthese meter kan zowel verdamping als fotosynthese bepaald worden. Net als de porometer, is de meting in de LI-COR gebaseerd op de veranderingen van gas concentraties in de lucht door de interactie van het blad met zijn omgeving. In tegenstelling tot de porometer, kan de gebruiker zelf het klimaat instellen in de meetkamer. De basisprincipes van de fotosynthese meter worden hier kort toegelicht:

Het systeem bestaat uit een console en een sensor kop. In de sensor kop (Figuur 12E) wordt het blad vastgeklemd in een bladkamer die gekoppeld is aan de console (12D). In de console worden de CO₂ en H₂O concentraties van de ingaande lucht bijgesteld met behulp van een CO₂ patroon die CO₂ toevoegt aan de ingaande lucht, een Soda Lime scrub die CO₂ uit de lucht kan filteren, een vernevelaar, die vocht aan de lucht toevoegt en een droogmiddel, die vocht uit de lucht haalt. De precieze instellingen zijn de bepalen vanaf de console. Vanuit de console wordt lucht vervolgens de sensor kop ingeblazen waarvan een deel naar de referentie metingen wordt gestuurd en een deel naar de bladkamer. Twee IRGAs (Infra-Red Gas Analyzers) meten constant de concentraties van CO₂ en H₂O in de lucht van de referentie en de lucht die terugkomt vanuit de bladkamer (Figuur 12 A). Deze twee IRGAs worden eens in de zoveel metingen op elkaar afgestemd waarbij de referentie lucht naar beide IRGAs gestuurd wordt voor matching. Net als bij de porometer wordt de dampdruk van het blad bepaald aan de hand van de bladtemperatuur die bij de LI-COR aan de onderkant van het blad gemeten wordt met behulp van een thermokoppel (Figuur 12 C). Daarnaast worden de stroomsnelheid en de temperatuur van de lucht bepaald en wordt de inkomende hoeveelheid licht meegenomen. Aan de hand van deze metingen kunnen de assimilatie, transpiratie, huidmondjesgeleidbaarheid en de interne CO₂ concentratie in het blad berekend worden. Naast de standard metingen biedt de draagbare fotosynthese meter van LI-COR ook de mogelijkheid om chlorofylfluorescentie te bepalen, lichtcurves en CO₂ curves te maken en de reactie van de huidmondjes en fotosynthese te meten onder specifieke klimaatomstandigheden. Dit biedt veel mogelijkheden voor onderzoeksdoeleinden, maar maakt het apparaat minder geschikt voor standard metingen die relevant zijn voor de teler. Hoewel het mogelijk is om bladkamers met een groter oppervlak aan de LI-COR te koppelen wordt maar een klein deel van de plant gemeten voor verdamping. Hoe representatief dit is voor de gehele plant hangt af van vele factoren, zoals de leeftijd, de locatie op en de positie van het blad. Daarnaast zorgt de luchtbeweging in de bladkamer voor een kleine grenslaag van het blad wat mogelijk de verdamping van het blad verandert ten opzichte van de daadwerkelijk verdamping in het kasklimaat bij dezelfde dampdruk. Nog een beperking van het systeem is dat de zeer lage VD omstandigheden in het winterkasklimaat bijna niet in te stellen zijn voor het apparaat, zo blijkt het in recent onderzoek met Komkommer (Carpinetti et al., 2024).

Deze methode vereist bovendien zeer kostbare apparatuur die hoge eisen stelt aan het gebruik (moet door getraind personeel worden bediend, is zeer arbeidsintensief, en vraagt om kennis van plantenfysiologie om de resultaten te interpreteren). Daarom is dit ook een systeem dat bijna uitsluitend te gebruiken is in het onderzoek.



Figuur 12 LI-6800.

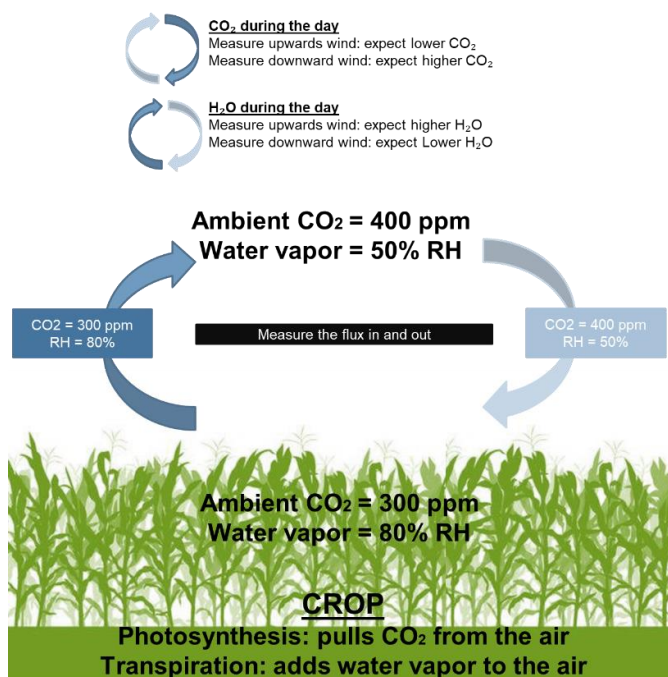
LI-6800 Portable Photosynthesis System | LI-COR Environmental (licor.com).

5.3.3 Eddy-Covariantie methode

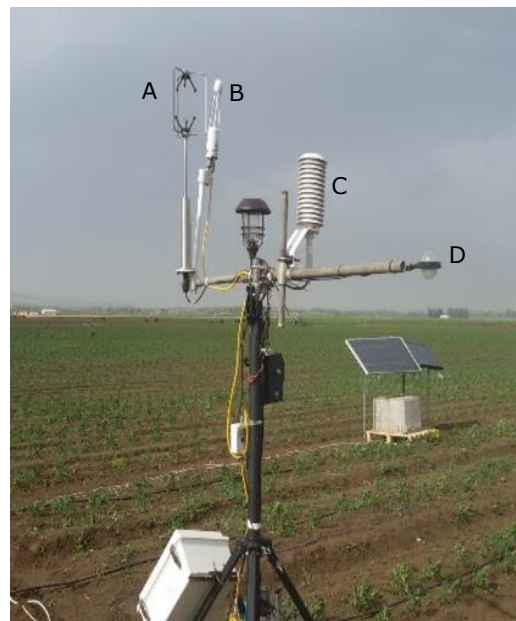
Een andere methode voor het meten van gasuitwisseling is de Eddy-Covariantie methode. Deze methode kan in tegenstelling tot de porometer en LI-COR, continue de gasuitwisseling meten van een volledig gewas. Dit wordt gedaan door het meten van op- en neerwaartse luchtstromen in de grenslaag van de atmosfeer. In een turbulente stroming vinden wervelingen plaats die "Eddies" worden genoemd. In de lucht kan je dit bijvoorbeeld waarnemen wanneer je naar de rookverdeling kijkt van een kaars. Deze turbulente lucht wordt gebruikt in de Eddy-Covariantie methode om de gas concentraties van CO_2 en H_2O te meten in de op- en neerwaartse luchtstromen. Aan de hand hiervan kan de transpiratie en CO_2 opname van een gewas bepaald worden. Tijdens de dag, wanneer een gewas CO_2 opneemt en H_2O verliest verwachten we namelijk een lagere concentratie CO_2 en een hogere concentratie H_2O in de opwaartse lucht. In de neerwaartse luchtstromen verwachten we een hogere CO_2 en een lagere H_2O concentratie (Figuur 13).

Net als bij de LI-COR worden de gasconcentraties in de lucht bepaald met een IRGA (Figuur 14, B). Een 3D-Ultrasonische wind-anemometer bepaalt de windsnelheid en richting van de luchtstromen (Figuur 14, A). Daarnaast wordt de RV en temperatuur van de omgeving bepaald en de netto-straling (Figuur 14, C & D). Temperatuur sensoren in de grond bepalen de hoeveelheid opgeslagen stralingsenergie. Aan de hand van deze metingen worden de assimilatie en de verdamping (van het oppervlak en het gewas) berekend.

Het voordeel van deze methode is dat gasuitwisseling van een groot oppervlak gemeten kan worden. Het nadeel is dat deze methode tot op heden alleen toegepast wordt in het open veld. Of dit ook mogelijkheden biedt voor het meten van gewasverdamping in de kas is nog niet bekend. Gezien er in de kas CO_2 van onder het gewas in wordt geblazen zou deze methode in de kas waarschijnlijk uitsluitend voor het meten van verdampingsstromen gebruikt kunnen worden.



Figuur 13 De Eddy-Covariantie methode (Eigen archief)



Figuur 14 Meetinstallatie Eddy-covariantie Methode.
A: 3D-Ultrasonische wind-anemometer
B: IR-gasanalysator (IRGA)
C: RV en temperatuur meter
D: Netto-stralingsmeter

5.4 Verdamping modeleren en berekenen

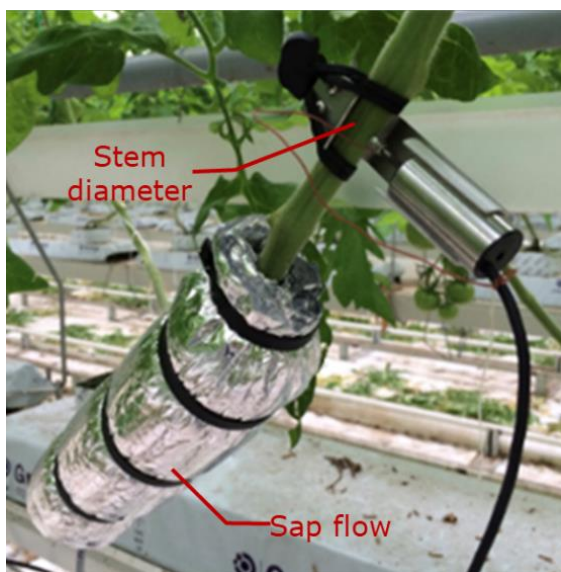
Het gebruik van modellen en berekeningen voor het schatten van gewastranspiratie wordt bij telers en onderzoekers veelvuldig gebruikt, omdat het "direct meten" onmogelijk is en de "beste methodes bij benadering" zijn zoals hierboven uitgelegd complex en kostbaar. Dit wordt bijvoorbeeld gedaan aan de hand van het berekenen van de hoeveelheid irrigatie minus de drain. Dit kan dan vermenigvuldigd worden met 0,9, gezien een plant ongeveer 90% van het opgenomen water verdampt. Een andere manier voor het schatten van de verdamping is het meten van de straling en dit vermenigvuldigen met een vooraf bepaalde waarde. Zo zouden tomaat en komkommer tussen de 2-2.5 L m⁻² transpireren en paprika 1.8-2.2 L m⁻² voor elke 1000 J m⁻² aan straling (pers. comm. Tsafaras, 2024). Dit zijn relatief makkelijke berekeningen die toch een benadering van gewasverdamping kunnen geven. Naast deze simpelere berekeningen zijn er een groot aantal complexere modellen die gewasverdamping kunnen berekenen. In de Zwart et al., (2020) worden twee van de meest betrouwbare methodes voor het modeleren van gewasverdamping besproken:

1. Het VD-model: Hierin wordt gewasverdamping berekend door het simuleren van de grenslaag en de huidmondjesgeleiding bij verschillende omgevingsfactoren.
2. Het energiebalans-model: Bij dit model wordt de verdamping berekend aan de hand van de energiebalans van de plant.

Zoals beschreven bij de Zwart et al., wordt het eerste model beschouwd als het meest betrouwbaar, maar vergt dit wel de juiste schatting van verschillende parameters, die vaak ook gewas afhankelijk zijn. Ook het tweede model is redelijk accuraat, maar hier is het schatten van de nachtverdamping en naar het blijkt uit recent onderzoek met Chrysant (Van den Boogaart et al., 2024), ook van de dagverdamping onder LED lastig. Ook in het rapport geschreven door de Gelder (2016), wordt geconcludeerd dat modellen vaak tekort schieten om verdamping geheel in kaart te brengen. Dit omdat de interactie van het gewas met zijn omgeving zo complex is.

5.5 Sapstroom sensor

Met behulp van een sapstroom sensor kan de transpiratie snelheid gemeten worden. Deze sensor is gebaseerd op het meten van de afvoer van thermische energie met de transpiratiestroom. Hoe sneller de warmte wordt afgevoerd, hoe sneller de sapstroom. Er zijn verschillende sapstroom sensoren beschikbaar: bij het gebruik van invasieve sapstroom meters worden er gaatjes in de stam geboord voor het aanbrengen van de thermokoppels en bij non-invasieve sensoren worden de temperatuursensoren bevestigd zonder de plant te beschadigen. De invasieve methode is veelal nauwkeuriger omdat de meting dicht op het xyleem gedaan wordt en minder beïnvloedbaar is door de omgeving. Daarentegen brengt de niet-invasieve sensor geen schade aan in de stengel en zijn deze makkelijker te gebruiken.



Figuur 15 Sapstroom en stengel diameter sensor.

Een aantal methoden die gebruikt worden om de transpiratie te berekenen aan de hand van de verspreiding van de thermische energie in de stengel zijn³:

1. De Heath-Pulse Method (HPV); hiermee wordt de afgevoerde warmte berekend aan de hand van twee individuele temperatuurmetingen. De eerste meting vindt plaats onder de warmtebron en de tweede boven de warmtebron. Volgens worden er korte warmtepulsen toegediend, waarvan de conductie van de thermische energie door de twee sensoren gemeten wordt. Het verschil in temperatuur tussen deze twee sensoren is een mate van warmte afvoer door transpiratie. Deze methode is erg afhankelijk van de conductiviteit van het weefsel.
2. Bij de Thermal Dissipation methode (TDP) worden twee temperatuursensoren in de stam geplaatst waarvan de bovenste ook een verwarmingsfunctie heeft. Ook hier wordt het verschil in temperatuur tussen de twee sensoren gebruikt voor het berekenen van transpiratie.
3. De stem Heat Balance Methode (SHB) kan op een non-invasieve manier gedaan worden door het verwarmen van een volledig segment van de stam die thermisch geïsoleerd wordt (Figuur 15). Boven en onder de warmtebron bevinden zich verschillende thermokoppels die de warmteverdeling meten over de stam.

Hoewel sapstroommeters een goede indicatie geven van de stroomsnelheid van het xyleem komt deze methode ook met nadelen. Net als bij het gebruik van weeggoten, is de dataverwerking complex en moeten er veel analyses gedaan worden voor het berekenen van de daadwerkelijke transpiratie met sapstroommeters.

5.6 Stam diameter sensor

Een stam diameter sensor meet de stam dikte over de tijd (Figuur 15). Bij verdamping zal de turgordruk afnemen en daarmee het volume van het water in de stengel (zie ook H4.2.4). Dit is meetbaar als een afname in diameter. Dit geeft echter alleen een indicatie van de mate van verdamping. In de nacht zal de turgordruk weer toenemen. Hierdoor kan ook de groei van de stam berekend worden. Naast het meten van de stam diameter kunnen vergelijkbare sensoren voor vruchten ook dagelijkse fluctuaties en groei van vruchten weergeven. De stam diameter sensor wordt vaak in combinatie met de sapstroommeter gebruikt. De stam diameter sensor wordt als een betrouwbare meting gezien voor het inschatten van de juiste irrigatietijd.

5.7 Blad- en luchttemperatuur

5.7.1 Thermokoppels en ΔT

Wanneer een blad verdampt, zorgt dit voor de afkoeling van het blad ten opzichte van de omgevingstemperatuur. Dit principe kan gebruikt worden om een indicatie te krijgen van de verdamping van het gewas. Met thermokoppels die zowel de temperatuur van het blad, als de temperatuur van de omgeving bepalen kan de ΔT bepaald worden. Hoe groter de ΔT hoe meer afkoeling van het blad ten opzichte van de omgeving. Het lastige aan deze meting is, dat we nooit met zekerheid kunnen zeggen dat deze afkoeling geheel door latente warmte afvoer plaatsvindt. Een deel van de thermische energie kan namelijk ook afgevoerd worden door reflectie en convectie. Een oplossing voor dit probleem is het gebruik van twee niet verdampende oppervlakten: een 'black-leaf' en een 'white-leaf'. Het zwarte blad zal alle straling absorberen en alleen convectiewarmte afgeven, terwijl het witte blad alle straling reflecteert (Muller et al., 2021). De materialen die hiervoor gebruikt worden hebben helaas niet geheel dezelfde eigenschappen als het blad en zullen daardoor ook anders reageren.

³ Miner 2017, [Dynagage Sap Flow Sensor - Dynamax](https://www.dynagage.com/), Sap flow – PROMETHEUS (prometheusprotocols.net).

5.7.2 IR & Thermal imaging

Ook met een infrarood (IR) sensor kan de bladtemperatuur bepaald worden. Dit kan zowel met simpele handmeters als met een sensor en datalogger. Het voordeel van een IR sensor is dat een groter bladoppervlak gemeten kan worden, afhankelijk van de filterview (de hoek van meten) en de afstand tot het blad. Het nadeel is, dat bladeren tijdens de dag en nacht veel bewegen. Bij een continue meting met een IR sensor zal de sensor dus niet altijd op zijn plek blijven. Dit zal minder problematisch zijn met een infrarood camera. Hier wordt niet een gemiddelde genomen van 1 oppervlak, maar kan de temperatuurverdeling in het gewas in kaart gebracht worden. Zo kan er bijvoorbeeld achterhaald worden welke delen van de plant onder het dauwpunt vallen. Door het meten van planttemperatuur (ook 5.7.1) samen met omgevingssensoren (zoals Netto straling, PAR, RV) kan transpiratie ook aan de hand van de energiebalans van het blad uitgerekend worden. Voor al deze metingen geldt dat een trend in verdamping vrij makkelijk weer te geven is, maar de precieze hoeveelheid verdamping lastig blijft. Daarbij zijn metingen gebaseerd op temperatuur vaak erg onnauwkeurig, voornamelijk wanneer er veel kleine veranderingen plaats vinden in de omgeving (bijv. tijdens een bewolkte dag).

5.8 Welke sensor te gebruiken?

Hierboven zijn een groot aantal methodes beschreven voor het meten van verdamping. Elk van deze methoden heeft zijn voor- en nadelen. Het blijft het de vraag welke meting het meest informatief is voor het beoogde doel. Dit hangt ook af van welke vraag moet worden beantwoord. Moeten we bijvoorbeeld weten wanneer er condensatie optreedt bij het gewas, dan kan een IR camera informatief zijn. Is het belangrijker om te weten hoeveel een groep planten transpireert, dan zijn weeggoten interessant. Wil je weten wat het verschil is tussen de transpiratie van het onderste gedeelte van het gewas ten opzichte van de top kan de porometer een uitkomst zijn. Voor een overzicht van de totale verdamping kunnen modellen informatief zijn. Het nadeel bij het meten van verdamping in de kas, is dat niet elk deel van de kas hetzelfde microklimaat heeft. Zo kan er in sommige stukken veel luchtbeweging zijn en andere gedeeltes juist te weinig. Om dit goed in kaart te brengen is eigenlijk een teler specifieke kasanalyse nodig.

5.9 Overzicht van methodes met voor- en nadelen

	Methode	Voordelen	Nadelen
Gewichtsmetingen	Weeggoten	- Betrouwbare metingen. - Meet ook gewasgroei. - Meet meerdere planten tegelijk (kan ook nadeel zijn).	- Irrigatie/aanraking zorgt voor tijdelijk interruptie van meting. - Temperatuur gevoelig. - Dataverwerking is arbeidsintensief.
	Lysimeters	- Betrouwbare metingen. - Meet ook gewasgroei. - Geeft een schatting voor stomatale geleiding. - Kan ook gebruikt worden voor volle grond gewassen.	- Irrigatie of aanraking zorgt voor tijdelijke interruptie van meting. - Moeilijk/niet toepasbaar voor hogedraadgewassen. - Dataverwerking is arbeidsintensief.
Gasuitwisselingsmetingen	Porometer	- Relatief snelle meting. - Mogelijkheid om per blad/gewaslaag verdamping te analyseren.	- Meet maar een klein oppervlak per blad. - Is enkel een momentopname. - Plant fysiologische kennis nodig voor interpretatie van de data.
	Draagbare fotosynthese meter	- Mogelijk om de reactie van de huidmondjes op de omgeving te bestuderen. - Mogelijkheid om per blad/gewaslaag verdamping te analyseren.	- Meet maar een klein oppervlak van het blad. - Is enkel een momentopname. - Plant fysiologische kennis is nodig voor interpretatie van de data.
	Eddy-Covariantie methode	Continue meting van gewasverdamping en gewasfotosynthese.	Tot op heden niet toepasbaar in de kas.
Temperatuursensor	Thermokoppels	- Goedkope meting. - Continue meting.	- Meet alleen klein oppervlak van het blad en kan verschuiven door beweging van het blad. - Geeft alleen indicatie van verdamping.
	IR & Thermal imaging	Kan heel het gewas in kaart brengen (IR camera).	- Niet altijd accuraat. - Geeft alleen indicatie van verdamping.
Overig	Modeleren	Kan al op vrij simpele manier worden toegepast (i.e. irrigatie-drain).	- Gebruik van complexe berekeningen. - Niet altijd accuraat. - Veel verschillende metingen nodig om model te ijken.
	Sapstroom sensor	Geeft redelijk correcte meting van verdamping en verdampingssnelheid per plant.	- Complexe dataverwerking. - Meerdere sensoren nodig om een goed beeld te krijgen van gewasverdamping.
	Diameter sensor	Kan gebruikt worden om de waterstatus van de plant weer te geven.	Geeft geen directe informatie over de transpiratie en moet samen met de sapstroom meter ingezet worden.

6 Verdamping gerelateerde problemen in de praktijk

6.1 Inleiding

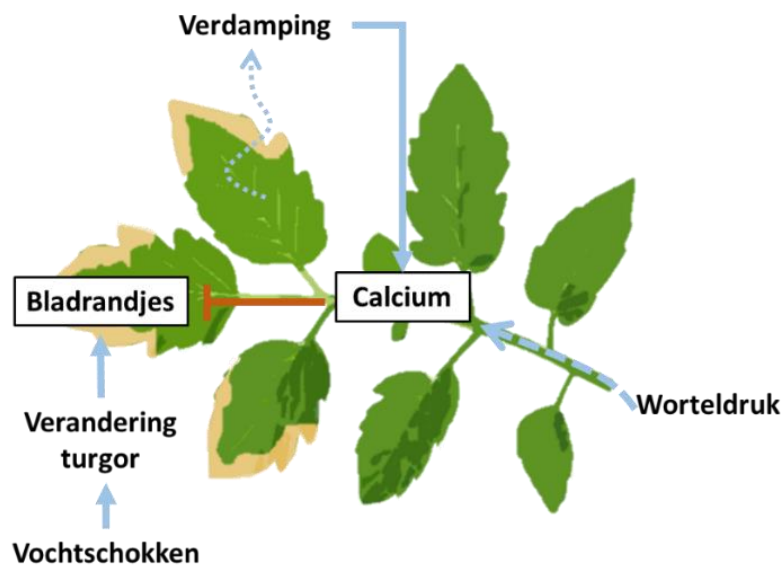
Er zijn een groot aantal gewasproblemen die vermoedelijk te maken hebben met een tekort aan verdamping en of een hoge RV. Door interviews met gewasexperts en overleg met verschillende telersgroepen en onderzoekers is een lijst opgesteld van de verschillende problemen die in de praktijk naar voren komen. In dit hoofdstuk worden deze problemen benoemd en aan de hand van een korte literatuurstudie verder uitgediept. Aan de hand van deze literatuurstudie worden nieuwe kennislacunes geïdentificeerd en kort besproken. Deze kennislacunes zullen in hoofdstuk 7 verder besproken worden.

6.2 Bladproblemen

6.2.1 Schade aan de bladranden

Een veel voorkomend probleem dat wordt toegeschreven aan een lage verdamping is het ontstaan van bladrandjes of tip burn. Alhoewel dit bij verschillende gewassen andere benaming kan hebben (i.e. rand in sla en rotkoppen in komkommer) kenmerkt zich dit door het afsterven van de buitenste rand van het bladweefsel. Het ontwikkelen van bladrandjes in een energiezuinige teelt is naast het klimaat afhankelijk van het gewas en ras. Gewassen die gevoelig zijn voor bladrandjes zijn bijvoorbeeld; tomaat, komkommer, aardbei, hortensia, lelie en sla. Hoewel bladschade bij siergewassen grote gevolgen heeft voor de markwaarde hoeft dit bij groentegewassen geen directe gevolgen te hebben voor de productie. Het kan echter wel leiden tot een makkelijke ingang voor *Botrytis cinerea* L. en een verhoogde infectiedruk. Voor de tomatenteelt is er veel onderzoek gedaan naar de oorzaak van bladrandjes. Een uitgebreide literatuurstudie op dit onderwerp is gedaan door IJdo et al., 2011. Over het algemeen wordt schade aan de bladranden in verband gebracht met een te lage calcium toevoer naar de groeiende delen (Barta & Tibbitts, 1991; IJdo et al., 2011; Voogt & van Winkel, 2018). Calcium is belangrijk voor de cel stevigheid en een tekort aan calcium wordt daarom gezien als de belangrijkste oorzaak van de weefselschade bij bladrandjes. Ook andere gewasproblemen, zoals end-rot in tomaat en zachte plekken in aubergine worden gelinkt aan een tekort aan calcium (Sonneveld & Voogt, 2009). Calcium wordt hoofdzakelijk getransporteerd door het xyleem en wordt dus meegevoerd met de transpiratiestroom en/of door worteldruk. De concentratie van calcium in de bladeren wordt daarom ook vaak gelinkt aan plant transpiratie en of een lage VD (Holder & Cockshull, 1990). Wanneer door een lage VD tijdens de dag de verdamping afneemt, vermindert dit ook het calciumtransport naar de bladeren. Het ontstaan van bladrandjes lijkt echter een samenloop van omstandigheden. Zo hebben plotselinge veranderingen in het kasklimaat invloed op het ontstaan van bladrandjes. Wanneer de RV afneemt kan deze 'vochtschok' zorgen voor veranderingen in de turgor van het blad en bijdragen aan het ontstaan van bladrandjes (Figuur 16). Bij sla, komkommer en tomaat wordt daarom ook geadviseerd om vochtschokken te voorkomen (Vanhassel et al., 2014)⁴.

⁴ [Voorkomen vochtschokken beste remedie om bladrandjes te vermijden \(onderglas.nl\)](https://onderglas.nl/voorkomen-vochtschokken-beste-remedie-om-bladrandjes-te-vermijden).



Figuur 16 Algemene theorie over het ontstaan van bladrandjes bij lage verdamping. Het ontstaan van bladrandjes door een gebrek aan calcium door een vermindering in verdamping. Worteldruk en verdamping stimuleren het calcium transport. Een adequate toevoer van calcium vermindert de kans op bladrandjes. Plotselinge veranderingen in luchtvochtigheid beïnvloeden de cel turgor en kunnen bladrandjes verergeren.

Ook komen bladrandjes vaker voor wanneer er bij laag licht een hoge plantbelasting wordt aangehouden. Bladrandjes worden hierbij als indicatie gezien dat het maximale uit de plant wordt gehaald. Ondanks de grote verscheidenheid aan onderzoek over het ontwikkelen van bladrandjes en het effect van calcium opname hierop, zijn er veel tegenstrijdige resultaten. Zo voorkomt een hoge RV tijdens de nacht voor minder bladrandjes bij sla (Janse et al., 2018). Bij Lisianthus werden er juist meer bladrandjes geconstateerd onder een lage- dan onder een "normale" RV (Kuronuma et al., 2018).

Ook het effect van verdamping op de opname van calcium leidt soms tot tegenstrijdige resultaten. Zo liet een onderzoek in tomaat zien dat onder verschillende RV de transpiratie bij 95% RV drastisch verminderde ten opzichte van 50% en 70% RV, maar zonder duidelijk effect op de calcium opname (del Amor & Marcelis, 2006). Dat transpiratie niet de enige bepalende factor is in nutriëntenopname werd ook in een onderzoek bij zonnebloem aangetoond. Daar werd duidelijk dat worteldruk alleen genoeg is om mineralen te transporteren (Tanner & Beevers, 2001). Zonnebloemen werden blootgesteld aan 52% RV tijdens de dag en 98.5% tijdens de nacht. Hoewel de wateropname tijdens de nacht drastisch verminderde naar 8% van de dag opname, nam de nutriëntenopname af tot slechts 90% van de dag opname. Bij het blootstellen van de planten aan continue hoge RV (>98%) nam de nacht transpiratie af tot 18% van de totale dag transpiratie, maar nam de nutriëntenopname toe tot 114% van de totale dag opname. Dit verschil in opname van nutriënten tijdens de dag en nacht werd ook duidelijk in een onderzoek in tomaat en komkommer (Masuda et al., 1990). Tijdens de nacht werd er een hogere concentratie aan mineralen getransporteerd dan tijdens de dag. Zo nam de wateropname bij tomaat af van 420 mL tijdens de dag naar 60 mL tijdens de nacht, maar de totale calcium opname tijdens de nacht was meer dan de helft in vergelijking tot de dag (Masuda et al., 1990). Dit laat zien dat transpiratie niet de enige drijvende factor is voor nutriëntentransport, waaronder calcium.

In tegenstelling tot wat er vaak wordt beweerd, vindt calciumtransport niet alleen passief plaatst, maar worden calciumconcentraties in de plant goed gereguleerd. Een review door Thor (2019) over calcium als nutriënt- en signaalmolecuul bespreekt de verschillende opties voor actief transport van calcium in en uit de cel. Zo kunnen H^+/Ca^{2+} antiporters (kanalen in het membraan die twee soorten ionen in tegengestelde richting transporteren) en Ca^{2+} -ATPases actief calcium verplaatsen naar de apoplast. Het is nodig dat de concentraties van calcium goed gereguleerd worden binnen de plant omdat calcium een belangrijk signaal molecuul is. Zo zijn verhoogde calcium concentraties in het cytosol van de cel een signaal voor het herkennen van pathogenen (Ma & Berkowitz, 2007).

In wortels zorgt een gradiënt van de waterpotentiaal in de worteltip voor calcium accumulatie in het cytosol van floëem cellen wat nodig is voor het afbuigen van de wortels richting het water (Shkolnik et al., 2018). Zoals ook genoemd in 4.3.5 is calcium ook belangrijk voor het functioneren van de huidmondjes: Fluctuaties in calciumconcentraties kunnen het openen en sluiten van de huidmondjes reguleren (Harada & Shimazaki, 2007). Als laatste is het goed om te noemen dat het afsterven van cellen niet alleen in verband gebracht wordt met een tekort aan calcium, maar ook met een overschot aan calcium of plotselinge fluctuaties in calcium concentraties (Zhivotovsky & Orrenius, 2011). Fluctuaties in en verhoging van calcium concentraties kunnen een signaal zijn voor de cel om tot apoptose (geprogrammeerde celdood) over te gaan. Daarbij kan calcium ook bijdragen aan de bescherming van de plant tegen Botrytis. Een calcium behandeling waarbij aardbei in een oplossing van 1M calcium werden gedoopt, reduceerde de groei van botrytis met 50% in vergelijking tot de controle behandeling (Sasanuma & Suzuki, 2016).

De hierboven genoemde onderzoeken laten zien dat calcium niet alleen de cel stevigheid beïnvloed, maar ook belangrijk is voor regulatie van verschillende processen in de plant waaronder geprogrammeerde celdood. Hier wordt in de huidige onderzoeken in de glastuinbouw eigenlijk weinig aandacht aan besteed. De necrotische bladrandjes worden voornamelijk toegeschreven aan kapot gedrukte cellen door drukverschillen in de lucht en worteldruk (dit wordt ook beschreven in het onderzoek naar bladrandjes in tomaat; Ijdo et al., 2011). Er wordt hier echter geen bewijs voor geleverd. Of cellen ook echt kapot gedrukt kunnen worden is daarom nog maar de vraag. Water zal altijd de weg van de minste weerstand kiezen. Daarom vind er ook guttatie plaats en is het mogelijk dat de intercellulaire ruimtes vol stromen (Zie ook 6.4.2). Dat een kracht van buiten de cel kapot kan drukken is dus onwaarschijnlijk. Er zijn meerdere alternatieve opties, waaronder het breken van de cellen door osmotische druk, of door getriggerde apoptose. Dit is echter nog niet onderzocht. De theorie weergegeven in Figuur 16 moet doormiddel van meer onderzoek worden herzien. Hoewel dit buiten de scope van deze literatuurstudie valt, zijn er betere fysiologische beschrijvingen nodig van de symptomen bij bladrandjes. Dit is essentiële informatie voor het beter begrijpen van dit probleem en het zoeken naar een oplossing.

6.2.2 Vochtophoping in de bladeren

Onder hoge RV kan vochtophoping in de bladeren toenemen. In sla zorgt een hoge RV tijdens de nacht bijvoorbeeld voor een reductie in bladrandjes, maar neemt glazigheid toe (Janse et al., 2018). Ook dit probleem heeft verschillende benamingen zoals oedeem, glazigheid, blauwverkleuring of bladkiep. Met onderlinge verschillen in symptomen kenmerken deze problemen zich door het met water verzadigd bladweefsel. Een hoge worteldruk, en/of een lage transpiratie kan er voor zorgen dat een plant zijn vocht niet kwijt kan en de intercellulaire ruimtes vollopen met water. Op zichzelf hoeft dit geen probleem te zijn, bij het openen van de huidmondjes verdampt het water in de holtes vanzelf. Wanneer het vocht in het weefsel echter niet wegtrekt wordt er geopperd dat dit kan leiden tot het kapot breken van de cellen (zoals ook wordt beweerd bij bladrandjes in 6.2.1) of uitstulpingen van bladweefsel die op termijn verkleuren. Dit laatste wordt oedeem genoemd. Suzuki et al. (2020) concludeerde dat oedeem begint bij de epidermis, waar de cellen vergroten. Dit kwam significant vaker voor bij planten die onder een hoge RV en een lage UV gekweekt werden. De epidermis vormt een bescherming tegen uitdroging en UV-straling. Omdat de problemen met oedeem voornamelijk naar voren kwamen tijdens de ontwikkeling van het blad, werd er in deze studie geopperd dat wellicht zonder de triggers van een lage RV en hoge UV, de epidermis op een andere manier ontwikkelt en daardoor gevoeliger is voor oedeem. Een plant past zich immers aan naar zijn omgeving, net als we ook zien bij de ontwikkeling van huidmondjes (4.3). Ook werd er geconcludeerd dat het watergehalte in aangetaste bladeren significant lager was, dan in gezonde bladeren. Het is dus maar de vraag of oedeem echt een gevolg is van overtollig water in de plant (en dus weinig afvoer/transpiratie), of eerder een samenloop van omstandigheden en reactie op zijn omgeving. Zo heeft lichtkwaliteit ook een groot effect op het ontwikkeling van oedeem. Bij jonge tomatenplanten werd aangetoond dat een indoor teelt met LED voor meer oedeem zorgde dan in de kas met SON-T belichting (Suarez et al., 2023). Een andere studie in tomaat toonde aan dat hogere gehalte blauw licht, ver rood licht en UV-B oedeem kan verminderen (Eguchi et al., 2016; Myung et al., 2023).

Er wordt gezegd dat oedeem ook veroorzaakt wordt door overtollige watergift en calciumtekorten. Een studie in Geranium liet echter zien dat er geen duidelijk verband was tussen water gehalte in de wortel zone en oedeem en dat verhoging van de calcium gift oedeem niet kon verhelpen (Rud & Williams, 2007).

In tomaat werd zelfs een positief verband gelegd tussen calciumoxalaten in het blad en oedeem (Suarez et al., 2023). Calcium kan worden vastgelegd in kristalvormige calciumoxalaten (Figuur 17). De precieze functie van calciumoxalaten is nog niet bekend. Er wordt geopperd dat deze kristallen een afweersysteem vormen tegen herbivoren. Verder werd er aangetoond dat bij hoge calcium concentraties de oxalaten in 90% van de mesofylcellen ontstonden en bij lage concentraties alleen rond de bundelschedecellen bij het vasculaire systeem. Paiva (2019) stelde dat de aanmaak van calciumoxalaten overtollig calcium opslaat, die de plant bij het afsterven van oude bladeren kwijtraakt. Omdat calcium een slechte mobiliteit heeft door het floëem is de meest toegankelijke manier van transport via de transpiratie stroom. Overtollig calcium blijft dus na transport in de bladeren over, wat ook terug te zien is in de hoge calcium concentraties van oud blad (Saeed Bhatti et al., 1993). Een potentieel verband tussen schade door vochtophoping en calciumoxalaten werd ook gelegd bij potanthurium (Warmenhoven et al., 2012).



Figuur 17 Calcium oxalaten in peperomia.
Een voorbeeld van calcium oxalaten in het blad (Franceschi, 2001).

Bij tulp komt bladkiep voor bij teelten met een hoge RV wat zich kenmerkt door glazige plekken op het blad waar vochtdruppels uitkomen. Dus in tegenstelling tot oedeem, wordt het overtollige water bij bladkiep naar buiten gedrukt. Er werd gedacht dat een dichte groei van de bladeren bij assimilatiebelichting effect heeft op bladkiep. Hogewoning et al., (2016) toonde echter aan dat hoewel de lichtkwaliteit effect had op de groei van de bladeren dit geen effect had op bladkiep. Net als bij bladrandjes was het moeilijk aan te tonen of er een relatie was tussen calcium concentraties in de verschillende plantdelen en bladkiep. Het leek zelf dat de calcium concentraties juist hoger waren in bladkiepgevoelige planten (van Dam, 2004). Wel liet men zien dat er een specifieke fase is waarin de RV niet te hoog mag oplopen, de bladkiep gevoelige fase. Door in de eerste deel van de tulpen broei een hoge RV te tolereren en pas in de kiepgevoelige fase een lage RV aan te houden kan al flink energie bespaard worden (Wildschut & van Dam, 2018, 2019). Een hoge RV wordt eerder bij Alstroemeria als een probleem voor bladkwaliteit beschouwd, omdat het vochtblaasjes veroorzaakt. Door het inblazen van droge buitenlucht kon er een 70% afname van vochtblaasjes worden vastgesteld (van der Helm et al., 2012). Maar in latere onderzoeken blijkt hoge RV juist een beschermend effect te hebben op het optreden van "witte streepjes" in het blad van Alstroemeria (García Victoria et al., 2021).

Hoewel vochtophoping in bladeren wel degelijk voor problemen zorgt, moet er toch duidelijk onderscheid gemaakt worden met betrekking tot de verschillende symptomen die hier aan gerelateerd worden. Zo lijkt vochtophoping in het blad niet de enige drijvende factor te zijn bij oedeem en zit er wezenlijk verschil tussen glazigheid en bladkiep. De rol van calcium is ook nog steeds onduidelijk bij de genoemde problemen. Hoewel de genoemde problemen in verband worden gelegd met een vermindering in verdamping, moeten ook andere oorzaken bekeken worden. Wat is bijvoorbeeld de rol van licht bij het voorkomen van oedeem? En wat gebeurt er tijdens de ontwikkeling van het blad in een hoge RV?

6.2.3 Bolblad in komkommer en chrysant

Een bekend fenomeen in de vroege wintermaanden is het ontstaan van boltrekkende bladeren. Dit wordt voornamelijk geobserveerd bij komkommer en chrysant. In komkommer zorgde een continue bevochtiging in januari voor veel bolblad. Wanneer 's nachts een lage RV werd aangehouden en overdag een hoge RV werd dit symptoom verminderd (Bakker, 1984; de Kreij et al., 1989). In chrysant komt bolblad ook voor in de vroege wintermaanden. Een studie in chrysant toonde echter aan dat bolgetrokken bladeren geen anatomische blad afwijkingen hadden. Wel hadden deze bladeren meer huidmondjes in de abaxiale kant van het blad en een lagere calcium en borium gehalte ten opzichte van een gezond blad. Ook werd er meer zetmeel gevonden in bolgetrokken bladeren (Graven & van Marwijk, 2007). Van Ieperen stelde dat bolblad in chrysant wellicht een fenomeen is om overtollige suikeroophoping te voorkomen. Door het boltrekkende blad wordt er minder licht opgevangen voor fotosynthese. Na het verwijderen van de kleine bloemknoppen in chrysant (pluizen) en dus de afname in assimilaten verdeling naar de jonge bloemen, neemt de kans op bolblad toe.⁵ Of het vormen van bolblad een samenloop is van een onbalans in de waterhuishouding en suikerverdeling moet nog onderzocht worden. Uit gesprekken met onderzoekers kwam ok naar voren dat lichtkwaliteit belangrijk is voor het voorkomen van bolblad. Zo kan LED zonder ver-rood de symptomen verergeren. Dit laat zien dat ook bij dit fysiologische verschijnsel lichtkwaliteit een belangrijk aspect is. Het is dan ook belangrijk om meer onderzoek te doen naar het effect van verschillende lichtspectra op het ontstaan van bolblad.

6.3 Vrucht-, bloem- en stengelschade

6.3.1 Beschadigde vruchten/knollen

Naast bladproblemen wordt een hoge RV en een lage verdamping ook vaak in verband gebracht met vrucht/knol schade. Een bekend voorbeeld is hiervan het scheuren van radijsknollen in de wintermaanden. Een hoge RV leidt tot meer gescheurde knollen, voornamelijk als de RV in herfstmaanden juist laag was. De knol was het meest gevoelig voor scheuren 4 weken voor de oogst. Er werd geadviseerd om in de wintermaanden meer te ventileren of te stoken (Janse, 2011). Bij aardbei zorgde een hoge RV (90% versus 50% of 70%) voor minder vruchtzetting en grotere vruchten. Deze vruchten hadden een verminderde stevigheid en waren gevoeliger voor vruchttrot tijdens de opslag (Lieten, 2002).

Gebarsten vruchten en vruchttrot wordt bij paprika ook in verband gebracht met een hoge RV. Binnenrot bij paprika wordt veroorzaakt door een fusariumschimmel die via de stigma van de bloem de vrucht binnendringt (Yang et al., 2010). Frans et al., concludeerde dat de besmettingsgraad niet te verklaren was aan de bloemmorfologie, maar gezocht moest worden in de klimaatcondities in de kas (Frans et al., 2016). Later werd de gevoeligheid op besmetting toegeschreven aan een combinatie van een hoge RV en hoge temperatuur. Maar, wanneer de infectiedruk eenmaal toenam had een hoge RV eigenlijk vrijwel geen invloed op de verdere ontwikkeling van de binnenrot, maar was temperatuur de belangrijkste graadmeter (Frans et al., 2018). In een onderzoek in de Venlow Energy kas waar met een hogere RV geteeld werd, concludeerde men dat dit geen negatief effect had op de vruchtkwaliteit (de Zwart et al., 2017). Of een hoge RV en minder verdamping echt effect heeft op vruchttrot in paprika is dus niet met zekerheid te stellen en het lijkt meer op een combinatie van factoren. Niet alleen bij paprika, maar ook bij aubergine werd geconcludeerd dat vruchttrot niet primair veroorzaakt wordt door een hoge RV en dat aubergine een hoge RV goed kan tolereren (de Kreij et al., 1990). Vruchttrot werd wel in verband gebracht met een laag calciumgehalte, wat bij bladeren vaak gezien wordt als een verdamping gerelateerd probleem. In vruchten bleek echter de calcium opname vooral tijdens de nacht plaats te vinden en leverde een hoge RV met lage EC 4x zoveel calcium op in de vrucht als bij een lage RV en hoge EC (de Kreij, 1990).

Bij vruchtscheuren wordt er wel een duidelijk verband gelegd tussen gebarsten vruchten en een hoge RV bij paprika. Vruchten die geoogst worden bij lage temperaturen en hoge luchtvochtigheid hebben een hogere turgordruk en daarmee een grotere kans op barsten (Brecht & Sargent, 2011). Bij een lage VD tijdens de nacht, en dus minder verdamping en een hogere turgordruk, werd ook door Moreshet et al. (1999), het hoogste percentage aan gebarsten vruchten geobserveerd.

⁵ [Inzicht in het optreden van bolblad bij chrysant \(researchgate.net\)](https://www.researchgate.net/publication/312111111).

Dit werd verergerd door een hoge instraling tijdens de dag en een groot verschil tussen het vruchtgewicht tijdens de nacht ten opzichte van de dag (Aloni et al., 1999; Moreshet et al., 1999). Hier werd geadviseerd om een hoge instraling te voorkomen na vochtige nachten en dat een lager waterpotentiaal in het substraat een deel van de problemen kan verhelpen. In tomaat leidt een hoge RV ook tot een toename van het aantal gescheurde vruchten in zowel de zomer als de wintermaanden (Maroto et al., 1995). Ook bij tomaat werd geconcludeerd dat turgor druk een belangrijke rol speelt bij het ontstaan van gescheurde vruchten. Dominguez et al. liet ook zien dat bij een hoge RV en lage temperaturen er minder cuticulaire componenten zoals wax en polysachariden, worden aangemaakt. Dit kan wellicht naast de toename in turgordruk effect hebben op het scheuren van de vruchten (Domínguez et al., 2012). Niet alleen in bedekte teelten, maar ook bij buitenteelten is het scheuren van de vruchten een groot probleem dat wordt gelinkt aan een lage VD (Khadiji, 2019). Het lijkt erop dat een juiste waterbalans in de vrucht erg belangrijk is bij het voorkomen van scheuren.

6.3.2 Beschadigde bloemen

Net als bij binnenrot in paprika kunnen schimmels ook bij de sierteelt de bloem binnendringen en schade veroorzaken. Een bekend probleem is rotkoppen bij gerbera, waarbij overtollig water rond de bloem een ingang vormt voor schimmels. Vaak begint de schade bij één buisbloemetje vanwaar het uitbreidt en binnen 4 dagen tot een verrote bloem leidt. Dit probleem treedt voornamelijk op in de wintermaanden met weinig licht. Er wordt gedacht aan verschillende oorzaken van dit probleem (Hazendonk et al., 2002). Een verminderde warmte toevoer wanneer er bijbelicht wordt met LED zou een reden kunnen zijn. Bij belichting met LED is er minder stralingswarmte naar de top van het gewas (zie 3.3). Wanneer de buisverwarming aanstaat warmt voornamelijk het onderste gedeelte van het gewas op, waardoor de bloem koud blijft en onder het dauwpunt kan zakken. Dit kan voor condensatie op de kop zorgen⁶. Een te hoge worteldruk of lage verdamping wordt ook in verband gebracht met overtollig water bij de bloem. Hoewel de precieze oorzaak nog niet duidelijk is, lijkt er ook bij dit probleem een samenhang te zijn tussen hoge RV en licht. Naast bloemaantasting door schimmels is bij anthurium blauwverkleuring en glazigheid dat leidt tot schutbladnecrose plekken een probleem dat vooral voorkomt bij telers met een hoge RV in de herfst- en wintermaanden (García Victoria & Warmenhoven, 2009). Blauwverkleuring is blauw kleuren van het (rode of roze) schutblad en dit probleem komt vaak pas tot uiting na de oogst (Figuur 18). Hoewel dit probleem sterk overeen lijkt te komen met glazigheid in het blad, wordt er toch onderscheid gemaakt tussen deze twee verschijnselen (García Victoria, 2008). Wat de precieze oorzaak is van dit probleem is nog onbekend.



Figuur 18 Blauwverkleuring van het schutblad van anthurium.
PowerPoint-presentatie (kasalsenergiebron.nl).

⁶ <https://www.kasalsenergiebron.nl/nieuws/full-led-en-vochtbeheersing-centraal-op-gerbera-bijeenkomst/>.

6.3.3 Stengelschade

In gerbera, chrysant, tulp, alstroemeria, freesia, roos en anjer wordt stengelschade vaak gerelateerd aan een tekort aan verdamping of een hoge RV. Dit kan zowel voor als na de oogst zichtbaar worden als breekstelen, waarbij de stengel onder de bloem afbreekt of slappe takken waarbij de stengel omvalt. Bij tulp wordt dit stengelkiep genoemd, waarbij de stelen omvallen tijdens de uitbloeifase. Een probleem wat op substraat minder groot lijkt te zijn dan in de waterteelt. Net als bij bladkiep in tulp is er een kiep gevoelige fase waarin er extra gelet moet worden op het niet laten oplopen van de RV (Wildschut & van Dam, 2018, 2019). In freesia komen ook breekstelen voor, waarbij wordt geadviseerd om een 'actief' klimaat te behouden door verticale ventilatie. Dit werd voorheen behaald door de minimumbuis aan te zetten en zo de verdamping te stimuleren (Van Weel et al., 2011). Hoewel ventileren goed is voor het voorkomen van breekstelen moet het wel op de juiste tijd van het jaar gebeuren⁷. Dit voorkomt overmatige ventilatie en te sterke afkoeling van het gewas.

Ook bij amaryllis wordt gevreesd voor kiepstelen en wordt de minimumbuis gebruikt om dit te voorkomen. In een onderzoek voor het verminderen van het energieverbruik in de amaryllis teelt kwam echter naar voren dat dit niet nodig is en dat met het gebruik van een hoog isolerend scherm 13% gas per jaar bespaard kan worden zonder het gebruik van de minimumbuis en zonder negatieve gevolgen voor het gewas en het ontstaan van breekstelen (Kromwijk et al., 2015). Bij Alstroemeria kunnen afgroeiërs ontstaan, ook dit kenmerkt zich door het spontaan afbreken van de stengel. Dit werd echter niet verholpen door het verlagen van de RV (van der Helm et al., 2012). Wel zagen ze dat licht een effect had op het ontstaan van afgroeiërs. Na overgang van mooi weer naar donker en/of een hoge RV zagen ze zichtbaar meer schade. Ook bij andere onderzoeken wordt het ontstaan van breekstelen vooral geobserveerd tijdens weersveranderingen in de herfst of het voorjaar. In het voorjaar was een onbelichte teelt van anjer extra gevoelig waarbij de overgang van donker naar licht weer voor problemen zorgde. Hier werd een hoog watergehalte geobserveerd in de breekstelen en er werd geopperd dat een hogere EC dit wellicht zou kunnen verminderen (Verkerke et al., 2003). Bij anjer werd ook geconcludeerd dat breekstelen in gevoelige rassen vaker voorkomen door een hogere productie van het enzyme polygalacturonase, wat pectines in de celwand knipt en zo de celwand verzwakt (Tomassen & van Doorn). Wanneer er dan minder calcium wordt opgenomen door de plant, breekt de stengel sneller door de toch al verzwakte cel stevigheid.

Het is nog steeds de vraag of het ontstaan van breekstelen voornamelijk komt door een vermindering in verdamping, of dat het toch vooral ook een combinatie van factoren is. Zo wordt er bijvoorbeeld geopperd dat versnelde strekking van de steel in gerbera bijdraagt aan breekstelen. Het toevoegen van auxines, een hormoon dat cel strekking promoot, in de uitbloeifase van gerbera verhoogde de kans dat de stengel omhoog en afbrak (Di et al., 1998). Maar ook calciumgebrek wordt in verband gebracht met breekstelen. Zo zorgde een spray met een calcium oplossing in een onderzoek naar Pioenroos voor minder breekstelen en een hoge pectine en lignine inhoud (Li et al., 2012). Lignine kan in pioen extra steun bieden aan de stengel en zo breekstelen voorkomen (Zhao et al., 2020). Een applicatie van het enzyme fenilalanine ammonia-lyase (PAL), wat de lignine productie stimuleert, werd tevens in verband gebracht met minder breekstelen bij gerbera (Ferrante et al., 2009). Ook tijdens de uitbloei fase kan PAL breekstelen verminderen of vertragen (Perik et al., 2012, 2014). Terwijl het onderdrukken van PAL synthase juist voor meer breekstengels kan zorgen (Ferrante et al., 2007).

Perik liet zien dat tijdens het vaasleven, de gerbera bloem trager water verloor, dan de stengel. Hierdoor, kon de stengel het gewicht van de bloem niet meer aan en brak. Hij vermeldde een hoge mate van waterverlies bij sommige segmenten van de stam, en door het meest gevoelige gedeelte af te sluiten met plastic werd de transpiratie hier tegen gegaan en voorkwam dit slappe takken (Perik et al., 2012). Hij liet ook zien dat een pulse behandeling met calcium chloride en sucrose in een citroenzuur buffer slappe takken kan voorkomen (Perik et al., 2014).

⁷ [Betere klimaatbeheersing bij freesia belangrijker dan energiebesparing \(onderglas.nl\)](https://onderglas.nl/).

6.3.4 Vruchtverkleuring

Wanneer een tomaat niet gelijkmatig door kleurt (blotchy) wordt vaak in verband gebracht met een combinatie van omgevingsfactoren, waaronder lage vruchttemperatuur, slecht licht, hoge watergehalte in het substraat, laag kalium maar ook een hoge RV (Sahu et al., 2014)⁸. Ook bij dit symptoom zijn er verschillende conclusies getrokken met betrekking tot het effect van verdamping. Een ongelijke doorkleuring in tomaat wordt namelijk ook in verband gebracht met een hoge transpiratie 2-5 dagen voor rijping van de vrucht (Seaton & Gray, 1936). Wat precies de oorzaak is van een ongelijke doorkleuring in tomaat is nog onduidelijk.

6.4 Fysiologische veranderingen

6.4.1 Functionaliteit van de huidmondjes en houdbaarheid

Het klimaat tijdens de teelt heeft een groot effect op het vaasleven van snijbloemen. Siergewassen die onder een hoge RV geteeld worden, vertonen vaak een verkort vaasleven door een versnelde uitdroging (Voor een uitgebreid verslag over snijbloemen bij een hoge RV, zie García Victoria et al., 2016). Dit is een zeer bekend probleem in de rozenteelt (Arve et al., 2013), maar ook bij chrysant, Tradescantia, en lelie. Een belangrijke reden hiervoor is het slecht functioneren van de huidmondjes, die vervolgens niet meer reageren op sluitingssignalen zoals donker of vochtverlies met uitdroging tot gevolg.

Bij Lelie kan een hoge RV bijdragen aan het ontwikkelen van papierblad, wat wordt gekenmerkt door het verdrogen van de bladeren in de uitbloefase na de oogst. Dit komt voornamelijk voor tijdens de vroege wintermaanden. Uit onderzoek bleek dat Lelies die geteeld worden bij een RV boven 80% in een energiezuinige teelt, meer problemen hebben met papierblad (Hans Kok, 2006; Kok & Van Aanholt, 2004). In deze teelt werd een hogere huidmondjes geleidbaarheid gemeten en minder fluctuaties in de sapstromen ten opzichte van de kas met ventilatie. Hoewel bladeren onder hoge RV gemiddeld minder huidmondjes hadden, waren ze wel groter en stonden vaker open. De ontwikkeling van papierblad werd daarom in verband gebracht met het open blijven van de huidmondjes na de oogst. Dit verhoudt zich sterk tot de observatie in andere siergewassen. Het geven van een korte periode van droogte voor de oogst resulteerde in gesloten huidmondjes tijdens de uitbloefase en verminderde de problemen met papierblad (Kok & Van Aanholt, 2004). In 2004 is een bedrijf vergelijkend onderzoek uitgevoerd naar de houdbaarheid van Potchrysant (Bulle et al., 2004). Uit dat onderzoek kwam naar voren dat een hoge nachttemperatuur een betere houdbaarheid gaf. Een hoge RV op de dag en een lage RV in de nacht had ook een positief effect. Naast aanpassingen in de RV kan licht ook een positief effect hebben op de houdbaarheid. Zo zorgde blauw licht bij anjers voor een hogere transpiratie, maar ook een langer vaasleven (Aalifar et al., 2020). En ook bij roos verbeterde blauw licht de functionaliteit van de huidmondjes bij een teelt in hoge luchtvochtigheid (Terfa et al., 2020).

Rond het begin van de eeuwwisseling zijn er verscheiden onderzoeken gedaan naar de reden voor het slecht functioneren van de huidmondjes onder hoge RV (Ali & Fard, 2014; Fanourakis, 2011; Mortensen & Fjeld, 1995, 1998; Nejad, 2007; Torre & Fjeld, 2001). Hieruit blijkt dat ABA een belangrijke factor is. Zoals beschreven in 4.3.5 is ABA een belangrijk hormoon voor de regulatie van de huidmondjes. Zo liet Nejad (2007) zien dat in Tradescantia de ABA concentratie in bladeren gegroeid onder een hoge RV (90% vs 55%) een aanzienlijk lagere ABA concentratie bevatten. Daarbij sloten de huidmondjes van bladeren uit een hoge RV niet wanneer ABA werd toegediend. Fanourakis (2011) liet echter zien dat de huidmondjes van roos, gegroeid bij een hoge RV (95% vs 60%) nog wel reageerde op het toedienen van ABA, maar de g_s hoger bleef dan bij de controle. Later werd er door Aliniaiefard (2014) geopperd dat een lage calcium toevoer door verminderde transpiratie bij een hoge RV de gevoeligheid van de plant voor ABA verminderde. In Aliniaiefard (2014) werd gekeken naar de genen die betrokken zijn bij deze calcium afhankelijke ABA gevoeligheid. Er werd aangetoond dat onder een hoge RV eiwitten die betrokken zijn bij het detecteren van calcium minder tot expressie komen. Dit kon niet hersteld worden door het toevoegen van ABA. Ook werd er in dit onderzoek genoemd dat sprayen met calcium op de bladeren de problemen niet kon voorkomen.

⁸ [180088.pdf](#).

Niet alleen bij snijbloemen heeft een hoge RV tijdens de teelt een negatief effect op de houdbaarheid, maar ook bij vruchten zoals aardbei. In aardbei had een luchtvochtigheid van 90% een negatief effect op de stevigheid en houdbaarheid van de vrucht (Lieten, 2002).

6.4.2 Guttatie

Guttatiedruppels aan de hydathoden komt veel voor onder hoge RV (Figuur 19). Dit ontstaat wanneer de worteldruk hoger is dan de afvoer van vocht door transpiratie. Het uitscheiden van vocht via de hydathoden beschermt het blad tegen overstroming van de mesofyl cellen wanneer de huidmondjes gesloten zijn. Voor de fotosynthese is het belangrijk dat de intercellulaire ruimten niet vollopen met water. De diffusie van CO₂ gaat immers vele malen sneller in lucht dan in water. Een studie met het modelplantje zandraket liet zien dat necrotische plekken in het midden van het blad overeenkwamen met overstroomde mesofylcellen (Shatil-Cohen & Moshelion, 2012). Dit kwam voor bij mutanten die geen guttatiedruppels vormden en werd in verband gebracht met een ophoping van borium, wat necrotische plekken in het blad kan veroorzaken. Dit suggereerde dat uitscheiding van overtollige nutriënten en vocht via guttatie druppels een bescherming biedt tegen beschadiging van de mesofyl cellen. De selectieve doorlaatbaarheid van de bundelschedecellen (zie 4.2.4) kan dit mogelijk faciliteren. In een studie met potanthurium werd ook een verband gelegd tussen bladschade aan de hydathoden met het vormen van calciumoxalaten (Warmenhoven et al., 2012). Er was hier echter geen duidelijke correlatie omdat naast bladrandjes ook vergeelde en necrotische plekken geobserveerd werden in het midden van het blad. Hoewel dit niet onderzocht is was dit wellicht ook het resultaat van vochtophoping in de mesofylcellen. In Shatil-Cohen et al., (2012) werd het uitscheiden van overtollig borium via de hydathoden echter wel in direct verband gebracht met bladrand necrose. Of guttatie vocht ook een relatie heeft met het ontstaan van bladrandjes, zoals besproken in 6.2.1, is nog onbekend.



Figuur 19 Guttatie druppels bij de hydathoden van een tomatenblad.

6.4.3 Vegetatief gewas

Een hoge RV wordt vaak gezien als de oorzaak van een vegetatief gewas. Hiermee wordt bedoeld, dat meer assimilaten naar de jonge bladeren worden getransporteerd, dan naar de vruchten. Het effect van een hoge RV op de vegetatieve groei is echter afhankelijk van het gewas en verschilt per experiment. Zo had een hoge RV in eenzelfde studie wel een positief effect op de vegetatieve groei in tomaat, maar niet in aardbei (Choi et al., 1997). Een andere studie met aardbei concludeerde dat een hoge RV juist een positief effect had op het bladoppervlak (Lieten, 2002). Ook in komkommer kwam men tot verschillende resultaten. Zo werd geconcludeerd dat een hoge RV een positief effect had op de groei van de scheut en vegetatieve groei bij zowel een hoge dag en/of nacht RV (Bakker, 1984; Barker & Sonneveld, 1988). In een ander onderzoek kwam echter naar voren dat komkommer bij een hoge RV juist tot gedrongen groei leidde (Amin et al., 2021) en bij gewassen zoals paprika kan een hoge luchtvochtigheid tijdens de nacht juist de generatieve groei bevorderen (Barker, 1989). Het effect van een hoge RV en een lage transpiratie op de mate van assimilaten transport naar de vegetatieve delen van de plant moet dus verder onderzocht worden voordat duidelijke conclusies getrokken kunnen worden.

6.5 Overige problemen

6.5.1 Bestuivingsproblemen

Door een hoge RV kunnen er problemen ontstaan met de bestuiving van het gewas. Bij tomaat was er bij een hoge RV minder zaadvorming in de vrucht wat werd toegeschreven aan het samenklonteren van de pollen, waardoor deze minder makkelijk verspreid konden worden of los konden komen door trillen (Smit & Combrink, 2005). Ook de ontkieming van tomaten pollen was aanzienlijk lager bij een hoge luchtvochtigheid (Bakker, 1989; van Koot & van Ravestijn, 1962). In een review artikel over het effect van omgevingsfactoren op bestuiving van het gewas werd geconcludeerd dat bij een hoge RV de nectar van de bloem minder geconcentreerd is, waardoor deze minder aantrekkelijk is voor bestuivers. Dit heeft een negatieve invloed op het gedrag van de bestuivers en verminderde de activiteit van de bestuivers (Dag, 2008).

6.5.2 Schimmels

Een hoge luchtvochtigheid is één van de grootste voorspellers van het ontstaan van infecties door schimmels (Romero et al., 2022). Wanneer in de kas een hoge RV wordt getolereerd, neemt de kans op ziektedruk door schimmels toe. Gewassen die gevoelig zijn voor schimmels en waarvan het bekend is dat ze snel aangetast worden bij hoge RV zijn onder anderen roos, aardbei, tomaat, paprika, phalaenopsis en gerbera. Zo worden er problemen gerapporteerd met Botrytis, Mucor, Fusarium en Meeldauw. Niet alleen het klimaat is belangrijk voor de kans op infectie, maar ook de mogelijkheid tot het binnendringen van het weefsel en de aanwezigheid van een infectiebron. Bij gerbera en roos zorgt oud bladweefsel waarop schimmels zich ontwikkelen bijvoorbeeld voor een grote infectiebron. Als de klimaatcondities dan gunstig zijn kunnen de schimmelsporen zich snel verplaatsen en ontwikkelen. Bij aardbei zorgt een hoge RV bijvoorbeeld voor ontkieming van de meeldauwsporen, maar een lage RV voor de verdere ontwikkeling van de schimmel⁹. Het binnendringen van schimmels kan via wondjes op het plantweefsel. Bij tomaat geven bladrandjes en oedeem bijvoorbeeld een makkelijke ingang voor sporen. Er hoeft echt geen weefselschade te zijn voor het ontstaan van schimmels. Zo kan bij komkommer vruchtot ontstaan door het binnendringen van Mycosphaerella via de stempel van de bloem (van Genuchten et al., 2011). En ook bij paprika en gerbera kan het binnendringen van schimmels bij de bloem zorgen voor schade (zie 6.3.1 & 6.3.2). Hoewel schimmelvorming niet het resultaat is van een verminderde verdamping is het wel belangrijk om dit te benoemen omdat een hoge RV zowel verdamping kan verminderen als de kans op schimmels laat toenemen.

⁹ [Energie en ziektebeheersing aardbei: RV mag meeldauw niet bevorderen: Kas als energiebron.](#)

7 Kennislacunes en nieuwe vragen

7.1 Introductie

Het gebruik van energiebesparende maatregelen leidt al snel tot de verhoging van de RV en een verminderde warmte toevoer naar het gewas (H3). Met toenemend gebruik van energiebesparende maatregelen zijn sommige gewasproblemen ook verergerd. Er wordt gedacht dat veel van deze problemen een direct gevolg zijn van een verminderde gewasverdamping door een hogere RV en een lagere warmte toevoer naar het gewas in een energiezuinige teelt. In deze literatuurstudie is gekeken wat voor rol een hoge RV en/of vermindering in verdamping heeft bij het ontstaan van gewasproblemen. Aan de hand hiervan proberen we kennislacunes te identificeren voor vervolgonderzoek. Problemen die worden toegeschreven aan verdamping worden al op grote schaal onderzocht sinds de jaren 70-80. Er is veel informatie beschikbaar met veel tegenstrijdige resultaten en geen eenduidige conclusies. Voor veel van de problematiek ontbreekt ook de fysiologische oorzaak en daardoor ook een passende oplossing. Hoewel dit rapport niet toereikend is om alle gewasproblemen gelinkt aan verdamping tot op de bodem uit te zoeken, geeft het wel een goed overzicht van waar mogelijk nog kansen liggen voor vervolgonderzoek. In dit hoofdstuk wordt terug gekeken op de verschillende hoofdstukken in deze literatuurstudie en worden verschillende onderzoeksrichtingen voorgesteld.

7.2 Zijn de beschreven problemen een gevolg van lage verdamping?

Er zijn nog veel onduidelijkheden of problemen die worden toegeschreven aan een tekort aan verdamping ook echt het resultaat zijn van een lage transpiratiestroom. Er komen in dit verslag twee belangrijke bevindingen naar boven:

1. Overschakeling naar LED leidt niet direct tot vermindering van verdamping.
Er wordt vaak geopperd dat de overschakeling naar LED tot minder energietoevoer naar het gewas leidt en dit resulteert in een 'kouder' gewas en minder verdamping. Er blijkt echter uit onderzoek dat het gebruik van LED bij dezelfde lichtintensiteit als SON-T niet direct tot vermindering in verdamping leidt 4.4. In tegendeel, voornamelijk bij een hoge concentratie blauw licht, is de verdamping juist hoger, dan bij een teelt onder SON-T. Zoals beschreven in 4.1 is de mate van verdamping niet alleen afhankelijk van de energietoevoer naar het blad, of de bladtemperatuur. Bladeren koelen ook af wanneer er juist meer verdamping plaats vindt door de afvoer van latente warmte.
2. Verdamping is niet altijd de drijvende factor in het ontstaan van de beschreven gewasproblemen
Hoewel sommige gewasproblemen duidelijk samenhangen met een tekort aan verdamping, blijft ook hier veel onduidelijk. Zo is oedeem niet direct het gevolg van tekort aan transpiratie, maar lijkt dit meer samen te hangen met de lichtkwaliteit (H6.2.2) en lijkt bolblad bij chrysant ook samen te hangen met de suikerhuishouding (H6.2.3). Daarbij worden gewasproblemen vaak op een onduidelijke manier beschreven waardoor er makkelijk verwarring kan ontstaan over de oorzaak. Hieronder worden meerdere suggesties gedaan voor het verbeteren van de plant fysiologische kennis met betrekking tot de genoemde gewasproblemen.

7.3 Behoefte aan betere fysiologische beschrijvingen van gewasproblemen

Er ontbreekt bij veel gewasproblemen een goede fysiologische beschrijving. Zo wordt er bij het ontstaan van bladrandjes vaak genoemd dat dit komt door kapot gedrukte cellen bij een verhoogde worteldruk. Maar wat betekent dit eigenlijk? En is dit wel mogelijk? Wordt hiermee bedoeld dat een verhoogde worteldruk water verplaatst naar de intracellulaire ruimtes en dit water druk uitoefent op de cellen die vervolgens knappen? Water zoekt altijd de weg van de minste weerstand. Een goed voorbeeld hiervan zijn de guttatie druppels bij de hydathoden die een soort van overdrukventielen van het blad vormen. Hoewel het inderdaad voorkomt dat water in de intracellulaire holtes kan ophopen (zoals bij glazigheid), betekent dit niet dat het vervolgens in deze plek zoveel druk kan uitoefenen dat het cellen kapot drukt. Het water zal eerder via de huidmondjes of de hydathoden naar buiten worden gedrukt (zoals bij vochtdruppel bij bladkiep; H6.2.2). Het is dus vrij onwaarschijnlijk dat een drukverhoging door water buiten de cel zorgt voor kapotte cellen.

Een tweede optie is, dat het overtollige water opgenomen wordt door de cel en van binnenuit druk uitoefent waardoor cellen kapot gaan. Dit kan echter alleen als de osmotische druk in de cel hoger is dan de trekkracht van de celwand. Dit is echter nooit aangetoond en daarom kan deze conclusie nog niet getrokken worden. Het zou bijvoorbeeld interessant zijn om te onderzoeken bij welke druk cellen van een plant met calcium tekorten kunnen knappen. Het is overigens ook goed mogelijk dat de cellen bij bladrandjes afsterven door apoptose. Deze simpele illustratie van de complexiteit van het probleem laat zien hoe belangrijk het is dat er goede fysiologische beschrijvingen van de individuele problemen worden ontwikkeld. Het gebrek aan een goede beschrijving kan tot veel verwarring leiden en het vinden van een oplossing tegen gaan.

7.4 Onderschatten wij het effect van licht?

In deze literatuurstudie komt naar voren dat veel gewasproblemen pas ontstaan bij een samenspel van een hoge RV met bepaalde lichtconditie. Zo worden bladrandjes vaker geobserveerd bij een lage lichtintensiteit (H6.2.1). Oedeem komt vaker voor bij een laag UV en een indoor teelt met LED in vergelijking tot een kas teelt met SON-T. Daarbij kan een hoger gehalte blauw, ver-rood of UV-B licht oedeem verminderen (H6.2.2). Ook bij breekstelen wordt geopperd dat een overgang van hoge instraling, naar donker weer het symptoom verergerd (H6.3.3). Dit laat zien dat licht een groot effect heeft op de beschreven problemen die vaak worden toegewezen aan een tekort in verdamping. Het is dus van groot belang dat er wordt gekeken naar het effect van licht onderverdeeld in twee verschillende hoofdthema's:

1. Wat is het effect van lichtkwaliteit?

Zoals beschreven in deze literatuurstudie is lichtkleur van groot belang voor de regulatie van plantprocessen. De kleur is niet alleen bepalend voor het openen van de huidmondjes (H4.3.2) maar kan ook sterk van invloed zijn op de conductiviteit van het blad (H4.2.4) en het verhelpen van verschillende gewasproblemen (H6.2.2 & H6.4.1). Bij het gebruik van LED verandert de lichtkwaliteit sterk ten opzichte van SON-T. Er zijn veel onderzoeken gaande die hier verder op in gaan, maar er is nog meer onderzoek nodig om te begrijpen bij welke lichtkwaliteit problemen ontstaan. Het gebruik van LED biedt echter ook kansen om met de plantgezondheid te waarborgen met de juiste lichtrecepten. Zo zou toevoeging van additioneel blauw licht misschien een oplossing kunnen zijn voor de slechte functionering van de huidmondjes bij een hoge RV (H6.4.1).

2. Wat is het effect van lichtintensiteit?

Bij een aantal problemen komt naar voren dat gelijktijdig met een hoge RV ook de lichtintensiteit afneemt. Er is eigenlijk weinig onderzoek gedaan naar dit effect van een lage lichtintensiteit. Niet alleen een lage lichtintensiteit, maar ook een verhoogde intensiteit kan een mogelijke oorzaak zijn voor het ontstaan van gewasproblemen. Er wordt veel aandacht besteed aan verdamping onder LED. Wat eigenlijk bijna niet besproken wordt is dat telers bij gebruik van LED ook vaak met een hogere lichtintensiteit telen ten opzichte van SON-T. De gevolgen van deze verhoging in lichtintensiteit op de transpiratie, fotosynthese en daarbij ook suikerhuishouding moet onderzocht worden.

7.5 Het belang van onderzoek naar suikers

Er wordt veel aandacht besteed aan verdamping in een energiezuinige teelt. Er wordt eigenlijk vrij weinig onderzoek gedaan naar suikers in de plant terwijl dit wel belangrijke informatie kan opleveren. Zo werd aangetoond dat bij een hoge RV er 10% lagere osmotische waardes gevonden werden in bladeren en bloemen in roos (Torre & Fjeld, 2001). Er wordt er gedacht dat de celwand in sterkte wordt aangepast wanneer de osmotische druk op de wand toeneemt (H4.2.2). Of een reductie in osmotische druk onder een hoge RV effect heeft op het ontstaan van bijvoorbeeld bladrandjes is nog niet onderzocht. Er wordt wel vaak geopperd dat bladrandjes ontstaan wanneer het maximale uit de plant is gehaald. Dit betekent dat de assimilaten verdeling naar de vruchten hoog is. Door te testen of suikers in de bladeren ook daadwerkelijk lager zijn dan bij een 'normale' teelt zou dit aangetoond kunnen worden.

Het is bekend dat het klimaat kan sterk van invloed zijn op de snelheid van floëemtransport (Knox et al., 2018). Hoewel bij bepaalde gewasproblemen als snel gedacht wordt dat een vermindering in verdamping de oorzaak is van verschillende problemen wordt het effect op de suikerhuishouding hier niet in meegenomen. Het is interessant om te kijken of de verhoogde lichtintensiteit in sommige teelten onder LED bijdragen aan problemen bij een hoge RV door het stimuleren van suikerproductie met verminderde verdamping. Dat verdamping en lichtintensiteit effect heeft op de assimilatenverdeling werd bijvoorbeeld aangetoond in aardbei. Een lagere transpiratie leidde tot hoger assimilaten transport. Hoe hoger de lichtintensiteit, hoe meer allocatie naar sterke sinks (vruchten). Bij een lage lichtintensiteit werden juist meer assimilaten naar de bladeren verplaats (Miyoshi et al., 2023). Dit kan verklaard worden aan de principes beschreven in 4.2.5. Bij een lagere transpiratie is er meer water beschikbaar voor suikerexport. Bij een lage lichtintensiteit (en dus weinig suikeraanmaak) zal er minder osmotische druk opgebouwd kunnen worden voor het verplaatsen van suikers naar de sterke sinks. Dit zou bijvoorbeeld de geobserveerde vegetatieve groei kunnen verklaren bij een hoge RV (zie 6.4.3). Of dit ook werkelijk zo is, moet nog onderzocht worden.

7.6 Calcium als signaal molecuul

Er is nog steeds veel onduidelijk over het effect van calcium op de genoemde problemen (H6.2.1). Er wordt bij deze onderzoeken voornamelijk aandacht geschonken aan het effect van calcium op de cel stevigheid. De rol van calcium als signaal molecuul wordt hierbij vrijwel niet meegenomen. Dat terwijl calcium ook een belangrijke rol kan spelen bij geprogrammeerde celdood (H6.2.1). Er moet meer onderzoek komen om het ontstaan van gewasproblemen en de rol van calcium hierin beter te begrijpen.

7.7 De wortelfunctionaliteit

Wat eigenlijk nog een relatief onontgonnen terrein is, is het bestuderen van de wortelfunctionaliteit en kwaliteit bij lage verdamping. Dat luchtvochtigheid effect heeft op de wortelgroei werd al aangetoond in verschillende studies. Bij houtachtige stekjes was de wortelformatie het beste bij 50-70%, maar bij een RV van 90% was de wortelformatie slecht (Rusnak & Braun, 2017). Er wordt bijvoorbeeld ook geopperd dat een lage calcium opname de formatie van de bandjes van Caspari tegen gaat (Liu et al., 2020). Maar calcium kan ook de functionaliteit van de aquaporines beïnvloeden. Dit beïnvloedt bijvoorbeeld de membraan permeabiliteit van de protoplast van paprika wortels bij een lage calcium concentratie in de wortelzone (Cabañero et al., 2006). Het is goed mogelijk dat de wortelfunctionaliteit ook invloed heeft op de beschreven gewasproblemen. Dit moet echter verder onderzocht worden.

Literatuur

- Aalifar, M., Aliniaiefard, S., Arab, M., Mehrjerdi, M. Z., & Serek, M. (2020). Blue light postpones senescence of carnation flowers through regulation of ethylene and abscisic acid pathway-related genes. *Plant Physiology and Biochemistry*, 151, 103–112. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.03.018>.
- Ali, S., & Fard, N. (2014). *Signal transduction pathway(s) in guard cells after prolonged exposure to low vapour pressure deficit*.
- Allen, G. J., Murata, Y., Chu, S. P., Nafisi, M., & Schroeder, J. I. (2002). Hypersensitivity of abscisic acid-induced cytosolic calcium increases in the Arabidopsis farnesyltransferase mutant era1-2. *Plant Cell*, 14(7), 1649–1662. <https://doi.org/10.1105/tpc.010448>.
- Aloni, B., Karni, L., Moreschet, S., Yao, C., & Stanghellini, C. (1999). Cuticular cracking in bell pepper fruit: II. Effects of fruit water relations and fruit expansion. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 74(1), 1–5. <https://doi.org/10.1080/14620316.1999.11511062>.
- Amin, B., Atif, M. J., Wang, X., Meng, H., Ghani, M. I., Ali, M., Ding, Y., Li, X., & Cheng, Z. (2021). Effect of low temperature and high humidity stress on physiology of cucumber at different leaf stages. *Plant Biology*, 23(5), 785–796. <https://doi.org/10.1111/plb.13276>.
- Aritsara, A. N. A., Wang, S., Li, B. N., Jiang, X., Qie, Y. D., Tan, F. Sen, Zhang, Q. W., & Cao, K. F. (2022). Divergent leaf and fine root “pressure–volume relationships” across habitats with varying water availability. *Plant Physiology*, 190(4), 2246–2259. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiac403>.
- Arve, L. E., Terfa, M. T., Gislerød, H. R., Olsen, J. E., & Torre, S. (2013). High relative air humidity and continuous light reduce stomata functionality by affecting the ABA regulation in rose leaves. *Plant, Cell and Environment*, 36(2), 382–392. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02580.x>.
- Arve, L. E., Terfa, M. T., Suthaparan, A., Poudel, M. S., Gislerød, H. R., Olsen, J. E., & Torre, S. (2015). Aerial environment and light quality during production affect postharvest transpiration of ornamentals. *Acta Horticulturae*, 1104, 197–204. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2015.1104.30>.
- Attia, Z., Domec, J. C., Oren, R., Way, D. A., & Moshelion, M. (2015). Growth and physiological responses of isohydric and anisohydric poplars to drought. *Journal of Experimental Botany*, 66(14), 4373–4381. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv195>.
- Azcon-bieto, J., & Barry Osmond, C. (1983). Relationship between Photosynthesis and Respiration. *Plant Physiol*, 71, 574–581. <https://academic.oup.com/plphys/article/71/3/574/6078951>.
- Baas, R. (2009). *Invloed luchtbeweging op de verdamping phalaenopsis*.
- Bakker, J. C. (1984). Physiological disorders in cucumber under high humidity conditions and low ventilation rates in greenhouses. *Acta Horticulturae*, 156, 252–264.
- Bakker, J. C. (1989). *The Effects of Air Humidity on Flowering, Fruit Set, Seed Set and Fruit Growth of Glasshouse Sweet Pepper (Capsicum annuum L.)* (Vol. 40).
- Bange, G. G. J. (1953). *On the Quantitative Explanation of Stomatal Transpiration* (Vol. 2, Issue 3).
- Barbour, M. M., Farquhar, G. D., & Buckley, T. N. (2017). Leaf water stable isotopes and water transport outside the xylem. *Plant Cell and Environment*, 40(6), 914–920. <https://doi.org/10.1111/pce.12845>.
- Barker, J. C. (1989). The effects of air humidity on growth and fruit production of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.). *Journal of Horticultural Science*, 64(1), 41–46. <https://doi.org/10.1080/14620316.1989.11515925>.
- Barker, J. C., & Sonneveld, C. (1988). Calcium deficiency of glasshouse cucumber as affected by environmental humidity and mineral nutrition. *Journal of Horticultural Science*, 63(2), 241–246. <https://doi.org/10.1080/14620316.1988.11515854>.

- Barta, D. J., & Tibbitts, T. W. (1991).
Calcium Localization in Lettuce Leaves with and without Tipburn: Comparison of Controlled-environment and Field-grown Plants. In *J. AMER. Soc. HORT. SCI* (Vol. 116, Issue 5).
- Blatt, M. R. (2000).
Ca²⁺ signalling and control of guard-cell volume in stomatal movements.
Current Opinion in Plant Biology, 3, 196–204.
- Boyer, J. S., Wong, S. C., & Farquhar, C. D. (1997).
CO₂ and Water Vapor Exchange across Leaf Cuticle (Epidermis) at Various Water Potentials'.
In *Plant Physiol* (Vol. 114). <https://academic.oup.com/plphys/article/114/1/185/6071010>.
- Brecht, J. K., & Sargent, S. A. (2011).
Bell Pepper Bruising Increases with Lower Temperature and Higher Turgidity. In *Proc. Fla. State Hort. Soc* (Vol. 124).
- Brodribb, T. J., & Holbrook, N. M. (2003).
Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits.
Plant Physiology, 132(4), 2166–2173. <https://doi.org/10.1104/pp.103.023879>.
- Buckley, T. N. (2015).
The contributions of apoplastic, symplastic and gas phase pathways for water transport outside the bundle sheath in leaves. *Plant, Cell and Environment*, 38(1), 7–22. <https://doi.org/10.1111/pce.12372>.
- Bulle, A. A. E., Ten Hoope, M. A., & Van Der Wurff, A. A. M. (2004).
Bedrijfsvergelijkend onderzoek houdbaarheid Potchrysant. www.ppo.wur.nl.
- BUNCE, J. A. (1985).
Effect of boundary layer conductance on the response of stomata to humidity.
Plant, Cell & Environment, 8(1), 55–57. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1985.tb01209.x>.
- Cabañero, F. J., Martínez-Ballesta, M. C., Teruel, J. A., & Carvajal, M. (2006).
New evidence about the relationship between water channel activity and calcium in salinity-stressed pepper plants. *Plant and Cell Physiology*, 47(2), 224–233. <https://doi.org/10.1093/pcp/pci239>.
- Carpineti, C., Paul, J., García Victoria, N., Brandsma, D., den Bakker, J., Okula, A., & Vletter, G. (2024).
Basiskennis verdamping komkommer: deelvorslag 4 van het project "Kennisontwikkeling over verdamping: van fundamenteel naar toegepast." <https://doi.org/10.18174/670275>.
- Casson, S. A., Franklin, K. A., Gray, J. E., Grierson, C. S., Whitelam, G. C., & Hetherington, A. M. (2009).
phytochrome B and PIF4 Regulate Stomatal Development in Response to Light Quantity. *Current Biology*, 19(3), 229–234. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.12.046>.
- Cernusak, L. A., Ubierna, N., Jenkins, M. W., Garrity, S. R., Rahn, T., Powers, H. H., Hanson, D. T., Sevanto, S., Wong, S. C., McDowell, N. G., & Farquhar, G. D. (2018).
Unsaturation of vapour pressure inside leaves of two conifer species. *Scientific Reports*, 8(1).
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-25838-2>.
- Chaumont, F., Moshelion, M., & Daniels, M. J. (2005).
Regulation of plant aquaporin activity. *Biology of the Cell*, 97(10), 749–764.
<https://doi.org/10.1042/BC20040133>.
- Chen, X., Yao, Q., Gao, X., Jiang, C., Harberd, N. P., & Fu, X. (2016).
Shoot-to-Root Mobile Transcription Factor HY5 Coordinates Plant Carbon and Nitrogen Acquisition.
Current Biology, 26(5), 640–646. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.12.066>.
- Choi, J. H., Chung, G. C., & Suh, S. R. (1997). Effect of night humidity on the vegetative growth and the mineral composition of tomato and strawberry plants. In *Scientia Horticulturae* (Vol. 70).
- Costa, J. M., Monnet, F., Jannaud, D., Leonhardt, N., Ksas, B., Reiter, I. M., Pantin, F., & Genty, B. (2015).
Open all night long: The dark side of stomatal control. *Plant Physiology*, 167(2), 289–294.
<https://doi.org/10.1104/pp.114.253369>.
- Cui, H., Kong, D., Liu, X., & Hao, Y. (2014).
SCARECROW, SCR-LIKE 23 and SHORT-ROOT control bundle sheath cell fate and function in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Journal*, 78(2), 319–327. <https://doi.org/10.1111/tpj.12470>.
- Dag, A. (2008).
Bee pollination of crop plants under environmental conditions unique to enclosures.
In *Journal of Apicultural Research* (Vol. 47, Issue 2, pp. 162–165).
<https://doi.org/10.1080/00218839.2008.11101444>.
- de Geest, W. (2017).
LED onder de loep. *Sierteelt & Groenvoorziening*, 3.

- de Gelder, A. (2016).
Verdamping balans tussen noodzaak en overmaat.
- de Kreijl, C. (1990).
Calcium in de plant.
- de Kreijl, C., Welles, G. W. H., Bakker, J. C., Janse, J., & Buitelaar, K. (1990).
Luchtvochtigheid, magnesium/calcium verhouding en fosfaat bij aubergine.
- de Kreijl, C., Welles, G. W. H., Bakker, J. C., van Uffelen, J. A. M., & Janse, J. (1989).
EC en luchtvochtigheid bij komkommer; resultaten van een proef uitgevoerd in het voorjaar van 1986 in de Energiekas.
- De Zwart, F., Tsafaras, I., & Voogt, J. (2020).
Estimating the transpiration of a tomato crop. In *Technology. 2. Hoogendoorn Growth Management*.
www.wur.eu/plant-.
- de Zwart, H. F., de Gelder, A., Hofland-Zijlstra, J., & Noordam, M. (2017).
Paprikateelt in de hooggeïsoleerde VenLow Energy kas. <https://doi.org/10.18174/413270>.
- del Amor, F. M., & Marcelis, L. F. M. (2006).
Differential effect of transpiration and Ca supply on growth and Ca concentration of tomato plants.
Scientia Horticulturae, 111(1), 17–23. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2006.07.032>.
- Di, D., Delle, S., Vegetali, P., Suolo, D., Dell', E., Agroforestale, A., Botondi, R., Esposito, G., Massantini, R., Mencarelli, F., & Dell'ambiente, E. (1998).
Influence of auxins on stem bending in cut gerbera flowers. In *Source: Advances in Horticultural Science* (Vol. 12, Issue 3).
- Dieleman, A. (2008).
Effecten van luchtvochtigheid op groei en ontwikkeling van tomaat.
- Domínguez, E., Fernández, M. D., Hernández, J. C. L., Parra, J. P., España, L., Heredia, A., & Cuartero, J. (2012).
Tomato fruit continues growing while ripening, affecting cuticle properties and cracking.
Physiologia Plantarum, 146(4), 473–486. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01647.x>.
- Edel, K. H., & Kudla, J. (2016).
Integration of calcium and ABA signaling. In *Current Opinion in Plant Biology* (Vol. 33, pp. 83–91).
Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.06.010>.
- Eguchi, T., Hernández, R., & Kubota, C. (2016).
End-of-day far-red lighting combined with blue-rich light environment to mitigate intumescence injury of two interspecific tomato rootstocks. *Acta Horticulturae*, 1134, 163–170.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2016.1134.22>.
- Engineer, C. B., Ghassemian, M., Anderson, J. C., Peck, S. C., Hu, H., & Schroeder, J. I. (2014).
Carbonic anhydrases, EPF2 and a novel protease mediate CO₂ control of stomatal development.
Nature, 513(7517), 246–250. <https://doi.org/10.1038/nature13452>.
- Engineer, C. B., Hashimoto-Sugimoto, M., Negi, J., Israelsson-Nordström, M., Azoulay-Shemer, T., Rappel, W. J., Iba, K., & Schroeder, J. I. (2016).
CO₂ Sensing and CO₂ Regulation of Stomatal Conductance: Advances and Open Questions. In *Trends in Plant Science* (Vol. 21, Issue 1, pp. 16–30). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.08.014>.
- Fanourakis, D. (2011).
Stomatal Response Characteristics as Affected by Long-term Elevated Humidity Levels.
- Ferrante, A., Alberici, A., Antonacci, S., & Serra, G. (2007).
EFFECT OF PROMOTER AND INHIBITORS OF PHENYLALANINE AMMONIA-LYASE ENZYME ON STEM BENDING OF CUT GERBERA FLOWERS. *Acta Horticulturae*, 755, 471–476.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2007.755.64>.
- Ferrante, A., Serra, G., Scuola, V., & Anna, S. S. (2009).
Lignin Content and Stem Bending Incidence on Cut Gerbera Flowers.
- Fischer, M., & Kaldenhoff, R. (2008).
On the pH regulation of plant aquaporins. *Journal of Biological Chemistry*, 283(49), 33889–33892.
<https://doi.org/10.1074/jbc.M803865200>.
- Flütsch, S., Nigro, A., Conci, F., Fajkus, J., Thalmann, M., Trtílek, M., Panzarová, K., & Santelia, D. (2020).
Glucose uptake to guard cells via STP transporters provides carbon sources for stomatal opening and plant growth. *EMBO Reports*, 21(8). <https://doi.org/10.15252/embr.201949719>.

- Flütsch, S., & Santelia, D. (2021).
Mesophyll-derived sugars are positive regulators of light-driven stomatal opening. In *New Phytologist* (Vol. 230, Issue 5, pp. 1754–1760). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/nph.17322>.
- Franceschi, V. (2001).
Calcium oxalate in plants. *TRENDS in Plant Science*, 6(7), 331.
- Frans, M., Aerts, R., Van Calenberge, B., Van Herck, L., & Ceusters, J. (2016).
Influence of floral morphology and fruit development on internal fruit rot in bell pepper. *Acta Horticulturae*, 1144, 199–206. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2016.1144.29>.
- Frans, M., Moerkens, R., Van Gool, S., Sauviller, C., Van Laethem, S., Luca, S., Aerts, R., & Ceusters, J. (2018).
Modelling greenhouse climate factors to constrain internal fruit rot (*Fusarium* spp.) in bell pepper. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 125(4), 425–432. <https://doi.org/10.1007/s41348-018-0159-3>.
- Fujita, T., Noguchi, K., Ozaki, H., & Terashima, I. (2019).
Confirmation of mesophyll signals controlling stomatal responses by a newly devised transplanting method. *Functional Plant Biology*, 46(5), 467–481. <https://doi.org/10.1071/FP18250>.
- Fujita, T., Noguchi, K., & Terashima, I. (2013).
Apoplastic mesophyll signals induce rapid stomatal responses to CO₂ in *Commelina communis*. *New Phytologist*, 199(2), 395–406. <https://doi.org/10.1111/nph.12261>.
- Gajc-wolska, J., Kowalczyk, K., Przybysz, A., Mirgos, M., & Orliński, P. (2021).
Photosynthetic efficiency and yield of cucumber (*Cucumis sativus* L.) grown under HPS and LED lighting in autumn–winter cultivation. *Plants*, 10(10). <https://doi.org/10.3390/plants10102042>.
- García, A. L., Marcelis, L., Garcia-Sanchez, F., Nicolas, N., & Martínez, V. (2007).
Moderate water stress affects tomato leaf water relations in dependence on the nitrogen supply. In *BIOLOGIA PLANTARUM* (Vol. 51, Issue 4).
- Garcia, N. (2008).
Blauwverkleuring Anthurium. www.glastuinbouw.wur.nl.
- Garcia, N., & Warmenhove, M. (2009).
Onderzoek blauwverkleuring bij Anthurium.
- García, N., Weerheim, K., Van Der Helm, F., Kempkes, F., De Visser, P., & De Groot, M. (2016).
Resultaten van 1 ste jaar LED onderzoek Energiebesparing met LED belichting in gerbera. www.wageningenUR.nl/glastuinbouw.
- García Victoria, N., de Gelder, A., & de Groot, M. (2021).
Energiezuinig kasklimaat in relatie tot bladstreepjes in Alstroemeria : Onderdeel van monitoringsproject. <https://doi.org/10.18174/538434>.
- García Victoria, N., Slootweg, C., & Marissen, N. (2016).
Snijbloemen telen bij hoge RV met behoud van kwaliteit. www.wur.nl/plant-research.
- Gleason, S. M., Wiggans, D. R., Bliss, C. A., Young, J. S., Cooper, M., Willi, K. R., & Comas, L. H. (2017).
Embolized stems recover overnight in ze mays: The role of soil water, root pressure, and nighttime transpiration. *Frontiers in Plant Science*, 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00662>.
- Graven, P., & van Marwijk, D. (2007).
Bol Blad Chrysant.
- Grunwald, Y., Gosa, S. C., Torne-Srivastava, T., Moran, N., & Moshelion, M. (2022).
Out of the blue: Phototropins of the leaf vascular bundle sheath mediate the regulation of leaf hydraulic conductance by blue light. *Plant Cell*, 34(6), 2328–2342. <https://doi.org/10.1093/plcell/koac089>.
- Halperin, O., Gebremedhin, A., Wallach, R., & Moshelion, M. (2017).
High-throughput physiological phenotyping and screening system for the characterization of plant–environment interactions. *Plant Journal*, 89(4), 839–850. <https://doi.org/10.1111/tpj.13425>.
- Hans Kok. (2006). *Papierblad in lelie*.
- Harada, A., & Shimazaki, K. (2007).
Phototropins and Blue Light-dependent Calcium Signaling in Higher Plants†. *Photochemistry and Photobiology*, 83(1), 102–111. <https://doi.org/10.1562/2006-03-08-ir-837>.
- Hazendonk, A., Wubben, J. P., Bosker, I., Plant, P., & Sector, O. B. V. (2002).
Rotkoppen in Gerbera.
- Höfte, H., & Voxeur, A. (2017).
Plant cell walls. In *Current Biology* (Vol. 27, Issue 17, pp. R865–R870). Cell Press. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.025>.

- Hogewoning, S. W., Trouwborst, G., Duin, P., & Van Der Spek, R. (2016). *Hogewoning et al 2016_Meerlagenteelt tulp_Fundamentele oplossing voor knelpunten belichting focus blaspreiding en bladkiep*. www.plantlighting.nl.
- Holder, R., & Cockshull, K. E. (1990). Effects of humidity on the growth and yield of glasshouse tomatoes. *Journal of Horticultural Science*, 65(1), 31–39. <https://doi.org/10.1080/00221589.1990.11516025>.
- Hölttä, T., Vesala, T., Sevanto, S., Perämäki, M., & Nikinmaa, E. (2006). Modeling xylem and phloem water flows in trees according to cohesion theory and Münch hypothesis. *Trees - Structure and Function*, 20(1), 67–78. <https://doi.org/10.1007/s00468-005-0014-6>.
- Horrer, D., Flütsch, S., Pazmino, D., Matthews, J. S. A., Thalmann, M., Nigro, A., Leonhardt, N., Lawson, T., & Santelia, D. (2016). Blue light induces a distinct starch degradation pathway in guard cells for stomatal opening. *Current Biology*, 26(3), 362–370. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.12.036>.
- Hu, H., Boisson-Dernier, A., Israelsson-Nordström, M., Böhmer, M., Xue, S., Ries, A., Godoski, J., Kuhn, J. M., & Schroeder, J. I. (2009). Carbonic anhydrases are upstream regulators of CO₂-controlled stomatal movements in guard cells. *Nature Cell Biology*, 12, 87–93.
- Ijdo, M., Janse, J., Zijlstra, J., & Voogt, W. (2011). *Bladrandjes en Ca bij tomaat*.
- Inoue, S. I., & Kinoshita, T. (2017). Blue light regulation of stomatal opening and the plasma membrane H⁺-ATPase. *Plant Physiology*, 174(2), 531–538. <https://doi.org/10.1104/pp.17.00166>.
- Janse, J. (2011). *Veel gescheurde radijs bij hoge RV*.
- Janse, J., Weerheim, K., & Vermeulen, T. (2018). *Slateelt op water in plastic tunnels en onder glas met LED-licht: teelt de Grond uit, onderzoek 2014-2017*. <https://doi.org/10.18174/457785>.
- Jensen, K. H., Savage, J. A., & Holbrook, N. M. (2013). Optimal concentration for sugar transport in plants. *Journal of the Royal Society Interface*, 10(83). <https://doi.org/10.1098/rsif.2013.0055>.
- Jiang, F., & Hartung, W. (2008). Long-distance signalling of abscisic acid (ABA): The factors regulating the intensity of the ABA signal. *Journal of Experimental Botany*, 59(1), 37–43. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm127>.
- Jiang, J., Mohagheghi, A., & Moallem, M. (2020). Energy-Efficient Supplemental LED Lighting Control for a Proof-of-Concept Greenhouse System. *IEEE Transactions on Industrial Electronics*, 67(4), 3033–3042. <https://doi.org/10.1109/TIE.2019.2912762>.
- Kaldenhoff, R., Kolling, A., & Richter, G. (1996). Regulation of the Arabidopsis thaliana aquaporin gene AthH2 (PIPlb). In *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* (Vol. 36). ELSEVIER.
- Katzin, D., Marcelis, L. F. M., & van Mourik, S. (2021). Energy savings in greenhouses by transition from high-pressure sodium to LED lighting. *Applied Energy*, 281. <https://doi.org/10.1016/j.apenergy.2020.116019>.
- Kelly, G., Brandsma, D., Egbaria, A., Stein, O., Doron-Faigenboim, A., Lugassi, N., Belausov, E., Zemach, H., Shaya, F., Carmi, N., Sade, N., & Granot, D. (2021). Guard cells control hypocotyl elongation through HXK1, HY5, and PIF4. *Communications Biology*, 4(1). <https://doi.org/10.1038/s42003-021-02283-y>.
- Kelly, G., David-Schwartz, R., Sade, N., Moshelion, M., Levi, A., Alchanatis, V., & Granot, D. (2012). The pitfalls of transgenic selection and new roles of AtHXK1: a high level of AtHXK1 expression uncouples hexokinase1-dependent sugar signaling from exogenous sugar. *Plant Physiology*, 159(1), 47–51. <https://doi.org/10.1104/pp.112.196105>.
- Kelly, G., Yaaran, A., Gal, A., Egbaria, A., Brandsma, D., Belausov, E., Wolf, D., David-Schwartz, R., Granot, D., Eyal, Y., Carmi, N., & Sade, N. (2023). Guard cell activity of PIF4 and HY5 control transpiration. *Plant Science*, 328. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2022.111583>.
- Khadivi, A. (2019). *Cracking in Fruits and Vegetables*.

- Knox, K., Paterlini, A., Thomson, S., & Oparka, K. (2018).
The coumarin glucoside, esculin, reveals rapid changes in phloem-transport velocity in response to environmental cues. *Plant Physiology*, 178(2), 795–807. <https://doi.org/10.1104/PP.18.00574>.
- Kok, H., & Van Aanholt, H. (2004).
Papierblad in lelie Teeltfase. www.ppo.wur.nl.
- Kottapalli, J., David-Schwartz, R., Khamaisi, B., Brandsma, D., Lugassi, N., Egbaria, A., Kelly, G., & Granot, D. (2018).
Sucrose-induced stomatal closure is conserved across evolution. *PLoS ONE*, 13(10).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0205359>.
- Kromwijk, A., de Zwart, F., Eveleens, B., van Baar, P. H., Grootcholten, M., & Overkleeft, J. (2015).
Hoog isolerend schermen in amaryllis (Hippeastrum).
- Kuronuma, T., Watanabe, Y., Ando, M., & Watanabe, H. (2018).
Tipburn severity and calcium distribution in lisianthus (eustoma grandiflorum (raf.) shinn.) cultivars under different relative air humidity conditions. *Agronomy*, 8(10).
<https://doi.org/10.3390/agronomy8100218>.
- Lanoue, J., Leonardos, E. D., Ma, X., & Grodzinski, B. (2017).
The effect of spectral quality on daily patterns of gas exchange, biomass gain, and water-use-efficiency in tomatoes and lisianthus: An assessment of whole plant measurements. *Frontiers in Plant Science*, 8.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01076>.
- Lee, J.-S., & Bowling, D. J. F. (1995).
Influence of the Mesophyll on Stomatal Opening. *Aust. J. Plant Physiol*, 22, 357–363.
- Leonardos, E. D., Ma, X., Lanoue, J., & Grodzinski, B. (2019).
Leaf and whole-plant gas exchange and water-use efficiency of chrysanthemums under hps and leds during the vegetative and flower-induction stages. *Canadian Journal of Plant Science*, 99(5), 639–653.
<https://doi.org/10.1139/cjps-2018-0245>.
- Levchenko, V., Konrad, K. R., Dietrich, P., Rob, M., Roelfsema, G., & Hedrich, R. (2005).
Cytosolic abscisic acid activates guard cell anion channels without preceding Ca²⁺ signals.
www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0500146102.
- Li, C., Tao, J., Zhao, D., You, C., & Ge, J. (2012).
Effect of calcium sprays on mechanical strength and cell wall fractions of herbaceous peony (Paeonia lactiflora pall.) inflorescence stems. *International Journal of Molecular Sciences*, 13(4), 4704–4713.
<https://doi.org/10.3390/ijms13044704>.
- Li, X., Sun, Z., Shao, S., Zhang, S., Ahammed, G. J., Zhang, G., Jiang, Y., Zhou, J., Xia, X., Zhou, Y., Yu, J., & Shi, K. (2015).
Tomato-Pseudomonas syringae interactions under elevated CO₂ concentration: The role of stomata. *Journal of Experimental Botany*, 66(1), 307–316. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru420>.
- Lieten, P. (2002).
The Effect of Humidity on the Performance of Greenhouse Grown Strawberry. 479–482.
- Liu, Y., Tao, Q., Guo, X., Luo, J., Li, J., Liang, Y., & Li, T. (2020).
Low calcium-induced delay in development of root apoplastic barriers enhances Cd uptake and accumulation in Sedum alfredii. *Science of the Total Environment*, 723.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137810>.
- Lugassi, N., Kelly, G., Fidel, L., Yaniv, Y., Attia, Z., Levi, A., Alchanatis, V., Moshelion, M., Raveh, E., Carmi, N., & Granot, D. (2015).
Expression of Arabidopsis Hexokinase in Citrus Guard Cells Controls Stomatal Aperture and Reduces Transpiration. *Frontiers in Plant Science*, 6(December), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01114>.
- Ma, W., & Berkowitz, G. A. (2007).
The grateful dead: Calcium and cell death in plant innate immunity. In *Cellular Microbiology* (Vol. 9, Issue 11, pp. 2571–2585). <https://doi.org/10.1111/j.1462-5822.2007.01031.x>.
- Maroto, J. V., Bardisi, A., López, S., Pascual, B., & Alagarda, J. (1995).
Influence of relative humidity in the appearance of cracking in tomato (lycopersicon Esculentum Mill.) fruit. *Acta Horticulturae*, 412.
- Masuda, M., Tanaka, T., & Matsunari, S. (1990).
Uptake of Water in and Minerals Tomato and during the Day and the Night Cucumber Plants. In *J. Japan. Soc. Hort. Sci* (Vol. 58, Issue 4).

- Matthews, J. S. A., Violet-Chabrand, S., & Lawson, T. (2020). Role of blue and red light in stomatal dynamic behaviour. In *Journal of Experimental Botany* (Vol. 71, Issue 7, pp. 2253–2269). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz563>.
- Miyoshi, Y., Mincke, J., Vermeiren, J., Courtyn, J., Vanhove, C., Vandenberghe, S., Kawachi, N., & Steppe, K. (2023). Translocation of ¹¹C-labelled photosynthates to strawberry fruits depends on leaf transpiration during twilight. *Environmental and Experimental Botany*, 211. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2023.105353>.
- Moreshet, S., Yao, C., Aloni, B., Karni, L., Fuchs, M., & Stanghellini, C. (1999a). Environmental factors affecting the cracking of greenhouse-grown bell pepper fruit. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 74(1), 6–12. <https://doi.org/10.1080/14620316.1999.11511063>.
- Moreshet, S., Yao, C., Aloni, B., Karni, L., Fuchs, M., & Stanghellini, C. (1999b). Environmental factors affecting the cracking of greenhouse-grown bell pepper fruit. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 74(1), 6–12. <https://doi.org/10.1080/14620316.1999.11511063>.
- Mortensen, L. M., & Fjeld, T. (1995). HIGH AIR HUMIDITY REDUCES THE KEEPING QUALITY OF CUT ROSES. *Acta Horticulturae*, 405, 148–155. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1995.405.18>.
- Mortensen, L. M., & Fjeld, T. (1998). Effects of air humidity, lighting period and lamp type on growth and vase life of roses. *Scientia Horticulturae*, 73(4), 229–237. [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(98\)00075-2](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(98)00075-2).
- Muller, J. D., Rotenberg, E., Tatarinov, F., Oz, I., & Yakir, D. (2021). Evidence for efficient nonevaporative leaf-to-air heat dissipation in a pine forest under drought conditions. *New Phytologist*, 232(6), 2254–2266. <https://doi.org/10.1111/nph.17742>.
- Myung, J., Pham, M. D., Hwang, H., Lee, B., Lee, H., Cui, M., Shin, J., & Chun, C. (2023). UV-B supplementation to mitigate intumescence injury of tomato seedlings. *Horticulture Environment and Biotechnology*, 64(6), 917–926. <https://doi.org/10.1007/s13580-023-00537-8>.
- Nejad, A. R. (2007). Control of stomatal opening after growth at high relative air humidity.
- Nejad, A. R., & Van Meeteren, U. (2007). The role of abscisic acid in disturbed stomatal response characteristics of *Tradescantia virginiana* during growth at high relative air humidity. *Journal of Experimental Botany*, 58(3), 627–636. <https://doi.org/10.1093/jxb/erl234>.
- Nelson, J. A., & Bugbee, B. (2015). Analysis of environmental effects on leaf temperature under sunlight, high pressure sodium and light emitting diodes. *PLoS ONE*, 10(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138930>.
- Nikinmaa, E., Hölttä, T., Hari, P., Kolari, P., Mäkelä, A., Sevanto, S., & Vesala, T. (2013). Assimilate transport in phloem sets conditions for leaf gas exchange. *Plant, Cell and Environment*, 36(3), 655–669. <https://doi.org/10.1111/pce.12004>.
- Paiva, E. A. S. (2019). Are calcium oxalate crystals a dynamic calcium store in plants? In *New Phytologist* (Vol. 223, Issue 4, pp. 1707–1711). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/nph.15912>.
- Palmitessa, O. D., Prinzenberg, A. E., Kaiser, E., & Heuvelink, E. (2021). Led and hps supplementary light differentially affect gas exchange in tomato leaves. *Plants*, 10(4). <https://doi.org/10.3390/plants10040810>.
- Pan, T., Wang, Y., Wang, L., Ding, J., Cao, Y., Qin, G., Yan, L., Xi, L., Zhang, J., & Zou, Z. (2020). Increased CO₂ and light intensity regulate growth and leaf gas exchange in tomato. *Physiologia Plantarum*, 168(3), 694–708. <https://doi.org/10.1111/ppl.13015>.
- Park, J. U., An, S. K., & Kim, J. (2023). Far-Red Light Affects Stomatal Opening and Evapotranspiration of Sweet Basil. *Horticulturae*, 9(10). <https://doi.org/10.3390/horticulturae9101095>.
- Pavlik, B. M. (1984). Seasonal changes of osmotic pressure, symplasmic water content and tissue elasticity in the blades of dune grasses growing in situ along the coast of Oregon. *Plant, Cell & Environment*, 7(7), 531–539. <https://doi.org/10.1111/1365-3040.ep11616220>.

- Perik, R. R. J., Razé, D., Ferrante, A., & van Doorn, W. G. (2014). Stem bending in cut *Gerbera jamesonii* flowers: Effects of a pulse treatment with sucrose and calcium ions. *Postharvest Biology and Technology*, 98, 7–13. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2014.06.008>.
- Perik, R. R. J., Razé, D., Harkema, H., Zhong, Y., & Van Doorn, W. G. (2012). Bending in cut *Gerbera jamesonii* flowers relates to adverse water relations and lack of stem sclerenchyma development, not to expansion of the stem central cavity or stem elongation. *Postharvest Biology and Technology*, 74, 11–18. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2012.06.009>.
- Ren, H., Zhao, X., Li, W., Hussain, J., Qi, G., & Liu, S. (2021). Calcium signaling in plant programmed cell death. In *Cells* (Vol. 10, Issue 5). MDPI. <https://doi.org/10.3390/cells10051089>.
- Romero, F., Cazzato, S., Walder, F., Vogelsang, S., Bender, S. F., & van der Heijden, M. G. A. (2022). Humidity and high temperature are important for predicting fungal disease outbreaks worldwide. In *New Phytologist* (Vol. 234, Issue 5, pp. 1553–1556). John Wiley and Sons Inc. <https://doi.org/10.1111/nph.17340>.
- Rud, N. A., & Williams, K. A. (2007). ENVIRONMENTAL FACTORS INFLUENCING THE PHYSIOLOGICAL DISORDERS OF EDEMA ON IVY GERANIUM (*PELARGONIUM PELTATUM*) AND INTUMESCENCES ON TOMATO (*SOLANUM LYCOPERSICUM*).
- Rusnak, T., & Braun, L. (2017). The Effects of Relative Humidity and Substrate Moisture on Rooting of Hybrid Hazelnuts from Hardwood Stem Cuttings 1. http://meridian.allenpress.com/jeh/article-pdf/35/4/156/1758119/0738-2898-35_4_156.pdf.
- Sack, L., & Holbrook, N. M. (2006). Leaf hydraulics. In *Annual Review of Plant Biology* (Vol. 57, pp. 361–381). <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.56.032604.144141>.
- Sade, N., Gebremedhin, A., & Moshelion, M. (2012). Risk-taking plants: anisohydric behavior as a stress-resistance trait. *Plant Signaling & Behavior*, 7(7), 767–770. <https://doi.org/10.4161/psb.20505>.
- Saeed Bhatti, A., Steinert, S., Sarwar, G., Hilpert, A., & Jeschke, W. D. (1993). Ion distribution in relation to leaf age in *Leptochloa fusca* (L.) Kunth (Kallar grass): I. K, Na, Ca and Mg. *New Phytologist*, 123(3), 539–545. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03766.x>.
- Sahu, E., Rangare, S. B., Yadav, V., & Rangare, N. R. (2014). *Physiological Disorders in Tomato (Solanum lycopersicum Mill.)-An Abnormalities*. www.IndianJournals.com.
- Saito, T., Soga, K., Hoson, T., & Terashima, I. (2006). The bulk elastic modulus and the reversible properties of cell walls in developing *Quercus* leaves. *Plant and Cell Physiology*, 47(6), 715–725. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcj042>.
- Santelia, D., & Lunn, J. E. (2017). Transitory starch metabolism in guard cells: Unique features for a unique function. *Plant Physiology*, 174(2), 539–549. <https://doi.org/10.1104/pp.17.00211>.
- Särkkä, L. E., Jokinen, K., Ottosen, C.-O., & Kaukoranta, T. (2017). *Effects of HPS and LED lighting on cucumber leaf photosynthesis, light quality penetration and temperature in the canopy, plant morphology and yield* (Vol. 26).
- Sasanuma, I., & Suzuki, T. (2016). Effect of calcium on cell-wall degrading enzymes of *Botrytis cinerea*. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*, 80(9), 1730–1736. <https://doi.org/10.1080/09168451.2016.1146064>.
- Scholz, F. G., Phillips, N. G., Bucci, S. J., Meinzer, F. C., & Goldstein, G. (2011). *Hydraulic Capacitance: Biophysics and Functional Significance of Internal Water Sources in Relation to Tree Size*. https://doi.org/DOI10.1007/978-94-007-1242-3_13.
- Scoffoni, C., Albuquerque, C., Brodersen, C. R., Townes, S. V., John, G. P., Bartlett, M. K., Buckley, T. N., McElrone, A. J., & Sack, L. (2017). Outside-xylem vulnerability, not Xylem embolism, controls leaf hydraulic decline during dehydration. *Plant Physiology*, 173(2), 1197–1210. <https://doi.org/10.1104/pp.16.01643>.
- Scoffoni, C., Albuquerque, C., Brodersen, C. R., Townes, S. V., John, G. P., Cochard, H., Buckley, T. N., McElrone, A. J., & Sack, L. (2017). Leaf vein xylem conduit diameter influences susceptibility to embolism and hydraulic decline. *New Phytologist*, 213(3), 1076–1092. <https://doi.org/10.1111/nph.14256>.

- Seaton, H. L., & Gray, G. F. (1936).
Histological Study Of Tissues From Greenhouse Tomatoes Affected by Blotchy Ripening.
Journal of Agricultural Research, 52, 217–224.
- Shatil-Cohen, A., Attia, Z., & Moshelion, M. (2011).
Bundle-sheath cell regulation of xylem-mesophyll water transport via aquaporins under drought stress: A target of xylem-borne ABA? *Plant Journal*, 67(1), 72–80. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04576.x>.
- Shatil-Cohen, A., & Moshelion, M. (2012).
Smart Pipes: The bundle sheath role as xylem-mesophyll barrier. *Plant Signaling and Behavior*, 7(9), 1088–1091. <https://doi.org/10.4161/psb.21162>.
- Shkolnik, D., Nuriel, R., Bonza, M. C., Costa, A., & Fromm, H. (2018).
MIZ1 regulates ECA1 to generate a slow, long-distance phloem-transmitted Ca²⁺ signal essential for root water tracking in Arabidopsis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(31), 8031–8036. <https://doi.org/10.1073/pnas.1804130115>.
- Sibbersen, E., & Mott, K. A. (2010).
Stomatal responses to flooding of the intercellular air spaces suggest a vapor-phase signal between the mesophyll and the guard cells. *Plant Physiology*, 153(3), 1435–1442.
<https://doi.org/10.1104/pp.110.157685>.
- Smit, J. N., & Combrink, N. J. J. (2005).
Pollination and yield of winter-grown greenhouse tomatoes as affected by boron nutrition, cluster vibration and relative humidity (Vol. 22, Issue 2).
- Song, L., Ding, R., Du, T., Kang, S., Tong, L., Xue, F., & Wei, Z. (2023).
Stomatal conductance parameters of tomatoes are regulated by reducing osmotic potential and pre-dawn leaf water potential via increasing ABA under salt stress. *Environmental and Experimental Botany*, 206. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.105176>.
- Sonneveld, C., & Voogt, W. (2009).
Plant nutrition of greenhouse crops. In *Plant Nutrition of Greenhouse Crops*. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-2532-6>.
- Sperry, J. S., Alder, N. N., & Eastlack, S. E. (1993). The Effect of Reduced Hydraulic Conductance on Stomatal Conductance and Xylem Cavitation. *Source: Journal of Experimental Botany*, 44(263). <https://about.jstor.org/terms>.
- Stokes, V. J., Morecroft, M. D., & Morison, J. I. L. (2006).
Boundary layer conductance for contrasting leaf shapes in a deciduous broadleaved forest canopy. *Agricultural and Forest Meteorology*, 139(1–2), 40–54. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.05.011>.
- Suarez, E., Agrawal, P., Izzo, L. G., & Gómez, C. (2023).
Intumescence Response by Tomato Plants Grown in a Greenhouse or Indoors Using Two Types of Soilless Culture Systems. *HortScience*, 58(12), 1550–1559. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI17415-23>.
- Suzuki, K., Ozawa, C., & Kiriwa, Y. (2020).
Morphological study on the incidence of intumescence injury in tomato plant leaves. *Horticulture Journal*, 89(5), 567–574. <https://doi.org/10.2503/hortj.UTD-187>.
- Tanner, W., & Beevers, H. (2001).
Transpiration, a prerequisite for long-distance transport of minerals in plants? *PNAS*, 98(16), 9443–9447.
- Terfa, M. T., Olsen, J. E., & Torre, S. (2020).
Blue Light Improves Stomatal Function and Dark-Induced Closure of Rose Leaves (*Rosa x hybrida*) Developed at High Air Humidity. *Frontiers in Plant Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01036>.
- Terfa, M. T., & Torrea, S. (2019).
Impact of lighting conditions during forcing on flowering time, morphology and postharvest transpiration of *Hydrangea macrophylla*. *Acta Horticulturae*, 1263, 405–411. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2019.1263.53>.
- Tfwala, C. M., van Rensburg, L. D., Bello, Z. A., & Green, S. R. (2018).
Calibration of compensation heat pulse velocity technique for measuring transpiration of selected indigenous trees using weighing lysimeters. *Agricultural Water Management*, 200, 27–33. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2018.01.005>.

- Thor, K. (2019). Calcium—nutrient and messenger. In *Frontiers in Plant Science* (Vol. 10). Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00440>.
- Tomassen, M., & van Doorn, W. G. (n.d.). *Onderzoek aan breekstelen bij anjers*.
- Torre, S., & Fjeld, T. (2001). *Water loss and postharvest characteristics of cut roses grown at high or moderate relative air humidity*.
- Trouwborst, G., Van Den Boogaart, S. A. J., Noordhoek, E. P., & Hogewoning, S. W. (2022). *Monitoring huidmondjes: Voldoende opening onder LED-belichting? Deelrapport Paprika Februari 2022*. www.plantlighting.nl.
- Tyerman, S. D. (1982). Water Relations of Seagrasses STATIONARY VOLUMETRIC ELASTIC MODULUS AND OSMOTIC PRESSURE OF THE LEAF CELLS OF HALOPHILA OVALIS, ZOSTERA CAPRICORNI, AND POSIDONIA AUSTRALIS. In *Plant Physiol* (Vol. 69). <https://academic.oup.com/plphys/article/69/4/957/6080668>.
- Tyree, M. T., & Sperry, J. S. (1989). Vulnerability of Xylem to Cavitation and Embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 40(1), 19–36. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.40.060189.000315>.
- van Dam, M. (2004). *Bladkiep in tulp door calciumgebrek. Onderzoek naar het verbeteren van de opname van calcium in tulp ter voorkoming van bladkiep*.
- van der Helm, F., van Weel, P., & Raaphorst, M. (2012). *Droge buitenlucht toevoeren in Alstroemeria*. www.glastuinbouw.wur.nl.
- van Genuchten, L., Hofland-Zijlstra, J., & Dik, A. (2011). *Grip op Mycosphaerella in komkommer*. www.tuinbouw.nl.
- van Koot, Ij., & van Ravestijn, W. (1962). The germination of tomato pollen on the stigma (as an aid to the study of fruit setting problems). *Agricultural and Food Sciences*.
- van Weel, P. A., de Zwart, H. F., & Voogt, J. O. (2016). *Vochtbeheersing in kassen en terugwinning van latente energie : Een verkenning naar vochtbeheersing in kassen en de mogelijkheden van het terugwinnen van de energie die opgesloten zit in de gewasverdamping*. <https://doi.org/10.18174/401229>.
- Van Weel, P., Labrie, C., & Van Der Helm, F. (2011). *Het Nieuwe Telen Freesia*. www.glastuinbouw.wur.nl.
- Vanhassel, P., Crappé, S., Hanssens, J., Van Lommel, J., & Bleyaert, P. (2014). *Tipburn prevention in lettuce*.
- Verkerke, W., van der Hulst, J., & Slootweg, C. (2003). *Breekstelen bij Anjer*. www.ppo.dlo.nl.
- Voogt, W., & van Winkel, A. (2018). *Bladrandjes en Ca opname en Ca-verdeling bij tomaat : Effect van de voedingsoplossing op het optreden van bladrandjes en op de Ca opname en Ca-verdeling bij tomaat*. <https://doi.org/10.18174/498338>.
- Wang, F. F., Lian, H. L., Kang, C. Y., & Yang, H. Q. (2010). Phytochrome B is involved in mediating red light-induced stomatal opening in arabidopsis thaliana. *Molecular Plant*, 3(1), 246–259. <https://doi.org/10.1093/mp/ssp097>.
- Warmenhoven, M. G., García, N., & Filip Van Noort, V. (2012). *Bladschade bij potanthurium*. www.glastuinbouw.wur.nl.
- Wildschut, J., & van Dam, M. (2018). *Minimale CO2-uitstoot door minimale verdamping tulp : Fase 2: Tolerantie voor RV≈100% tijdens de kiepgevoelige fase*. <https://doi.org/10.18174/443193>.
- Wildschut, J., & van Dam, M. (2019). *Minimale verdamping bij de broei van tulpen : Fase III: kiepgevoeligheid, cultivars en ventilatieregime*. <https://doi.org/10.18174/507507>.
- Winkler, A., Hurtado, G., & Knoche, M. (2021). Xylem, phloem and transpiration flows in developing strawberries. *Scientia Horticulturae*, 288. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.110305>.
- Winkler, A., & Knoche, M. (2021). Xylem, phloem and transpiration flows in developing European plums. *PLoS ONE*, 16(5 May). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0252085>.

-
- Wolfe, B. T., Sperry, J. S., & Kursar, T. A. (2016). Does leaf shedding protect stems from cavitation during seasonal droughts? A test of the hydraulic fuse hypothesis. *New Phytologist*, 212(4), 1007–1018. <https://doi.org/10.1111/nph.14087>.
- Xue, F., Liu, W., Cao, H., Song, L., Ji, S., Tong, L., & Ding, R. (2021). Stomatal conductance of tomato leaves is regulated by both abscisic acid and leaf water potential under combined water and salt stress. *Physiologia Plantarum*, 172(4), 2070–2078. <https://doi.org/10.1111/ppl.13441>.
- Yaaran, A., Erez, E., Procko, C., & Moshelion, M. (2023). Leaf hydraulic maze: Abscissic acid effects on bundle sheath, palisade, and spongy mesophyll conductance. *Plant Physiology*, 193(2), 1349–1364. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiad372>.
- Yang, Y., Cao, T., Yang, J., Howard, R. J., Kharbanda, P. D., & Strelkov, S. E. (2010). Histopathology of internal fruit rot of sweet pepper caused by *Fusarium lactis*. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 32(1), 86–97. <https://doi.org/10.1080/07060660903503681>.
- Young, J. J., Mehta, S., Israelsson, M., Godoski, J., Grill, E., Schroeder, J. I., & Briggs, S. P. (2006). CO₂ signaling in guard cells: Calcium sensitivity response modulation, a Ca²⁺-independent phase, and CO₂ insensitivity of the *gca2* mutant. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0602225103.
- Zhao, D., Luan, Y., Xia, X., Shi, W., Tang, Y., & Tao, J. (2020). Lignin provides mechanical support to herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.) stems. *Horticulture Research*, 7(1). <https://doi.org/10.1038/s41438-020-00451-5>.
- Zhivotovsky, B., & Orrenius, S. (2011). Calcium and cell death mechanisms: A perspective from the cell death community. In *Cell Calcium* (Vol. 50, Issue 3, pp. 211–221). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.ceca.2011.03.003>.

To explore
the potential
of nature to
improve the
quality of life



Wageningen University & Research
BU Glastuinbouw
Violierenweg 1, 2665 MV Bleiswijk
Postbus 20, 2665 ZG Bleiswijk
T +31 (0)317 48 56 06
E glastuinbouw@wur.nl
wur.nl/glastuinbouw

Rapport WPR-1357



De missie van Wageningen University & Research is 'To explore the potential of nature to improve the quality of life'. Binnen Wageningen University & Research bundelen Wageningen University en gespecialiseerde onderzoeksinstituten van Stichting Wageningen Research hun krachten om bij te dragen aan de oplossing van belangrijke vragen in het domein van gezonde voeding en leefomgeving. Met ongeveer 30 vestigingen, 7.700 medewerkers (7.000 fte), 2.500 PhD- en EngD-kandidaten, 13.100 studenten en ruim 150.000 Leven Lang Leren-deelnemers behoort Wageningen University & Research wereldwijd tot de aansprekende kennisinstellingen binnen haar domein. De integrale benadering van de vraagstukken en de samenwerking tussen verschillende disciplines vormen het hart van de unieke Wageningen aanpak.
