

Optimaal spectrum voor assimilatielampen

Een literatuurstudie

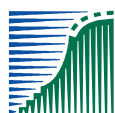
E. (Ernst) van Rijssel

© 2005 Wageningen, Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.

Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden veeelvoudigd, 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 Praktijkonderzoek Plant & Omgeving.

Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V. is niet aansprakelijk voor eventuele schadelijke gevolgen die kunnen ontstaan bij gebruik van gegevens uit deze uitgave.

PPO Publicatienr.; €,...



**landbouw, natuur en
voedselkwaliteit**

Productschap  **Tuinbouw**

Projectnummer: 41313032

Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.

PPO-glastuinbouw

Adres : Linnaeuslaan 2a
: 1431 JV Aalsmeer
Tel. : 0297 - 352525
Fax : 0297-352270
E-mail : info.ppo@wur.nl
Internet : www.ppo.wur.nl

Inhoudsopgave

pagina

1	INLEIDING.....	5
2	LICHTABSORPTIE DOOR BLAD EN GEWAS	6
2.1	Absorptie door chlorofyl a en b	7
2.2	Absorptie door caroteen.....	8
2.3	Effect van lichtkleur op de vorming van fotosynthetisch actieve pigmenten	8
2.4	Absorptie door anthocyaan	9
2.5	Absorptie van UV	9
2.6	Effect van de lichtintensiteit op de lichtabsorptie (stand van de chloroplasten).....	10
2.7	Samenwerking tussen en concurrentie met fotosynthetisch actieve pigmenten.....	10
2.8	Conclusies	10
3	HET ACTIESPECTRUM VAN LEVEND BLAD.....	11
3.1	Het actiespectrum en de lichtabsorptie door de fotosynthetisch actieve bladpigmenten	11
3.2	Fotosynthese rondom 400nm	13
3.3	Fotosynthese rondom 500nm	13
3.4	Fotosynthese rondom 700nm	14
3.5	Conclusies	14
4	SUBOPTIMALE ACTIVITEIT FOTOSYNTHESE	15
4.1	Reacties van huidmondjes op lichtkwaliteit.....	15
4.1.1	Aanleg, aantal en grootte, van de huidmondjes.....	15
4.1.2	Gedrag van de huidmondjes	15
4.2	Conclusies	16
5	EFFECT LICHTSPECTRUM OP ASSIMILATENVERDELING	17
5.1	Morfologische effecten.....	17
5.1.1	Invloed op de productkwaliteit.....	17
5.2	Invloed lichtspectrum op de verwerking van assimilaten	18
5.3	Beïnvloeding van de LAI en drogestofproductie	18
5.4	Conclusies	18
6	LICHTSPECTRUM EN BLADTEMPERATUUR	20
6.1	Conclusies	20
7	ANTWOORD OP DE ONDERZOEKVRAGEN	21
8	LITERATUUROVERZICHT	23

1 Inleiding

De huidige generatie assimilatielampen is geselecteerd uit het gehele assortiment beschikbare lampen uit de verlichtingsindustrie. Bij het testen van de diverse lampen voor assimilatiebelichting bleek dat gasontladinglampen met een hoge lichtopbrengst redelijk tot goed bruikbaar waren om plantengroei te stimuleren. Het verschil in groei en ontwikkeling onder de diverse lampen was relatief klein ondanks grote verschillen in lichtspectrum. Economische factoren als lichtrendement, levensduur en prijs hebben de doorslag gegeven voor de keus van de HPS-lampen. Hoewel het spectrum van deze lamp sterk afwijkt van het zonlicht, figuren 1 en 2, voldoet deze lamp tot op heden goed.

De groei van de markt voor assimilatielampen biedt nu mogelijkheden voor de ontwikkeling van een meer specifiek op de glastuinbouw gerichte assimilatielamp. Een specifieke ontwikkeling vraagt om goed onderbouwde eisen waaraan het product moet voldoen, vooral over de eisen die de plant stelt aan het lichtspectrum van de lamp bestaat onvoldoende duidelijkheid. Planten hebben licht nodig voor de fotosynthese, maar kunnen ook fotomorfogenetisch op licht reageren. Voor het assimilatieproces wordt aangenomen dat niet het aantal lux maar het aantal fotonen in het golflengtegebied tussen 400 en 700 nm relevant is. De gewasontwikkeling, de morfogenese, kan ook op licht reageren en hierbij is bekend dat het gewas reageert op de hoeveelheid blauw in het spectrum en op de verhouding Rood/Verrood licht. Verstoring van de natuurlijke ontwikkeling moet worden voorkomen, eventueel met aangepaste teeltmaatregelen.

Dit onderzoek hoopt een antwoord te vinden op onderstaande vragen:

1. Is de doelstelling: maximaliseren van de lampoutput in $\mu\text{mol/ per Watt}$ opgenomen vermogen juist? Met andere woorden zijn alle fotonen even relevant?
2. Is de afgrenzing 400-700 nm juist of is er een overgangszone?
3. Is de benodigde hoeveelheid blauw in het lampspectrum een absolute of een relatieve (%) hoeveelheid?
4. Is er sprake van een optimale blauw/rood verhouding en hoe breed is dan dit optimum?
5. Is er een optimale rood/verrood verhouding in het lampspectrum en hoe breed is dit optimum?
6. Wat is de definitie van rood en verrood licht, nauwe of ruimere afgrenzing?
7. Heeft het lichtspectrum van de lamp invloed op de assimilatenverdeling binnen de plant?
8. Kan infrarode straling van de lamp schade aan de plant aanrichten?
9. Heeft het lampspectrum invloed op de lichtreflectie door het gewas?

Deze literatuurstudie zal ingaan op de kennis die op bovengenoemde terreinen al beschikbaar is. De studie wordt uitgevoerd binnen een tijdsbestek van ca. 100 uur.

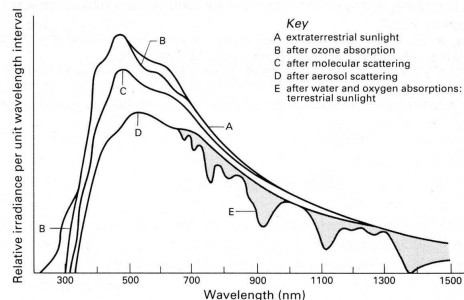
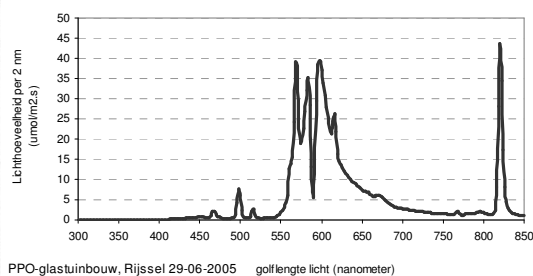


Figure 3.1 The spectrum of sunlight, progressively modified by various processes as it penetrates the atmosphere.



PPO-glastuinbouw, Rijssel 29-06-2005 golflengte licht (nanometer)

Figuur 1: Spectrale verdeling van zonlicht

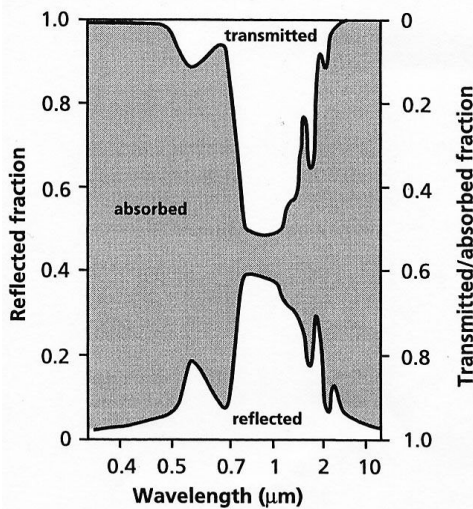
Figuur 2: Spectrale verdeling Philips Greenpower

De studie blijft beperkt tot de toepassing van assimilatielampen als aanvulling op het daglicht bij de relevante gewassen; snijbloemen, bloeiende potplanten en vruchtgroenten onder glas. De studie houdt verder rekening met een geringe hoeveelheid daglicht in de winter zoals deze voorkomt in landen boven de 50^e breedtegraad.

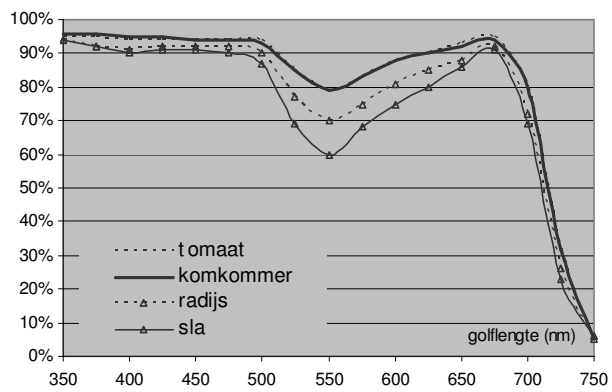
2 Lichtabsorptie door blad en gewas

Blad absorbeert het grootste deel van het opvallende licht. De straling tot een golflengte van ruim 700 nm wordt voor ca. 90% geabsorbeerd. De nabij infrarode straling uit het zonnenspectrum (NIR = 800-1500 nm) wordt slechts voor een zeer gering deel van < 10% geabsorbeerd, figuur 3. De normale warmtestraling, >1500 nm wordt wel weer geabsorbeerd (Spaargaren). De groene kleur van bladeren is toe te schrijven aan de relatief hoge reflectie en transmissie van de groene tinten, 500-600nm, in het lichtspectrum, figuur 4.

De absorptiecurve van rood blad zoals rode kool absorberen ook vrijwel groene tinten uit het spectrum met slechts een kleine dip rond 650nm, zie 2.4.



Figuur 3: Absorptiecurve blad



Figuur 4: Absorptiecurve glastuinbouwgewassen (bron McCree)

De lichtabsorptie van levend blad wordt bepaald door zowel de lichtreflectie als de lichttransmissie van het blad te meten. Het is de lichtabsorptie is van het totaal aan pigmenten en andere stralingsabsorberende stoffen in het blad. Van de pigmenten in het blad is het Chlorofyl, ofwel het bladgroen, het meest bekende pigment. Andere pigmenten zijn bekend omdat ze de bloem- en bladkleur van planten bepalen, bijvoorbeeld Caroteen en Anthocyaan. Tot slot zijn er pigmenten en lichtabsorberende stoffen bekend omdat ze invloed hebben op onder andere bladgrootte, bladstand, stengelstrekking en bloei, zoals Fytochroom en Crytochroom.

Een aantal pigmenten is betrokken bij de fotosynthese, de binding van CO₂ en de vorming van suikers. Chlorofyl is hierbij het meest bekend omdat dit pigment de lichtenergie opneemt en doorgeeft naar het proces waarin CO₂ en H₂O in suiker wordt omgezet (Taiz&Zeiger). Er bestaan twee vormen van het Chlorofyl a/b. Daarnaast speelt ook caroteen een rol omdat dit pigment de opgenomen lichtenergie efficiënt doorgeeft aan chlorofyl (McCree 1976).

De lichtabsorptie van bladpigmenten kan zowel worden gemeten aan opgeloste pigmenten als in levend blad. Dit literatuuroverzicht is gericht op de absorptie door de pigmenten met een hoge lichtabsorptie om daarmee inzicht te geven in de activiteit van de fotosynthetische actieve pigmenten van planten.

Meting van lichtabsorptie door pigmenten gebeurt meestal aan opgeloste pigmenten. Een bladmonster wordt vermalen en er wordt aceton aan toegevoegd (Inada 1980). De absorptie door de opgeloste pigmenten kan gemeten worden in een mengsel van de pigmenten zoals ze in het blad voorkomen maar ook in een oplossing waarin een afzonderlijk pigment uit deze oplossing is geïsoleerd.

Inada heeft een mogelijkheid gevonden om de lichtabsorptie van pigmenten ook in levend blad te kunnen meten. Hij doet dit door de lichtabsorptie te bepalen van bladmonsters van (rijst)cultivars met een pigmentdeficiëntie. Door vergelijking van de gevonden curves van bladeren met en zonder pigmentdeficiëntie heeft hij de absorptie van enkele pigmenten elk afzonderlijk vastgesteld, figuur 5 (Inada 1980). De meetuitkomsten van levend blad en extracten verschillen van elkaar, vooral de dip in het

Figuur 5: Absorptiespectra van de fotosynthetisch actieve pigmenten, gemeten in levend blad. Bron Inada 1980

golflengtegebied 500-600nm is bij metingen aan levend blad veel kleiner dan bij metingen aan extracten (Inada 1980). Dit rapport beperkt zich tot de absorptie in levend blad omdat fotosynthese een proces is in levend blad is. De absorptie gemeten aan blad zonder pigmenten, wit blad, geeft aan wat de bijdrage van de pigmenten is aan de lichtabsorptie van normaal blad. Vanuit de absorptiecurves van de afzonderlijke pigmenten en de pigmentsamenstelling in blad van normale planten en planten met

Figuur 6: De bijdrage van de afzonderlijke pigmenten aan het absorptiespectrum van levend blad. Bron Inada 1980.

een pigmentdeficiëntie kon een schets worden gemaakt van de bijdrage van de afzonderlijke pigmenten aan de totale absorptie van een blad. Deze constructie geeft aan dat de fotosynthetisch actieve pigmenten een grote bijdrage leveren aan de lichtabsorptie van een blad, maar ook dat vrijwel alle UV ook door pigmentloos blad wordt geabsorbeerd, figuur 6, Inada 1980.

De metingen verricht bij rijst zijn vrij algemeen toepasbaar. Consumptiegewassen hebben een vrij constante mix van pigmenten in de chloroplasten. Daarom zijn de actiespectra van diverse soorten veelal goed vergelijkbaar (McCree 1976).

Alle metingen aan de lichtabsorptie van blad hebben betrekking op de absorptie van één enkel blad. Een gewas heeft een bladmassa die bestaat uit een aantal onder elkaar liggende bladlagen. Dit betekent dat het doorgelaten licht, de transmissie, niet op de grond maar op een volgende bladlaag terecht komt en dus voor een zeer groot deel alsnog door het gewas wordt geabsorbeerd. Zelfs het gereflecteerde licht komt voor een deel op andere bladeren terecht omdat het bovenste blad geen gesloten vlak vormt en ook lang niet altijd horizontaal gepositioneerd is. De lichtabsorptie van een gewas is daarom nog hoger dan de absorptie door een enkel blad en de dip in het groen is voor een gewas minder diep dan voor een enkel blad. Het verschil tussen de absorptie door een blad en een gewas is wel afhankelijk van de gezagsstructuur. Opvangen van gereflecteerd licht lukt beter bij hoog opgaande gewassen zoals tomaat groter zijn dan bij compacte gewassen zoals sla.

2.1 Absorptie door chlorofyl a en b

Beide varianten van chlorofyl leveren in intact blad een bijdrage aan de lichtabsorptie. De grootte van deze bijdrage is onderzocht via bepalingen aan blad van normale rijstplanten en mutanten daaruit (Inada 1980). De mutanten missen ofwel alleen het chlorofyl-b of alle chlorofyl. Uit metingen van de absorptie aan het blad van normale rijst en aan mutanten daarvan is afgeleid wat de bijdrage is van chlorofyl. Chlorofyl-a levert verreweg de hoogste bijdrage aan de lichtabsorptie van (rijst)bladeren en chlorofyl-b voegt daar iets aan toe, vooral in het traject tussen 450 en 650 nm, figuur 6. Wat opvalt, is dat de bijdrage van chlorofyl-a/b aan de absorptie van het blad in het blauwe gebied (400-500nm) veel kleiner is dan in het rode gebied (600-700nm).

De relatief geringe absorptie door het chlorofyl a/b in het blauwe gebied ligt niet aan een geringe absorptie door het chlorofyl zelf. Bij geïsoleerd chlorofyl in aceton liggen de absorptiepieken in blauw en rood voor beide chlorofylvormen wel op gelijke hoogte. De lage absorptie wordt dus veroorzaakt door de concurrentie met andere pigmenten en andere lichtabsorberende stoffen.

De concentratie aan chlorofyl in het blad is deels erfelijk bepaald (Inada 1980). Rijstmutanten en andere cultuurgewassen

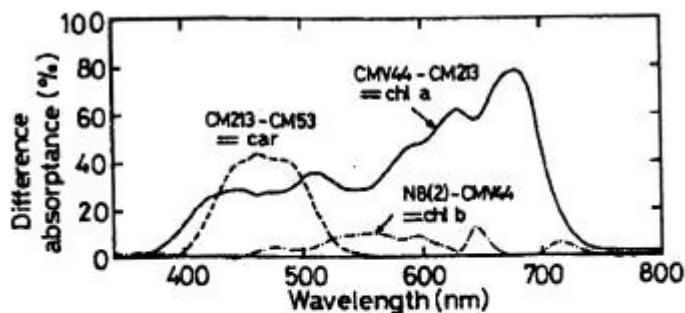


Fig. 4. Absorbance spectra due to chlorophylls a and b and carotenoids in a single leaf obtained from the difference absorbance between the indicated two mutant strains of rice.

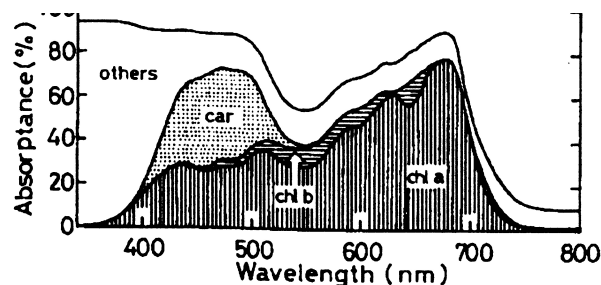


Fig. 5. Participation of individual pigments in the absorbance spectrum of a single leaf. The uppermost curve corresponds to that of N 8 (2) in Fig. 3.

kunnen daarin verschillen vertonen waardoor de bladkleur en de lichtabsorptie van gewas tot gewas verschilt. Bij bestudering van het effect van bladkleur bleek dat de lichtabsorptie bij 560nm aanmerkelijk kon verschillen (Inada 1977). Een hoge lichtabsorptie bij 560nm bleek echter een negatief effect te hebben op het efficiënt benutten van blauw licht. De afwijkende bladkleuren kwamen voor bij enkele houtige gewassen zoals Pinus, Citrus en Thee en niet bij kruidachtige gewassen. Voor de assimilatiebelichting in kassen is dit nauwelijks relevant.

2.2 Absorptie door caroteen

Caroteen absorbeert energie en geeft de geabsorbeerde energie efficiënt door aan het chlorofyl (McCree 1976). Op deze manier behoort caroteen tot de fotosynthetisch actieve pigmenten.

Het traject waarin caroteen licht absorbeert ligt vooral in het gebied van het blauwe licht, 400-520nm. Bij metingen aan intact (rijst)blad blijkt dat de absorptie door caroteen en chlorofyl op een vrijwel gelijk niveau ligt. De lichtabsorptie door caroteen in het gebied van 400-430nm wordt beperkt door stoffen die ook in pigmentloos blad voorkomen (Inada 1980).

Bij metingen aan planten met pigmentdeficiënties ligt de absorptie door caroteen op eenzelfde niveau als van chlorofyl-a (Inada 1980).

2.3 Effect van lichtkleur op de vorming van fotosynthetisch actieve pigmenten

Blad, ontwikkeld in blauwe, rode of neutraal gekleurde plastic doosjes, liet nauwelijks verschil zien in het absorptiespectrum. De doosjes lieten alle kleuren door, 20-70%, doch relatief veel blauw of rood (Inada 1977). Bijbelichting met gekleurd licht zal dus geen effect hebben op de pigmentvorming in het blad en de mate van lichtabsorptie, figuur 7.

Figuur 7: Effect van de lichtkleur bij ontwikkeling van blad op de lichtabsorptie en het actiespectrum.

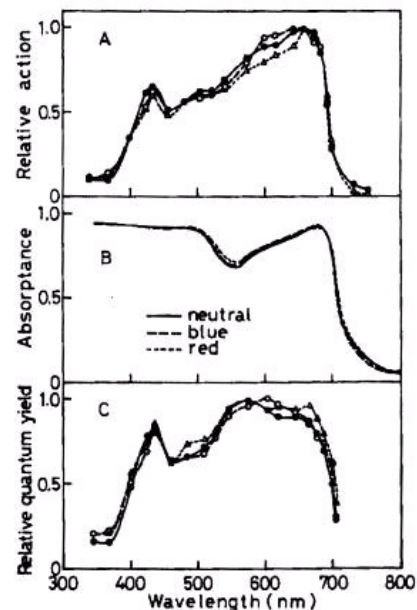


Fig. 7. Variation in the spectral curves of action (A), absorbance (B) and quantum yield (C) for rice leaves developed under different light qualities.

2.4 Absorptie door anthocyaan

Anthocyaan in het blad zorgt voor een rode of paarse bladkleur. Anthocyaan effecten zijn het best te zien in jong blad waarin het gehalte aan chlorofyl nog beperkt is. Anthocyaan verhoogt de absorptie in het golflengtegebied tussen 500-600nm. Anthocyaan houdend blad zonder Chlorofyl vertoont geen fotosynthetische activiteit, figuur 8a, A (Inada 1977). De lichtabsorptie door Anthocyaan zorgt dus voor een lagere absorptie door chlorofyl en een verlaagde fotosynthese ten opzichte van groen blad, figuur 8b, C (Inada 1977).

Anthocyaan komt bij belichte kasteelten vooral voor in roos. Het jonge blad is roodachtig van kleur. Een belangrijk deel van de groene tinten in het lichtspectrum zullen door het Anthocyaan niet doordringen tot de fotosynthetisch actieve pigmenten.

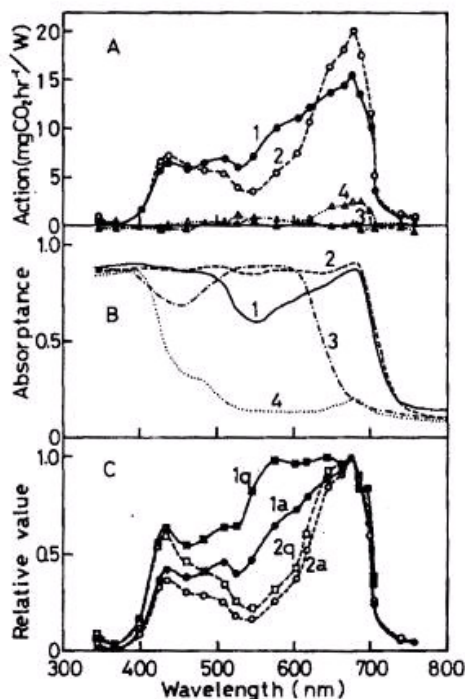


Fig. 5. Comparison of the spectral curves of action (A and C), absorbance (B) and quantum yield (C) among the leaves with different coloration in flowering kale. Curve 1, green: 2, dark purple: 3, pinkish purple: and 4, white in A and B. Curve 1a, action for green: 2a, action for dark purple: 1q, quantum yield for green: and 2q, quantum yield for dark purple in C.

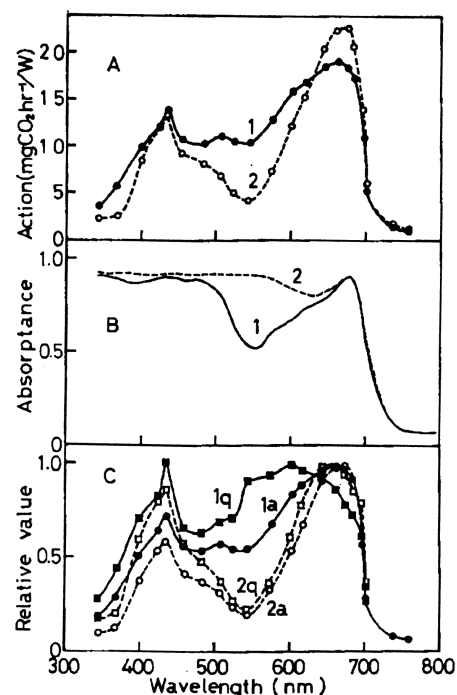


Fig. 6. Comparison of the spectral curves of action (A and C), absorbance (B) and quantum yield (C) between the green and purple leaves of perilla. Curve 1, green: 2, purple in A and B. Curve 1a, action for green: 2a, action for purple: 1q, quantum yield for green: and 2q, quantum yield for purple in C.

Figuur 8a/b: Effect van anthocyaan op de lichtabsorptie en het actiespectrum van het blad.

2.5 Absorptie van UV

Wit blad, blad zonder gekleurde pigmenten, absorbeert in het UV tot 370 nm evenveel straling als blad met pigmenten. Rond de 400nm neemt de absorptie van blad zonder pigmenten af tot het bij ca. 430nm een laag niveau bereikt van ca. 10%, figuur 8a, B (Inada 1977, 1980).

Bij bestraling van blad met UV, 280-350nm, kan deze straling door pigmenten worden omgezet in blauw licht, 400-500nm (Johnson 2002). Dit effect is gezien bij bestraling van de onderzijde van het blad. Bij bestraling van de bovenzijde werd geen effect gemeten, de straling wordt dan al geabsorbeerd voordat het de pigmenten bereikt.

Zonlicht bevat slechts een geringe hoeveelheid UV en onze atmosfeer absorbeert daarvan nog een groot deel. De verhoging

van de hoeveelheid blauw licht door omzetting van het UV uit zonlicht blijft daarom beperkt tot hooguit 1% is daarom niet belangrijk voor de fotosynthese.

2.6 Effect van de lichtintensiteit op de lichtabsorptie (stand van de chloroplasten)

De lichtabsorptie door levend blad is afhankelijk van het lichtniveau waarmee het blad wordt beschoren. Bij belichting met een oplopend lichtniveau tot $9 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ loopt de absorptie door het blad snel op en daarna langzaam verder tot een lichtniveau van $300 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$. De toename van de absorptie werd bij alle lichtkleuren gevonden en er zijn slechts geringe verschillen tussen de lichtkleuren geconstateerd (Hirata 1983).

Bij lichtniveaus van meer dan $1000 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ nam de lichtabsorptie weer sterk af. Bij deze hoge lichtniveaus is het wel van belang met welke lichtkleur werd belicht. Bij toenemende intensiteit is vooral licht van 500 en 670 nm effectief en bij afnemende lichtintensiteit licht van 440 en 670nm. Bij belichting met 560 nm, stijgende, of 540nm, dalende intensiteit, was de reactie veel minder sterk (Hirata 1983).

De verminderde lichtabsorptie werd vooral gemeten in het blauwe (50%) en rode (90%) deel van het lichtspectrum. De transparantie verandert dus vooral bij de absorptiepieken van chlorofyl en is daarom toe te schrijven aan de stand van de chloroplasten. Chloroplasten zijn organen in de cel met een vrij platte structuur die zich dus zowel in het donker als bij hoge lichtniveaus naar de verticale celwand verplaatsen en zo weinig straling absorberen (Hirata 1983).

De reactie op de lichtintensiteit verloopt bij lage intensiteit niet lineair, vooral in het groene traject. Met ondersteuning door rood licht, 650 of 680nm wordt een betere lineariteit verkregen (Zeinalov 2000). Dit wijst op een veranderende lichtonderschepping bij lage lichtintensiteiten en ondersteunt de observatie van Hirata.

2.7 Samenwerking tussen en concurrentie met fotosynthetisch actieve pigmenten

Elk foton kan door het blad maar één keer worden geabsorbeerd.

UV absorberende stoffen in de bovenste bladlaag schermen dus de onderliggende cellen met pigmenten af en beperken dus de lichtabsorptie van vooral het Caroteen en Chlorofyl-a.

Anthocyaan komt voor in de cellen van het blad en concurreert dus direct met de fotosynthetisch actieve pigmenten in het traject van 500-600nm.

De fotosynthetisch actieve pigmenten chlorofyl a en b en caroteen absorberen allebei een deel van het licht, afhankelijk van hun concentratie in het blad. Het ontbreken van één van deze pigmenten vermindert de lichtabsorptie van het blad en daarmee de fotosynthetische activiteit. De relatie tussen lichtabsorptie door de fotosynthetisch actieve pigmenten en hun activiteit is echter niet lineair, figuur 8. Het effect van de samenwerking tussen de pigmenten wordt beschreven in hoofdstuk 3.

Consumptiegewassen hebben een vrij constante mix van pigmenten in de chloroplasten. Daarom zijn de actiespectra van diverse soorten veelal goed vergelijkbaar (McCree 1976).

2.8 Conclusies

- Een gewas absorbeert 90-95% van alle straling tot 700 nm. De absorptie loopt tussen de 700 en 750nm snel terug tot een niveau van 10%. Pas bij lange golflengten $> 1800\text{nm}$ neemt de absorptie weer sterk toe.
- Blad zonder kleurpigmenten absorbeert 90-95% van de UV-straling tot 350nm en vanaf 430nm nog slechts ca. 10%.
- Tussen 400 en 700 nm komt het leeuwendeel van de absorptie voor rekening van de fotosynthetisch actieve pigmenten, Chlorofyl a/b en Caroteen.
- De absorptie tussen 500-600nm wisselt tussen de soorten maar is relatief laag, 60-80% per bladlaag.
- Blad met Athocyaan heeft wel een hoge lichtabsorptie tussen 500 en 600 nm, maar toont zelf geen fotosynthetische activiteit.
- Een gewas absorbeert aanmerkelijk meer licht dan een blad, met een minder diepe dip in het groene licht.

3 Het actiespectrum van levend blad

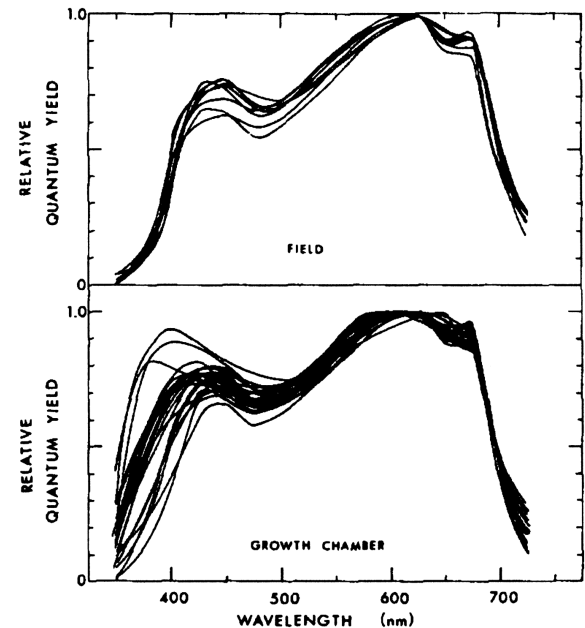
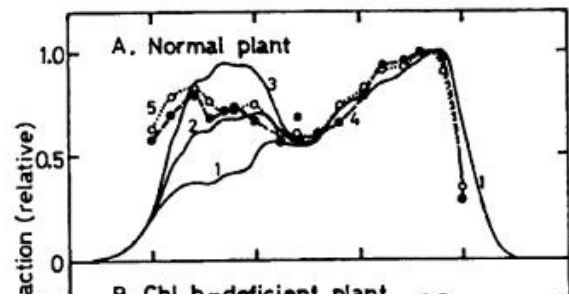
Het actiespectrum geeft weer hoeveel CO₂ het blad vastlegt (of hoeveel O₂ het blad produceert) per tijdseenheid bij bestraling met een bepaalde lichtkleur. Hierbij wordt de CO₂-opname vastgelegd zodra deze na wisseling van lichtkleur constant is geworden, meestal binnen 2 min (McCree 1971). De lichtintensiteit wordt, voor de onderlinge vergelijking van lichtkleuren, zo ingesteld dat de activiteit van het blad gelijk is. Waar dit niet mogelijk was, buiten het traject van 400-700 nm, werd met een relatief hoge lichtintensiteit gemeten. De meetuitkomsten zijn het gemiddelde van een oplopende en een aflopende reeks van metingen tussen 350 en 750 nm, in stappen van 25 nm. De totale meetronde kon meestal binnen 90 min worden afgerond. Bij meetverschillen tussen de reeksen van 10% of meer is opnieuw gemeten.

Figuur 9: Het verschil tussen relatief actiespectrum en relatieve quantum efficiëntie (naar McCree 1971)

De CO₂-opname wordt berekend per Watt stralingsenergie of per mol aan fotonen. De CO₂-opname per mol fotonen geeft een duidelijk vlakker actiespectrum dan de CO₂-opname per Watt stralingsenergie, figuur 9 (McCree 1971). Toevoeging van een standaard hoeveelheid wit licht bij de meting van het actiespectrum had geen invloed op het effect van het gekleurde licht op de CO₂-opname (McCree 1971).

Figuur 10: Verschillen in quantumefficiëntie tussen soorten (bron McCree 1971)

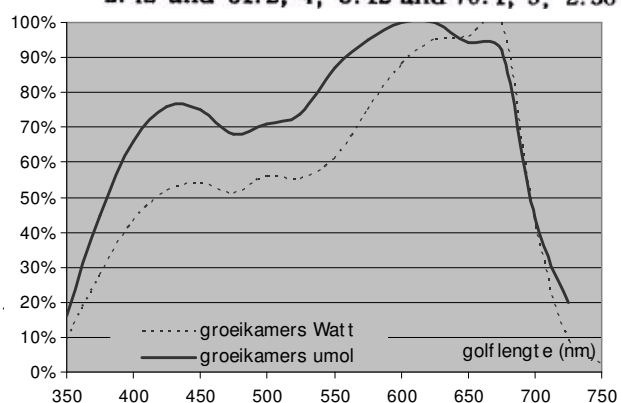
De CO₂-opname per mol licht wordt, bij eenzelfde bladmonster, beïnvloed door variatie in heersende temperatuur, lichtniveau, CO₂-gehalte enz. Dit gebeurt echter voor alle golflengten in dezelfde mate (Inada 1976). De onderlinge vergelijkbaarheid van de meetuitkomsten kon sterk worden verbeterd door de CO₂-opname bij de golflengte met de hoogste CO₂-opname per foton op 100% te stellen en de CO₂-opname bij de andere golflengten daaraan te relateren. De procentuele verdeling van de gemeten CO₂-opname per nm wordt de relatieve quantumefficiëntie genoemd (McCree 1971, Inada 1977). De relatieve quantumefficiëntie toont voor alle gemeten soorten een vergelijkbaar beeld, met beperkte verschillen. De groeiomstandigheden, vooral de hoeveelheid UV licht waarin het blad zich heeft ontwikkeld, hebben wel invloed op het actiespectrum. Vooral de CO₂-opname tussen 350 en 430nm neemt toe als het gewas onder kunstlicht is opgegroeid. De reactie op UV kan wel sterk tussen de gewassen verschillen, figuur 10.



... and cucumber. Chlorophyll a+b content (mg dm⁻²) and absorbance (%) at 555 nm of the leaves were as follows: 1-3, 2.42 and 61.2; 4, 3.12 and 70.1; 5, 2.30

3.1 Het actiespectrum en de lichtabsorptie door de fotosynthetisch actieve bladpigmenten

Het actiespectrum, de CO₂-opname als reactie op de absorptie van fotonenergie door het Chlorofyl, zal een bepaalde relatie hebben met de lichtabsorptie door de fotosynthetisch actieve pigmenten. Hierbij is het relevant



hoe de drie fotosynthetisch actieve

Figuur 11: Overeenkomst van de actiecurve en de absorptie door de fotosynthetisch actieve pigmenten. Bron: Inada 1980.

pigmenten onderling samenwerken. Een normale plant bevat alle drie de pigmenten, Chlorofyl a en b en Caroteen, in een vrij vaste verhouding. Als de relatieve actiecurve en de relatieve absorptiecurve in één figuur worden gebracht blijkt dat de absorptie door Caroteen een behoorlijk hoge bijdrage levert aan de CO₂-opname door het blad, maar geen volledige, figuur 11A.

Bij onderzoek aan blad met een Chlorofyl-b defect bleek dat het ontbreken van Chlorofyl-b ook de bijdrage van Caroteen aan de CO₂-opname teniet doet, figuur 11B.

Tot slot blijkt dat de actiecurve vooral bij het begin en het einde van de curve afwijkt van de absorptiecurve (Inada 1980).

3.2 Fotosynthese rondom 400nm

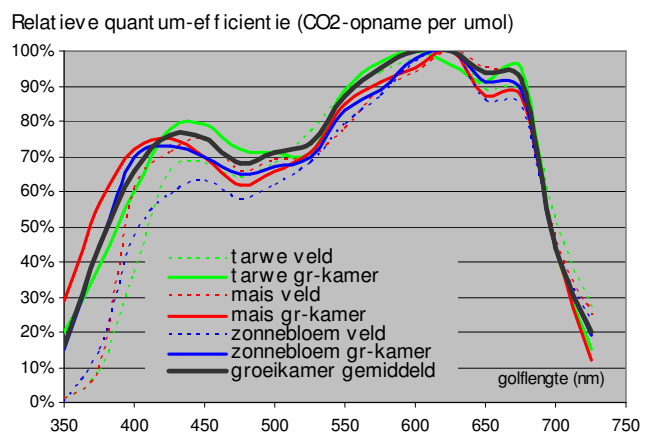
Bij vrijwel alle plantensoorten heeft de quantumefficiëntie een piek in het blauw (440 nm) en een brede top in het rood rondom 600 nm (Inada 1977). Vooral bij de piek in het blauw zijn er aanzienlijke verschillen tussen de onderzochte gewassen (McCree 1971). Een vergelijkbaar resultaat is verkregen bij vergelijking van metingen aan 26 kruidachtige planten, opgekweekt onder glas, in vergelijking tot 7 bomen en struiken die buiten waren geteeld, (Inada 1976).

Bij meting aan bladmonsters kan de boven of de onderzijde van het blad worden belicht. Bij monocotylen maakt dit geen verschil, maar bij dicotylen is er wel verschil. Bij belichting van de onderzijde wordt iets meer licht gereflecteerd, vooral in het geel-groene traject en is de activiteit in het traject van 300-425 nm aanzienlijk hoger dan bij belichting van de bovenzijde. Eenzelfde effect is te zien wanneer bladmonsters worden vergeleken die buiten of in groeikamers zijn opgekweekt, figuur 7 (McCree 1971). Er zijn tussen de onderzochte soorten die in groeikamers zijn opgekweekt wel behoorlijk grote verschillen. Voor een betere vergelijkbaarheid zijn drie van de onderzochte gewassen op een rij gezet die zowel buiten als in groeikamers zijn geteeld, tarwe, maïs en zonnebloem, figuur 12.

Figuur 12: Effect van UV in het lichtspectrum op de relatieve quantum efficiëntie bij drie akkerbouwgewassen (naar McCree 1971)

De quantumefficiëntie bij golflengten korter dan 500nm was bij de gewassen uit de groeikamers aanzienlijk hoger dan bij de buiten opgegroeide gewassen (McCree 1971). Dit geldt voor alle drie de gewassoorten ook al is de reactie tussen de gewassoorten verschillend.

Tuinbouwgewassen verschillen weinig van akkerbouwgewassen. Ook daar zijn er opvallende verschillen tussen de gewassoorten, maar ze volgen alle vier min of meer de lijn van het gemiddelde beeld uit de groeikamer, figuur 13.



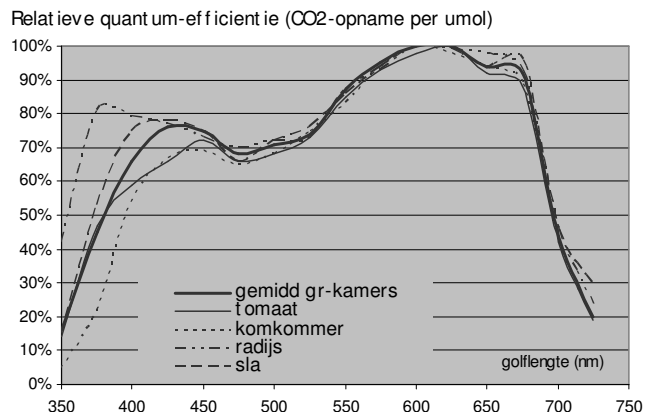
Figuur 13: De relatieve quantum efficiëntie bij vier glastuinbouwgewassen (naar McCree 1971).

Een verklaring voor het verschil in quantum-efficiëntie in het blauwe licht kan liggen in de diepte van de dip in de lichtabsorptie. Een dip met een minimum die ligt bij 560nm (Inada 1976).

Als de dip in de lichtabsorptie bij groen diep is dan is de quantumefficiëntie in het blauw bij 435nm hoog. Bij tarwe en sla loopt de lichtabsorptie in het groen (470-510nm) terug naar 70%. De buiten geteelde gewassen, aardbei en mandarijn hadden een hoge lichtabsorptie van vrijwel 90% bij 560nm (Inada 1976). Volgens Inada ligt de relatieve

quantumefficiëntie voor blauw bij tomaat en aubergine vrijwel even hoog als voor rood. Bij aardbei lager (60%) en bij mandarijn is ze laag (50%).

De hoeveelheid UV die op het blad valt heeft dus invloed op de hoeveelheid UV-absorberende stoffen in de buitenste bladlaag en bepaalt daarmee de hoeveelheid licht die door de fotosynthetisch actieve pigmenten kan doordringen. De mate van reactie verschilt wel van soort tot soort. UV in het lampspectrum moet dus worden vermeden, tenzij de planten bedoeld zijn als plantmateriaal voor buiten. De relatief lage quantumefficiëntie in het blauw bij sommige gewassen is niet relevant voor de glastuinbouw omdat dit alleen gevonden is bij bomen en theestruiken.



3.3 Fotosynthese rondom 500nm

De relatieve quantumefficiëntie blijft ook in het groene lichttraject redelijk op peil. Alleen bij blad dat Anthocyaan bevat loopt

de relatieve quantumefficiëntie sterk terug (Inada 1977). Het licht dat door Anthocyaan wordt geabsorbeerd kan de chloroplasten niet meer bereiken.

3.4 Fotosynthese rondom 700nm

De lichtabsorptie van het blad is hoog tot 700 nm en loopt daarna stijl terug tot 10% bij 750nm. De relatieve quantumefficiëntie loopt al terug, bij 700nm tot ca. 45% van de hoogst gemeten efficiëntie en tot ca. 20% bij 725nm figuur 14. Dit verschilt niet tussen planten die buiten of in groeikamers zijn opgekweekt (McCree 1971). De relatieve quantumactiviteit verschilt bij 700nm nog wel van soort tot soort, maar is voor alle soorten bij 725nm gedaald tot onder de 10% (Inada 1976).

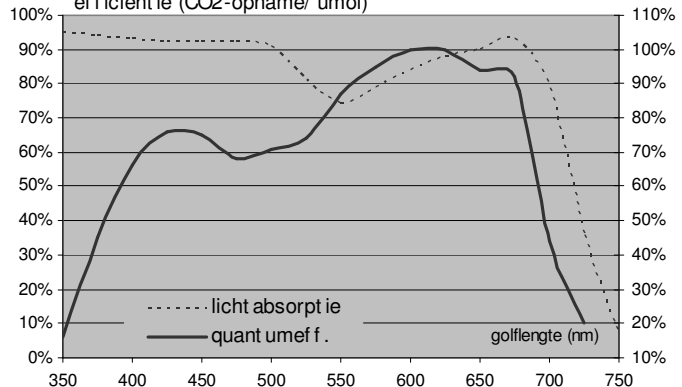
Wanneer verrood licht (700-750nm) gegeven wordt samen met straling van een andere golflengte neemt het effect ervan op de CO₂-opname toe, het sterkst in combinatie met licht van 480 of 650 nm. Zowel C3 als C4 planten kennen dit effect. Het vergrotende effect bij 560 en 650nm moet vooral worden toegeschreven aan chlorofyl-b. Wanneer extra licht wordt gegeven van 478 of 658nm wordt een verhogend effect gevonden van licht tussen 680 en 760 nm, met een piek bij 715 nm (Inada 1978).

Licht met golflengten tussen 680 en 760 nm leveren op zichzelf een beperkte bijdrage aan de fotosynthese maar in combinatie met andere golflengten wordt het effect tot 2,5 x zo groot, vooral als er een overmaat aan licht met kortere golflengten aanwezig is (Inada 1978, McCree 1976).

De quantumefficiëntie van de lampstraling tussen 700 en 730 nm is laag maar verbeterd behoorlijk als met een relatief hoge lichtoutput van de lamp bij 650-660 nm.

Figuur 14: De terugloop van de lichtabsorptie en de relatieve quantum efficiëntie bij ca. 700nm.
Bron: McCree 1971

Figuur 5: Licht absorptie en relatieve quantum efficiëntie (CO₂-opname/ umol)



3.5 Conclusies

- Het activeren van de assimilatie via stralingabsorptie van chlorofyl begint al met UV straling van iets meer dan 300nm.
- Ongefilterd zonlicht stimuleert de aanleg van een UV-filter in het blad die de straling tot ca. 400nm vrijwel volledig wegfiltert en ook nog een deel van het blauwe licht tot 430nm. Filtering door glas voorkomt dit.
- Blauw licht wordt deels door Caroteen geabsorbeerd en dit pigment geeft de energie door aan Chlorofyl-b. De efficiëntie van de energieoverdracht is duidelijk lager dan 100%.
- Straling met golflengte >750nm kan het chlorofyl niet meer activeren. Het quantumrendement van straling loopt bij ca. 700 nm loopt snel en sterk terug, alleen met een overmaat rood, 650-660nm, is de terugloop wat minder snel.
- De relatieve quantumefficiëntie is alleen in het traject 570-670nm 90% of hoger. In het traject 430-570nm voor vrijwel alle gewassen tussen de 60 en 80%.
- Gezien de verschillen in relatieve quantumefficiëntie tussen de soorten en de quantumefficiëntie in het UV bij kasgewassen is er geen betere universeel meter voor groeilicht dan de PAR-Quantumsensor.

4 Suboptimale activiteit fotosynthese

De relatieve quantumefficiëntie van het licht is voor alle plantensoorten onderling goed vergelijkbaar. De absolute quantumefficiëntie, de vastgelegde hoeveelheid CO₂ per mol fotonen verschilt wel behoorlijk tussen plantensoorten. Een deel van de verschillen kan mogelijk worden verklaard uit de snelheid waarmee het blad CO₂ kan opnemen, het aantal, de grootte en de opening van de huidmondjes op de boven en onderzijde van het blad.

4.1 Reacties van huidmondjes op lichtkwaliteit

4.1.1 Aanleg, aantal en grootte, van de huidmondjes

Planten bevatten ten minste twee typen cryptochroom, blauw licht pigmenten, die invloed uitoefenen op de stengelstrekking, de grootte en dikte van het blad en de biologische klok (Kamminga 2004). Dit verklaart wellicht de invloed van licht op de vorming van huidmondjes.

Het aantal en de grootte van huidmondjes dat wordt gevormd wordt beïnvloed door de lichtkleur waaronder de planten groeien. De lengte van de belichtingsperiode heeft geen invloed op de aanleg van huidmondjes (Slootweg 1991).

Ten opzichte van de groei onder wit TL licht maakt chrysanthe onder blauw+rood licht iets minder maar wel duidelijk grotere huidmondjes per cm² en onder blauw+verrood licht juist meer maar kleinere. De plantgrootte en gewicht onder TL en blauw+rode LEDs was gelijk, onder blauw+verrode LEDs lager (Kim 2004). Bij toevoeging van rood of verrood licht aan TL verlichting werden bij *Tagetes* meer huidmondjes aangelegd maar bij *Salvia* en *Ageratum* niet. De grootte van de huidmondjes werd niet beïnvloed. Het plantgewicht had geen relatie met het aantal huidmondjes (Heo e.a. 2002).

Met extra blauw licht, 18,8 μmol/m²s gedurende 2 uur per dag bij zonsopkomst, geeft al na enkele weken een 40% hoger aantal huidmondjes per cm² en steviger zaailingen met grotere bladen en dikkere stengels (Sung-IikKung 1997).

Het lichtspectrum kan dus invloed hebben op de aanleg van huidmondjes, zeker als de lampen al voor zonsopkomst aangaan. Zowel aantal per cm² als grootte van de huidmondjes kunnen worden beïnvloed. Of de invloed van extra blauw, rood of verrood positief of negatief werkt op aantal of grootte wordt echter niet eenduidig aangegeven. De invloed op de drogestof productie blijft eveneens onduidelijk.

4.1.2 Gedrag van de huidmondjes

De huidmondjes op het blad reageren zowel op de lichtintensiteit als op de lichtkleur. Cellen rond huidmondjes bevatten de receptor carotenoïde, een blauw licht reactor die helpt bij de opening van huidmondjes (Kamminga 2004). Bij belichting met UV (280 of 360nm) gaan de huidmondjes verder open dan bij belichting met rood licht (650nm) (Eisinger e.a. 2000, Voskresenkaya 1975). De reactie op UV van ca 280nm is 3x sterker dan op UV van 360 nm (Eisinger e.a. 2000).

Ook als er UV of blauw licht wordt toegevoegd aan rood licht gaan de huidmondjes verder open. De reactie op UV en blauw vindt al plaats bij lage intensiteiten, 0,2 μmol/m²s bij 280 nm tot 1,0 μmol/m²s bij 459 nm. Extra UV bij blauw vergroot het effect niet, extra rood bij blauw licht geeft geen verstoring van het effect. Dit wijst op specifieke lichtreceptoren (Eisinger e.a. 2000).

Convolvulus majalis, opgekweekt onder gedempt zonlicht, bereikt al bij een relatief lage hoeveelheid monochromatisch rood licht, <100 k.erg/cm² s, de maximale CO₂-opname. Met een toevoeging van 1-2% blauw licht aan het rode licht nam de CO₂-opname gedurende een uur toe met meer dan 100%. Deze toename ging samen met een ruime verdubbeling van de verdamping. Blauw licht met een golflengte van 470nm werkte daarbij optimaal, maar met een vrij vlak optimum tussen 400-500nm.

Bij een hogere toevoeging van blauw aan rood licht verliep het proces van huidmondjesopening en daarna de sluiting ervan, sneller, in minder dan 30 min. Dat de huidmondjesopening beperkend was bleek uit de reactie bij toevoeging van een behoorlijke hoeveelheid blauw aan het rode licht. De directe reactie op de CO₂-opname was klein, maar de opname verdrievoudigde binnen 30 min. Bij kortstondig uitschakelen van het blauwe licht was de CO₂-opname onder het rode licht veel hoger dan na langdurig uitschakelen van blauw (Voskresenkaya 1975).

De CO₂-opname onder rood licht (10³ erg/cm² s, >620nm) had een aanzienlijk lager maximum dan onder eenzelfde hoeveelheid wit licht, maar met toevoeging van ca. 10% blauw aan het rode licht verdween het verschil geheel (Voskresenkaya 1975).

Een toenemende verdamping en Ca²⁺ opname door tomatenplanten opgekweekt onder TL-licht ten opzichte van SON-lampen wordt ook toegeschreven aan een hogere stomatale geleiding (Tremblay e.a. 1988)

De mate waarin en snelheid waarmee huidmondjes (bij roos) openen is zowel afhankelijk van de lichtintensiteit overdag als van de duur en de kleur van het assimilatielicht. De huidmondjesreactie is onder hoog lichtniveau sneller en ze gaan wijder open. Bij toepassing van assimilatielicht reageren de huidmondjes overdag sterker dan zonder assimilatiebelichting, bij 4 uur

belichting in de nacht sterker dan bij 8 uur belichting in de nacht. Hierbij is de lampkleur wel van invloed, bij gebruik van blauw licht reageren de huidmondjes overdag niet sterker dan zonder assimilatiebelichting (Blom-Zandstra 1995). De opening van de huidmondjes onder assimilatielicht is sterk cultivarafhankelijk. Madelon heeft moeite om de huidmondjes geheel te sluiten, vooral als ze belicht wordt, maar past zich na enkele weken wel aan (Blom-Zandstra 1995). Onder continue belichting sluiten de huidmondjes van de meeste rozencultivars nooit geheel. Ook als ze in het donker of onder stress komen sluiten ze zelfs na 40 uur nog niet, met negatieve gevolgen voor de houdbaarheid (Slootweg 1991). Een snelle en wijde opening van de huidmondjes kan bij komkommer gestimuleerd worden met een kort durende lichtstoot van ca. 5 min. Afhankelijk van de lichtkleur moet een lichtstoot met een intensiteit van 30-100 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$ worden gegeven. Bij blauw licht is een intensiteit van 30 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$ voldoende, waarmee de fotosynthese snelheid met ruim 20% wordt verhoogd (Sung 1997). Een grotere huidmondjes opening en hogere netto fotosynthese hadden een positieve invloed op het bewortelings % bij Eucalyptus (Hoad e.a. 1996).

4.2 Conclusies

- Het beïnvloeden van aantal en grootte van de huidmondjes door het lichtspectrum is mogelijk waarbij de mogelijkheden per soort verschillen. Of aantal en grootte van de huidmondjes van invloed zijn op de gewichtstoename van een plant is nog onduidelijk.
- Een volledige opening van de huidmondjes is van belang om het maximale lichtrendement te kunnen realiseren. Om dit te realiseren is een hoeveelheid blauw (400-500nm) in het lichtspectrum nodig van enkele $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$ of een korte lichtstoot met 30 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$ blauw voldoende.
- De reactiesnelheid van de huidmondjes neemt toe met de lichtintensiteit. Inkorten van de nachtlengte in de winter via assimilatiebelichting werkt stimulerend, volledig doorbelichten in de donkerperiode werkt negatief.

5 Effect lightspectrum op assimilatenverdeling

Bij toepassing van assimilatiebelichting wordt gestreefd naar een versnelde groei en/of een verbeterde productkwaliteit. Dit zijn effecten die direct verband houden met een verhoogde productie van assimilaten. Morfologische- of stureffecten, zoals stengelstrekking, die door het lightspectrum van de assimilatielamp worden veroorzaakt zijn ongewenst en kunnen de toepassing beperken. Stureffecten die de lichtonderschepping beïnvloeden kunnen het assimilatieproces positief of negatief beïnvloeden. Voor een optimale lamp voor assimilatiebelichting is het daarom relevant om inzicht te hebben in mogelijke stureffecten die door het spectrum van de lichtbron veroorzaakt worden.

5.1 Morfologische effecten

De rood/verrood verhouding

De strekking van stengels en de apicale dominantie wordt beïnvloed door de verhouding van de hoeveelheid rood en verrood licht, de R/FR-ratio. Zonlicht bevat ongeveer gelijke hoeveelheden rood en verrood, een ratio van ca. 1. Bij een lagere rood/verrood ratio neemt de internodiënlengthe en de apicale dominantie toe. Dit is een reactie op het fytochroom, een eiwit dat een in twee vormen in de plant voorkomt. De verhouding tussen deze twee vormen is afhankelijk van de hoeveelheid rood en verrood in het lightspectrum (Kamminga 2004). De hoogste gevoeligheid van schakeling van het fytochroom ligt bij 655-665 en bij 725-735nm. Bij zonnebloem is getoetst hoe belangrijk de straling rondom deze pieken is voor de strekkingsreactie. Als gekeken werd naar de verhouding 600-700/700-800nm in het lightspectrum dan konden de verschillen in stengelstrekking onder de diverse lichtbronnen goed worden verklaard. Als gekeken werd naar de verhouding 655-665/725-735nm kon geen relatie worden gelegd tussen stengelstrekking en lichtbron (Murakami e.a. 1997). De reactie op de rood/verrood verhouding is gewasspecifiek. Bij komkommer had het opvoeren van de rood/verrood verhouding van 0,7 naar 1,6 een heel groot effect op de stengellengte. Fuchsia reageert minder sterk. De mate van stengelstrekking kon door instelling een positieve of negatieve DIF worden bevorderd dan wel tegen gegaan (Moe e.a. 2002). Het volledig wegfilteren van verrood uit het daglicht verkort de stengellengte bij chrysaant met 10% (Khattak e.a. 1999).

Een lage rood/verrood verhouding onderdrukt ook de zijscheutvorming, maar heeft geen invloed op de wortel/spruit verhouding (Hoad e.a. 1994).

Terugdringen van de stengellengte bij een hogere rood/verrood verhouding heeft tot gevolg dat de geproduceerde drogestof minder in de stengel maar meer in het blad of in de knol wordt vastgelegd. Dit leidt echter niet automatisch tot een groter bladoppervlak (Hoad e.a. 1994, Inada e.a. 1989, Moe e.a. 2002).

Een hogere rood/verrood verhouding geeft een hoger chlorofylgehalte en een hoger waterverbruik (Hoad e.a. 1994, Inada e.a. 1989, Moe e.a. 2002). Door volledig wegfilteren van de verrode straling met een CuSO_4 -oplossing wordt het blad kleiner, met meer maar kortere palissadecellen en een iets hoger pigmentgehalte (chlorofyl a/b en carotenen). De bladdikte, de onderlinge verhouding van de bladpigmenten en het aantal huidmondjes per oppervlakte-eenheid worden niet beïnvloed (McMahon e.a. 1995). Wegfilteren van het rode deel van het lightspectrum (blue-dye opl) had geen effect op de pigmentvorming of de morfologie van de plant. De Blauw/rood verhouding was dus niet van belang (McMahon e.a. 1995). Bloei en stengelstrekking bij *Campanula carpatica* Jacq. 'Karl Foster' en *Campanula isophylla* Moretti worden geïnduceerd door dagverlenging of nachtonderbreking. De bloei-inductie gaat sneller bij belichting met gloeilampen (R/FR=0,8) in vergelijking tot SL lampen (R/FR=9,1) (Kristiansen 1988, Moe e.a. 1991).

Voor een aantal plantensoorten is aangetoond dat de reactie op een afname in de rood/verrood verhouding afhankelijk is van de soort. Schaduwplanten reageren nauwelijks, zonneplanten sterk (Smitt 1982).

De hoeveelheid blauw

De stengelstrekking door een lage rood/verrood verhouding wordt alleen gestimuleerd bij voldoende lichtintensiteit. Gesuggereerd wordt dat de hoeveelheid blauw bepalend is voor de uiteindelijke mate van stengelstrekking (Smith 1978, 1981).

De planthoogte bij Fuchsia kan verder worden teruggedrongen met toevoeging van extra blauw in het lightspectrum. Dit gaf echter wel bloeivertraging (Moe e.a. 2002).

5.1.1 Invloed op de productkwaliteit

Bij roos geeft HPS licht langere, zwaardere takken dan TL licht (zelfde intensiteit en daglengte van 20 uur/dag) (Mortensen e.a. 1998).

Bij de productie van stek. (*Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden, 2 bladeren en 2 internodiën) gaven moederplanten belicht met een lage rood/verrood verhouding langer en zwaarder stek dan planten gegroeid onder een hoger R/FR verhouding. Ze

hadden een hoger % gewortelde planten. Niet de steklengte maar het stekgewicht bleek daarbij relevant. Zwaardere stekken met dezelfde lengte deden het beter dan lichtere stekken (Hoad e.a. 1996).

5.2 Invloed lichtspectrum op de verwerking van assimilaten

Belichting met blauw licht leidt al na enkele minuten tot een verhoogd aandeel van de gefixeerde CO₂ dat voor de synthese van aminozuren en organische zuren wordt aangewend en op iets langere termijn tot toename van de eiwitsynthese. Rood licht leidde tot toename van het koolhydraatgehalte in de plant (Voskresenskaya 1979). Het vergroot het vermogen van de knop om assimilaten naar zich toe te trekken (sinkactiviteit). Bij een groot aantal planten stimuleert rood licht de knop- en zijscheutontwikkeling (Mor e.a. 1980).

In blauw licht opgegroeide planten vertonen een verhoogde wortelademhaling en een grotere opname van nitraat, ammonium, sulfaat, calcium en kalium. Dit lijkt op een hoger transport van assimilaten naar de wortel onder invloed van verhoogd aandeel blauw licht in het spectrum (Zolotaya 1964).

Abnormale morfogenetische verschijnselen tijdens de groei van planten worden over het algemeen alleen waargenomen bij volledige opwek onder kunstlicht en met lampen die een spectrum hebben dat sterk afwijkt van zonlicht. Er is een absolute behoefte aan blauw licht (Thomas en Dickinson 1979). De behoefte verschilt echter per plantensoort.

5.3 Beïnvloeding van de LAI en drogestofproductie

Het spectrum van de lichtbron heeft duidelijke invloed op de drogestoftoename bij opwek. Zonlicht geeft de hoogste groei en van lamplicht geven HQI-T lampen meer gewichtstoename dan SON-T lampen. Dit uit zich echter op langere termijn. Op korte termijn, het stimuleren van de CO₂-opname, is SON-T licht efficiënter dan HQI-T licht (Walz e.a. 1997).

Bij het opkweken van meristeemplantjes wordt TL-verlichting toegepast. LED-verlichting is hierbij even effectief wanneer een combinatie van rode (650nm) en blauwe (440nm) LED's worden gebruikt, en Bij toepassing van alleen rode LED's of een combinatie van rode en verrode (720nm) LED's werden gerekte plantjes verkregen met klein blad, figuur 7. Bij toepassing van blauwe of een combinatie van blauwe met verrode LED's werden wel gedrongen plantjes verkregen doch met klein blad, figuur 15 (Kim e.a. 2004).

Figuur 15: Effect van de lichtkleur op de ontwikkeling bij de opwek van weefselkweekplantjes.

Bij het opkweken van zaailingen gaf toevoeging van verrood aan TL-verlichting langere planten, doch meestal met een lager drooggewicht. Bij toevoeging van blauw aan TL-verlichting worden de zaailingen zowel hoger als zwaarder (Heo e.a. 2002).

Met bijbelichting tot 20 uur per etmaal werden de plantjes bij opkweken zwaarder. De bladlengte en het bladoppervlak namen toe evenals het chlorofylgehalte (Inada e.a. 1989).

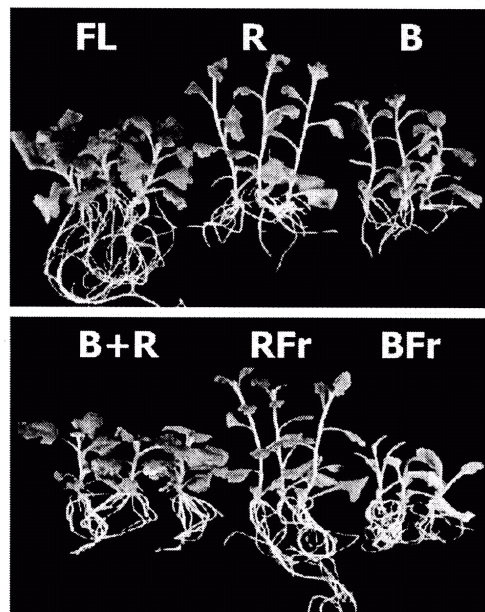


Fig. 2. Growth of chrysanthemum plantlets under different light quality for 5 weeks.

5.4 Conclusies

- De strekking van de stengel onder invloed van een lage rood/verrood verhouding komt pas volledig tot uiting als het lampspectrum tevens voldoende blauw licht bevat.
- Bloei-inductie gaat sneller met een rood/verrood verhouding <1 'end of day' dan met een hoge rood/verrood verhouding.
- Een hoog aandeel rood licht stimuleert de zijscheutontwikkeling en de knopvorming, wellicht via een verhoogd

koolhydraat gehalte in de plant, een sterkere sinkwerking.

- Extra blauw licht stimuleert de eiwitsynthese en het transport van koolhydraten (naar de wortel).
- Voor een evenwichtige ontwikkeling van de plant is zowel rood als blauw licht nodig. Er is nog onvoldoende kennis beschikbaar om iets over een optimale verhouding per gewas aan te geven.
- Bij assimilatiebelichting als aanvulling op daglicht ontstaan vrijwel nooit fysiologische afwijkingen.

6 Lichtspectrum en bladtemperatuur

Zowel lamplicht als zonlicht bevatten in hun spectrum zowel licht (400-700nm) als warmtestraling. Bij zonlicht bestaat dit uit bijna alleen nabij infrarood (<1500nm), bij lamplicht voor een groot deel uit ver infrarood (>4000nm). Het nabij infrarood wordt slechts beperkt en het verrode licht sterk door het blad geabsorbeerd en omgezet in warmte.

Inschakeling van SON-T assimilatiebelichting, 50, 75, 100 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$, doet in alle gevallen de blad/knoptemperatuur ca. 1,2, 1,5 resp. 1,7°C oplopen. Een filter dat de langegolf, de warmtestraling (2800-50000 nm), uit het lamplicht wegneemt, doet het oplopen van de blad/knoptemperatuur bij aanschakelen van de lampen omslaan in een verlaging (Faust e.a. 1997).

Het verschil tussen blad/knop- en de kasttemperatuur is afhankelijk van de geabsorbeerde energie en de verdamping van het blad. Hierbij spelen zowel de lichtintensiteit (+) als het heersende dampdeficit (-) een grote rol. Aangezien het dampdeficit bij gesloten luchtramen sterk wordt beïnvloed door de hoogte van de kasttemperatuur wordt het blad bij assimilatiebelichting bij lage kasttemperatuur warmer en bij hoge kasttemperatuur koeler dan de kasluchttemperatuur. Zodra gelucht moet worden om de kasttemperatuur te beheersen loopt het dampdrukdeficit in de kas sterk op, en dat heeft een verlagend effect op de bladtemperatuur (lopend schermonderzoek PPO).

6.1 Conclusies

- Een lager aandeel warmtestraling van de lamp helpt om de opwarming van het blad boven de kasttemperatuur tegen te gaan.
- Van een verhoogde bladtemperatuur is alleen sprake als het vochtdeficit laag is, dus als de kasttemperatuur niet te ver onder de buitentemperatuur licht en dan alleen als er niet gelucht wordt.

7 Antwoord op de onderzoekvragen

1. Is de doelstelling: maximaliseren van de lampoutput in $\mu\text{mol/}$ per Watt opgenomen vermogen juist? Met andere woorden zijn alle fotonen even relevant?

De fotonen tussen 400 en 700 nm worden niet allen precies even efficiënt benut voor het vastleggen van CO_2 , maar bij kasgewassen is er minder verschil dan bij opengrondsgewassen. Het onderling vergelijken van fotonen van de verschillende delen van het zichtbare lichtspectrum is in elk geval duidelijk beter dan het vergelijken van gelijke hoeveelheden stralingsenergie. Met een fotonenefficiëntie van ca. 75% in het traject van 400-550nm en >90% bij 550-700nm zijn alle fotonen belangrijk. Bovendien ligt grens van het relevante fotonengebied ligt echter niet scherp bij 400nm.

Gezien het effect van de gewassoort en de verschillende reactie van de gewassoort op UV is er geen universeel toepasbare, volledig juiste maat voor de lichtefficiëntie van een lichtbron.

De huidige maat van het aantal fotonen tussen 400 en 700 nm kan als algemene maat nog alle kritiek doorstaan.

2. Is de afgrenzing 400-700 nm juist of is er een overgangszone?

De CO_2 -opname per foton loopt rond de 700 nm nog sterker terug dan de lichtabsorptie in dit traject. Een overmaat van rood licht (650nm) geeft echter een sterke toename van de CO_2 -opname bij toevoeging van verrood. Het snel teruglopen van de lichtabsorptie van de fotosynthetisch actieve pigmenten tussen 700 en 750nm geeft echter wel aan dat fotonen in het traject >700nm slechts beperkt bij kunnen dragen aan de fotosynthese. De grens bij 700nm is dus vrij scherp.

De CO_2 -opname per foton loopt rond de 400 nm verloopt geleidelijk, vooral bij onder glas opgekweekte gewassen. Bij 350 nm is de fotonenefficiëntie al wel sterk teruggelopen. De grens bij 400nm is dus minder scherp.

3. Is de benodigde hoeveel blauw in het lampspectrum een absolute of een relatieve (%) hoeveelheid?

De hoeveelheid blauw licht heeft een sterk effect op de opening van huidmondjes en daarmee op de opnamecapaciteit van CO_2 . Assimilatiebelichting moet dus een absolute hoeveelheid blauw licht (400-500nm) hebben met een intensiteit van minimaal 3 $\mu\text{mol/m}^2 \text{ s}$.

Voor morfogenetische effecten lijkt een relatieve hoeveelheid blauw van belang. Hierover bestaat echter weinig literatuur en zijn de conclusies niet eenduidig.

4. Is er sprake van een optimale blauw/rood verhouding en hoe breed is dan dit optimum?

De morfologie van de plant is een proces van langere termijn. Bij belichting als aanvulling op daglicht zijn nooit opvallende afwijkingen gesignaleerd. Een gelijke verhouding van blauw en rood geeft een normale ontwikkeling, maar er is te weinig informatie om iets over een optimum te kunnen aangeven.

5. Is er een optimale rood/verrood verhouding in het lampspectrum en hoe breed is dit optimum?

De rood/verrood verhouding in het lampspectrum is dus van groot belang, vooral als er na zonsondergang wordt doorbelicht. Een verhouding boven 1,5 is goed maar boven 6 slaat soms te ver door.

6. Wat is de definitie van rood en verrood licht, nauwe of ruimere afgrenzing?

In de verhouding rood/verrood is de verhouding in 600-700/700-800 een werkbare maat en de verhouding 655-665/725-735 is in elk geval niet relevant.

7. Heeft het lichtspectrum van de lamp invloed op de assimilatenverdeling binnen de plant?

Ja, rood licht verhoogt het koolhydratengehalte in de plant en stimuleert (daarmee) de knopvorming en de vertakking. Blauw licht vergroot de eiwitsynthese en het transport naar de wortels. Er is echter niet voldoende literatuur beschikbaar om gewasspecifiek aan te kunnen geven welke eisen er aan het lamplichtspectrum gesteld moeten worden.

De invloed van het spectrum op de generativiteit is alleen beschreven bij daglengtegevoelige planten, gloeilampen zijn effectiever om knopvorming te induceren dan SL-lampen.

8. Kan infrarode straling van de lamp schade aan de plant aanrichten?

De bladtemperatuur wordt sterke mate bepaald door de kasttemperatuur. Het blad kan veel energie opnemen zonder dat de bladtemperatuur sterk van de omgevingstemperatuur gaat afwijken, door regulering van de verdamping kan (onderzoek bovenafscherming). Er treden beperkte afwijkingen op door absorptie van stralingswarmte (+) (lampen) en door de gewasverdamping (-) (vochtdeficit van de (kas)lucht) lopend project bovenafscherming). De afwijkingen zijn te klein om schade te veroorzaken maar groot genoeg om bij de klimaatregeling op in te spelen.

Wegfilteren van het IR-gedeelte van het lampspectrum verlaagt dus de bladtemperatuur. Er is nog te weinig literatuur om verdere, concrete conclusies te trekken.

9. Heeft het lampspectrum invloed op de lichtreflectie door het gewas?

De lichtabsorptie van blad varieert tussen gewassen in maximale absorptie in het blauw en rood. Groen blad toont een dip in het groene licht, met een minimum bij 560 nm en een doorloop van 500 naar 650nm. De diepte van de dip varieert met de kleur van het blad, helder of donkergroen, en met het chlorofylgehalte van het blad. Chlorose heeft een groot effect. Bij anthocyaanvorming in het blad (rood/paarse kleur) treedt geen dip op in het absorptiespectrum. Een lampspectrum met veel blauw of rood licht zorgt voor weinig reflectie, een groene lichtbron voor een relatief hoge reflectie.

8 Literatuuroverzicht

- Blom-Zandstra M; Pot S; Maas F M; Schapendonk A H C M; 1995. Effects of different light treatments on the nocturnal transpiration and dynamics of stomatal closure of two rose cultivars. *Scientia Horticulturae* 1995 61(3/4): 251-262. (3)
- Eisinger W; Swarts T E; Bogomolni R A; Taiz L; 2000. The ultraviolet action spectrum for stomatal opening in broad bean. *American Society of Plant Physiologists* 2000 122(1): 99-105. (4)
- Faust J E Heins D E, 1997. Quantifying the influence of high-pressure sodium lighting on shoot-tip temperature. *Acta Hort* 418 pg 85-91 (9)
- Harbinson J; Schapendonk A; 2004. The application of LED-technology in plant production. Projectdescription for STW with literature summary. (11)
- Heo J; Lee C; Paek K; 2002. Characteristics of growth and flowering on some bedding plants grown in mixing fluorescent tube and Light-Emitting Diode. *Acta Horticulturae* 2000 (580): 77-82. (5)
- Hirata M; Ishii r; Kumura A; Murata Y; 1983. Photoinhibition of photosynthesis in soybean leaves. III. Leaf transmittance change in response to incident light intensity. *Jap. J. of crop science* 1983 52(4): 430-434. (1)
- Hoad S P; Leakey R R B: 1994. Effects of light quality on gas exchange and dry matter partitioning in *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden. *Forest ecology and management* 70: 265-273. (8)
- Hoad S P; Leakey R R B: 1996. Effects of pre-severance light quality on the vegetative propagation of *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden. *Trees* 10: 317-324. (8)
- Inada K: 1976. Action spectra for photosynthesis in higher plants. *Plant and cell physiology* 1976, 17(2): 355-365. (1)
- Inada K; 1977. Effects of leave color and the light quality applied to leaf-developing period on the photosynthetic response spectra in cropplants. *Jap. J. of crop science* 1977 46(1): 37-44. (1)
- Inada K; 1978. Photosynthetic enhancement spectra in higher plants. *Plant & cel physiology* 19(6): 1007-1017. (1)
- Inada K; 1979. Spectral absorption property of pigments in living leaves and its contribution to photosynthesis. *Jap journal of crop sciences* 1980, 49(2): 286-294. (1)
- Inada K; Yabumoto Y; 1989. Effects of light quality, daylength and periodic temperature variation on the growth of lettuce and radish plants. *Japan Journal of crop science* 1989, 58(4): 689-694. (4)
- Johnson A; Day T A; 2002. Enhancement of photosynthesis in *Sorghum bicolor* by ultraviolet radiation. *Physiologia plantarum* 116: 554-562. (1)
- Kamminga H 2004. Licht... bron van energie en informatie. *Vakblad voor de Bloemisterij* 36 (2004) pg 35-38 (Special plantenfysiologie).
- Khattak A M; Pearson S; Johnson C B; 1999. The effect of spectral filters and nitrogen dose on the growth of chrysanthemum cv Snowdon. *J of Hort Science and biotechnology* 1999 (74/2): 206-212. (6)
- Kim S J; Hahn E J; Heo J W; Paek K Y; 2004. Effects of LEDs on net photosynthetic rate, growth and leaf stomata of chrysanthemum plantlets in vitro. *Scientia Horticulturae* 101: 143-151. (5)
- Kristiansen K; 1988. Light quality regulates flower initiation, differentiation and development of *Campanula carpatica* Jacq. 'Karl Foster'. *Scientia Hort* 1988; 35(3-4): 275-283. (6)
- Maas F.M. 1989. Plantengroei in kunstlicht. Literatuuroverzicht tbv verlichting nieuwe klimaatkamers CABO. CABO verslag nr 127. (11)
- McLaren J S; Smith H; 1978. Phytochrome control of the growth and development of *Rumex obtusifolius* under simulated canopy light environments. *Plant, Cell and Environment* 1: 61-67
- McCree K J; 1976. Practical applications of action spectra. *Light and plant development*. Smith H: 461-465
- McCree K J: 1970. The action spectrum, absorbance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. *Agricultural Meteorology* 9 (1971/72) 191-216
- McMahan M J; Kelly J W: 1995. Anatomy and pigments of chrysanthemum leaves developed under spectrally selective filters. *Scientia Hort* 1995; 64(3): 203-209. (6)
- Moe R; Morgan L; Grindal G, 2002. Growth and plant morphology of *cucumis sativus* and *Fuchsia x hybrida* are influenced by light quality during the photoperiod and by diurnal temperature alternations. *Acta Hort* 2002 (580) pg 229-234 (6)
- Moe R Heins R D Erwin J, 1991. Stem elongation of long-day plant *Campanula isophylla* Moretti in response to day and night temperature alternations and light quality. *Scientia Hort* 1991 (48) pg 141-151. (6)
- Morgan d c; Smith H; 1981. Control of development in *Chenopodium album* L by shadelight. The effect of light quantity (total fluence rate) and light quality (red:far-red ratio). *The New Phytologist* 88: 239-248
- Mortensen L M; Fjeld T; 1998. Effects of air humidity, lighting period and lamp type on growth and vase life of roses. *Science Horticulturae* 1998 73(4): 229-237. (3)
- Murakami K Aiga I, 1997. Red/far-red photon flux ratio used as an index number for morphological control of plant growth under artificial lighting conditions. *Acta Hort* 418 pg 135-140. (7)
- Slootweg G; Meetren U; 1991. Transpiration and stomatal conductance of roses cv *Sonia* grown with supplemental lighting. *Acta Horticulturae* 1991 (298); 119-125. (3)
- Smith H, 1982. Light quality, photoperception and plant strategy. *Annu. Rev. Plant Physiology* 33: 481-518
- Spaargaren J.J.; 2000. Belichting van tuinbouwgewassen. Hortilux Schreder BV Monster

- Sung I K; Kiyota M; Hirano T; 1997. Intensity dependence of the growth promotion of cucumber seedlings by supplemental blue-lighting at morning twilight. *J. of Soc of high Technology in Agriculture* 1997 9(4): 271-277. (4)
- Sung-IIKung; Takano T; 1997. The effects of blue and red light irradiation during morning twilight on perilla seedling growth under artificial lighting conditions. *J. of Soc of high Technology in Agriculture* 1997 9(3): 175-181. (4)
- Thomas B; Dickinson H G; 1979. Evidence for two photoreceptors controlling growth in deetiolated seedlings. *Planta* 146: 545-550
- Voskresenskaya N P; Polyakov M A; 1975. Enhancement of CO₂-gas exchange in the leaves of *Convallaria majalis*. *Plant Science letters* 1975 5(5): 333-338. (1)
- Voskresenskaya N P; 1979. Effect of light quality on carbon metabolism. *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, vol 6, Photosynthesis II*. M. Gibbs and E Latzco (eds) pp174-180. Springer Verlag. Berlin ISBN 3-540-09288-9
- Walz F; Horn W; 1997. The influence of light quality on gas exchange of dendranthema. *Acta Hort* 418 pg 53-57 (5)
- Zeinalov Y; Maslenkova L; 2000. On the action spectrum of photosynthesis and spectral dependence of the quantum efficiency. *Bulgarian Journal of plant physiology* 26 (1-2): 58-69. (3)