

Meting van Bladgroenfluorescentie en Fotosynthese

Andries Rosema en Gregory de Vries

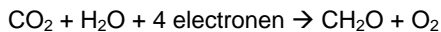
EARS Plant Photosynthesis Monitoring BV, Kanaalweg 1, Delft, Nederland (www.ears.nl/ppm)

Fluorescentie-fotosynthesemeters zijn ontstaan in het begin van de jaren '90. EARS, in Delft, was het eerste bedrijf dat een handmeter van dit type ontwikkelde. Deze plantenphotosynthesemeter (PPM) is sindsdien verbeterd en verder ontwikkeld. Was de PPM tot op heden nog aan de forse kant, in juni 2010 komt de miniPPM op de markt. Dit instrument is gebaseerd een verbeterd meetprincipe, heeft daardoor uitstekende meeteigenschappen, maar is niet veel groter dan een mobiele telefoon. Door een verlaging in prijs komt het meten van fotosynthese binnen bereik van een grote doelgroep, waaronder kwekers en boeren. Maar het instrument is ook zeer geschikt voor het onderwijs. Planten- en natuurliefhebbers hebben aan het instrument een bijzondere gadget, waarmee ze hun kennis van de natuur kunnen verbreden. Dit artikel legt uit hoe de plantenfotosynthesemeter werkt en hoe je hem kunt gebruiken.

De fotosynthese reactie

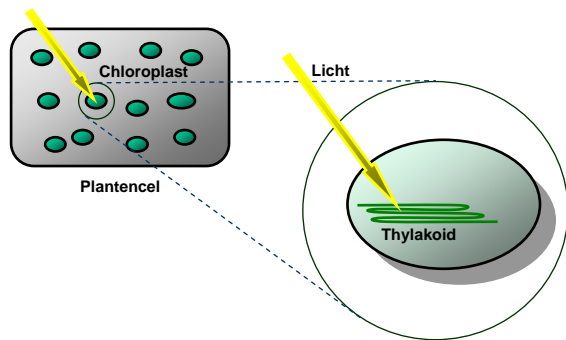
De plant is opgebouwd uit cellen, waarin zich bladgroenkorrels of *chloroplasten* bevinden (figuur 1). In deze bladgroenkorrels bevindt zich een membraam, de *thylakoid*, opgebouwd uit eiwitten en vetten. Hierin liggen verzamelingen van enkele honderden *chlorofyl*-moleculen ingebed, de zogenaamde *fotosystemen* (figuur 2). Deze verzorgen de energietoelevering voor de fotosynthese. Ze functioneren als antennes, die lichtdeeltjes (*fotonen*) opvangen. Fotosystemen absorberen vooral blauw en rood licht; groen licht wordt juist verstrooid. Daarom zijn planten groen.

Als het fotosysteem een foton opvangt, wordt de lichtenergie overgenomen door een electron, dat daardoor in een hogere baan komt. Dit verschijnsel heet *excitatie*. Het electron, in deze toestand ook *exciton* genoemd. Het exciton kan door resonantie-overdracht van molecuul naar molecuul springen en zo door het fotosysteem bewegen. Aan één zijde van de thylakoid bevindt zich een gespecialiseerd molecuul, dat het *reactiecentrum* wordt genoemd. Het reactiecentrum kan het exciton binden en daardoor ontstaat een elektrisch potentiaalverschil over de membraam. Het fotosysteem functioneert dus als een foto-electrische cel, die met behulp van licht een electronenstroom genereert. De electronen worden toegeleverd aan de fotosynthesereactie. Het gaat om een ingewikkelde reactieketen, die er per saldo als volgt uitziet:



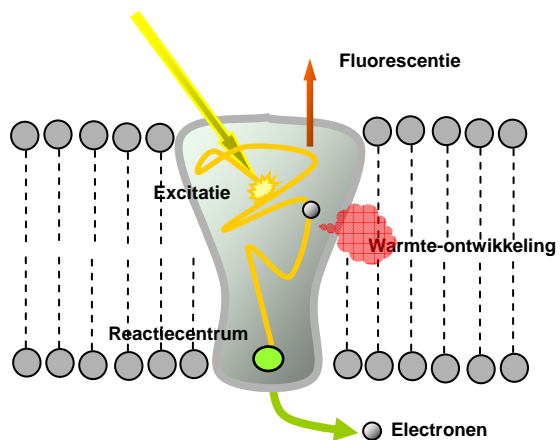
In feite zijn er twee fotosystemen, bekend als *PS2* en *PS1*, die in serie staan en de electronen trapsgewijs naar het benodigde energieniveau pompen. Om 1 electron te transporteren zijn daarom 2 fotonen nodig. Dus zijn 8 fotonen nodig om 1 molecuul CO_2 te binden en vast te leggen in de vorm van CH_2O : glucose.

Het chemische deel van de fotosynthesereactie verloopt veel langzamer dan de lichtreactie. De benodigde tijd voor het doorsturen van een electron vanaf het reactiecentrum is 10^{-4} s, terwijl het sluiten van een reactiecentrum door een exciton maar 10^{-8} s duurt. In de tijd dat het reactiecentrum gesloten is, kunnen meerdere excitaties plaats vinden.



Figuur 1: Schematische voorstelling van de plantencel met chloroplasten en daarin de thylakoid membraam.

De geëxciteerde toestand heeft echter een beperkte levensduur en als het exciton geen reactiecentrum ontmoet, of als dat al gesloten is, valt het terug in een lagere baan. De extra energie komt dan voornamelijk vrij in de vorm van warmte. In beperkte mate wordt bij terugvallen weer een foton uitgezonden. Dit verschijnsel heet *fluorescentie*. De "kleur" van de fluorescentie is naar langere golflengte verschoven. De geabsorbeerde fotonen liggen in het blauwe en rode golflengtegebied (400-700 nm, ook aangeduid als PAR: photosynthetic active radiation). De chlorofyl-fluorescentie ligt voor een belangrijk deel in het nabije infrarood.



Figuur 2: De schematische voorstelling van het fotosysteem toont de excitatie van een electron en de drie alternatieve energiewegen: fotosynthese, warmte-ontwikkeling en fluorescentie.

Het fotosyntheserendement

Er zijn in de plant talloze fotosystemen. In het donker zijn alle reactiecentra open, maar als er een beetje licht is, stelt zich een evenwicht in tussen de aanvoer van fotonen en de door de fotosystemen afgegeven elektronenstroom. Bij weinig licht is nog maar een klein aantal reactiecentra gesloten, maar als het lichtniveau toeneemt, wordt dit aantal steeds groter. Het gevolg daarvan is, dat excitonen steeds vaker een reactiecentrum treffen dat al gesloten is. Tengevolge daarvan kunnen ze hun energie alleen afstaan door warmte-ontwikkeling en fluorescentie. Met andere woorden: de benuttingsgraad van het licht, meestal genoemd het *fotosyntheserendement* (Φ_P) neemt af, terwijl het warmterendement (Φ_H) en fluorescentierendement (Φ_F) juist toenemen. Samen blijven deze rendementen gelijk aan 1 of 100%.

In het donker zijn alle reactiecentra open en is het fotosyntheserendement (Φ_P) het hoogste, maar haalt toch geen 100%. Het blijft zo, dat excitonen een zekere kans hebben te vervallen voor ze het reactiecentrum hebben ontmoet. Het fotosyntheserendement in het donker is voor gezonde planten ongeveer 82%. Van de resterende 18% gaat het overgrote deel naar warmte (17.5%) en een zeer klein deel naar fluorescentie (0.5%).

Bij *lichtverzadiging* zijn juist alle fotosystemen gesloten en is het fotosyntheserendement gelijk aan nul. De warmte-ontwikkeling en fluorescentie zijn dan ruim vijf keer zo hoog. Planten groeien dus bij weinig licht efficiënter dan bij veel licht.

Uit het voorgaande kan worden opgemaakt dat de bladgroenfluorescentie een zeer zwak maar variabel signaal is. Het is voor het blote oog vrijwel onzichtbaar omdat het opgaat in het aanwezige omgevingslicht. De dynamiek in de fluorescentie is echter aanzienlijk en deze kan informatie geven over de fotosynthese. Omdat de fluorescentie zo zwak is en verzinkt in het omgevingslicht, moeten we een truc toepassen om deze te kunnen meten.

Meting van fluorescentie en fotosynthese

De genoemde truc bestaat hierin, dat we fluorescentie met een speciale *excitatielichtbron* opwekken, die zich duidelijk onderscheidt van het omgevingslicht. Dit doen we door deze lichtbron te *moduleren*, dat wil zeggen, de lichtbron wordt met een bepaalde frequentie aan en uit gezet. De zo opgewekte fluorescentie is ook gemoduleerd, in tegenstelling tot de door omgevingslicht opgewekte fluorescentie. We kunnen nu de fluorescentie meten met een lichtgevoelige diode en electronica gebruiken om het gemoduleerde deel van het signaal te scheiden van het niet gemoduleerde deel. De selectief gemeten fluorescentie (F), die wordt opgewekt door een gemoduleerde lichtbron van vaste sterkte, is een maat voor het fluorescentierendement van de plant (Φ_F).



Figuur 3: De plantenfotosynthesemeter (PPM-100) met excitatielichtbron (links), verzadigingslichtbron (midden) en sensor voor meting van de fluorescentie (rechts).

Bij deze meting is het ook noodzakelijk om het excitatielicht spectraal te scheiden van het fluorescentielicht, anders zou gereflecteerd excitatielicht kunnen worden meegemeten en ten onrechte worden aangemerkt als fluorescentie. Dit gebeurt met behulp van optische filters. Voor de excitatielichtbron komt een filter dat alleen PAR doorlaat (300-700 nm), terwijl voor de fotodiode juist een filter komt dat zichtbaar licht tegenhoudt en alleen infrarood doorlaat (>700 nm).

Nu zijn we niet alleen geïnteresseerd in de chlorofyl-fluorescentie, maar juist ook in de informatie die de fluorescentie kan geven over het fotosyntheserendement (Φ_P). Deze laatste slag wordt gemaakt door middel van een extra meting. Deze wordt uitgevoerd bij zeer hoog licht, dat wordt opgewekt met een aparte *verzadigingslichtbron*. Deze werpt gedurende korte tijd licht met een sterkte van ca. 2x het zonlicht op het blad. Daardoor worden in korte tijd (ca. 0,5 s) alle fotosystemen in het blad gesloten en wordt het fotosyntheserendement gelijk aan nul ($\Phi_P=0$). Het fluorescentierendement bereikt dan zijn maximale waarde (Φ_{Fm}) en wordt gemeten.

Samenvattend, bestaat de fluorescentiefotosynthesemeting dus eigenlijk uit twee aparte metingen onmiddellijk na elkaar. De eerste meting (F) is een maat voor het fluorescentie rendement bij omgevingslicht (Φ_F) en de tweede meting (F_m) is een maat voor het maximale fluorescentie rendement bij lichtverzadiging (Φ_{Fm}). Met betrekking tot deze twee metingen geldt achtereenvolgens:

$$\Phi_P + \Phi_H + \Phi_F = 1 \quad (1)$$

$$\Phi_{Hm} + \Phi_{Fm} = 1 \quad (2)$$

Voorts is gebleken, dat de warmte-ontwikkeling en fluorescentie in vaste verhouding tot elkaar staan:

$$\Phi_F / \Phi_H = \Phi_{Fm} / \Phi_{Hm} = c \quad (3)$$

Uit bovenstaande drie vergelijkingen kan eenvoudig worden afgeleid dat:

$$\Phi_P = 1 - \Phi_F / \Phi_{Fm} = 1 - F / F_m \quad (4)$$

Als de meting in het donker wordt uitgevoerd, aan een aan het donker aangepaste plant, dan wordt het fotosyntheserendement als volgt genoteerd:

$$\Phi_{P0} = 1 - \Phi_{F0} / \Phi_{Fm} = 1 - F_0 / F_m \quad (5)$$

Bij alle in goede conditie verkerende planten is de gemeten waarde van het fotosyntheserendement in het donker (Φ_{P0}) ongeveer 82%.

De meting van het fotosyntheserendement, zoals hier beschreven, is geïmplementeerd op de PPM-100 fotosynthesemeter.

Metten van de fotosynthesesnelheid

Hoewel meting van het fotosyntheserendement een aantal belangrijke en directe toepassingen heeft, is deze meting niet gemakkelijk te interpreteren in termen van groei, d.w.z. de gewichtstoename van planten. Daarom wordt met de PPM-200 ook een volgende stap gezet: het meten van de *fotosynthesesnelheid* (P). Hiertoe wordt een extra sensor aan het instrument toegevoegd, die het lichtniveau meet op een diffuus reflecterend wit vlakje naast het blad. Voor deze sensor is een optisch filter geplaatst, dat alleen het fotosynthetisch actieve licht (PAR) doorlaat.

De lichtsterkte op dit vlakje, en dus op het blad, wordt gemeten in micromol/m²s. Dit is een maat voor de hoeveelheid fotonen die per tijds- en oppervlakte-eenheid op het blad valt. We vinden de fotosynthesesnelheid (P) door het fotosyntheserendement te vermenigvuldigen met de sterkte van het opvallende fotosynthetisch actieve licht:

$$P = \Phi_P \cdot PAR \text{ (micromol/m}^2\text{s)} \quad (6)$$

De fotosyntheselichtcurve

We hebben al betoogd dat Φ_P zelf ook afhankelijk is van het lichtniveau en dat de waarde van Φ_P daalt bij toenemend licht. We kunnen nu proberen ons begrip voor de relatie tussen fotosynthese en licht langs theoretische weg iets verder te voeren. Daartoe beschouwen we het evenwicht van electronentoevoer en -afvoer aan weerskanten van het reactiecentrum. We merken allereerst op, dat alle reactiecentra open zijn in het donker bij $\Phi_{P0} \approx 0.82$. Bij verzadigend licht zijn alle centra gesloten ($\Phi_P = 0$). De mate van sluiting (C) kan dus worden gegeven door:

$$C = 1 - \Phi_P / \Phi_{P0} \quad (7)$$

Nu is de kans op sluiting van reactiecentra proportioneel met het aantal open centra: 1-C. De aanvoer van excitonen is dus (1-C)*PAR. Aan de andere kant is de afvoer van electronen evenredig met de hoeveelheid gesloten centra (C). De bijbehorende electronenstroom kan worden gekwantificeerd door aan de reactieketen een effectieve weerstand *r* toe te kennen. De afvoer van electronen voor fotosynthese is dan gelijk aan C/r. Nu zal de sluitingsgraad van de reactiecentra (C) zich zo instellen, dat aanvoer en afvoer van electronen aan elkaar gelijk zijn. Dan is dus:

$$(1-C) PAR = C/r \quad (8)$$

Daarna volgt door eliminatie van C uit (7) en (8):

$$\Phi_P = \Phi_{P0} / (1 + r.PAR) \quad (9)$$

Tenslotte volgt als uitdrukking voor de fotosynthesesnelheid:

$$P = \Phi_P \cdot PAR = \Phi_{P0} PAR / (1 + r.PAR) \quad (10)$$

Het gevonden verband tussen fotosynthese en licht is hyperbolisch. Bij hoge lichtintensiteit nadert de fotosynthesesnelheid tot een maximum waarde:

$$P_m = \Phi_{P0} / r \quad (11)$$

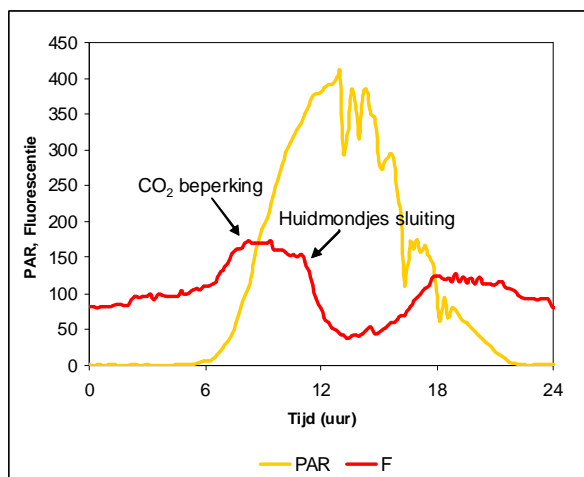
Het gevonden verband is ook gewasspecifiek omdat verschillende plantensoorten een verschillende effectieve weerstand (r) hebben. De waarde van r kan bovendien toenemen als bij tekort aan water de huidmondjes sluiten en de CO₂ opname afneemt. Het hyperbolische verband (10) wordt bij meting met de PPM ook inderdaad gevonden.

Fotosysteem de-activatie

Het eerder genoemde maximale fluorescentie rendement (Φ_{Fm}) kan worden gezien als een maat voor het aantal fotosystemen dat een bijdrage levert aan het electronentransport voor fotosynthese. Nu blijkt echter, dat bij toenemend licht een steeds lagere maximum fluorescentie (Φ_{Fm}) wordt gemeten. Daaruit moet de conclusie worden getrokken, dat bij toenemend licht het aantal fotosystemen, dat een bijdrage levert aan de fotosynthese, afneemt. Dit wordt fotosysteemdeactivatie of foto-inhibitie genoemd. Deactivatie ontstaat door een overmaat aan excitatie waardoor (delen van) fotosystemen worden beschadigd. Dit effect draagt bij aan vermindering van de fotosynthese, maar is niet opgenomen in de berekening van het fotosyntheserendement volgens

$$\Phi_P = 1 - \Phi_F / \Phi_{Fm} \quad (12)$$

Immers, Φ_F en Φ_{Fm} worden door de-activatie in gelijke mate verlaagd. Er is dus geen effect op het berekende fotosyntheserendement Φ_P .



Figuur 4: Typisch verloop van de bladgroen-fluorescentie (F , rood) gedurende een zonnige dag. Al vroeg in de ochtend wordt de CO_2 opname beperkend voor de fotosynthese: De-activatie compenseert toenemende excitatie en daardoor vlakkt de fluorescentie af. Kort voor het middaguur treedt sluiting van de huidmondjes op en kan bijna geen CO_2 meer worden opgenomen. Het gevolg is een zeer sterke de-activatie en vermindering van de fluorescentie.

Toch veroorzaakt de-activatie een vermindering van fotosynthese. Om daarmee rekening te houden wordt vergelijking (6) vermenigvuldigd met een de-activatiefactor Q . We schrijven voor de fotosynthese:

$$P = Q \cdot \Phi_P \cdot \text{PAR} \quad (\text{micromol/m}^2\text{s}) \quad (13)$$

Deze de-activatiefactor Q kan worden gevonden uit de verhouding tussen de gemeten maximale fluorescentie ten opzichte van eenzelfde referentiemeting in een toestand waarbij nog geen de-activatie heeft plaats gevonden (Φ_{Fm}), bijvoorbeeld vlak voor zonsopgang.

$$Q = \Phi_{Fm} / \Phi_{Fmr} \quad (14)$$

Betekent deactivatie schade aan de plant?

Fotosysteem de-activatie kan worden opgevat als schade aan de plant. Dat is in zekere zin waar. Aan de andere kant vormt de-activatie ook een noodzakelijk antagonistisch element in de regeling van het elektronentransport. Het zorgt ervoor, wanneer de aanvoer van CO_2 tekort schiet (en dat is in de volle zon al snel het geval), dat de overmaat aan excitatie-energie wordt omgezet in warmte. Deactivatie is dus een normaal en noodzakelijk regelproces in planten.

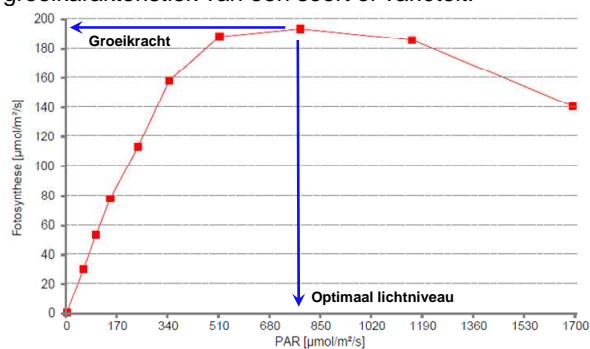
De-activatie begint al bij weinig licht en tempert de elektronenstroom. Uit meting blijkt, dat zolang geen huidmondjessluiting optreedt, de deactivatiefactor Q een vrijwel lineaire functie is van de sluitingsgraad van de reactiecentra (6). De elektronenstroom nadert zijn maximum waarde als deze in balans is met de CO_2 -opname. Bij toenemend licht kan de fotosynthese door CO_2 -limitatie niet meer toenemen en wordt de elektronenstroom in bedwang gehouden door toenemende de-activatie. Als, door tekort aan water, sluiting van de huidmondjes optreedt, neemt

de de-activatie sterk toe en kan wel 80-90% worden ($Q=0,1-0,2$). Zie figuur 4. In zonlicht kan sterke de-activatie al vòòr de middag optreden. Herstel vereist een aantal uren en vindt meestal plaats in de namiddag en avond. Dit betekent, dat bij sterke de-activatie overdag, Q in de namiddag relatief laag is. Daardoor is de fotosynthese inefficiënt en de gewasgroei niet optimaal. In de tuinbouw betekent een verminderde groei in het algemeen economische schade. Daarom worden in kassen lichtschermen gebruikt om het licht te temperen. Daarbij rijst wel een nieuwe vraag: bij welke lichtsterkte moeten de schermen dicht? Gebeurt dat te vroeg, dan treedt productieverlies op. Gebeurt het te laat, dan kan schade ontstaan. Met behulp van fluorescentiefotosynthesemetingen kan deze vraag worden beantwoord. Met name de hierna te bespreken PPM-300 is hierbij een nuttig instrument.

Meten van de fotosynthese-lichtcurve

De PPM-300 is niet alleen geschikt voor het meten van de fotosynthesesnelheid, maar beschikt daarnaast over de mogelijkheid om op geautomatiseerde wijze een complete fotosynthese-lichtcurve (PLC) te meten. Daartoe wordt de verzadigingslichtbron niet alleen gebruikt om een verzadigende lichtpuls toe te dienen, maar ook om een bepaald lichtniveau op de plant te creëren. Door middel van een voorgeprogrammeerd meetprotocol kan dan in een aantal stappen een complete lichtcyclus worden doorlopen, die de plant anders alleen ondergaat gedurende een daglichtperiode.

In de praktijk wordt het instrument en de plant in een betrekkelijk donkere ruimte geplaatst (onder een doos of doek mag ook). De plant krijgt dan ca. 10 minuten om zich aan het lichtniveau aan te passen. Vervolgens wordt een eerste meting van Φ_F , Φ_{Fm} en PAR gedaan en wordt de bijbehorende fotosynthesesnelheid P door het instrument berekend. Vervolgens wordt automatisch een hoger lichtniveau ingesteld en wordt de cyclus van aanpassing en meting herhaald. Dit gaat zo door, tot in 6 tot 10 metingen een lichtbereik van 0 tot ca. 1500 micromol/m²s is doorlopen. Tenslotte wordt een automatisch meetrapport gegenereerd, met alle data en de geplote curve van P als functie van PAR. Deze *fotosynthese-lichtcurve* (PLC) is de belangrijkste groeikarakteristiek van een soort of variëteit.



Figuur 5: Fotosynthese-lichtcurve, gemeten met de PPM-300. Aangegeven zijn de groeikracht en het optimale lichtniveau. Bij hogere lichtniveau's treedt, door verdere de-activatie, afname van de fotosynthese op.

Er zijn twee belangrijke gewaseigenschappen, die uit deze curve kunnen worden afgelezen: (a) de *groeikracht* van de plant, d.w.z. de maximale fotosynthesesnelheid, en (b) het *optimale lichtniveau* waarbij deze groei wordt bereikt en waarboven de plant beter kan worden afgeschermd van meer licht.

Berekenen van droge-stof-productie

De fotosynthesesnelheid van een plant, en meer specifiek de groei, wordt gemeten in micromol per vierkante meter per seconde. We kunnen dit omrekenen naar droge-stof-productie, ofwel de toename van het drooggewicht van de plant. Stel, de groei van een plant is 200 micromol/m²s. We hebben eerder gezien dat 8 fotonen nodig zijn om één molecuul CO₂ te binden tot glucose (CH₂O). Het molecuulgewicht van glucose is 12+2*1+16=30 microgram/micromol. De glucose productie wordt dan 200*30/8 = 750 microgram/m²s ofwel 2,7 gram/m²uur. Dit is de bruto productie. Ongeveer 25% van de glucose wordt weer verbruikt voor de levering van energie aan processen in de plant. Derhalve kan de netto droge-stof-productie bij benadering geschat worden op 0.75*2.7 = 2 gram/m²uur. We hebben dus met betrekking tot de droge-stof-productie de volgende vuistregel:

$$100 \text{ micromol/m}^2\text{s} \rightarrow 1 \text{ gram/m}^2\text{uur}$$

Toepassingen

Op basis van het gemeten fotosyntheserendement (Φ_P) zijn al in de jaren '90 een aantal boeiende toepassingen ontwikkeld. Metingen van het fotosyntheserendement, uitgevoerd bij een vast lichtniveau, voorspellen de houdbaarheid van potplanten en het vaasleven van snijbloemen. Ook is het zo mogelijk om de *kwaliteit* van fruit te beoordelen.

De PPM heeft ook interessante toepassingen bij *selectie* en *veredeling* van planten. In Canada is de PPM uitgebreid toegepast om zaailingen van sparren te selecteren op koudresistentie. Daartoe werden ze aan zeer lage temperatuur blootgesteld en vervolgens gemeten. Met zaailingen die, ondanks de behandeling, een relatief hoog fotosyntheserendement laten zien, wordt dan verder gekweekt.

Een andere praktische toepassing van het instrument is het beoordelen van de *herbicide-effectiviteit*. Het is moeilijk deze bestrijdingsmiddelen in de juiste, beperkte hoeveelheid te doseren. Bij een teveel dreigt vervuiling van grondwater en schade aan de natuur. In de jaren '90 is door PRI in Wageningen de *MLHD* methode ontwikkeld (minimum lethale herbicide dosering). Op basis van proeven zijn tabellen opgesteld, die een verband leggen tussen de ontwikkeling van het onkruid en de minimumdosering, die nodig is voor goede bestrijding. Deze doseringen zijn echter dusdanig laag, dat de boer het effect niet ziet. Zou hij twee weken later terugkomen en het onkruid groeit, dan is de schade groot. De oplossing is om twee dagen na de bespuiting met de PPM het

fotosyntheserendement te meten. Dat moet dan lager zijn dan 20%. In de periode 2005-2009 heeft een consortium, onder leiding van EARS, de *MLHD* methode succesvol in China geïntroduceerd. In maïs werd 50-70% herbicidevermindering bereikt, terwijl de opbrengst met bijna 7% steeg.

Een interessante toepassing in de tuinbouw is de regeling van licht en water. Samen met DLV-Plant werd in het project Plant Intelligente Regelsystemen in de Glastuinbouw (PIRSIG) een systeem ontworpen en beproefd, om lichtschermen aan te sturen op basis van PPM-metingen. *Roos*, *Schefflera* en *Spathiphyllum* werden zo, op basis van eigen welbevinden, effectief en automatisch beschermd tegen overbelichting, zonder dat ingrijpen van de teler nodig was.

De miniPPM

EARS heeft recent een nieuw meetprincipe ontwikkeld, waarbij excitatie, lichtconditionering en verzadiging in één lichtbron zijn verenigd. Dit heeft geleid tot een nieuw instrument dat niet veel groter is dan een mobiele telefoon: de *miniPPM*. Mede door prijsverlaging komt de fotosynthesemeter zo binnen bereik van een grotere doelgroep. Gedacht wordt aan boeren, tuinders, scholen en planten- en natuurliefhebbers. Het instrument is ook zeer geschikt voor het biologiepracticum. De *miniPPM* komt juni 2010 op de markt.

Nadere informatie

Voor meer informatie over de toepassing van fluorescentie-fotosynthesemetingen kunt U contact opnemen met:

Andries Rosema of Greg de Vries
EARS Plant Photosynthesis Monitoring BV
Kanaalweg 1, 2628 EB DELFT
Tel. 015-2562404
Email: ppm@ears.nl
Web: www.ears.nl/ppm



Figuur 6: Het prototype van de *miniPPM*. Het instrument is klein, economisch en nauwkeurig. Een druk op de knop volstaat om binnen 1 s een fotosynthesemeting te doen.