

Stuurlicht bij de tijd

Deelrapport binnen het project:
'Stuurlicht in de glastuinbouw,
kansen voor energiebesparing'



November 2013

G. Trouwborst, S.W. Hogewoning & C.S. Pot

Stuurlicht bij de tijd

Deelrapport binnen het project:
'Stuurlicht in de glastuinbouw,
kansen voor energiebesparing'

November 2013

G. Trouwborst¹, S.W. Hogewoning¹ en C.S. Pot²

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

info@plantlighting.nl
www.plantlighting.nl

²Plant Dynamics B.V.
Koningin Julianastraat 23
6668 AG Randwijk

REFERAAT

G. Trouwborst, S.W. Hogewoning & C.S. Pot, 2013. Stuurlicht bij de tijd. Plant Lighting B.V., Bunnik. 61p.

Uw sector investeert in dit project via het Productschap  Tuinbouw

PT projectnummer: 14892



Ministerie van Economische Zaken



© 2013 Plant Lighting B.V.

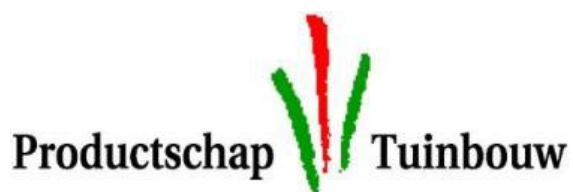
Dit rapport is tot stand gekomen in samenwerking met het ministerie van Economische Zaken en het Productschap Tuinbouw in het kader van het programma Kas als Energiebron, ter stimulering van energiebesparende maatregelen in de tuinbouw. De resultaten mogen vrij gebruikt worden, mits de bronnen worden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

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

Inhoudsopgave

SAMENWERKENDE PARTIJEN.....	6
SAMENVATTING	7
VOORWOORD	9
1 INLEIDING.....	10
2 MATERIAAL EN METHODEN	12
3 RESULTATEN EN DISCUSSIE.....	15
3.1 Plantreacties ‘Maranello’	15
3.1.1 Opkweek.....	15
3.1.2 Vervolgteelt	17
3.2 Plantreacties ‘Nagano’	19
3.2.1 Opkweek.....	19
3.2.2 Vervolgteelt	22
3.3 Discussie	24
3.3.1 Stuurlicht ‘bij de tijd’	24
3.3.2 Versnelde opkweek en energiebesparing door hoge intensiteit SON-T	26
3.3.3 Verrood behoefte bij de vervolgteelt?.....	26
3.3.4 Vertaalbaarheid onderzochte processen naar andere gewassen?	27
4 CONCLUSIES.....	28
5 THEORETISCHE ACHTERGROND STUURLICHT ‘BIJ DE TIJD’	29
5.1 Licht als informatiebron	29
5.2 Plant en fotoreceptoren.....	31
5.3 Soorten fytochroom.....	32
5.4 Twee ‘standen’ van fytochroom afhankelijk van stuurlicht: Pr en Pfr	34
5.5 Typen reacties fytochroom.....	36
5.6 Stuurlicht bij de tijd?	39
5.6.1 De interne klok van planten.....	39
5.6.2 Bloeisturing en de interne klok	40
5.6.3 Beïnvloeding plantvorm en de interne klok.....	46
5.7 Relatie met hormonen?.....	56
5.8 Conclusies literatuurstudie.....	58
REFERENTIES	59

Samenwerkende partijen



Samenvatting

Inleiding

Dit onderzoek richtte zich op de fundamentele vraag op welke momenten van de dag fytochromen—fotoreceptoren die (mede) bepalend zijn voor de morfologie en bloeisturing in planten— het meest gevoelig zijn voor verrood stuurlicht. Kennis over de tijdsgevoeligheid van deze fotoreceptoren is noodzakelijk voor een energetisch zo zuinig mogelijke inzet van stuurlicht in de praktijk. Daarnaast biedt dit onderzoek concrete handvatten voor een efficiëntere en energiezuinigere productie van paprika's.

Voor dit onderzoek is een literatuurstudie uitgevoerd naar de tijdsgevoeligheid van fytochromen. Op basis van de uitkomsten van de literatuurstudie zijn de behandelingen gekozen voor een experimentele toetsing van deze tijdsgevoeligheid bij het gewas paprika.

Conclusies uit de literatuurstudie

De enige tijdsafhankelijke gevoeligheid voor fytochromesignalen die gevonden is, is de respons aan het einde van de middag / begin nacht. Hierbij moet onderscheid worden gemaakt tussen een korte puls (± 15 minuten) aan het begin van de nacht (zonder daglicht) en een langdurige 'puls' (uren) in de (na)middag.

Plantmorfologie:

- Een korte puls met een lage rood/verrood verhouding (nabootsing schemering) had weinig effect op plantmorfologie, terwijl een korte puls puur verrood wel forse effecten kan hebben (inductie schaduwmijsingsreacties).
- Het afsluiten van de dag met enkele uren verrood-verrijkt licht resulteert in strekkingsbevordering, maar dit heeft minder effect dan de hele dag verrood-verrijkt licht.

Bloeisturing (nb. vooral op basis van studies bij lange-dag planten; over korte-dag planten en daglengte-neutrale planten is veel minder bekend):

- Een korte puls stuurlicht heeft geen effect.
- Enkele uren schaduwlicht (wit licht verrijkt met verrood) voor het einde van de dag heeft een positief effect op bloeiversnelling.

Doel van de proef

Het *hoofddoel* van de proef was om na te gaan wanneer verrood stuurlicht het meest effectief kan worden ingezet om een gewenste plantrespons te verkrijgen. Hierbij lag de focus op:

1. Sturing lengtegroei
2. Sturing op generativiteit

Daarnaast was er een praktisch *nevendoel*: Tot dusverre is de teelt van paprika onder hoge intensiteiten SON-T belichting niet goed mogelijk. Tijdens de opkweek wordt paprika daarom met een lagere intensiteit belicht dan andere vruchtgroentegewassen. Hierdoor

duurt de opkweek van paprikaplanten relatief lang, waardoor de stookkosten per plant hoog zijn. Indien een snellere opkweek mogelijk gemaakt kan worden door in combinatie met verrood stuurlicht meer te kunnen belichten, dan kan fors energie bespaard worden. Dit klinkt tegenstrijdig, echter, het aandeel energie dat in de opkweek voor verwarming (~85%) gebruikt wordt is veel groter dan voor belichting (~15%). Bovendien kan paprika vanwege de moeizame groei onder SON-T belichting tot dusverre niet jaarrond geteeld worden. Dit is ongunstig voor de handelspositie van Nederlandse paprikatelers. Dit onderzoek kan bijdragen aan een zo efficiënt mogelijke inzet van belichting en stuurlicht, waardoor het energieverbruik per eenheid product geminimaliseerd kan worden.

Proefopzet

De basisbelichting bestond uit 94 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ kunstmatig daglicht (7.5 uur; 2.54 mol) om het (schaarse) daglicht in kassen in de Nederlandse winter te simuleren. Dit werd aangevuld met 140 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ SON-T (16 uur; 8.06 mol). Voor paprika-opkweek is 140 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ SON-T zeer hoog en volgens praktijkervaringen niet mogelijk. Door toevoeging van stuurlicht is getracht om wel een goede groei te realiseren bij deze hoge lichtintensiteit. Voor behandelingen: zie onderstaande tabel.

Behandelingen die in duplo zijn uitgevoerd bij de rassen 'Maranello' en 'Nagano'.

Behandelingen	Verwacht effect
1 Controle, geen stuurlicht.	- Moeizame strekking
2 16 hr toegevoegd verrood (tegelijk met SON-T)	- Grootste effect op lengtegroei - Positief effect op generativiteit
3 4 hr toegevoegd verrood gedurende de laatste 4 uur van de dag.	- Minder effect op lengtegroei dan 16 hr verrood maar wel 75% minder energieverbruik door het stuurlicht - Positief effect op generativiteit
4 15 minuten puur verrood aan het begin van de nacht.	- Minder effect op lengtegroei dan 16 hr verrood maar wel 99% minder energieverbruik door het stuurlicht - Generativiteit gelijk als controle

Samenvattende conclusies

- De plantlengte van paprika neemt fors toe door toegevoegd verrood licht.
- De effecten op lengtegroei zijn het grootst met 16hr verrood. Dit kost echter nog vrij veel energie.
- Bijna hetzelfde effect op lengtegroei als met 16hr verrood kan bereikt worden door 15 minuten met puur verrood licht aan het begin van de nacht te belichten. Dit vergt slechts 1% van het benodigde elektriciteitsverbruik t.o.v. 16hr verrood licht.
- De middagbehandeling (4hr verrood) laat zien dat met een kwart van het elektriciteitsverbruik ongeveer de helft van de lengte-respons kan worden bereikt.
- Een positief effect van verrood licht op generativiteit is niet waargenomen.
- Opkweek en teelt van paprika lijkt bij een veel hogere intensiteit SON-T belichting dan in de praktijk ook zonder toegevoegd verrood licht goed mogelijk te zijn. Onder de proefomstandigheden was de opkweek 11 dagen (=26%) sneller dan in de praktijk.

Voorwoord

Dit onderzoek is een onderdeel van het overkoepelende project 'Stuurlicht in de glastuinbouw'. Dit project is ondersteund door het programma 'Kas als Energiebron', gefinancierd door het Ministerie van EZ en het Productschap Tuinbouw.

Dit onderzoek diende in de eerste plaats om een bijdrage te leveren aan de fundamentele vraag op welke momenten van de dag fytochromen in planten het meest gevoelig zijn voor verrood stuurlicht. Kennis hierover is noodzakelijk voor een energetisch zo zuinig mogelijke inzet van stuurlicht in de praktijk. Daarnaast biedt dit onderzoek concrete handvatten voor een efficiëntere en energiezuinigere productie van paprika's. In de inleiding zijn de doelstellingen nader toegelicht.

We willen een aantal personen nog met name hartelijk bedanken voor hun bijdrage en inzet: Jos Bregman en Wim van der Lugt (Plantenkwekerij van der Lugt) voor hun teeltkundige adviezen en voor levering van het uitgangsmateriaal. Geert Sweere (Sweet Pepper Consultancy B.V.) voor zijn vakkundige advies over de sturing van het klimaat en de voeding. Stefan persoon (Inno-Agro B.V.) voor het organiseren van een bezoek van de groep paprikatelers. Het was leuk om een enthousiaste groep paprika(op)kwekers een aantal malen te mogen ontvangen en met hen van gedachten te wisselen over teeltoptimalisatie: Kees en Rolf Vijverberg (Fa. C. & R. Vijverberg), Johan Helderma (Kwekerij Helderma), Sander Leijgraaf en Richard Wubben (Plantenkwekerij Leo Ammerlaan) en Ed Starink (Berg Peppers). Als laatste willen we de onderzoekscoördinatoren Dennis Medema en Leo Oprel van het programma Kas als Energiebron bedanken voor hun steun bij de totstandkoming van dit project.

November 2013,

Sander Hogewoning, Govert Trouwborst & Sander Pot

1 Inleiding

In de eerste plaats dient dit onderzoek om een bijdrage te leveren aan het antwoord op een vrij fundamentele vraagstelling: Op welke momenten van de dag zijn de fytochromen in planten het meest gevoelig voor verrood stuurlicht? Meer inzicht in de tijdsgevoeligheid van planten voor stuurlichtsignalen biedt mogelijkheden om het stuurlicht alleen op die momenten van de dag in te zetten dat het effect ervan het grootst is. Zo kan met zo min mogelijk energieverbruik een maximaal resultaat behaald worden. Voor bepaalde praktijktoepassingen kan namelijk de hoeveelheid benodigd stuurlicht substantieel zijn. Daardoor worden de investeringskosten en het energieverbruik voor zo'n stuurlichttoepassing ook substantieel.

Zo is onlangs in een aantal privaat gefinancierde onderzoeken een positief effect van het toevoegen van verrood licht aan de SON-T belichting naar voren gekomen. Echter, de inzet van dat verrode licht verbruikte een aanzienlijke hoeveelheid energie, vanwege de lange belichtingstijd en de aanzienlijke intensiteit. Het is onduidelijk of inzet van het stuurlicht over een kortere periode per dag ook tot de gewenste resultaten leidt. Het toepassen van stuurlicht op de momenten waarop de fotoreceptoren van de plant hiervoor het meest gevoelig zijn, bespaart energie: 'Stuurlicht bij de tijd!'

Over die tijdsgerelateerde gevoeligheid is echter nog weinig bekend. Dit onderzoek is deels gebaseerd op een uitgebreide literatuurstudie en deels op een experimentele toetsing van de gevonden aanwijzingen in de literatuur. Deze aanpak levert de benodigde kennis om stuurlicht doelgericht in kassen in te kunnen zetten. Bovenstaande suggereert dat het vooral gaat om besparing op het energieverbruik door het stuurlicht zelf: door het stuurlicht op die momenten van de dag in te zetten waarop het effectief gebruikt wordt door de plant. Echter het hoofddoel van de inzet van het stuurlicht is dat het assimilatie- en daglicht efficiënter door het gewas worden benut. Daar zit de werkelijke energiebesparing. Dus het eerste streven is energiebesparing door inzet van stuurlicht, en vervolgens is het streven naar zo min mogelijk energieverbruik door het stuurlicht zelf.

Voor dit onderzoek is het gewas paprika gekozen. Dit gewas reageert namelijk wel op verrood licht met extra lengtegroei, maar er is door inzet van verrood licht géén versnelde opkweek te realiseren, hetgeen wel mogelijk is bij komkommer (Hogewoning *et al.* 2013). Dus bij paprika wordt de waarneming van directe effecten van stuurlicht op bloei en vruchtgroei zo min mogelijk vertroebeld door effecten op het ontwikkelingsstadium van de plant. Door de keuze voor een gewas waar een snellere groei niet te verwachten is, gaan de verschillende plantmorfologische effecten zo weinig mogelijk door elkaar lopen.

Het *hoofddoel* van de proef was om na te gaan wanneer verrood stuurlicht het meest effectief kan worden ingezet om een gewenste plantrespons te verkrijgen. Hierbij lag de focus op:

1. Sturing lengtegroei
2. Sturing op generativiteit

Daarnaast dient dit onderzoek een praktisch nevendoeel: Tot dusverre is de teelt van paprika onder hoge intensiteiten SON-T belichting niet goed mogelijk. Tijdens de opkweek wordt paprika daarom met een lagere intensiteit belicht dan andere vruchtgroentegewassen. Hierdoor duurt de opkweek van paprikaplanten relatief lang, waardoor de stookkosten per plant hoog zijn. Indien een snellere opkweek mogelijk gemaakt kan worden door in combinatie met verrood stuurlicht meer te kunnen belichten, dan kan fors energie bespaard worden. Dit klinkt tegenstrijdig, echter, het aandeel energie dat in de opkweek voor verwarming (~85%) gebruikt wordt is veel groter dan voor belichting (~15%; zie Hogewoning et al., 2013).

Bovendien kan paprika vanwege de moeizame groei onder SON-T belichting tot dusverre niet jaarrond geteeld worden. Dit is ongunstig voor de handelspositie van Nederlandse paprikatelers. Bij de Proeftuin Zwaagdijk heeft afgelopen jaar de eerste succesvolle test met belichte paprika al plaatsgevonden. Dit onderzoek kan bijdragen aan een zo efficiënt mogelijke inzet van belichting, waardoor het energieverbruik per eenheid product geminimaliseerd kan worden.

Het rapport is als volgt opgebouwd:

- Hoofdstuk 2 omschrijft het materiaal en de methoden.
- Hoofdstuk 3 geeft de resultaten en discussie.
- Hoofdstuk 4 bevat puntsgewijze conclusies.
- In hoofdstuk 5 zijn de bevindingen van het literatuuronderzoek 'Stuurlicht bij de tijd' voor sturing op plantmorfologie en bloei uitgebreid beschreven. Op basis van dit literatuuronderzoek is de proefopzet gekozen.

2 Materiaal en methoden

Paprikaplanten groeiden in 8 klimaat-units van 0.8 bij 0.8 m ieder bij Plant Lighting te Bunnik. Er waren twee opeenvolgende teeltronden met verschillende rassen, respectievelijk 'Maranello' en 'Nagano'. Voor ieder ras werden vier behandelingen in duplo getoetst (zie Tabel 1). 'Maranello' staat bekend als relatief makkelijk strekkend ras, dat redelijk groeit bij SON-T belichting in de winter. Daarentegen staat 'Nagano' bekend als een moeizaam strekkend ras, dat in de praktijk ook niet goed ontwikkelt bij substantiële intensiteiten SON-T belichting. Bij opkweek van 'Nagano' schakelen bedrijven de helft van hun belichting dan ook af (van ~ 75 tot ~ 37.5 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$). Op basis van de literatuurstudie die beschreven staat in hoofdstuk 5 zijn een aantal behandelingen gekozen. In Tabel 1 wordt kort toegelicht waarom bepaalde behandelingen gekozen zijn. De verwachting was dat de behandelingen 2 en 3, waar het verrood stuurlicht de hele dag of vier uur in de namiddag aanstond, naast een positief effect op stengelstrekking ook de bloei en/of vruchtzetting zouden stimuleren. Zie voor fysiologische achtergronden hoofdstuk 5, met samenvatting in 5.8.

Tabel 1. Behandelingen die in duplo zijn uitgevoerd bij de rassen 'Maranello' en 'Nagano'.

Behandelingen	Verwacht effect
1 Controle, geen stuurlicht.	- Moeizame strekking
2 16 hr toegevoegd verrood (tegelijk met SON-T)	- Grootste effect op lengtegroei - Positief effect op generativiteit
3 4 hr toegevoegd verrood gedurende de laatste 4 uur van de dag.	- Minder effect op lengtegroei dan 16 hr verrood maar wel 75% minder energieverbruik door het stuurlicht - Positief effect op generativiteit
4 15 minuten puur verrood aan het begin van de nacht.	- Minder effect op lengtegroei dan 16 hr verrood maar wel 99% minder energieverbruik door het stuurlicht - Generativiteit gelijk als controle

Belichting

Het *kunstmatig daglicht* werd in alle behandelingen toegepast om het (schaarse) daglicht in kassen in de Nederlandse winter te simuleren. Hoewel spectraal niet volledig gelijk aan een natuurlijk daglichtspectrum, bestond het kunstmatig daglicht uit een breedband spectrum waarin alle golflengten binnen het PAR-gebied zijn vertegenwoordigd. Ook was het aandeel blauw (400-500 nm), groen (500-600 nm), rood (600-700 nm) in het kunstmatig daglicht representatief voor de waarden in natuurlijk daglicht. Er was precies zoveel verrood toegevoegd om een vergelijkbare fytochroom-balans als bij natuurlijk daglicht te verkrijgen (PSS ~ 0.71 ; zie voor uitleg hoofdstuk 5.4). De intensiteit was $94 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ gedurende 7.5 uur. Dit resulteert in een lichtsom van $2.54 \text{ mol}/\text{m}^2/\text{dag}$. In december is het gemiddelde aan

daglicht in een kas 2.8 mol/m²/dag, gebaseerd op straling gemeten in De Bilt voor de jaren 2001-2011 en gecorrigeerd voor een 30% transmissieverlies van buiten naar binnen in de kas.

Het kunstmatig daglicht werd in alle behandelingen aangevuld met 140 µmol/m²/s SON-T gedurende 16 uur per dag (Tabel 2). Dit resulteerde in een lichtsom van 8.06 mol/m²/dag SON-T + 2.54 mol/m²/dag kunstdaglicht, dus in totaal 10.6 mol/m²/dag PAR-licht. Voor paprika-opkweek is 140 µmol/m²/s SON-T zeer hoog en volgens praktijk-ervaringen niet mogelijk. Door toevoeging van stuurlicht is getracht om wel een goede groei te realiseren bij deze hoge lichtintensiteit.

Tabel 2. Details van de behandelingen die in duplo zijn uitgevoerd bij de rassen 'Maranello' en 'Nagano'.

	Daglicht: 94 µmol/m ² /s	SON-T: 140 µmol/m ² /s	Stuurlicht (verrood)
1	10:00-17:30 (2.54 mol/dag)	1:00-17:00 (8.06 mol/dag)	Geen (controle)
2	10:00-17:30	1:00-17:00	16hr: 1:00-17:00 (hoge intensiteit)
3	10:00-17:30	1:00-17:00	4hr: 14:30-17:30 (hoge intensiteit)
4	10:00-17:30	1:00-17:00	FR-EOD*: 17:30-17:45 (lage intensiteit)

*)FR-EOD staat voor 'far red end of day', waarmee eigenlijk bedoeld wordt een lage dosis puur verrood aan het begin van de nacht.

In behandeling 2 en 3 (Tabel 2) werd een hoeveelheid verrood stuurlicht toegevoegd die resulteerde in een PSS van 0.78, dus tussen daglicht (PSS ~0.71) en SON-T (PSS=0.85) in. In behandeling 2 stond het verrood tegelijk met de SON-T belichting aan (16 uur lang) en in behandeling 3 de laatste vier uren van de dag. Dus eenzelfde intensiteit voor behandeling 2 en 3, maar een veel kortere brandduur in behandeling 3. In behandeling 4 werd met een lage intensiteit verrood (4 tot 5 µmol/m²/s) belicht gedurende 15 minuten aan het begin van de nacht. Bij praktijktoepassing van deze behandeling zouden de investeringskosten voor lampen en het energieverbruik door het stuurlicht zelf dus het laagst zijn.

Zie voor de theoretische onderbouwing van de gekozen behandelingen hoofdstuk 5.

Proefschema en klimaat paprika 'Maranello'

De zaaidatum van 'Maranello' bij Plantenkwekerij van der Lugt te Bleiswijk was 17 juli 2013. Op 5 augustus werden er 25 planten in iedere klimaat-unit gezet (bij Plant Lighting te Bunnik). Op 7 augustus werden de stuurlichtbehandelingen gestart. Tussentijds werden er planten geoogst zodra er onderlinge beschaduwing optrad. Zo is er tussentijds gedund van 25 naar 16 naar 9 planten per klimaat-unit. Op 26 augustus vond de eind oogst van de opkweek plaats (40 dagen na zaaien, 5 planten per klimaat-unit). Vervolgens is er met 4 planten per klimaat-unit doorgeteeld. Er werden drie stengels per plant aangehouden. Er is doorgeteeld tot 16 september ter beoordeling van plantvorm en bloei (61 dagen na zaaien).

Gedurende de gehele teeltperiode was de RV 70-75%. Gedurende de opkweekperiode van 21 dagen was de dag/nachttemperatuur 23°C/22°C. Voor de vervolgteelt na 26 augustus werden de planten op steenwol matten geplaatst en werd de temperatuur verhoogd naar 25°C overdag en 's nachts 22°C en vanaf 23:00 uur 23°C. Doordat er knopval optrad is in de laatste teeltweek (vanaf 11 september) de voornacht-temperatuur verlaagd naar 18°C en vanaf 23:00 naar 20°C.

Proefschema en klimaat paprika 'Nagano'

De zaaidatum van Nagano bij Plantenkwekerij van der Lugt te Bleiswijk was 28 augustus. Op 17 september werden de planten in de klimaat-units neergezet (bij Plant Lighting te Bunnik). De planten waren iets kleiner dan 'Maranello' bij start van de proef. Op 20 september startten de stuurlichtbehandelingen. Opnieuw werd er gedund van 25 naar 16 naar 9 planten per klimaat-unit. Op 10 oktober vond de eind oogst plaats van de opkweek (43 dagen na zaaien). Er is vervolgens doorgeteeld met 4 planten per klimaat-unit tot 28 oktober om de bloei en vruchtzetting goed in beeld te krijgen (61 dagen na zaaien). Ditmaal werden twee stengels per plant aangehouden.

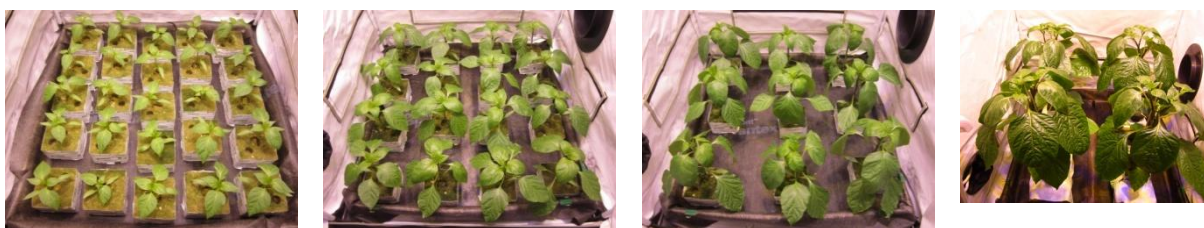
Gedurende de opkweekperiode was de dag/nachttemperatuur 23°C/22°C. Voor de vervolgteelt werden de planten op steenwol matten geplaatst en werd de temperatuur verhoogd naar 25°C gedurende het 'daglicht'. Er werd vanaf 10 oktober een voornacht-temperatuur aangehouden van 19°C, welke met tussenperiodes van enige dagen stapsgewijs werd verlaagd tot 16°C. Vanaf 23.00 werd de temperatuur weer in stappen verhoogd tot 22°C om 0.30 uur (1.00 uur SON-T aan). Enige uren voor het aangaan van het kunstmatig daglicht werd de temperatuur weer stapsgewijs verhoogd tot 24°C. Er trad geen knopval op.

3 Resultaten en discussie

3.1 Plantreacties 'Maranello'

3.1.1 Opkweek

Het aantal dagen van zaaien tot start opkweek was voor 'Maranello' 21 dagen. De opkweek onder de verschillende stuurlichtbehandelingen nam 19 dagen in beslag. Het teeltverloop is in Foto 1 weergegeven.



6/8/13 (dag 0)

12/8/13 (dag 5)

15/8/13 (dag 8)

27/8/13 (dag 20)

Foto 1. Teeltverloop in foto's van het ras 'Maranello' (de behandeling met 16hr verrood). Er werd gestart met 25 planten, vervolgens werd er respectievelijk gedund tot 16, 9 en uiteindelijk 4 planten.

Foto 2 laat zien dat de bladeren van de controleplanten (links) meer naar beneden gericht en iets meer gekruld waren dan de bladeren onder 16hr verrood (rechts). De controleplanten hadden dus minder lichtonderscheppend vermogen.

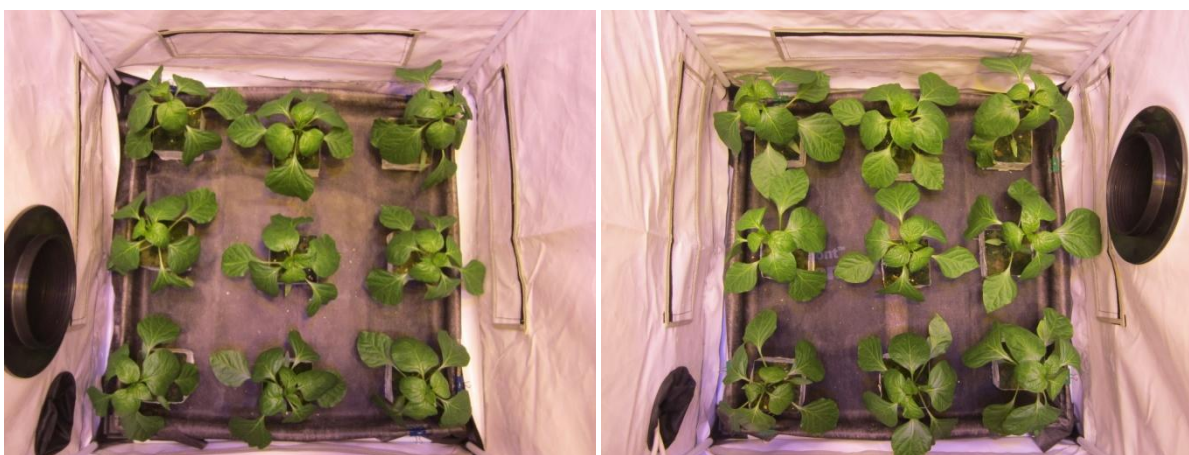


Foto 2. Meer naar beneden gericht en iets krullend blad (waardoor minder lichtonderschepping) bij de controle (links) ten opzichte van 16hr verrood (rechts). De foto is op dag 8 na start stuurlichtbehandelingen genomen.

De lengteverschillen tussen de behandelingen liepen steeds verder uiteen (Fig. 1) waarbij 16hr verrood en FR-EOD het langste werden; 4hr verrood nam een middenpositie in en controle bleef het kortst (zie ook Foto 3). De verschillen in versgewicht waren hooguit 7% (Fig. 1), waarbij het extra gewicht vooral in de stengel zat en niet in het blad (Tabel 3).

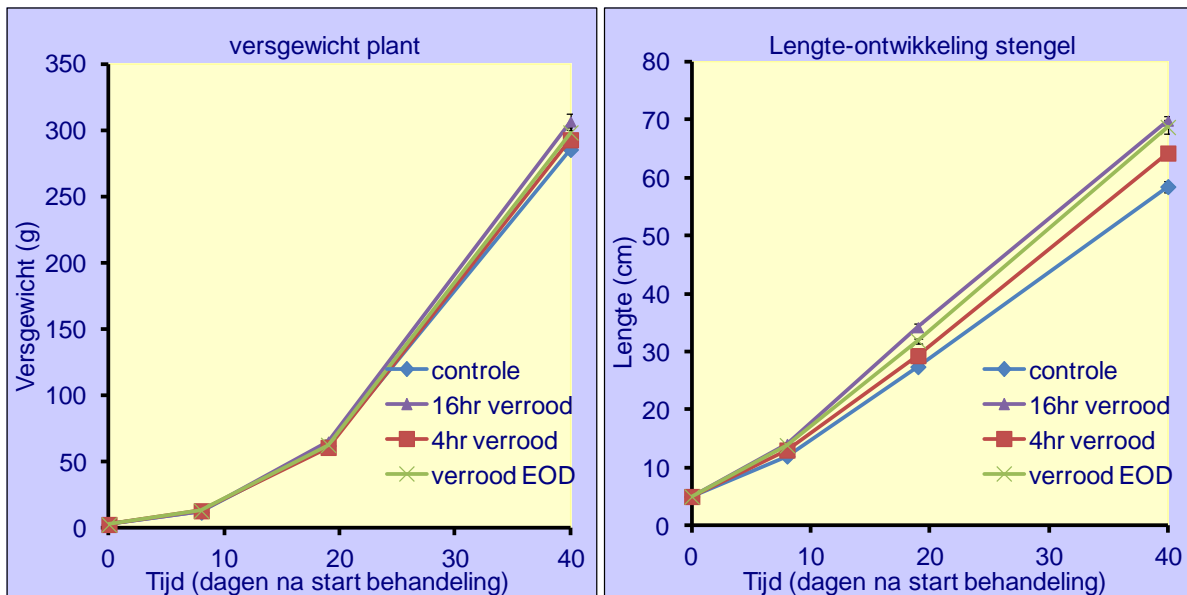


Fig. 1. Groeicurve van het versgewicht en de plantlengte van paprika 'Maranello' onder de verschillende behandelingen vanaf het moment dat de stuurlichtbehandelingen van start gingen, dus dag 0 is 21 dagen na zaaien. (verticale balkjes geven SE weer; datapunten respectievelijk n=10, 14, 10 en 8).

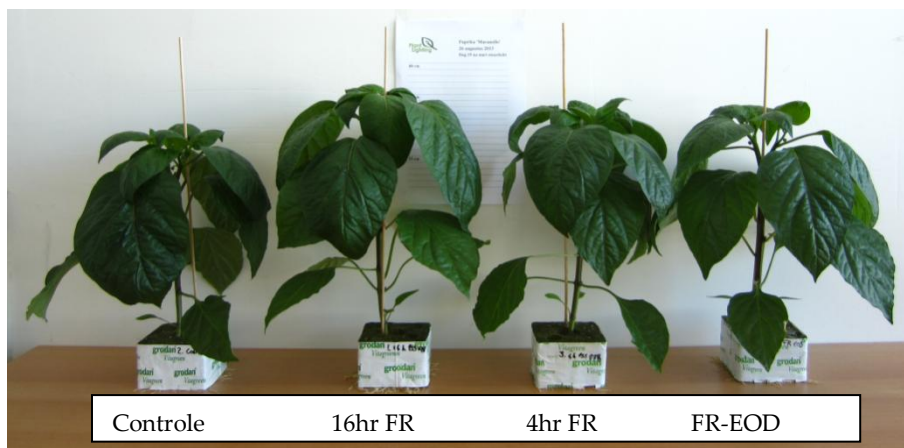


Foto 3. Planten bij de eindogst van het 'opkweek-stadium' van Maranello na 19 dagen stuurlicht-behandelingen (40 dagen na zaaien).

In Tabel 3 worden de resultaten van de metingen aan het einde van het 'opkweek-stadium' weergegeven. Enkele opvallende zaken uit deze Tabel:

- Toevoegen van verrood licht bij paprika heeft vooral effect op strekking en niet op andere planteigenschappen (net als gerapporteerd in Hogewoning et al. 2013).
- 16hr verrood licht geeft een 25% langere stengel dan de controle. Een kortere periode (4h) verrood licht in de middag geeft met 7% meer lengte een veel kleinere strekkingsrespons dan 16 uur verrood.
- Er is een relatief groot effect op de stengelstrekking van de 15 minuten nabelichting met een lage intensiteit verrood licht.
- Ook de controle-behandeling levert kwalitatief goede planten op, dit in tegenstelling tot de verwachtingen op basis van ervaringen uit de praktijk!

Tabel 3. Plantkarakteristieken aan het einde van de opkweek bij cv 'Maranello' 40 dagen na zaaien (n=10).

	SON-T/dag (controle)	SON-T/dag & verrood 16h	SON-T/dag & verrood 4h	SON-T/dag + verrood EOD
<i>Waarnemingen oogst 26 augustus 2013 (Dag 19 na start stuurlicht)</i>				
Versgewicht plant (g)	61.9 ^{ab}	64.9 ^a	60.5 ^b	62.4 ^{ab}
Versgewicht blad (g)	38.0 ^{ns}	36.5 ^{ns}	36.1 ^{ns}	35.9 ^{ns}
Versgewicht stengel (g)	18.2 ^b	22.6 ^a (+24%)	18.9 ^b	21.7 ^a (+19%)
Drooggewicht plant (g)	5.41 ^{ns}	5.88 ^{ns}	5.42 ^{ns}	5.73 ^{ns}
Drooggewicht blad (g)	3.66 ^{ns}	3.67 ^{ns}	3.59 ^{ns}	3.68 ^{ns}
Drooggewicht stengel (g)	1.75 ^b	2.21 ^a (+26%)	1.83 ^b	2.05 ^a (+17%)
% drooggewicht	8.74 ^{ns}	9.06 ^{ns}	8.96 ^{ns}	9.19 ^{ns}
Aantal bladeren	18.0 ^{ns}	17.5 ^{ns}	18.5 ^{ns}	17.1 ^{ns}
Plantlengte totaal (cm)	27.4 ^d	34.2 ^a (+25%)	29.3 ^c (+7%)	31.9 ^b (+16%)
Lengte stengel tot vertakking (cm)	21.3 ^d	28.3 ^a (+33%)	24.0 ^c (+12%)	25.3 ^b (+19%)

3.1.2 Vervolgteelt

Na de opkweek zijn de planten nog 21 dagen doorgeteeld om bloem- en vruchtontwikkeling te kunnen beoordelen. Echter, waarschijnlijk door te lang een hoge dag- en nachttemperatuur is er significante knopval opgetreden. Hierdoor zijn verschillen in vruchtontwikkeling mogelijk weggefallen. Op de oogstdag zijn de planten onder de verschillende behandelingen visueel beoordeeld door een groep paprikakwekers (zie voorwoord). Hierbij werden wat betreft bloei geen opvallende verschillen opgemerkt. In Tabel 4 worden de resultaten van de metingen bij de eind oogst weergegeven. Enkele opvallende zaken uit deze Tabel:

- Het aantal vruchten in de 0^e tot 2^e oksel was het hoogst bij de 16hr verrood behandeling en het laagst bij de controle. Dit verschil was echter niet significant!
- Het vruchtgewicht is veruit het hoogst bij 16hr verrood en het laagst bij de controle en FR-EOD, maar ook hier zijn de verschillen niet significant. Het hoge gemiddelde bij 16hr verrood kwam vooral door één plant met een grote vrucht eraan. Aan de verschillen mag dus niet teveel waarde gehecht worden.
- Planten onder 16hr verrood en FR-EOD zijn zo'n 20% langer dan de controle, 4hr verrood zit er precies tussenin (zie ook Foto 4).

Voor 'Maranello' kan de conclusie getrokken worden dat deze bij een lage intensiteit daglicht aangevuld met een hoge intensiteit SON-T in principe prima kan worden gekweekt. Als de stengelstrekking toch teveel achterblijft, kan er door middel van 15 min. verrood licht aan het einde van de dag op een energetisch zuinige manier gestuurd worden op meer strekking. Het is een interessante uitdaging om te achterhalen waarom in de praktijk een hoge intensiteit SON-T wel tot problemen leidt, maar niet in deze proef (zie discussie in 3.3).

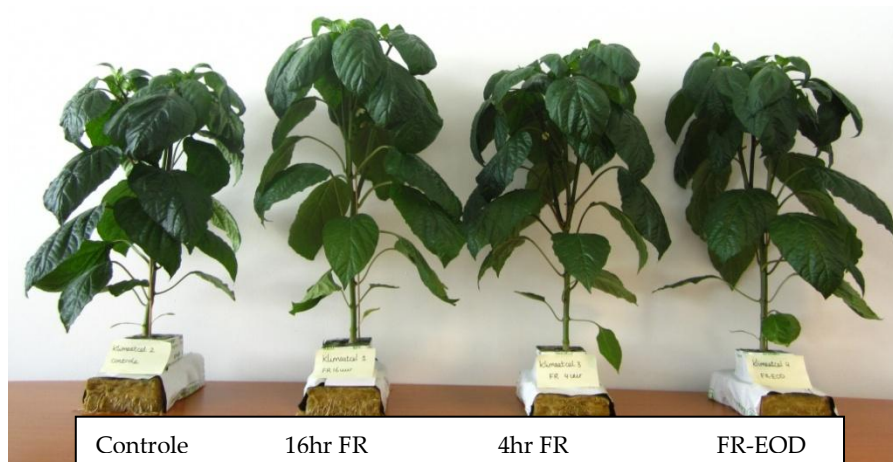


Foto 4. 'Maranello' op de dag van de eindogst 40 dagen na start behandelingen (61 dagen na zaaien).

Tabel 4. Plantkarakteristieken aan het einde van de vervolgteelt bij 'Maranello' 61 dagen na zaaien (n=8).

	SON-T/dag (controle)	SON-T/dag & verrood 16h	SON-T/dag & verrood 4h	SON-T/dag + verrood EOD
<i>Waarnemingen oogst 16 september 2013 (Dag 40 na start stuurlicht)</i>				
Versgewicht plant (g)	285 ^c	307 ^a (+7%)	293 ^{bc} (+3%)	298 ^{ab} (+5%)
Versgewicht blad (g)	151 ^{ns}	149 ^{ns}	148 ^{ns}	151 ^{ns}
Versgewicht stengel (g)	135 ^c	151 ^a (+12%)	142 ^{bc} (+6%)	147 ^{ab} (+9%)
Versgewicht vruchten (g)	0.1 ^{ns}	6.6 ^{ns}	2.6 ^{ns}	0.6 ^{ns}
Aantal bladeren	44.9 ^{ns}	43.8 ^{ns}	45.6 ^{ns}	44.0 ^{ns}
Plantlengte totaal (cm)	58.4 ^c	69.9 ^a (+20%)	64.3 ^b (+10%)	68.7 ^a (+18%)
Lengte stengel tot aan vertakking (cm)	22.2 ^c	28.0 ^a (+26%)	25.5 ^b (+14%)	27.8 ^a (+25%)
Lengte stengel vanaf vertakking (cm)	36.2 ^c	41.9 ^a (+16%)	38.8 ^b (+7%)	41.0 ^a (+13%)
Aantal vruchten Ode-2e oksel	0.4 ^{ns}	1.6 ^{ns}	0.8 ^{ns}	1.1 ^{ns}

3.2 Plantreacties 'Nagano'

3.2.1 Opkweek

Het aantal dagen van zaaien tot start opkweek was voor 'Nagano' 22 dagen. De opkweek onder de verschillende stuurlichtbehandelingen duurde vervolgens 21 dagen. Foto 5 geeft het teeltverloop weer.

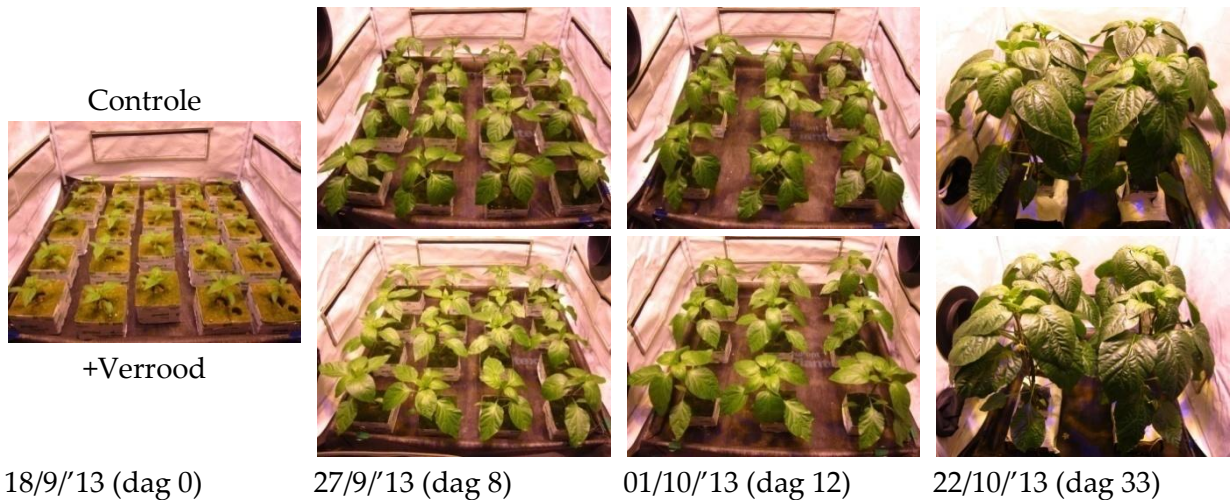


Foto 5. Teeltverloop in foto's bij het ras 'Nagano' van de controle (boven) en de behandeling met 16hr verrood (onder). Er werd gestart met 25 planten, vervolgens werd er respectievelijk gedund tot 16, 9 en uiteindelijk 4 planten.

Evenals bij 'Maranello' liepen bij 'Nagano' de lengteverschillen tussen de behandelingen steeds verder uiteen (Fig. 2) en werden 16hr verrood en FR-EOD het langste. Behandeling 4hr verrood nam weer een middenpositie in en de controle bleef het kortst (Foto 6).

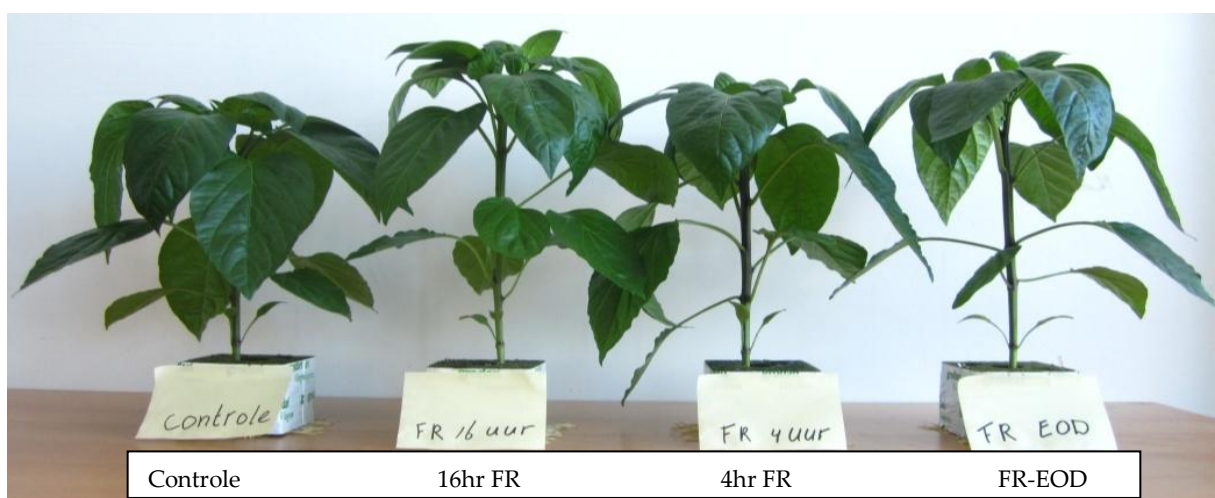


Foto 6. Planten bij de eind oogst van de opkweek van Nagano na 21 dagen stuurlicht (43 dagen na zaaien).

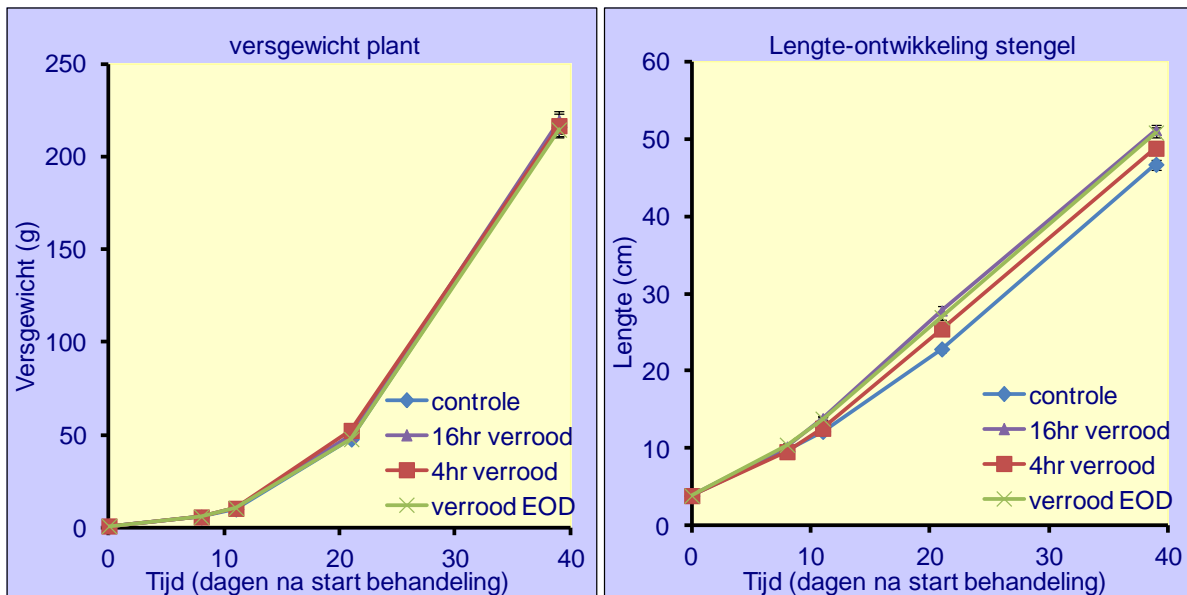


Fig. 2. Groeicurve van het versgewicht (links) en de plantlengte (rechts) van paprika 'Nagano' onder de verschillende behandelingen vanaf het moment dat de stuurlichtbehandelingen van start gingen, dus dag 0 is 22 dagen na zaaien. (verticale balkjes geven SE weer; datapunten respectievelijk n=10, 18, 14, 10 en 8).

In Tabel 5 worden de resultaten van de metingen aan het einde van het 'opkweek-stadium' weergegeven. Enkele opvallende zaken uit deze Tabel:

- Bij de eind oogst van de opkweek was 'Nagano' ruim 10 gram vers lichter dan 'Maranello' (Tabel 3), terwijl 'Maranello' vanaf zaaien drie dagen jonger was. Dit komt doordat de planten ook kleiner waren bij start van de proef (vergelijk dag 0 op Foto 1 en Foto 5). 'Nagano' heeft ook 24-36 uur langer de tijd nodig om te kiemen.
- Het drooggewicht was bij de verrood-behandelingen hoger dan bij de controle. Dit extra gewicht zat voornamelijk in de stengel.
- Evenals bij 'Maranello' zijn de planten onder 16hr verrood en FR-EOD zo'n 20% langer dan de controle, 4hr verrood zit er tussenin (zie ook Foto 6).

Tabel 5. Plantkarakteristieken aan het einde van de opkweek bij cv 'Nagano' 43 dagen na zaaien (n=10).

	SON-T/dag (controle)	SON-T/dag & verrood 16h	SON-T/dag & verrood 4h	SON-T/dag + verrood EOD
Waarnemingen oogst 10 oktober 2013 (Dag 21 na start stuurlicht)				
Versgewicht plant (g)	47.7 ^b	49.4 ^b	52.4 ^a	47.7 ^b
Versgewicht blad (g)	29.6 ^{ab}	28.8 ^b	31.3 ^a	27.9 ^b
Versgewicht stengel (g)	18.1 ^c	20.6 ^{ab}	21.0 ^a	19.8 ^b
Drooggewicht plant (g)	4.4 ^b	4.8 ^a (+8%)	4.9 ^a (+11%)	4.7 ^a (+7%)
Drooggewicht blad (g)	3.1 ^b	3.2 ^{ab} (+3%)	3.3 ^a (+8%)	3.2 ^{ab} (+3%)
Drooggewicht stengel (g)	1.3 ^b	1.6 ^a (+18%)	1.6 ^a (+19%)	1.5 ^a (+15%)
% drooggewicht	9.2% ^c	9.6% ^{ab}	9.4% ^{bc}	9.9% ^a
Aantal bladeren	18.7 ^{ns}	18.1 ^{ns}	18.9 ^{ns}	17.4 ^{ns}
Plantlengte totaal (cm)	22.8 ^c	27.8 ^a (+22%)	25.4 ^b (+11%)	26.9 ^a (+18%)
Lengte stengel tot vertakking (cm)	18.9 ^c	22.5 ^a (+19%)	20.1 ^b (+6%)	22.0 ^a (+16%)

Opvallend was ook de sterke roodkleuring (anthocyaan) van de stengel bij de controle, terwijl dit bij 16hr verrood vrijwel afwezig was. De roodkleuring was bij de 4hr verrood en de FR-EOD-behandelingen iets minder sterk dan bij de controle (Foto 7).

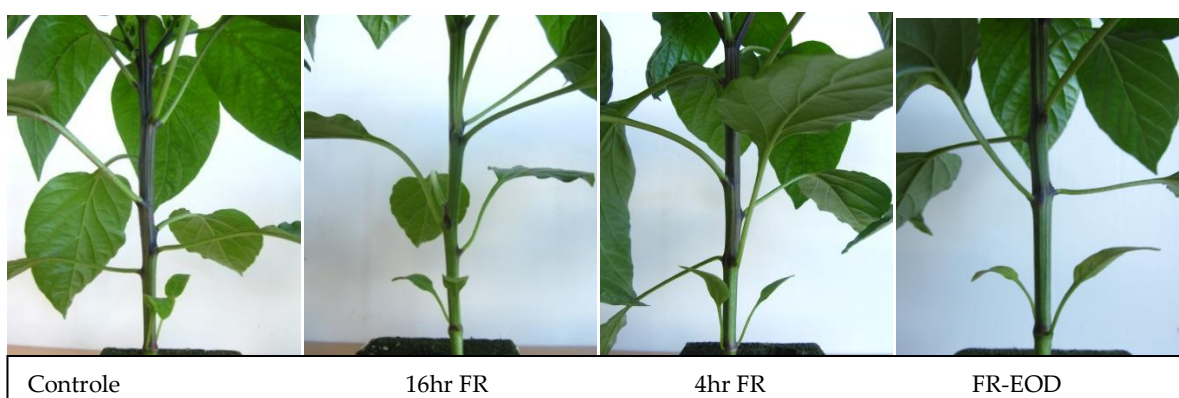


Foto 7. Sterke roodverkleuring van de stengel zonder het gebruik van verrood licht en nauwelijks roodverkleuring met 16hr verrood stuurlicht. De roodverkleuring bij 4hr FR en FR-EOD was minder sterk dan bij de controle. Ras: 'Nagano', bij 'Maranello' werd hetzelfde geconstateerd.

3.2.2 Vervolgteelt

Na de opkweek zijn de planten nog 18 dagen doorgeteeld om bloem- en vruchtontwikkeling te kunnen beoordelen. Foto 8 laat een representatieve plant zien. Opnieuw zijn op de oogstdag de planten onder de verschillende behandelingen visueel beoordeeld door een groep paprikakwekers. Hierbij werden wat betreft bloei en vruchtzetting geen opvallende verschillen opgemerkt. In Tabel 6 worden de resultaten van de metingen bij de eind oogst weergegeven. Enkele opvallende zaken uit deze Tabel:

- Het aantal vruchten was 2.5-3 per plant en verschilde niet significant tussen de behandelingen.
- Het hogere vruchtgewicht bij de behandeling 4hr verrood komt door één enkele plant met een relatief zware hartvrucht (24 gram). Statistische analyse geeft aan dat er geen significant verschil in gemiddeld vruchtgewicht is tussen de behandelingen.
- Planten onder 16hr verrood en FR-EOD zijn zo'n 10% langer dan de controle, 4hr verrood zit er tussenin (zie ook Foto 9).



Foto 8. Groeiende vruchten en bloei van paprika 'Nagano' bij een representatieve plant. Visueel werden er geen verschillen in bloem -en vruchtontwikkeling tussen de behandelingen waargenomen.

Vanaf de splitsing is er geen significant verschil in plantlengte meer gevonden bij 'Nagano'. Bij 'Maranello' waren er nog wel verschillen (Tabel 4). De effecten van verrood op de strekking lijken dus rasafhankelijk. Bij 'Nagano' lijkt verrood na het 'opkweek-stadium' weinig meerwaarde te bieden, als men al de wens heeft om de strekking te stimuleren.

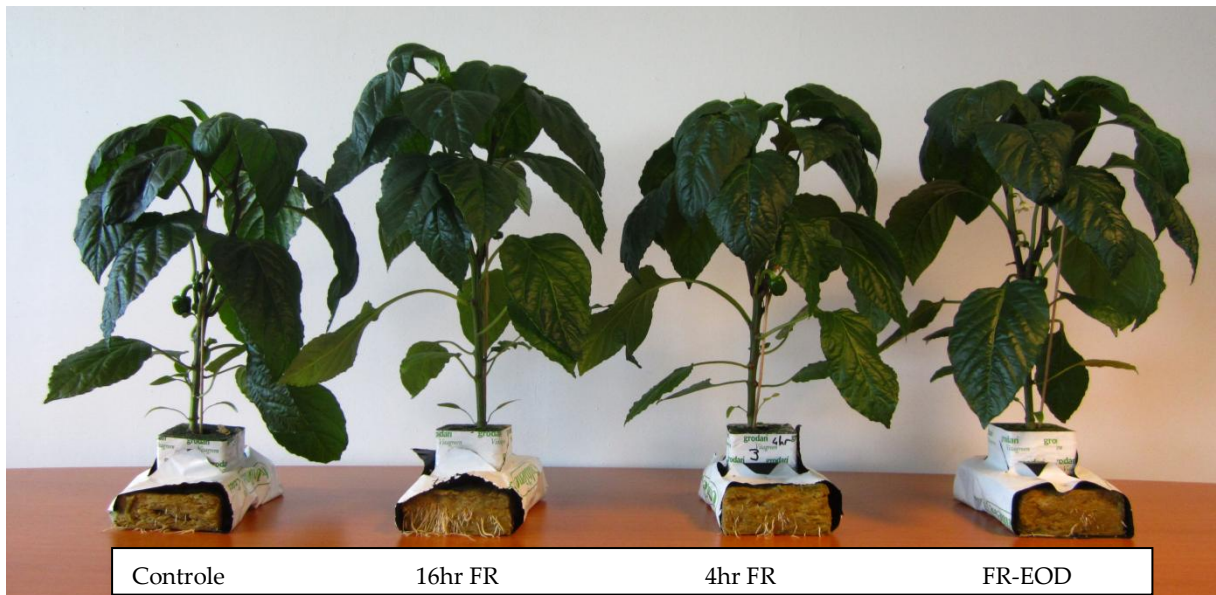


Foto 9. 'Nagano' op de dag van de eind oogst 39 dagen na start van de behandelingen (61 dagen na zaai).

Tabel 6. Plantkarakteristieken aan het einde van de vervolgteelt bij cv 'Nagano' (n=8).

	SON-T/dag (controle)	SON-T/dag & verrood 16h	SON-T/dag & verrood 4h	SON-T/dag + verrood EOD
<i>Waarnemingen oogst 28 oktober 2013 (Dag 39 na start stuurlicht)</i>				
Versgewicht plant (g)	216 ^{ns}	220 ^{ns}	217 ^{ns}	215 ^{ns}
Versgewicht blad (g)	116 ^{ns}	112 ^{ns}	113 ^{ns}	114 ^{ns}
Versgewicht stengel (g)	93 ^b	101 ^a (+9%)	94 ^b	95 ^b
Versgewicht vruchten (g)	6.7 ^{ns}	6.0 ^{ns}	9.5 ^{ns}	5.6 ^{ns}
Aantal bladeren	26.9 ^{ns}	27.0 ^{ns}	25.8 ^{ns}	26.4 ^{ns}
Plantlengte totaal (cm)	46.7 ^c	51.2 ^a (+10%)	48.8 ^b (+4%)	50.8 ^a (+9%)
Lengte stengel tot aan vertakking (cm)	21.1 ^c	23.7 ^a (+12%)	21.8 ^{bc} (+3%)	23.3 ^{ab} (+10%)
Lengte stengel vanaf vertakking (cm)	25.7 ^{ns}	27.4 ^{ns}	27.1 ^{ns}	27.6 ^{ns}
Aantal vruchten per plant	3.1 ^{ns}	2.9 ^{ns}	2.6 ^{ns}	2.6 ^{ns}

NB. Gemiddeld hebben van de vier planten per klimaat-unit drie planten hun hartvrucht behouden.

De vruchtzetting verliep succesvol bij 'Nagano', terwijl bij 'Maranello' de meeste hartvruchten en vruchten in de eerste en tweede oksel aborteerden. Het aanhouden van een koelere voornacht bij 'Nagano' zal hieraan hebben bijgedragen, evenals het aanhouden van twee stengels per plant in plaats van de drie stengels bij 'Maranello' (zie details in hoofdstuk 2).

Er kan worden geconcludeerd dat zelfs een als 'moeilijk te belichten' ras als 'Nagano' succesvol geteeld kan worden onder hoge intensiteiten bijbelichting met SON-T lampen.

3.3 Discussie

Het *hoofddoel* van deze proef was om na te gaan op welk moment van de dag verrood stuurlicht het meest effectief kan worden ingezet om een gewenste plantrespons te verkrijgen. Hierbij lag de focus op:

1. Sturing lengtegroei (H3.3.1)
2. Sturing op generativiteit (H3.3.2)

Het *nevendoeel* van de proef was om na te gaan of en hoe er bij paprika verrood stuurlicht ingezet moet worden om onder een hoge intensiteit SON-T op te kweken en door te telen. Opkweken (H3.3.3) onder een hogere intensiteit SON-T versnelt zodanig de teelt dat er een forse energiebesparing behaald kan worden (Hogewoning & Trouwborst 2013). Dit vanwege het feit dat veruit het grootste aandeel van het energieverbruik in de paprika-opkweek voor verwarming is, en een relatief klein aandeel (~15%) voor belichting. Tevens is het de vraag of er na de opkweek, bij de verdere teelt van paprika onder winteromstandigheden, aanvullend verrood licht nodig is als het aandeel SON-T zeer hoog is.

3.3.1 Stuurlicht 'bij de tijd'

3.3.1.1 Lengtegroei

Uit de literatuurstudie (H5) kwamen de volgende twee methodes als kansrijk naar voren om de stengelstrekking te vergroten op een energetisch zuinigere manier dan een relatief hoge intensiteit verrood gedurende 16hr:

- a. Enkele uren een relatief hoge intensiteit toegevoegd verrood licht gedurende de laatste uren van de dag (4hr verrood).
- b. Een lage intensiteit puur verrood licht gedurende een korte tijd aan het begin van de nacht (FR-EOD).

De resultaten laten zien dat de behandeling waarbij er puur verrood wordt gegeven aan het begin van de nacht (FR-EOD) de meest efficiënte manier is om op stengelstrekking te sturen. Op deze manier zijn de investeringskosten en het energieverbruik voor het stuurlicht laag.

Vanuit de praktijk leeft de gedachte dat onder een hoge intensiteit SON-T belichting paprika 'niet van de grond komt'. Bij bepaalde rassen zoals 'Nagano' en 'Derby' is dit sterker het geval dan bij andere rassen zoals 'Maranello', die gemakkelijker een hogere intensiteit SON-T aan zouden moeten kunnen. Deze proef laat zien dat de controles (zonder verrood) van 'Nagano' en 'Maranello' inderdaad het kortste blijven. Echter, behalve de roodverkleuring van de stengel, werden er geen problemen geconstateerd bij deze planten (Foto 10). Dus ook bij een relatief hoge lichtintensiteit van $140 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ SON-T komen deze planten goed 'van de grond'.

Een zeer interessante vraag is waarom een hoge intensiteit SON-T niet tot problemen leidde in deze proef, maar wel in de praktijk. Het meest opvallende onderscheid tussen deze proef en de praktijk is de luchtbevochtiging tot 75% RV in de klimaat-units, terwijl de RV bij opkweek in de praktijk kan wegzakken tot 40 à 50%. De temperatuur was vergelijkbaar met die in de praktijk. Mogelijk is de soms lagere RV in de praktijk de oorzaak waarom er bij paprika geen hogere lichtintensiteit SON-T gegeven kan worden. Een antwoord op deze vraag zou zeer waardevol voor de praktijk zijn.



Foto 10. Links: 'Maranello' 19 dagen na start stuurlicht (40 dagen na zaaien). Rechts 'Nagano' 21 dagen na start stuurlicht (43 dagen na zaaien). Beide Foto's zijn van de controlebehandeling (geen verrood stuurlicht) vlak voordat het einde-opkweek stadium werd geoogst.

3.3.1.2 Generativiteit.

Uit de literatuurstudie (H5) kwam naar voren dat toegevoegd verrood licht een positief effect kan hebben op de generatieve sturing van (vooral) lange dag planten. Deze sturing verloopt via de fotoreceptor fytochroom A. Hierbij zijn er tenminste twee mogelijkheden:

- a. Continu toegevoegd verrood licht (16hr verrood).
- b. Enkele uren toegevoegd verrood licht aan het einde van de dag (4hr verrood).

Uit deze proef is geen positief effect van verrood licht op de generativiteit van paprika waargenomen. De controleplanten hadden een bloei en vruchtontwikkeling vergelijkbaar met die bij de verrood-behandelingen (Tabel 6). Paprika staat net als roos en tomaat bekend als een daglengte-neutrale plant. Tomaat en roos worden beide wel generatiever door bijbelichting met verrood licht (Hogewoning et al. 2012; Trouwborst et al. 2012), maar uit deze proef is zo'n effect dus niet naar voren gekomen voor paprika. Tot dusverre is er nog weinig fundamentele kennis over bloeisturing van daglengte-neutrale planten met stuurlicht.

3.3.2 Versnelde opkweek en energiebesparing door hoge intensiteit SON-T

In de winter van 2012-2013 is bij komkommer en bij paprika 'Nagano' nagegaan of er door het toevoegen van verrood stuurlicht een versnelde opkweek mogelijk is (Hogewoning & Trouwborst, 2013). In tegenstelling tot komkommer bleek dit voor paprika 'Nagano' niet het geval te zijn. Het is interessant om de oogstdata van die proef met die van de huidige proef te vergelijken: Zie hiertoe Tabel 7.

Tabel 7. Verschillen tussen opkweek paprika 'Nagano' in de praktijk en in de klimaat-units (deze proef). De getallen hebben betrekking op de controle-behandeling, dus zonder verrood stuurlicht.

	Praktijk	Klimaat-unit
Tijd zaai- einde opkweek	54 d	43 d
Plantgewicht	44.4 g	47.7 g
Gem. dagsom daglicht	2.56 mol/m ² /dag	2.54 mol/m ² /dag
SON-T	37.5 µmol/m ² /s	140 µmol/m ² /s
Plantdichtheid	18 pl/m ²	18 pl/m ²
CO ₂ -dosering	500-600 ppm	geen
luchtbevochtiging	geen	RV ~ 70-75%

Er kan dus een teeltversnelling van op zijn minst 11 dagen (25.6%) worden behaald door de lichtintensiteit SON-T fors te verhogen. Het is natuurlijk de vraag of verhoging van de lichtintensiteit meer energie kost dan het oplevert. Naar verwachting is dit *niet* het geval. Het aandeel stookkosten in de totale energiebehoefte van de opkweek van paprika is namelijk zeer groot: ~85% in de donkerste tijd van het jaar en >90% over het gehele belichtingsseizoen (Hogewoning *et al.* 2013). Dit betekent dat als de opkweek van paprika versneld kan worden door verhoging van de lichtintensiteit, er een forse besparing op energie in warmte mogelijk is.

Zoals in 3.3.1.1 al genoemd zou het zeer waardevol voor de praktijk zijn om een antwoord op te vraag te krijgen waarom paprika in de klimaat-units wel succesvol onder een hoge intensiteit SON-T geteeld kan worden, maar blijkbaar niet in de praktijk. Mogelijk speelt de RV hier een sleutelrol.

3.3.3 Verrood behoefte bij de vervolgteelt?

Gezien de succesvolle vruchtzetting bij 'Nagano' in het laatste stadium van de proef lijkt het ook goed mogelijk om jaarrond paprika te kunnen telen met SON-T bijbelichting in de winter. Verrood stuurlicht lijkt hierbij niet per se nodig te zijn, hoewel FR-EOD mogelijk wel een nuttige aanvulling kan zijn op die momenten dat het gewas moeizaam strekt.

Wederom dient te worden opgemerkt dat de relatief hoge RV in de klimaat-units mogelijk cruciaal geweest is voor de succesvolle teelt. Een andere bedenking met betrekking tot vertaling van de proefresultaten naar een jaarrond-teelt is de duur van de proef: De

beoordelingstijd van de vervolgteelt tijdens de proef van zo'n drie weken is aan de korte kant. Mogelijk openbaren problemen zich wat later in de teelt.

Alle mogelijke bedenkingen ten spijt heeft deze proef aangetoond dat een 'moeizaam strekkend' paprikaras als 'Nagano' zeer goed kan groeien bij een hoge intensiteit SON-T belichting.

3.3.4 Vertaalbaarheid onderzochte processen naar andere gewassen?

De vraag is of, en in hoeverre, de uitkomsten van de onderzochte processen bij paprika vertaalbaar zijn naar andere tuinbouwgewassen. Qua sturing op stengelstrekking 'bij de tijd' is de verwachting dat planten die van nature als ondergroei in bossen voorkomen, nauwelijks een verandering in stengelstrekking door toegevoegd verrood licht zullen vertonen. Denk hierbij aan potplanten zoals *Spathiphyllum*, *Calathea* of *Saintpaulia*. Daarentegen valt voor kruidachtige planten uit van nature open vegetaties juist een zeer sterke strekkingsreactie te verwachten. De grootte van de reactie zal van soort tot soort verschillen, maar de verwachting is dat de EOD-puls een gelijk of meer effect zal hebben dan enkele uren verrood stuurlicht in de (na)middag (zie ook 5.6.3.3).

Bloeisturing 'bij de tijd' is waarschijnlijk succesvol voor de meeste lange dag planten. In het belichtingsseizoen 2013/2014 wordt dit onderzocht bij het gewas Lelie (Praktijkdemo Energiebesparing door dagverlenging met LED in lelie). Lelie is een facultatief lange-dag plant. De als daglengte-neutrale planten bekendstaande gewassen tomaat en roos worden beide generatiever door bijbelichting met verrood licht (Hogewoning *et al.* 2012; Trouwborst *et al.* 2012), terwijl dit bij paprika in deze proef niet het geval was. Voor daglengte-neutrale planten zijn dus geen algemene lijnen te trekken.

4 Conclusies

- De plantlengte van paprika kan fors toenemen door toegevoegd verrood licht. De mate van respons lijkt wel ras-afhankelijk: Na het opkweekstadium reageerde de stengelstrekking van 'Nagano' minder sterk op verrood dan die van 'Maranello'
- De effecten op lengtegroei zijn het grootst met 16hr verrood. Dit kost echter nog vrij veel energie.
- Bijna hetzelfde effect op lengtegroei als met 16hr verrood kan bereikt worden door 15 minuten met puur verrood licht aan het begin van de nacht te belichten. Dit vergt slechts 1% van het benodigde elektriciteitsverbruik t.o.v. 16hr verrood licht.
- De middagbehandeling (4hr verrood) laat zien dat met een kwart van het elektriciteitsverbruik ongeveer de helft van de lengte-respons kan worden bereikt.
- Een positief effect van verrood licht op generativiteit is niet waargenomen.
- Opkweek en teelt van paprika lijkt bij een veel hogere intensiteit SON-T belichting dan in de praktijk ook zonder toegevoegd verrood licht goed mogelijk te zijn. Onder de proefomstandigheden was de opkweek 11 dagen (=26%) sneller dan in de praktijk.

5 Theoretische achtergrond Stuurlicht ‘bij de tijd’

In dit hoofdstuk wordt dieper ingegaan op de achterliggende mechanismen van de werking van stuurlicht. Dit op basis van bestudering van de internationale literatuur. In het bijzonder wordt aandacht besteedt aan de tijdsgerelateerde gevoeligheid over de dag van de stuurlicht-gevoelige fytochromen in de plant.

Leeswijzer

- Eerst wordt het natuurlijke kader aangegeven waarbinnen de tuinbouw opereert: het dag- en jaarverloop van de lichtintensiteit en het lichtspectrum (5.1).
- Vervolgens wordt een korte inleiding gegeven over de drie klassen fotoreceptoren van de plant: fytochromen, cryptochromen en fototropinen (5.2).
- Vervolgens is nagegaan wat de werking is van fytochromen (5.3-5.5) in relatie tot het moment van de dag dat sturing op een gewenste plantreactie het meest effectief lijkt: “Stuurlicht bij de tijd” (5.6).
- Zijdelijks komen dan ook de andere twee klassen fotoreceptoren, de cryptochromen en fototropinen, weer ter sprake.
- In 5.8 worden de bevindingen kort samengevat.

5.1 Licht als informatiebron

Licht is zowel een *energiebron* voor de groei en ontwikkeling van planten (assimilatielicht) als een *informatiebron* over de omgeving van planten (stuurlicht). Licht dat door de fotosynthetisch actieve pigmenten (chlorofyl en carotenoïden) in bladeren wordt opgevangen, levert de benodigde energie voor fotosynthese. Hiermee verschaft licht de energie om CO₂ en water omzetten in zuurstof en assimilaten en daarmee de energie voor de groei van een plant. De fotosynthese neemt toe naarmate de intensiteit van het licht en/of de belichtingsduur toeneemt, tot aan het punt dat het licht verzadigend wordt. Deze functie van licht wordt in het algemeen aangeduid met de termen groeilicht of assimilatielicht.

Behalve de fotosynthetisch actieve pigmenten bevat een plant een speciaal type pigmenten dat informatie aan de plant doorgeeft. Dit zijn de zogenaamde *fotoreceptoren*. Fotoreceptoren zijn gevoelig voor de intensiteit, spectrale samenstelling, het dag/nacht- en seizoensritme, en de richting van licht. Op basis daarvan ontvangen de fotoreceptoren signalen over de omgeving van de plant. Deze signalen leiden tot de aanmaak en/of afbreuk van verschillende plantenhormonen, welke vervolgens een breed scala aan plantreacties teweeg kunnen brengen. De balans van de verschillende hormonen (o.a. auxine, gibberelline, cytokinine en ethyleen) reguleert allerlei processen in de plant, zoals stengelstrekking, bladoriëntatie, bloei-inductie, afrijpingsnelheid, assimilatenverdeling en veroudering.

In Nederland kan de natuurlijke stralingsom over de dag verschillen met zo'n factor 10. Waar in de winter stralingssommen rond de 2MJ/dag niet ongewoon zijn, kan in de zomer de stralingssom rond de 20MJ/dag liggen (Fig. 3). Dit verschil in stralingssom wordt deels door de daglengte (fotoperiode) en deels door de lichtintensiteit bepaald. Door de verschillen in daglengte wordt het signaal tot bloei gegeven bij korte-dag planten en lange-dag planten (Yanovsky & Kay 2003).

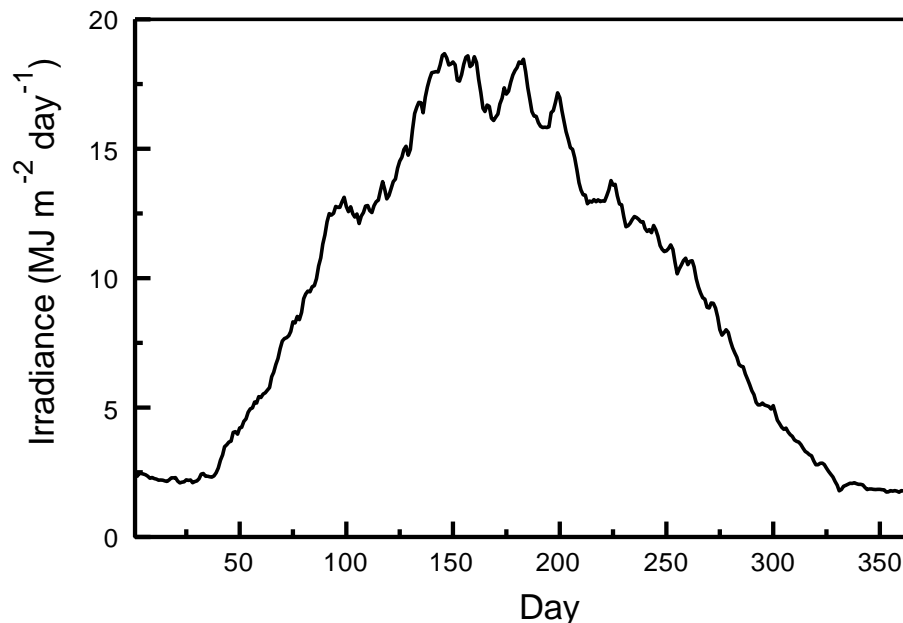


Fig. 3. Stralingssom van het natuurlijk daglicht over het jaar van het zogenaamde SEL-jaar uit de periode 2000-2007 volgens de methode van Breuer & van de Braak, 1989.

Het kleurenspectrum van zonlicht verschilt nauwelijks onder een heldere of bewolkte lucht (Fig. 4 links). Ook tussen de seizoenen is er nauwelijks verschil in lichtspectrum overdag (van Ieperen *et al.* 2012). Gedurende de schemering verandert het spectrum wel drastisch (Fig. 4 rechts). De gele lijn in Fig. 4 geeft een meting weer waarbij de meetsensor nog direct zonlicht opving. Totdat de zon beneden een bepaalde hoek zakt, leiden het tijdstip van de dag en bewolking tot slechts beperkte spectrale veranderingen. De blauwe lijn geeft het daglichtspectrum weer kort nadat de zon gezakt was tot een hoek waarbij geen direct zonlicht meer op de meetsensor viel. Het is duidelijk te zien dat het aandeel blauwe golflengten toegenomen is en dat de lichtintensiteit sterk is afgenomen. De oranje lijn geeft het spectrum tijdens de schemering weer. De lichtintensiteit is laag en relatief verrijkt in het verrood (>690 nm).

Zoals opgemerkt is er midden op de dag dus nauwelijks verschil in spectrum tussen winterlicht en zomerlicht. Het lijkt voor de hand liggend dat de relatieve invloed van de schemering in de winter door de korte dag en laag licht wel groter is dan in de zomer (lange dag en hoog licht).

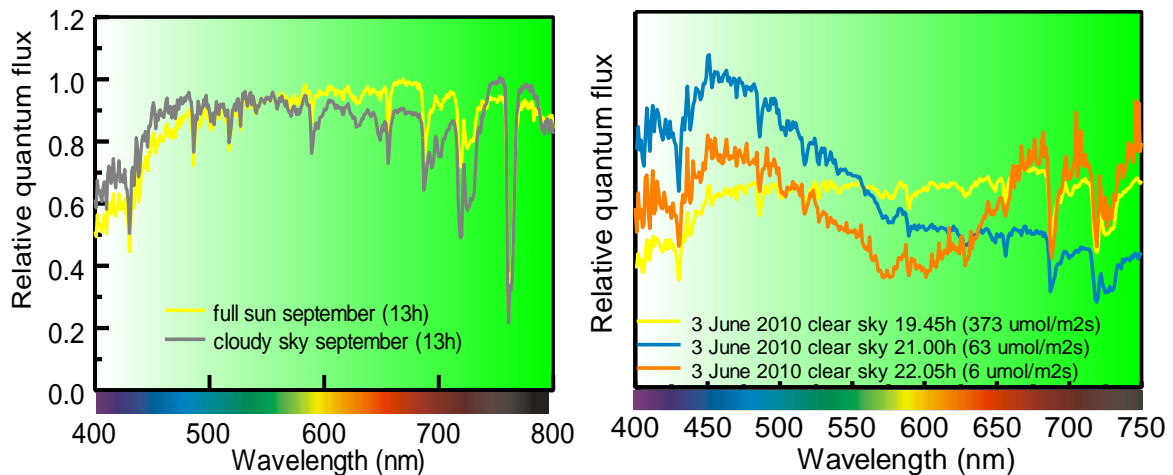


Fig. 4. Het spectrum van natuurlijk daglicht bij een heldere en een bewolkte lucht (links) en bij verschillende instralingshoeken van de zon (rechts). Metingen werden op een heldere zomeravond (3 juni 2011, Utrecht, NL) verricht met de meetsensor parallel aan de aardoppervlakte. De meting vond plaats op het dak van een gebouw om versturende reflecties te voorkomen. De gele lijn geeft een meting weer waarbij de meetsensor nog direct zonlicht opvangt. Totdat de zon beneden een bepaalde hoek zakt, leiden het tijdstip van de dag en bewolking tot slechts beperkte spectrale veranderingen. De blauwe lijn geeft het daglichtspectrum weer kort nadat de zon gezakt was tot een hoek waarbij geen direct zonlicht meer op de meetsensor viel. Het is duidelijk te zien dat het aandeel blauwe golflengten toegenomen is en dat de lichtintensiteit sterk is afgenomen. De oranje lijn geeft het spectrum tijdens de schemering weer. De lichtintensiteit is laag en relatief verrijkt in het verrood (>690 nm). Vergeleken met de situatie in een kas zullen de spectrale patronen van deze buitenmetingen weinig verschillen. Verschillen tussen het spectrum in de open lucht en onder standaard glas treden wel op in het UV (<380 nm).

5.2 Plant en fotoreceptoren

Er zijn drie groepen fotoreceptoren bij planten bekend: *cryptochromen*, *fototropinen* en *fytochromen* (Fig. 5). De eerste twee zijn beiden gevoelig voor golflengten in het UV en blauw/groene gedeelte van het kleurenspectrum (Ahmad *et al.* 2002). Het lichtspectrum heeft via de cryptochromen invloed op onder andere de biologische klok van een plant, de bladdikte en de strekking. Zo remt blauw licht—mits in de aanwezigheid van andere lichtkleuren—via de cryptochromen de strekking van planten door de aanmaak van o.a. het strekkingsstimulerende hormoon gibberelline te remmen. Fototropinen zijn onder andere betrokken bij de groei van planten richting het licht ('fototropisme') en opening van de huidmondjes. Op de werking van fytochromen wordt in de volgende paragrafen dieper op ingegaan.

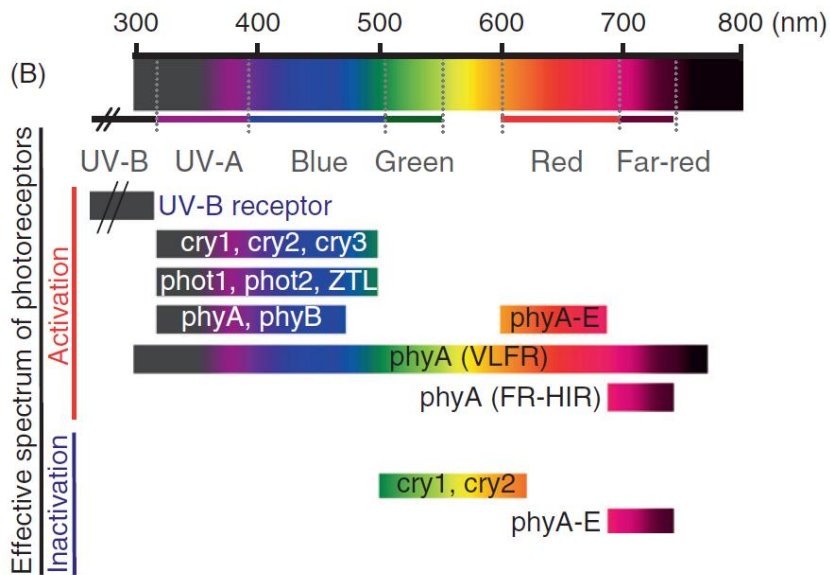


Fig. 5. Globaal overzicht effect kleurenspectrum op (in)activatie van de fotoreceptoren bij planten. Cry=Cryptochroom; phot=fototropine; Phy=fytochroom. Bron: Kami et al. 2010. Overigens betwijfelen de auteurs van dit rapport of *phytA* en *phytB* door golflengten tussen 400 en 500 nm werkelijk geactiveerd worden; de auteurs gaan van het tegengestelde uit (zie ook Fig. 7).

5.3 Soorten fytochroom

Inmiddels worden er in het onderzoek vijf soorten fytochroom onderscheiden: Deze zijn benoemd als fytochroom A-E en vallen in twee hoofdklassen uiteen:

- Fotolabel: Fytochroom A
- Fotostabiel: Fytochroom B-E

Met fotolabel wordt bedoeld dat het fytochroom onder invloed van licht wordt afgebroken. Bij de fotostabiele fytochromen is dit niet het geval. Van deze vijf fytochromen zijn fytochroom A en B de meest belangrijke. Het fotolabele fytochroom A heeft een belangrijke werking gedurende de zogeheten 'ge-etoilleerde' (lichtloze) groei. Die fase vindt plaats gedurende de periode van zaadkieming tot het uitvouwen van de cotylen (zaadlobben). Fytochroom A heeft dan vooral effect op de strekking van het hypocotyl. Bij monocotylen, zoals granen, grassen en palmen, ging men er lang van uit dat nadat de zaailingen blootgesteld zijn aan licht, de rol van fytochroom A min of meer uitgespeeld. Naar aanleiding van recente studies wordt dit in twijfel getrokken en lijkt er in ieder geval een rol voor fytochroom A te kunnen zijn bij de bloeiregulatie (Takano et al. 2005). Bij dicotylen (o.a. komkommer en tomaat) is deze afbraak in het licht minder drastisch en staat fytochroom A wel degelijk bekend een rol spelen in een later groeistadium (Taiz & Zeiger, 2010). Fytochroom B speelt een belangrijke rol in gede-etoilleerde (=groene) planten en reguleert, soms in samenspel met andere fotoreceptoren, processen als schaduwmijsdende gedrag (shade avoidance response), bloei en de-etoillering.

De vijf fytochromen kunnen worden geclusterd in drie subfamilies (Fig. 6): A/C, B/D en E (Franklin & Whitelam 2004). De fytochromen B,D,E hebben een elkaar ondersteunende rol. Van Fytochroom A is bekend dat deze op het gebied van strekking van het hypocotyl antagonistisch werkt ten opzichte van fytochroom B (Taiz & Zeiger, 2010).

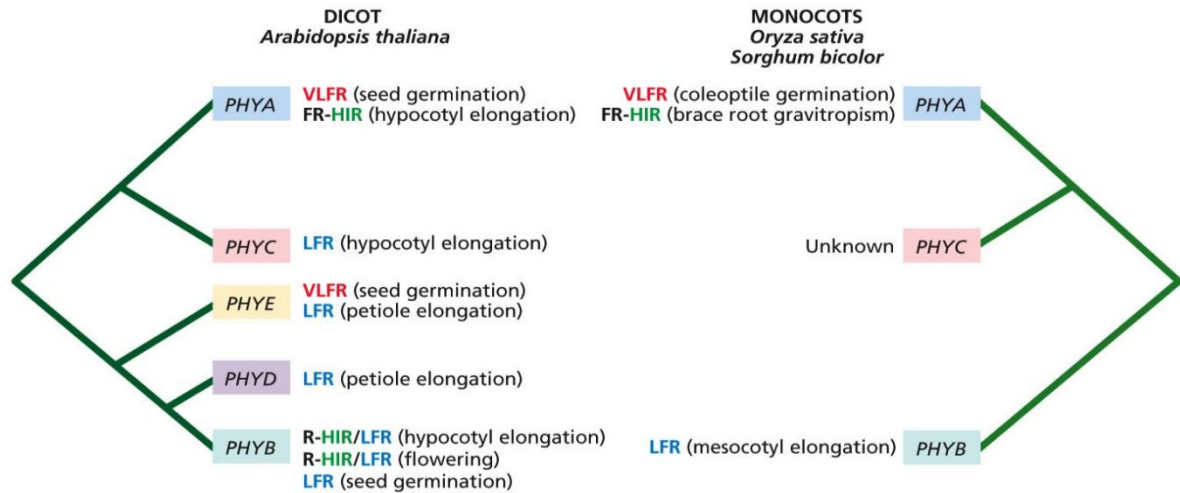


Fig. 6. Klassen fytochromen en functies bij dicotylen (zoals tomaat, komkommer) en monocotylen (zoals rijst, maïs). De verschillende functies (VLFR, VLR en HIR) worden in onderstaande paragrafen toegelicht. Bron: Taiz & Zeiger, 2006.

5.4 Twee 'standen' van fytochroom afhankelijk van stuurlicht: Pr en Pfr

Fytochromen zijn gevoelig voor het volledige spectrum (UV tot verrood), maar reageren vooral sterk op rode en verrode golflengten (Fig. 7). Rood licht wordt voornamelijk geabsorbeerd door de Pr-vorm (inactieve vorm) van fytochroom en verrood licht door de Pfr-vorm (actieve vorm) van fytochroom. Als gevolg van de absorptie van rood licht wordt Pr omgezet in Pfr en omgekeerd wordt Pfr door absorptie van verrood licht weer omgezet in Pr (Fig. 8). De Pfr-vorm is de actieve vorm van het fytochroom en onderdrukt bepaalde basis-reacties van de plant, zoals: wel/niet bloeien, apicale dominantie (niet uitlopen okselknoppen) en strekking.

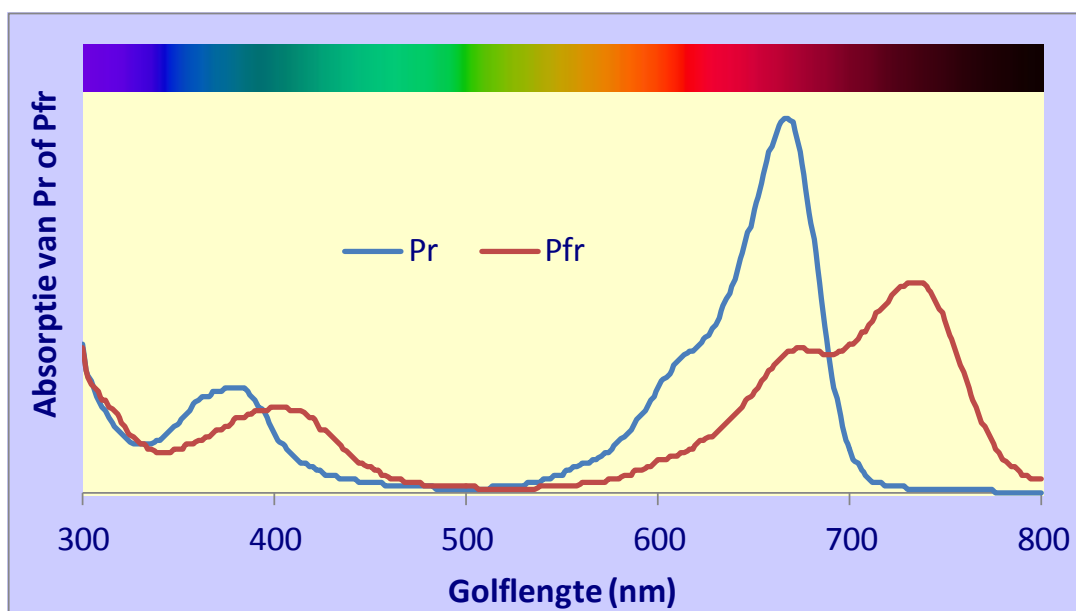


Fig. 7. Indicatieve illustratie van de spectrale gevoeligheid van de inactieve (Pr) en actieve (Pfr) vorm van fytochroom. Het lichtspectrum stuurt de balans tussen deze twee verschillende vormen van fytochromen en kan via een modelberekening uitgedrukt worden in een waarde: de PSS (phytochrome photostationary state). De PSS-waarde heeft een sterke invloed op gewasontwikkeling.

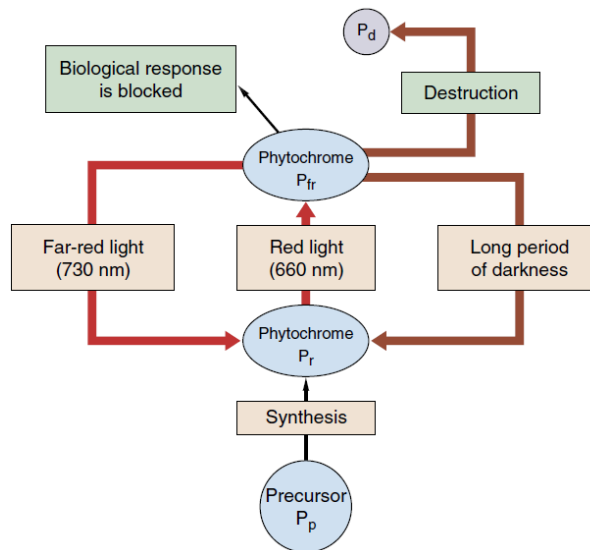


Fig. 8. Schema voor de dynamiek van de fytochroom-omzetting. P_r en P_{fr} (blauwe ovaal) geven de concentraties van beide vormen aan. Deze concentraties zijn afhankelijk van het lichtspectrum. In het donker wordt P_{fr} afgebroken of verandert weer terug in P_r . P_r kan of bijgemaakt of omgezet worden. P_{fr} is de biologisch actieve vorm van het fytochroom. Bron: Raven, 2011.

5.5 Typen reacties fytochroom

Er kunnen drie typen fytochroomreacties worden onderscheiden, welke samenhangen met de hoeveelheid licht die ontvangen wordt (Fig. 9) en met het plantstadium (Tabel 8):

- VLFR: Very Low Fluence Response → niet omkeerbaar met verrood licht
- LFR: Low Fluence Response → omkeerbaar met rood en verrood licht
- HIR: High Irradiance Response → niet omkeerbaar.

De VLFR-reactie treedt op bij verschillende zaden die door een zeer lage intensiteit rood licht ($<0.1 \mu\text{mol}/\text{m}^2$) uit hun kiemrust gehaald kunnen worden. Deze reactie is niet omkeerbaar door verrood. Dit is te beschouwen als een lichtknop die alleen aan te zetten is.

Voor de LFR-reactie is er 1-1000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2$ (NB niet $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$!) nodig om de fytochroomstand te bepalen. Deze reactie is omkeerbaar: verrood geeft een tegengestelde respons aan rood. Een gewenste fytochroomstand kan bereikt worden door met een bepaald lichtspectrum een zekere dosis te belichten: Dit gaat via intensiteit keer tijd (1000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2$ kan bereikt worden door 1000 seconden 1 μmol of door bijv. 500 sec * 2 μmol). De fytochroomstand is op langere termijn weer bepalend voor veel belangrijke ontwikkelingsprocessen in de plant, waaronder stengelstrekking, okselknopuitloop en veroudering (zie o.a. Whitelam en Halliday, 2007; Pot en Trouwborst, 2011; Trouwborst *et al.* 2010ab, 2012, van Ieperen en Heuvelink, 2012).

De HIR-reactie wordt geïnduceerd door langdurig een relatief hoge intensiteit licht en kan niet geïnduceerd worden door langdurig laag licht of door lichtflitsen. HIR-reacties hebben minimaal 10 mmol/m^2 nodig (Kami *et al.* 2010), een zekere minimale lichtintensiteit, en verzadigen pas bij een veel hogere lichtdosis—minstens 100* hoger dan LFR's (Taiz & Zeiger, 2010). Doordat de HIR-reactie niet omkeerbaar is door rood of verrood licht, kan de HIR-reactie worden onderscheiden in FR-HIR (via fytochroom A) en R-HIR (via fytochroom B; Fig. 9). Bij dicotylen zijn de volgende FR-HIR reacties bekend: remming van strekking van het hypocotyl in een vroeg zaailingstadium, expansie van de cotylen en anthocyaan synthese (Hennig *et al.* 2000). Dit kan verwarrend zijn, want verrood (FR) licht staat juist bekend strekking sterk te stimuleren. Dat laatste klopt ook: FR stimuleert strekking via fytochroom B (=LFR), maar bij het hypocotyl van jonge zaailingen wordt de strekking minder extreem door de gelijktijdige remmende werking op de strekking via fytochroom A (=HIR). In een zeer vroeg zaailing-stadium is de rol van fytochroom A belangrijk, vervolgens wordt de rol van fytochroom B veel dominantier (zie ook 5.3).

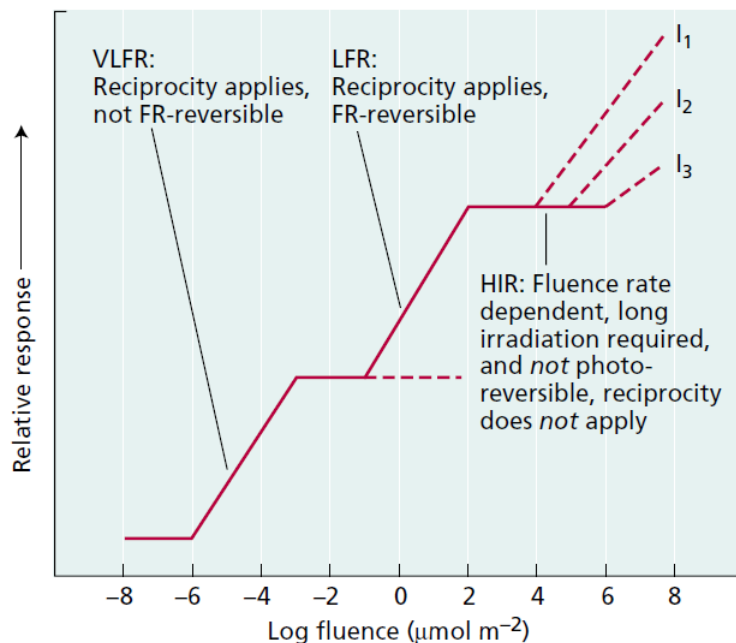


Fig. 9. Drie soorten fytochroomresponses afhankelijk van de hoeveelheid licht die gegeven wordt: VLFR=very low fluence respons; LFR=low fluence response; HIR= high irradiance response. Met reciprociteit wordt bedoeld dat eenzelfde reactie bereikt kan worden door het product van intensiteit * tijd. Doordat een HIR-reactie proportioneel reageert met de intensiteit, zijn de effecten van drie intensiteiten weergegeven ($I_1 > I_2 > I_3$). Bron: Taiz & Zeiger, 2010.

Op basis van Fig. 7 zou verwacht worden dat het aanbieden van de piekgolflengtes (respectievelijk 660 of 730 nm) het meest effectief is om een bepaalde plantreactie te bewerkstelligen. Echter, het actiespectrum van de FR-HIR respons laat een scherpe piek zien tussen de 710 en 720 nm (Johnson *et al.* 1994). Dit heeft te maken met een keten van reacties die optreedt en waarbij er—ruimtelijk gescheiden—tegengestelde Pr-Pfr conversies plaats moeten vinden in het cytosol en de nucleus om uiteindelijk de FR-HIR-reactie te krijgen (Fig. 10; Raussenberger *et al.*, 2011). Dit verklaart mogelijk het opvallende gegeven in een aantal wetenschappelijke artikelen dat de FR-HIR respons nooit via puur FR kan verkregen worden, maar dat er simultaan R en FR nodig is om de FR-HIR te induceren (o.a. Hennig, 2000).

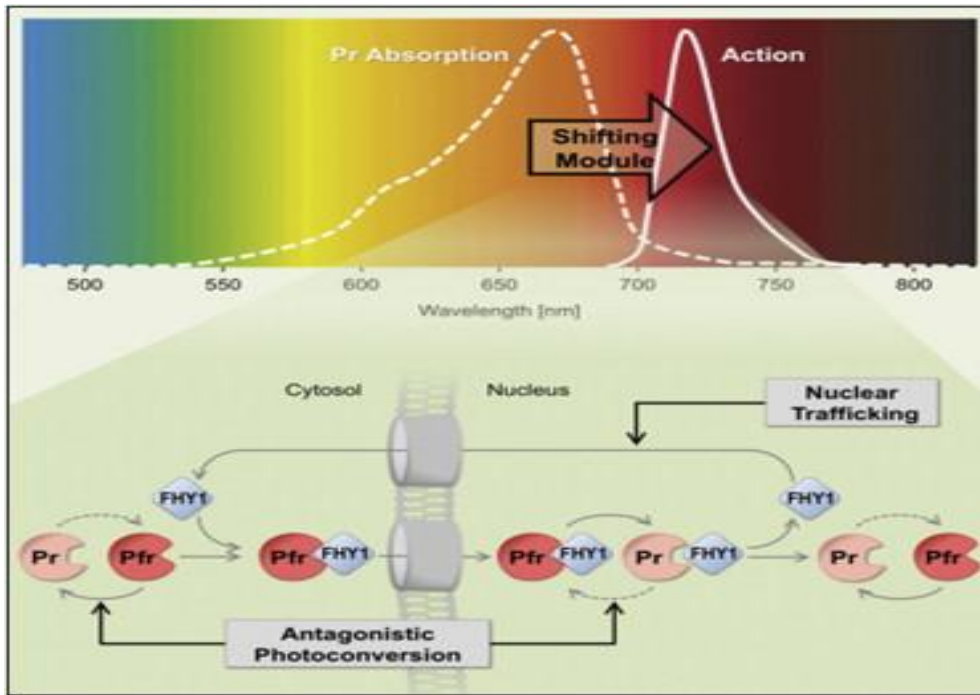


Fig. 10. Verschuiving van het actiespectrum van de FR-HIR-reactie van fytochroom A, geïnduceerd door een keten van reacties die zich afspelen in het cytosol en de nucleus. Bron: Raussenberger et al. 2011.

Tabel 8. Functies van fytochroom A en B gedurende de groei en ontwikkeling van planten. Bron: Plants in action, 1999.

Process	Perception	Response	Function
Germination	phyA → VLFR	→ Promotes	→ Soil disturbance
		→ FR-HIR	→ Inhibits
	phyB → R:FR	→ Graded response	→ Canopy gap detection
Etiolation De-etiolation	phyA → VLFR	→ Inhibits extension	→ Soil surface detection?
		→ FR-HIR	→ Inhibits extension
	phyB → LFR	→ PrB inhibits	→ Transition to photoautotrophy
		→ R-HIR	
Vegetative development	phyB → R:FR	→ PrB promotes: → PfrB inhibits: Extension Flowering	→ Neighbour detection → Proximity perception → Shade avoidance
	phy? → R:FR	→ Radial expansion → Leaf area growth → Flowering	
Photoperiodism	phyA → FR-HIR	→ Day-extension in LDPs	→ Seasonal timing
	phyB → LFR	→ SD perception	

5.6 Stuurlicht bij de tijd?

5.6.1 De interne klok van planten

Planten beschikken over een interne klok (circadian rythm) waardoor er bepaalde reacties in de plant op bepaalde tijdstippen plaats vinden. Voorbeelden hiervan zijn dag-nachtstanden van bladeren (Fig. 11), en huidmondjesopening en -sluiting bij het begin en einde van de dag. Deze ritmes gaan ook nog een heel aantal dagen door als er planten opeens continu (dag en nacht) in het licht of in de duisternis staan.

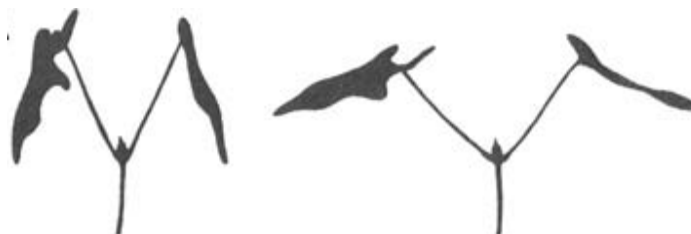


Fig. 11. Circadian ritme van bladstanden bij *Phaseolus coccineus*. Links: nachtstand; rechts: dagstand. Ook als er opeens dag en nacht licht wordt gegeven, gaat het ritme van bladstanden nog een tijd door. Bron: McClung, 2006.

Deze interne klok heeft invloed op de mate van gevoeligheid voor de signalen van het fytochroomstelsel. Het is interessant voor de tuinbouw om te weten wanneer de plant gevoelig is voor stuurlichtsignalen, zodat op de juiste momenten stuurlicht ingezet kan worden.

De meest aangehangen theorie op dit moment is de 'external coincidence' theorie. Deze theorie houdt in dat een lichtgevoelige plantreactie pas tot stand komt wanneer het juiste licht (extern signaal) op het juiste moment van de dag (intern ritme) gegeven wordt (Fig. 12).

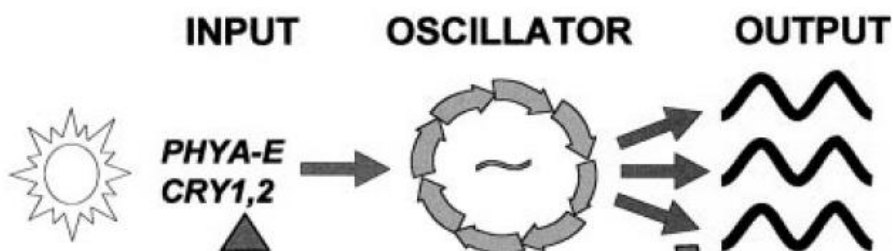


Fig. 12. Werkmodel van de 'Coincidence' theorie. Er komt alleen output (gewenste plantreactie) wanneer de input (via fotoreceptoren) op het juiste moment plaats vindt (Oscillator=interne klok). Bron: Toth et al. 2001.

In onderstaande paragrafen is nagegaan of er een tijdsgevoeligheid aanwezig is bij bloeisturing op korte- en lange-dag planten (H5.6.2) en bij sturing op plantmorfologie (H5.6.3): vorm van organen als hypocotyl, internodiën, bladsteel (petiool) en bladschijf.

5.6.2 Bloeisturing en de interne klok

5.6.2.1 Daglengte en bloeirespons

Op het gebied van daglengte en bloeirespons kunnen er drie soorten planten worden onderscheiden:

1. DN: Daglengte-neutrale planten zoals roos, komkommer en tomaat.
2. KD: Korte dag planten
 - Kwalitatief: bloeit alleen bij voldoende nachtlengte, zoals chrysanthe
 - Kwantitatief: bloei wordt versneld door langere nacht, zoals: hennep (*Cannabis sativa*), katoen (*Gossypium*), rijst (*Oryza sativa*), suikerriet (*Saccharum officinarum*).
 - LKD: Lange dag - Korte dag plant: planten kunnen pas bloeien wanneer de korte dag (lange nacht) voorafgegaan wordt door lange dagen, zoals: kalanchoë, *Cestrum nocturnum* (nacht jasmijn)
3. LD: Lange dag planten
 - Kwalitatief: bloeit alleen bij een lange dag, zoals: anjer (*Dianthus*), bilzekruid (*Hyoscyamus niger*), haver (*Avena*), raaigras (*Lolium*), klaver (*Trifolium*), klokjesbloem (*Campanula carpatica*).
 - Kwantitatief: bloei wordt versneld door lange dag, zoals: erwt (*Pisum sativum*), gerst (*Hordeum vulgare*), sla (*Lactuca sativa*), tarwe (*Triticum aestivum*), knopraap (*Brassica rapa*), zandraket (*Arabidopsis thaliana*).
 - KLD: Korte dag, lange dag plant: planten kunnen pas bloeien wanneer de lange dag vooraf gegaan wordt door korte dagen, zoals: *Trifolium repens* (witte klaver), mariëtteklokje (*Campanula medium*), and *Echeveria* (*Echeveria harmsii*).

Opvallend is dat een korte dag plant beter een nacht-dominante plant zou kunnen heten, omdat niet zozeer de daglengte, maar de nachtlengte bepalend is voor de bloei. Dit wordt mooi geïllustreerd in Fig. 13: Een korte dag plant bloeit toch wel bij lange dag door de nacht te verlengen. Een lange dag plant daarentegen zou beter licht-dominante plant kunnen heten omdat de lengte van de lichtperiode bepalend is voor bloei (Lagercrantz, 2009). Er worden in de literatuur tegenstrijdige uitspraken gedaan over het al dan niet in bloei komen van een lange dag plant bij een korte dag als de nacht ook kort is: Fig. 13 en 14B komen van verschillende bronnen en geven tegenstrijdige resultaten voor deze situatie weer.

Ook kunnen bij een korte dag door een nachtonderbreking KD-planten toch vegetatief blijven en LD-planten toch gaan bloeien (Fig. 13). De bloei van deze KD- en LD-planten heeft te maken met de fytochroomstatus van de plant.

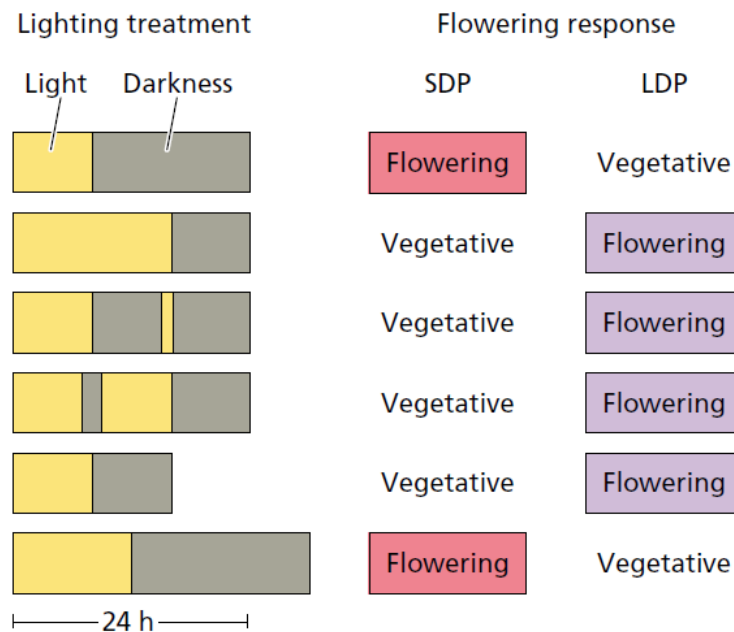


Fig. 13. Bloei bij korte (SDP) en lange dag planten (LDP) bij verschillende dag- en nachtlengtes en nachtonderbrekingen. Bron: Taiz & Zeiger, 2010.

In aanvulling op de onderverdeling in verschillende typen lange dag planten die op de vorige pagina besproken zijn (kwalitatief, kwantitatief en KLD), blijkt uit de literatuur dat er ook minstens twee typen lange dag planten zijn met betrekking tot verrood-licht respons:

- Lange dag plant zonder verrood behoefte (o.a. fuchsia, Taiz & Zeiger, 2010; Fig. 14A)
- Lange dag plant met verrood behoefte (o.a. arabidopsis; Lagercrantz, 2009; Fig. 14B).

Bij lange dag planten zonder verrood behoefte, die onder een korte dag staan, wordt bij een nachtonderbreking met rood licht bloei geïnduceerd. Het effect van deze nachtonderbreking met rood licht kan teniet gedaan worden door een puls verrood licht te geven volgend op de puls rood licht (Fig. 14A).

Voor lange dag planten met verrood behoefte verloopt de bloei ingewikkelder en is er juist ook verrood aan het einde van de dag nodig om deze planten te laten bloeien (Fig. 14B). Deze verschillen tussen het wel of niet hebben van verroodbehoefte lijkt veroorzaakt te worden door verschillende fytochroomsystemen. Bij planten die geen verrood nodig hebben, lijkt bloei gestimuleerd te worden door actief fytochroom B (door rood licht). Bij planten die wel verrood nodig hebben, remt actief fytochroom B de bloei, maar stimuleert actief fytochroom A de bloei. Door deze verschillende mechanismen die aan de bloeisturing ten grondslag liggen, worden veel tegenstrijdigheden gevonden in de literatuur. Goed begrip van dit soort achterliggende mechanismen is dan ook onontkomelijk om op een zinvolle manier verder te komen met bloeisturing met behulp van stuurlicht.

Ook bij korte dag planten remt actief fytochroom B mogelijk de bloei. Bij chrysant waren 23 korte dagen (12 uur licht) nodig tot het moment dat bloei zichtbaar werd bij een belichting met een daglichtspectrum, terwijl dat bij belichting met een combinatie van rode en blauwe LED's 28 dagen duurde (van Ieperen et al. 2011). Mogelijk verklaart het ontbreken van verrode golflengten in het rood/blauwe LED-spectrum, waardoor fytochroom B zeer actief gehouden wordt, de langere reactietijd bij deze behandeling.

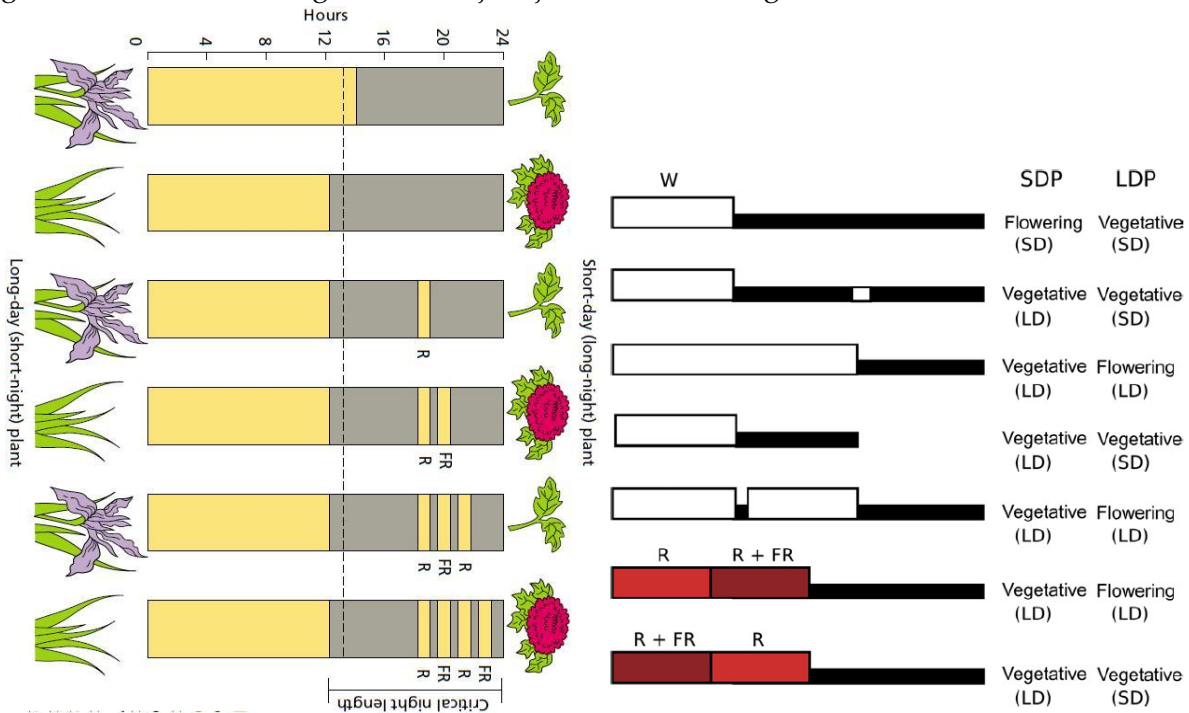


Fig. 14. A: Bloei van korte en lange dag planten (zonder verroodbehoefte) bij verschillende nachtlengte en nachtonderbreking. Sturing op bloei bij een korte dag met nachtonderbreking met rood licht kan teniet worden door verrood licht (bron Taiz en Zeiger). B: Bloei bij korte dag planten (SDP) en lange dag planten met verroodbehoefte (LDP) bij verschillende dag- en nachtlengtes en nachtonderbrekingen. LD-planten bloeien niet bij nachtonderbreking met wit licht en als de dag verlengd wordt met rood licht (Bron: Lagercrantz, 2009). LD en SD tussen haakjes duidt op de daglengte die de plant waarneemt en niet de werkelijke daglengte zoals in de balk weergegeven.

In onderstaande paragrafen wordt bloeisturing in combinatie met de interne klok bij korte dag planten (5.6.2.2) en lange dag planten (5.6.2.3) besproken.

5.6.2.2 Korte dag planten en de interne klok

Zoals eerder aangegeven zijn korte dag planten nachtdominant. Actief fytochroom B (Pfr-vorm) blokkeert de mogelijkheid tot bloei. Een voor de hand liggende gedachte is dan dat de nacht lang genoeg moet zijn om Pfr tot een bepaalde mate af te breken en/of terug te veranderen in Pr (zie ook Fig. 8), zodat de bloeiblokkade wordt opgeheven. De werkelijkheid

is echter gecompliceerder, hetgeen wordt toegelicht aan de hand van onderzoek aan sojaboon (*Glycine max*). De interne klok van de korte dag plant sojaboon kent lichtgevoelige en lichtongevoelige fasen binnen 24 uur (rode lijn Fig. 15). Er vindt alleen bloei plaats wanneer de ochtend begint na afronding van een lichtgevoelige fase. Het volgende onderzoek werd gedaan: Een sojaboon-plant kreeg slechts 8 uur dag en vervolgens 64 uur nacht. Als gedurende de lichtgevoelige fasen van de plant de duisternis onderbroken werd, vond er geen bloei plaats (Fig. 15).

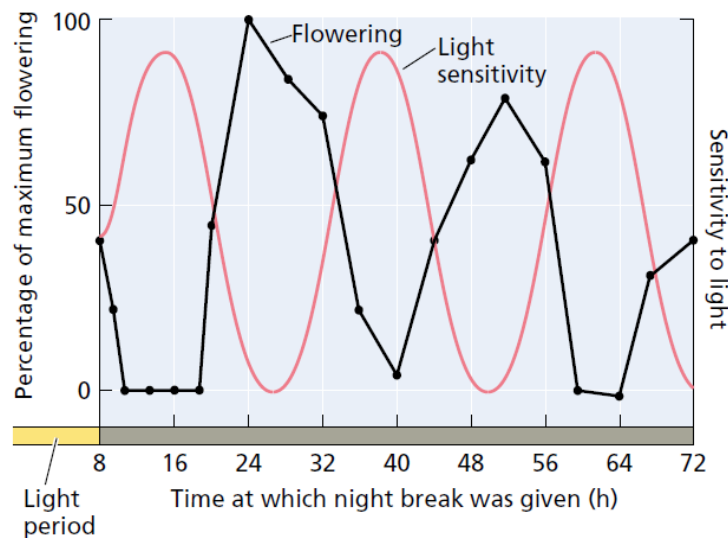


Fig. 15. Gevoeligheid voor licht (rode lijn) bij een korte dag plant (Sojaboon). De plant kreeg 8 uur dag en vervolgens 64 uur nacht. Als er een vier uur durende nachtonderbreking werd gegeven tijdens de lichtgevoelige perioden, vond er geen bloei plaats. Als de nachtonderbreking samenviel met een lichtongevoelige periode vond er wel bloei plaats (zwarte lijn). Bron: Taiz & Zeiger 2010.

5.6.2.3 Lange dag planten en de interne klok

Lange dag planten worden ook wel licht-dominante planten genoemd (Lagercrantz, 2009) omdat de bloeistimulatie-reactie in het licht plaats vindt. Ondanks dat Fig. 13 en 14A aangeven dat sommige lange dag planten kunnen bloeien bij korte dag+nachtonderbreking, hebben de meeste lange dag planten verrood nodig aan het einde lichtperiode om de lichtperiode als lange dag te kunnen interpreteren en vervolgens te kunnen bloeien (Lagercrantz, 2009).

De lange dag planten met verrood behoefte aan het einde van de dag, laten een ritme in gevoeligheid voor verrood zien gedurende de dag. Dit is voor de facultatieve lange dag plant *Arabidopsis* tot in detail uitgezocht. Het eiwit CONSTANS is het sleuteleiwit in deze response (Fig. 16):

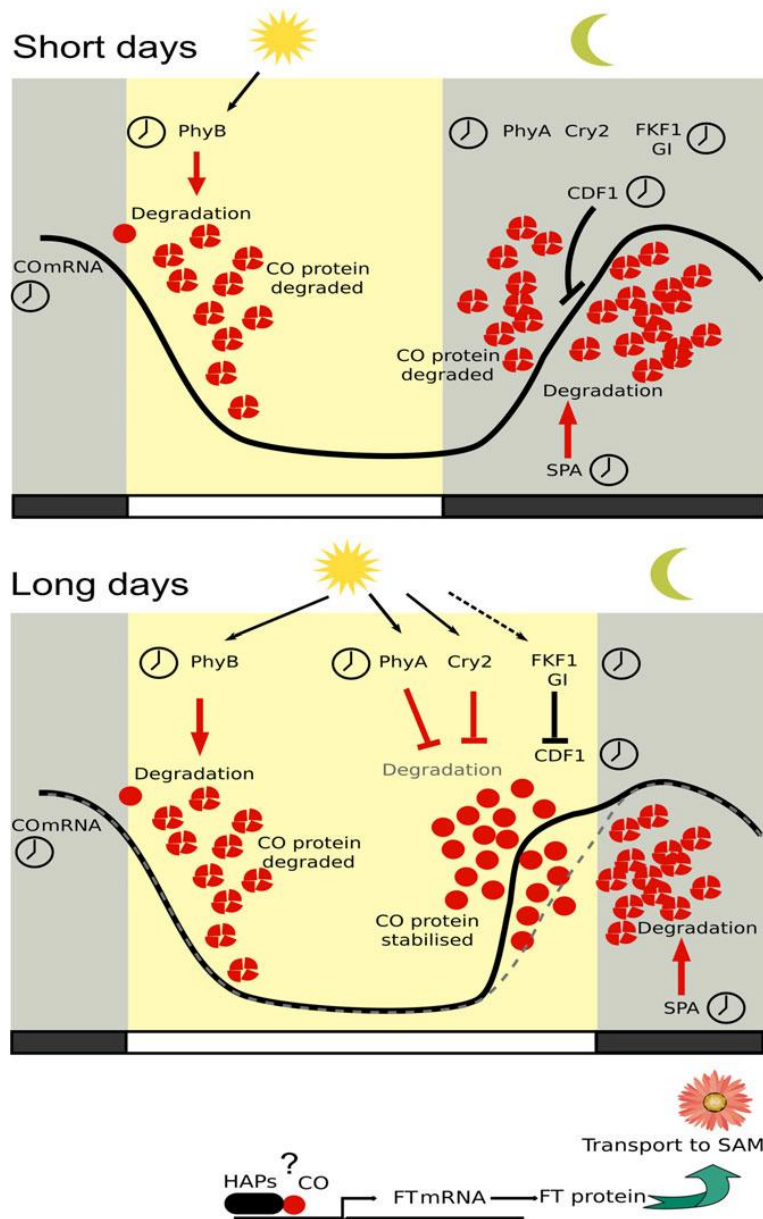


Fig. 16. Bloei bij de lange dag plant *Arabidopsis*. Regulatie van het CONSTANS-gen op het niveau van mRNA en proteïnes. De zwarte lijn geeft de klokgestuurde expressie van CONSTANS-mRNA weer. De intacte rode cirkels geven het CONSTANS-eiwit weer; de uiteenvallende cirkel het afgebroken eiwit. Tijdens korte dagen vindt de expressie van CONSTANS-mRNA voornamelijk 's nachts plaats. Het resulterende eiwit wordt direct weer afgebroken. Het eiwit dat 's ochtends geproduceerd wordt, wordt afgebroken door fytochroom B. In lange dagen neemt de genexpressie in de middag toe. Dankzij actief fytochroom A en cryptochroom wordt het geproduceerde eiwit niet afgebroken. Door de accumulatie van CO-eiwit ontstaat er een signaal voor bloeisturing. Het kloksymbool staat bij genen die aangestuurd worden door de interne klok. Bron: Lagercrantz, 2009.

De expressie van het CONSTANS-gen wordt gereguleerd door de interne klok (zwarte lijn in Fig. 16):

- In de vroege morgen is het CONSTANS mRNA overvloedig aanwezig;
- Het mRNA neemt af gedurende het midden van de dag;
- Het mRNA neemt in de tweede helft van de middag weer toe.

Het CONSTANS-eiwit (rode cirkels) wordt in de morgen, op het midden van de dag en in de nacht afgebroken. In de morgen wordt het CONSTANS-eiwit afgebroken door fytochroom B (Pfr).

Als de dag lang genoeg is, wordt er aan het eind van de middag in het licht CONSTANS geproduceerd dat niet langer meer degradeert, doordat dit voorkomen wordt door:

- Fytochroom A (FR-HIR: Taiz and Zeiger 2010), via absorptie van rood en verrood licht.
- Cryptochroom, via absorptie van blauw licht.
- Mogelijk ook verminderde CONSTANS-afbraak door te sturen op een inactievere staat van fytochroom B, door met een lagere R/FR verhouding te belichten (Casal 2012).

Doordat het CONSTANS-eiwit toeneemt in de loop van de middag, wordt er een signaal afgegeven voor genexpressie die tot bloei-inductie aanzet.

Bij korte dagen, als het donker wordt voordat de genexpressie van CONSTANS toeneemt, is er niet genoeg eiwit om bloei te induceren. Echter, als de nachtonderbreking met rood en verrood (!) licht valt op het moment van toename van de CONSTANS-expressie, is er ook bloei mogelijk (Runkle & Heins, 2003). Deze nachtonderbreking moet dan wel minstens twee uur duren (Devlin 2007).

De bovengenoemde fytochroom A reactie is een FR-HIR-respons (Taiz & Zeiger, 2010). Hennig *et al.* (2000) merkt op dat het opvallend is dat de FR-HIR respons nooit via puur FR kan verkregen worden, maar dat er simultaan R en FR nodig is om de FR-HIR te induceren. In H5.5 en Fig. 10 wordt duidelijk gemaakt wat het mechanisme daarachter is.

5.6.3 Beïnvloeding plantvorm en de interne klok

5.6.3.1 Stuurlicht en plantvorm

Niet alleen lichtkleur heeft invloed op de morfologie (vorm) van de plant maar ook lichtintensiteit. De gedachte hierachter is dat de plant zijn functioneren optimaliseert gegeven de lichtomstandigheden waarin de plant groeit. Er kunnen globaal drie morfologieklassen worden onderscheiden afhankelijk van het licht (Fig. 17):

1. 'Hoog licht' morfologie: kleine en dikke bladeren, korte plant, dikke stengel
2. 'Laag licht' morfologie: grote en dunne bladeren, langere plant, dunne stengel
3. Schaduwmijsend gedrag (shade avoidance response): stengelstrekking, bladsteelstrekking (soortafhankelijk, Hogewoning et al. 2013), kleinere bladeren en minder bladoppervlakte, minder vertakking, omhoog gerichte bladstand (hyponastie) en versnelde bloei (Smith & Whitelam 1997)

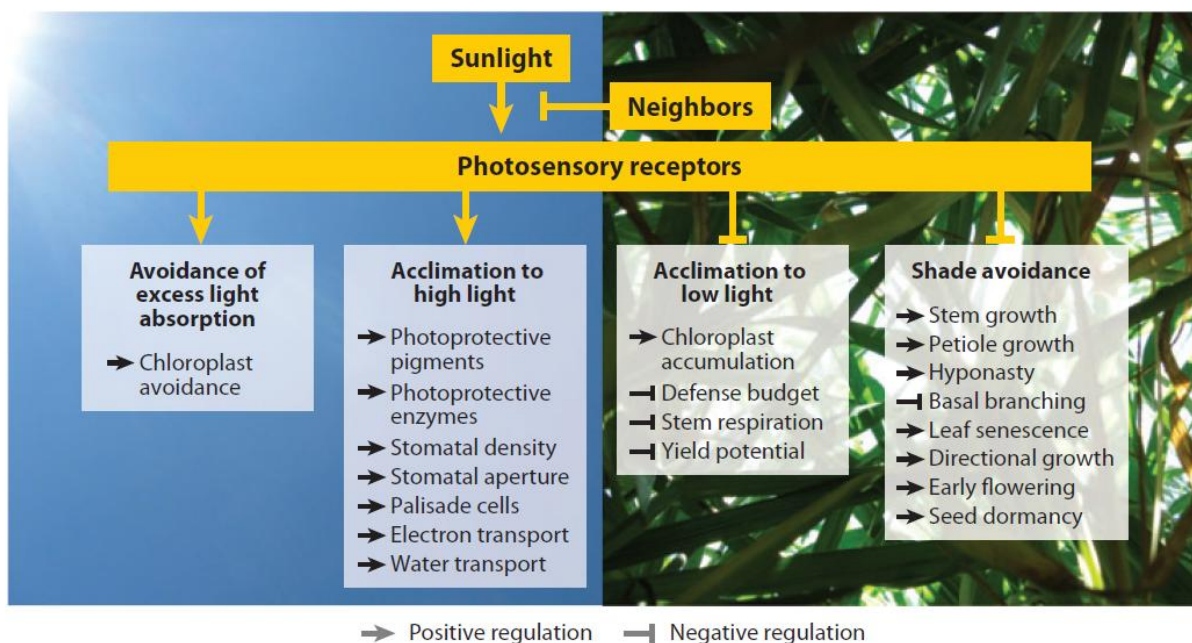


Fig. 17. Plant respons bij zonlicht (links), schaduw (rechts). Bron: Casal, 2013.

Het schaduwmijsende gedrag wordt voornamelijk gereguleerd door fytochroom B. De staat van de balans tussen de actieve en inactieve vorm van dit fytochroom (Phytochrome photostationary state; PSS) is hierin bepalend. De balans wordt bepaald door de spectrale samenstelling van het licht (Fig. 7 en Fig. 18). Naarmate er meer licht door bladeren onderschept wordt, worden de beschaduwde planten aan relatief meer verrood blootgesteld en verschuift dus de fytochroom-balans naar een inactievere staat (Fig. 18). Dit resulteert in schaduwmijsend gedrag.

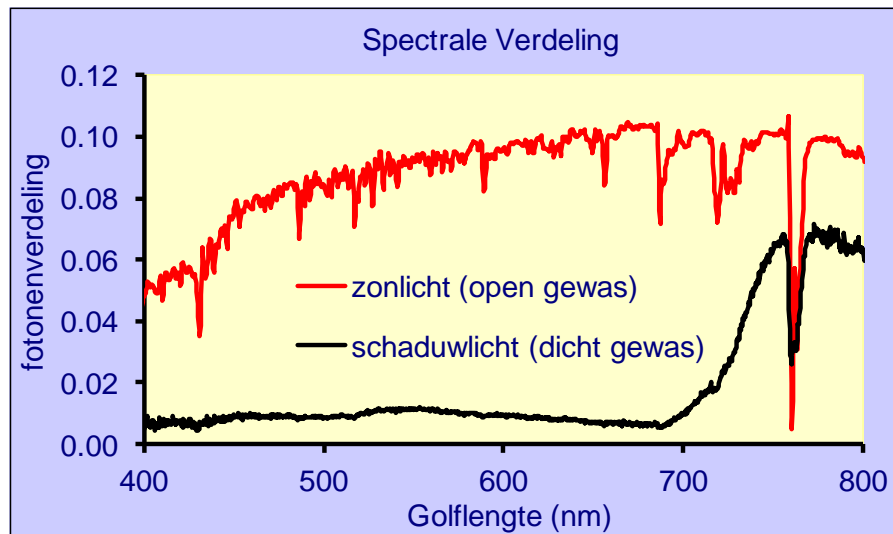


Fig. 18. Zonspectrum (rood) boven een gewas en schaduw spectrum (zwart) middenin het gewas. Licht tussen de 690-800nm is verrood licht. Het is duidelijk te zien dat beschaduwing niet alleen een groot effect heeft op de lichtintensiteit, maar ook op de spectrale samenstelling van het licht. Bron: Pot en Trouwborst, 2011.

Omdat de actiespectra van beide vormen van fytochroom elkaar deels overlappen (Fig. 7) komt fytochroom nooit voor 100% in één van beide vormen voor. Van de totale hoeveelheid fytochroom (P_{totaal}) varieert het percentage actief fytochroom (P_{fr}) tussen de 20% en maximaal ongeveer 84% (Smith, 1994b). De relatie tussen PSS en de R/FR ratio is niet lineair (Fig. 19). Een R/FR ratio boven de drie geeft bijna geen extra respons meer op de PSS.

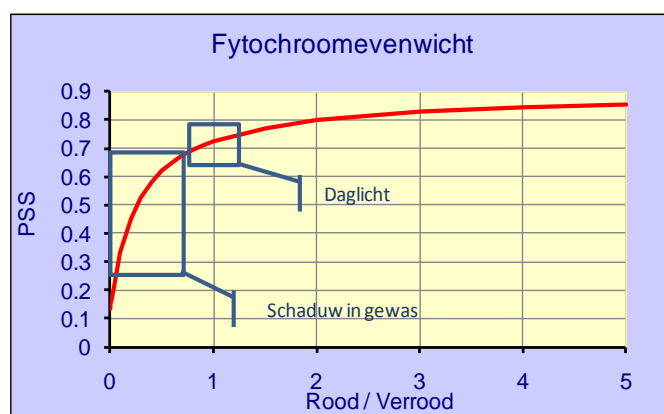


Fig. 19. Verhouding van de PSS ten opzichte van de R/FR ratio. (naar Smit, 1995)

Voor de strekkingsgroei is voor een zeer groot aantal plantensoorten aangetoond dat er een duidelijke lineair verband bestaat tussen het aandeel fytochroom in de P_{fr} -vorm en de mate van stretching. Hoe hoger de R/FR, dus hoe meer P_{fr} , des te hoger de PSS, des te minder stengelstretching. In de natuur wordt een afname van de R/FR waargenomen in licht dat door bladeren wordt doorgelaten en licht dat door bladeren wordt gereflecteerd. Planten kunnen aan de hand van deze verandering in R/FR bepalen in hoeverre ze door andere planten worden overschaduwd of dreigen te worden overschaduwd (Ballare *et al.*, 1987; Smith 1995,

2000, Gilbert *et al.* 2001). De mate van strekkingsgroei door een afname in R/FR en dus in PSS verschilt sterk van plantensoort tot plantensoort. Planten die van nature als ondergroei in bossen voorkomen vertonen nauwelijks een verandering in stengelstrekking bij een afname van PSS, terwijl planten uit kruidachtige vegetaties juist een zeer sterke strekkingsreactie vertonen (Fig. 20). De ecologische verklaring hiervoor is duidelijk. Planten die standaard in ondergroei van een bos voorkomen, zijn aangepast aan het groeien in een omgeving met een lage R/FR en 'weten' dat zij nooit boven de met hen om licht concurrerende bomen kunnen uitgroeien, ook al zouden zij al hun energie in stengelgroei steken. Planten in een kruidachtige vegetatie zijn echter wel in staat om, door tijdelijk meer energie in stengelgroei in plaats van bladgroei te steken, de concurrentieslag om licht te winnen van hun buurplanten. Eenmaal weer in het volle licht neemt bij deze planten de stengelgroei weer af en ontwikkelt de plant weer meer blad om zonlicht voor fotosynthese te onderscheppen.

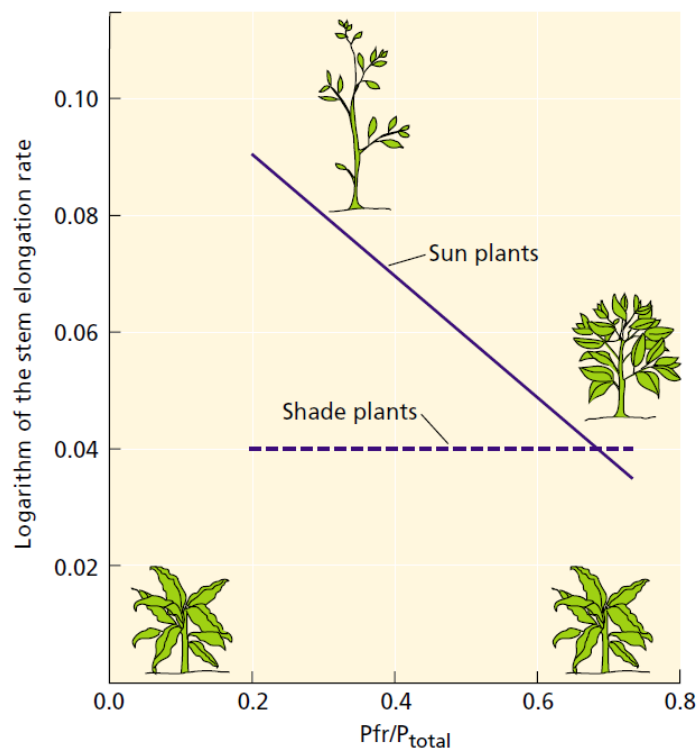


Fig. 20. Rol van fytochroom in de lengtegroei van 'zon'-planten versus 'schaduw'-planten (bron: Taiz & Zeiger, 2010).

Kurepin *et al.* (2007) laten zien dat er een interactie bestaat tussen de rood/verrood verhouding en de lichtintensiteit: Hoe hoger de R/FR-verhouding of hoe hoger de lichtintensiteit, hoe korter de stengel, maar hoe hoger de R/FR-verhouding, hoe minder effect de lichtintensiteit heeft op compactheid (Fig. 21).

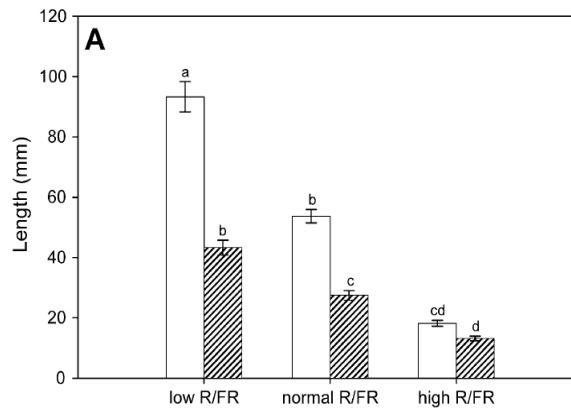


Fig. 21. Interactie tussen een verschillende R/FR-verhouding en lichtintensiteit op de internodielengte van zonnebloem: laag licht ($160 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ open balken) en hoog licht ($420 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ gestreepte balken). Bron; Kurepin *et al.* 2007.

5.6.3.2 Hypocotylstrekking en de interne klok

Zoals in de vorige paragraaf aangegeven, resulteert een lage PSS in hypocotylstrekking. Dit wordt voornamelijk veroorzaakt doordat fytochroom B dan inactief is. Een hoge PSS (dus veel Pfr, actief fytochroom) blokkeert de stengelstrekking. Ook hierin is een daggevoeligheid waargenomen, waarbij sturing aan eind van de dag effectief is (Salter *et al* 2003, Sellaro, 2012; Todd *et al.* 2008).

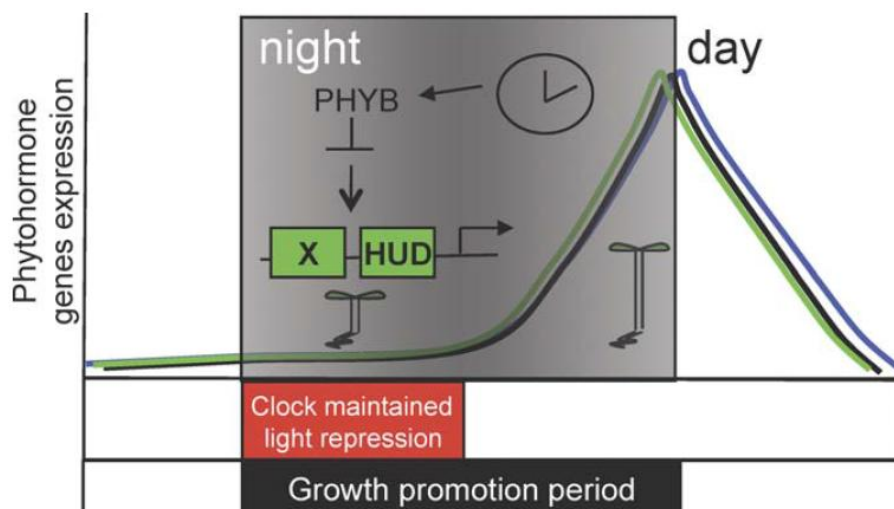


Fig. 22. Model hypocotylstrekking afhankelijk van de interne klok bij *Arabidopsis*. Aan het begin van de nacht onderdrukt actief fytochroom B (Pfr) de strekking. Waarschijnlijk zorgt de interne klok ervoor dat Pfr aan het begin van de nacht minder snel wordt afgebroken. Bron: Todd *et al.* 2008.

Fig. 22 suggereert dat de fytochrombalans waarmee de nacht wordt ingegaan heel belangrijk is. Door met rood licht de nacht in te gaan (hoge PSS, veel actief fytochroom B) wordt dus de stengelstrekking maximaal onderdrukt. Anderzijds zal er door met een lage PSS de nacht in te gaan (door verrood stuurlicht) minder strekkingsonderdrukking zijn en het hypocotyl dus langer worden. Zoals eerder in H5.5 opgemerkt vindt er in het vroege

kiemstadium onder invloed van verrood ook een FR-HIR respons plaats via fytochroom A die juist de hypocotylstrekking onderdrukt. Deze FR-HIR respons damt dan de strekking als gevolg van de lage PSS (fytochroom B) weer iets in.

Inderdaad resulteert het aanbieden van verrood aan het einde van de dag in langere hypocotylen (Sellaro, *et al.* 2012; Franklin & Quail, 2010; Hogewoning & Trouwborst, 2013). Franklin en Quail (2010) merken op dat planten die blootgesteld worden aan verrood aan het einde van de dag, een lage PSS hebben gedurende de daaropvolgende donkerperiode. Dit resulteert in een plantrespons die vergelijkbaar is met planten die opgegroeid zijn onder een lage rood/verrood verhouding.

Sellaro *et al.* (2012) laat zien door 2 uur lang schaduw (laag licht + R/FR \approx 0.1) aan te bieden op verschillende tijdstippen van de dag, dit alleen aan het einde van de dag effect heeft op strekking (Fig. 23). Echter, ze laten ook zien dat overdag continu een lage rood/verrood verhouding een veel groter effect heeft dan alleen twee uur aan het einde van de dag (R/FR \approx 0.1). Onder een continu lage R/FR-verhouding (en laag licht) vindt blijkbaar signaal-integratie plaats waardoor het hypocotyl nog meer strekt.

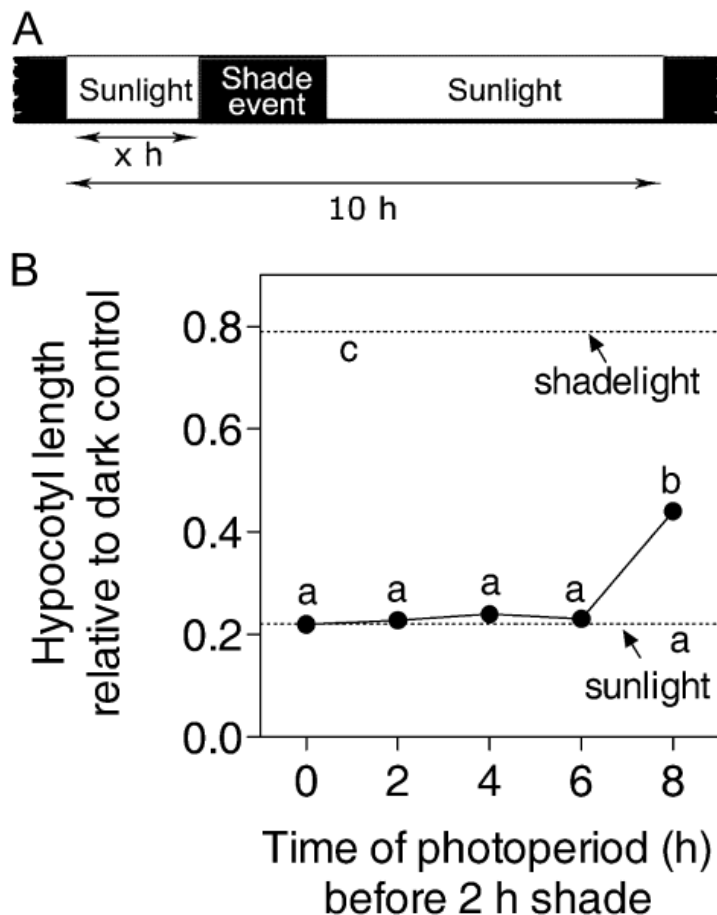


Fig. 23. Hypocotylstrekking bij *Arabidopsis* door het toepassen van twee uur 'schaduwlicht' (rood/verrood-verhouding van 0.1 en een lichtintensiteit van 5-10% van zonlicht) op verschillende momenten van de dag. Controlebehandelingen van puur zonlicht en puur schaduwlicht zijn via de gestreepte lijnen weergegeven. Bron: Sellaro *et al.* 2012.

Sellaro *et al.* (2012) laat ook zien dat een bij een 10 minuten durende puls licht met een $R/FR \approx 0.1$ aan het einde van de dag geen strekking geeft, terwijl 10 minuten puur verrood licht wel dezelfde strekking geeft als twee uur lang $R/FR \approx 0.1$. Wil er effect zijn van stuurlicht aan het einde van de dag, dan moet dus de reductie van Pfr zeer fors zijn. Of mogelijk moet er puur verrood gegeven worden, omdat een combinatie van rood en verrood aan het einde van de dag een fytochroom A gestuurde onderdrukking (HIR) van de fytochroom B gestuurde strekkingsrespons geeft (hypothese van de auteurs). Voor een HIR respons lijkt een 10 minuten durende puls wel aan de korte kant.

Sellaro *et al.* (2011) laten zien dat hypocotylstrekking het meest effectief geblokkeerd wordt door een hoge intensiteit licht (sunfleck) van twee uur, te geven net voordat de nacht begint. Dit effect kon niet teniet worden gedaan door een korte puls met een lage rood/verrood verhouding. Hierdoor concludeerden zij dat de hogere effectiviteit van een zonnevlek in de middag niet het resultaat is van een hoger Pfr-niveau gedurende de nacht. Cryptochromen bleken niet betrokken bij deze reductie in stengellengte. Casal (2013) merkt op dat planten aan het einde van de dag minder gevoelig zijn voor een verlaagde R/FR. Dit zou een ecologisch voordeel kunnen zijn omdat planten aan het einde van de dag standaard aan een lagere R/Fr verhouding staan blootgesteld (zie Fig. 4). Dit lijkt tegenstrijdig met Fig. 23, 26 en 27 die juist een grotere gevoeligheid voor een 'shade event' laten zien aan in de laatste periode van de middag. Mogelijk maken planten een scherp onderscheid in gevoeligheid voor een lage R/Fr verhouding in de middag (gevoelig) en tijdens de schemering (ongevoelig). Tevens is mogelijk dat dit soort responses soortafhankelijk kunnen zijn.

5.6.3.3 Stengelstrekking en de interne klok?

Al eerder is genoemd dat de mate van stengelstrekking een lineaire relatie vertoont met de fytochroomstatus overdag (Smith 1994, Gilbert *et al.* 2001). Ook hier is een tijdsgevoeligheid waargenomen.

Casal & Smith (1989) hebben onderzocht wat het effect van 20 minuten belichting met een bepaalde PSS aan het einde van de dag is op stengelstrekking gedurende de daarop volgende 8 uren duisternis. PSS en strekking vertoonden een lineair verband binnen een zekere bandbreedte van PSS-waarden (Fig. 24). Echter, zij laten ook zien dat deze nachtelijke strekking beperkt is ten opzichte van de totale strekking die plaats kan vinden (Fig. 25). De rechterkant van Fig. 25 laat zien dat de 10 min puls verrood (nb. tijdens de laatste 10 minuten van de dag, dus geen puur verrood!) de plantlengte wel iets doet toenemen, maar dat de hele dag met toegevoegd verrood veel effectiever is.

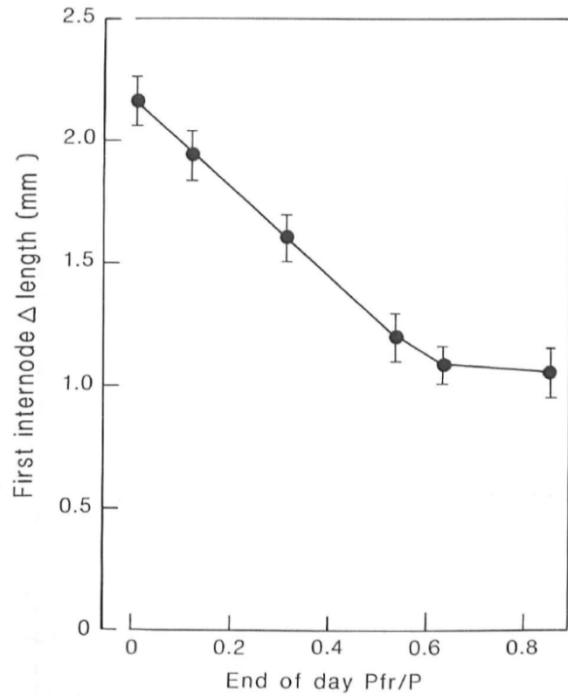


Fig. 24. Effect op strekking van het eerste internodium bij *Sinapis alba* (mosterd) in de nacht door een lichtpuls van 20 minuten met een bepaalde PSS net voordat de nacht inging. Bron: Casal & Smith 1989.

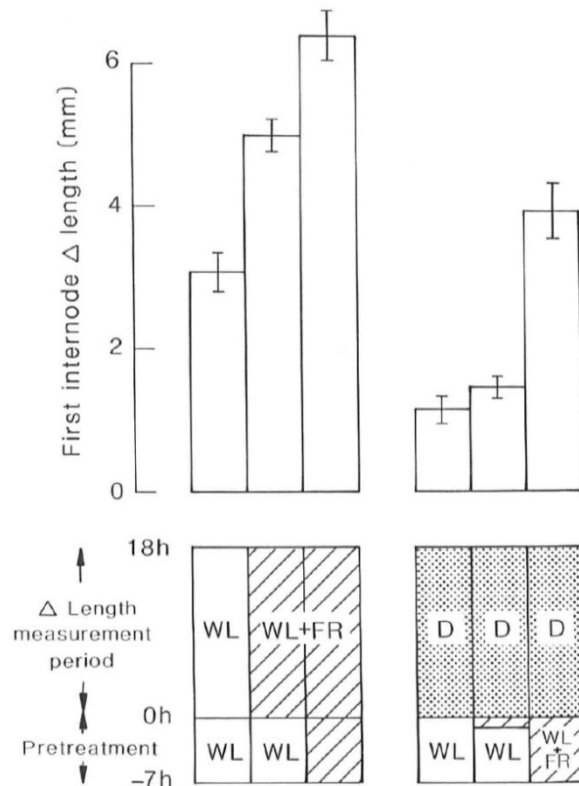


Figure 9. Internode elongation as affected by light conditions during the growth measurement period (i.e. 0–18 h) (continuous WL: calculated Pfr/P=0.8; continuous WL+FR: calculated Pfr/P=0.5; or D=darkness) and during the preceding 7 h (continuous WL, WL+FR or WL terminated with a 10 min duration W+FR pulse). Data are means of 22 plant replicates \pm sem.

Fig. 25. Strecking internodiën onder invloed van lichtcondities bij *Sinapis alba* (mosterd). Te zien is dat continu verrood de meeste strekking geeft. Bron: Casal & Smith 1989.

Morgan en Smith (1978) vonden bij *Chenopodium album* (ganzenvoet) een gelijksoortige reactie: Het aanbieden van licht dat resulteert in een lage PSS gedurende het laatste halfuur van de dag heeft fors minder effect op stengel-strekking dan de hele dag diezelfde lage PSS (Fig. 26 rechts). Een half uur aan het einde van de dag belichten met een lage R/FR (variërend van PSS=0.3-0.7) resulteerde in ongeveer 36% van de respons (logaritmische stengelstrekkingssnelheid), vergeleken met de hele dag diezelfde verhouding. Een half uur met een hoge R/FR-verhouding van 3.8 reduceerde de logaritmische lengtegroeisnelheid met ruim 10% (Fig. 26 links) ten opzichte van continu een bepaalde PSS. Dat neemt niet weg dat als er gedurende de hele dag een hoge PSS is gegeven, er relatief gezien een groot effect behaald kan worden met een einde dag behandeling met een (zeer) lage PSS: verdubbeling van de logaritmische stengelstrekkingssnelheid (NB omgerekend in absolute zin in cm/dag slechts 6% sneller!).

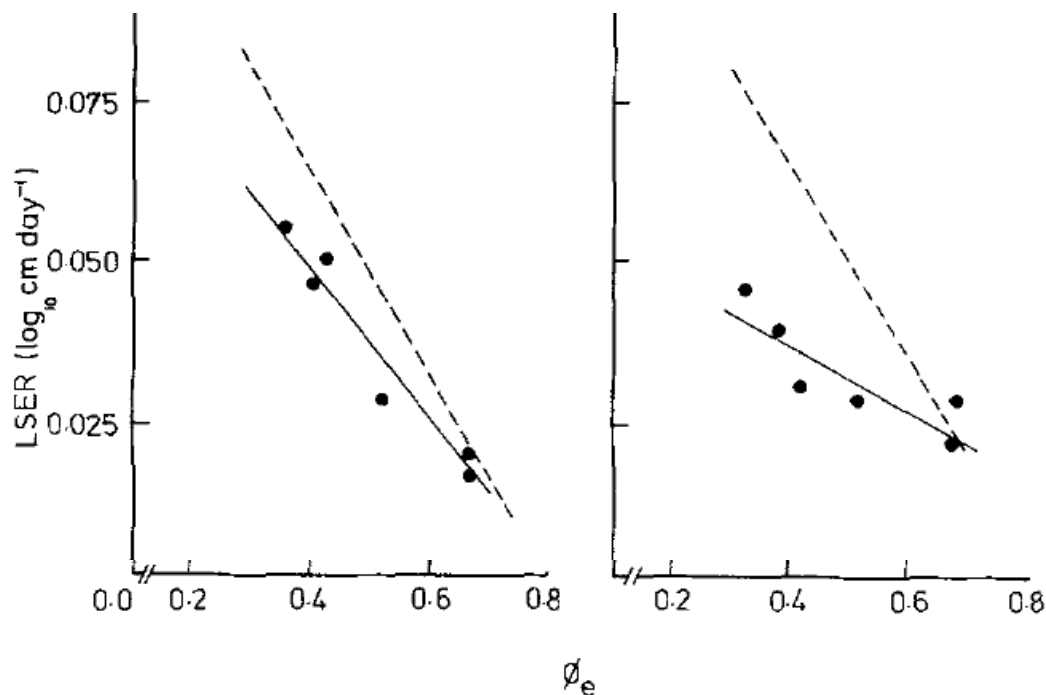


Fig. 26. Logaritmische stengelstrekking bij *Chenopodium album* (ganzenvoet) onder invloed van PSS (Φ_e) en het effect van een verhoogde PSS (simulatie: 'sun fleck'; links) of een verlaagde PSS (simulatie 'shade event'; rechts) in het laatste halfuur van de dag. De stippellijnen in het linker- en rechterfiguur geven het verloop weer van de strekking in reactie op licht dat resulteert in een vaste PSS variërend tussen 0.3-0.7 gedurende de gehele dag. De donkere stippen in het linkerfiguur laten zien wat er gebeurt als de planten die de hele dag een vaste PSS krijgen die varieerde tussen 0.3-0.7, het laatste halfuur worden blootgesteld aan een lichtpuls die resulteert in een hoge PSS: De planten worden iets korter. De donkere stippen in het rechterfiguur laten zien wat er gebeurt als de planten die de hele dag bij een hoge PSS staan, het laatste halfuur worden blootgesteld aan een PSS variërend tussen 0.3-0.7: De lengte wordt sterker gereduceerd dan in het linkerfiguur. In absolute zin geeft de lengtegroei-as de volgende waarden: 0.025=1.06cm/dag; 0.05=1.12cm/dag en 0.075=1.19cm/dag. Bron: Morgan & Smith, 1978.

In belichte winterteelten komt het vaak voor dat de PSS gedurende de hele dag hoog is. Immers, belichting met SON-T en/of een combinatie van rode en blauwe LED's zorgt voor een hoge PSS. Verder dient opgemerkt te worden dat in het onderzoek van Morgan en Smith uit 1978 de lage PSS werd verkregen met een rood/verrood verhouding van 0.16, en niet met puur verrood licht. Later is door Sellaro *et al.* (2012) aangetoond dat hypocotylstrekking een veel sterkere respons kan geven bij einde dag belichting met puur verrood ten opzichte van een niet uit puur verrood verkregen lage PSS, zoals omschreven in H5.6.3.2. Waarschijnlijk geldt dit ook voor strekking van de internodiën, wat bijvoorbeeld blijkt uit de forse strekkingsrespons bij verrood belichting aan het begin van de nacht bij paprika (zie H3) en komkommer (Hogewoning en Trouwborst, 2013).

Hieronder volgen een aantal voorbeelden van tuinbouwgewassen waarvan bekend is dat belichting met een afwijkend lichtspectrum aan het einde van de dag tot strekking leidt:

1. Bij chrysant opgegroeid in een klimaatklimaatkamer bij een dagperiode van 9 uur ($120 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) leidde een half uur belichting met slechts 1 tot $4 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ belichting met verschillende rood/verrood verhoudingen tot aanzienlijke verschillen in lengte (Lund *et al.* 2007). Hoe lager de rood/verrood ratio, hoe meer de chrysanten strekten.
2. Bij einde dag/begin nacht belichting met puur verrood bij paprika 'Nagano' en komkommer 'Venice' werden jonge planten respectievelijk 26% en 76% langer dan de controle onder SON-T. De toename in plantlengte was minstens zo groot als bij behandelingen waarin gedurende de hele dag SON-T werd aangevuld met verrood om een lagere PSS te verkrijgen (Hogewoning & Trouwborst, 2013).
3. Bij lelie werd een afname in lengte van 10 tot 25% waargenomen als reactie op het afschermen van de avondschemering, ten opzichte van lelies onder een natuurlijk dagritme, terwijl een uur bijbelichting met lage intensiteit verrood licht aan het begin van de nacht juist langere planten opleverde (Blom *et al.*, 1995; Fig. 27).

De resultaten van dit soort experimenten leverden niet altijd grote verschillen op en zijn mogelijk afhankelijk van het type gewas, de cultivar en de daglengte, waarbij de effecten het grootst lijken bij een korte daglengte (Lund *et al.* 2008).

Casal (2013) merkt op dat de R/FR ratio in natuurlijk daglicht afneemt aan het einde van de dag tot niveaus die 'shade avoidance' kunnen induceren als ze overdag zouden optreden. In proeven bleek de gevoeligheid van stengelstrekking voor een lage R/FR ratio groter tijdens de dag dan net voor de nacht. Om dus te voorkomen dat de nacht voor schaduw wordt aangezien, is een tweede stuurlaag nodig die zorgt voor een verminderde gevoeligheid voor verminderde activiteit van actief fytochroom B in de nacht.



Fig. 27. Lelie opgekweekt in een kas bij natuurlijk daglicht (rechts), natuurlijk daglicht aangevuld met één uur verrode belichting (midden), en natuurlijk daglicht zonder schemering door gebruik schermdoek. De resultaten illustreren het effect van het lightspectrum kort voor de donkerperiode op de lengtegroei. Verrood voor het ingaan van de nacht leidde tot extra strekking. Afscherming van de schemerperiode waarin het licht relatief veel verrode golflengten bevat (zie ook Fig. 4), leidde bij lelie tot minder strekking ten opzichte van een natuurlijk dagritme. Onderzoek Dr. Theo Blom, University of Guelph, Ontario, Canada.

Concluderend kan gesteld worden dat de lengtegroei van een plant gevoeliger is voor de PSS overdag dan de PSS gedurende de (korte) schemertijd. De PSS waarmee de nacht wordt ingegaan lijkt dus niet bepalend te zijn voor stengelstrekking. Duidelijk is dat er verschil moet worden aangebracht in plantrespons op schemering (lage R/FR-verhouding) en het aanbieden van puur verrood na (!) het einde van de dag, dus aan het begin van de nacht (Sellaro *et al.* 2012). De lengterespons op het wegschermen van schemering zoals bij lelie (Fig. 27) kan dus afwezig zijn bij andere gewassen. Het aanbieden van puur verrood licht aan het begin van de nacht biedt interessante perspectieven om de gewaseigenschappen te beïnvloeden. Er is dan—in afwezigheid van het (dag)licht—namelijk maar een lage intensiteit nodig voor een zeer beperkte duur. Het energieverbruik van dit soort stuurlichttoepassingen is dus slechts een fractie van het energieverbruik van langdurige belichting met een hogere intensiteit.

5.6.3.4 Bladsteelstrekking en bladexpansie en de interne klok?

De schaduwrijdingsreactie voor de bladsteel en de bladschijf zijn voor *Arabidopsis* tegengesteld: *Arabidopsis* krijgt kleinere bladeren met een langere bladsteel als deze opgroeien onder een lage R/FR-verhouding. Puur verrood aan het einde van de dag is in staat deze schaduwrijdingsreactie te induceren (Kozuka *et al.* 2010). Kozuka *et al.* (2010) wijzen erop dat strekking van de bladsteel geïnduceerd wordt door fytochroom in het blad en niet in de stengel. Hierbij zijn de hormonen auxine en brassinosteroiden betrokken.

Hogewoning en Trouwborst (2013) laten zien dat de bladsteel van komkommer ‘Venice’ veel minder op verrood belichting aan het einde van de dag/begin van de nacht reageerde (8% langer dan de controle) dan een lagere R/FR gedurende de hele dag (50% langer dan de controle). In tegenstelling tot komkommer reageerde de bladsteellengte van paprika (Hogewoning en Trouwborst, 2013) en tomaat (Hogewoning et al. 2012a) niet op verrood.

5.6.3.5 Bladkrulling en de interne klok?

Onder schaduwcondities is regulatie van een vlakke bladoriëntatie een sleutelmechanisme om efficiënt licht te onderscheppen. Kozuka *et al.* 2013 hebben laten zien dat actief fytochroom B (veel Pfr) de bladkrulling bevordert. Fototropine gaat de werking van actief fytochroom B tegen (Fig. 28). Reductie van Pfr om vlakheid van het blad te bevorderen kan door een verrood puls aan het einde van de dag te geven (Kozuka *et al.* 2013).

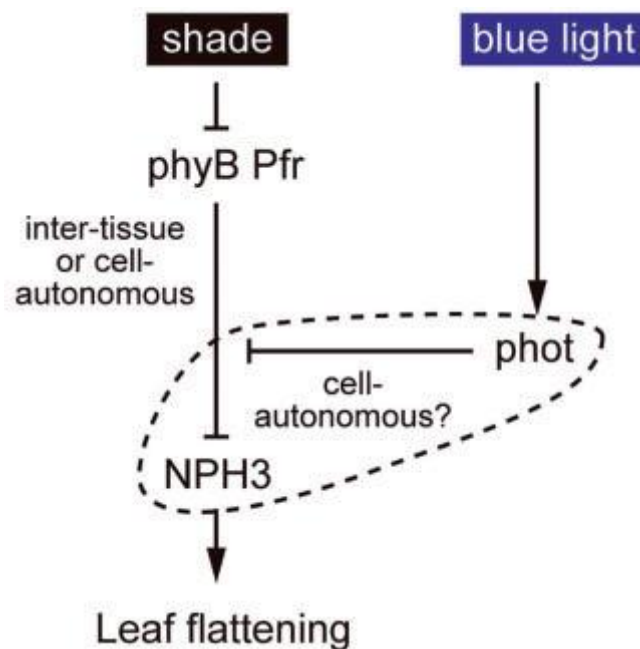


Fig. 28. Schaduwlucht zorgt voor inactief fytochroom B. Hierdoor worden bladeren platter (minder bladkrulling). Actief fytochroom B wordt tegengewerkt door fototropine. → = promotor, ⊥ = remmer. Bron: Kozuka *et al.* 2013.

5.7 Relatie met hormonen?

Kozuka *et al.* (2010) wijzen erop dat voornamelijk de bladeren van een plant het lichtsignaal opvangen. Om effect van de signalen die bladeren opvangen om te zetten in een respons van de bladsteel of plantstengel zal er dus ‘vervoer’ van het signaal moeten plaatsvinden. Hier worden hormonen voor gebruikt. Tabel 9 geeft een overzicht van hormonen die reageren op een lage R/FR verhouding.

Tabel 9. Hormonen en gerelateerde processen in relatie met een lage rood/verrood verhouding. De getallen tussen haakjes verwijzen naar literatuurreferenties in de bron van deze tabel: Casal (2013).

Hormone	Levels under low R:FR	Process ^a
Auxin	↑ <i>Arabidopsis</i> seedlings (58, 85, 134), sunflower stems and leaves (77) — <i>Arabidopsis</i> petioles (74), tomato stems and leaves (15)	Shade avoidance (growth, branching) (45, 69, 85, 134)
Gibberellins	↑ Cowpea stems (92), sunflower stems and leaves (77)	Shade avoidance (growth) (38)
Brassinosteroids	— Sunflower stems (78)	Shade avoidance (growth) (74, 89)
Ethylene	↑ Sorghum (46), tobacco (107), tomato (15)	Shade avoidance (growth) (107)
Cytokinins	↑ Sunflower leaves (77)	Shade avoidance (growth) (16)
Strigolactones	?	Shade avoidance (branching)
Jasmonic acid	↓ Tomato stems (15) — Tomato leaves (15)	Defense (26, 96), growth, pigments (15, 111)
Salicylic acid	↑ Sunflower stems (79) — <i>Arabidopsis</i> seedlings (51) ^b	Defense (51)
Abscisic acid	↑ <i>Arabidopsis</i> leaves (53), ^b sunflower leaves (77), tomato leaves (15)	Water relations (53)

↑, increased; ↓, decreased; —, not affected.

^aMutants or inhibitors impairing hormone synthesis or signaling affect the indicated responses to R:FR.

^b*phyB* or *phyA phyB* mutant seedlings compared with the wild type under high R:FR.

5.8 Conclusies literatuurstudie

De enige tijdsafhankelijke gevoeligheid voor fytochroomsignalen die gevonden is, is de respons aan het einde van de middag / begin van de nacht. Hierbij moet onderscheid worden gemaakt tussen een korte puls (± 15 minuten) aan het begin van de nacht (zonder daglicht) en een langdurige 'puls' (uren) in de (na)middag.

Plantmorfologie:

- Een korte puls met een lage rood/verrood verhouding (nabootsing schemering) had weinig effect op plantmorfologie, terwijl een korte puls puur verrood wel forse effecten kan hebben (inductie schaduwrijdingsreacties).
- Enkele uren schaduwlicht of zonlicht geven net voor het einde van de dag resulteert respectievelijk in strekkingsbevordering en strekkingsremming, maar dit had minder effect dan de hele dag schaduw- of zonlicht.

Bloeisturing bij lange-dag planten:

- Een korte puls stuurlicht heeft geen effect.
- Enkele uren schaduwlicht (wit licht verrijkt met verrood) voor het einde van de dag heeft een positief effect op bloeiversnelling.

Referenties

- Ahmad M, Grancher N, Heil M, Black RC, Giovani B, Galland P, Road YM, Pennsylvania MA, Germany PG. 2002.** Action Spectrum for Cryptochrome-Dependent Hypocotyl Growth Inhibition in Arabidopsis. *Plant Physiology* 129(2): 774-785.
- Atwell BJ, Kriedemann PE, Turnbull CGN. 1999.** Plants in action : adaptation in nature, performance in cultivation. South Yarra: MacMillan Education Australia.
- Ballaré CL, Sánchez RA, Scopel AL, Casal JJ, Ghera CM. 1987.** Early detection of neighbour plants by phytochrome perception of spectral changes in reflected sunlight. *Plant, Cell & Environment* 10, 551-557.
- Blom TJ, Tsujita MJ, Roberts GL. 1995.** Far-red at end of day and reduced irradiance affect plant height of Easter and Asiatic hybrid lilies. *Hortscience*, 30: 1009-1012.
- Breuer J, Van de Braak N. 1989.** Reference year for Dutch greenhouses. *Acta Horticulturae* 248, 101-108.
- Casal JJ. 2013.** Photoreceptor signaling networks in plant responses to shade. *Annual review of plant biology* 64: 403–27.
- Casal JJ, Smith H. 1989.** The ' end-of-day ' phytochrome control of internode elongation in mustard : kinetics , interaction with the previous fluence rate , and ecological implications. *Plant, cell & environment* 12: 511–520.
- Devlin P. 2007.** Photocontrol of flowering, p185-210. in: Whitelam GC, Halliday KJ. 2007. *Light and plant development*: Blackwell Publishing Ltd.
- Franklin KA, Quail PH. 2010.** Phytochrome functions in Arabidopsis development. *Journal of experimental botany* 61: 11–24.
- Franklin KA, Whitelam GC. 2004.** Light signals, phytochromes and cross-talk with other environmental cues. *Journal of experimental botany* 55: 271–6.
- Gilbert IR, Jarvis PG, Smith H. 2001.** Proximity signal and shade avoidance differences between early and late successional trees. *Nature* 411: 792–5.
- Hennig L, Büche C, Schäfer E. 2000.** Degradation of phytochrome A and the high irradiance response in Arabidopsis : a kinetic analysis. *Plant, Cell & Environment* 23: 727–734.
- Hogewoning SW, Sanders J, Peekstok T, Persoon S, 2012.** Lichtkleuren onderzoek: Wat is de ontbrekende schakel voor succesvolle productieverhoging? 49 pp. TTO & Plant Lighting B.V.
- Hogewoning SW, Trouwborst G, Pot CS. 2012a.** Efficiënter lichtspectrum voor open gewassen: Focus op productie en vervolgteelt van uitgangsmateriaal. Plant Lighting, Utrecht. 39p.
- Hogewoning SW, Trouwborst G. 2013.** Efficiënter lichtspectrum voor open gewassen II: De stap tot energiebesparing in de praktijk. Bunnik. 47p.
- Johnson E, Bradley M, Harberd NP, Whitelam CC. 1994.** Photoresponses of Light-Crown phyA Mutants of Arabidopsis. *Plant physiology* 105: 141–149.
- Kami C, Lorrain S, Hornitschek P, Fankhauser C. 2010.** Light-regulated plant growth and development. *Current topics in developmental biology* 91: 29–66.

- Kozuka T, Kobayashi J, Horiguchi G, Demura T, Sakakibara H, Tsukaya H, Nagatani A. 2010.** Involvement of auxin and brassinosteroid in the regulation of petiole elongation under the shade. *Plant physiology* **153**: 1608–18.
- Kozuka T, Suetsugu N, Wada M, Nagatani A. 2013.** Antagonistic regulation of leaf flattening by phytochrome B and phototropin in *Arabidopsis thaliana*. *Plant & cell physiology* **54**: 69–79.
- Kurepin L V, Emery RJN, Pharis RP, Reid DM. 2007.** Uncoupling light quality from light irradiance effects in *Helianthus annuus* shoots: putative roles for plant hormones in leaf and internode growth. *Journal of experimental botany* **58**: 2145–57.
- Lagercrantz U. 2009.** At the end of the day: a common molecular mechanism for photoperiod responses in plants? *Journal of experimental botany* **60**, 2501-2515.
- Lund JB, Blom TJ, Aaslyng JM. 2007.** End-of-day lighting with different Red/Far-red ratios using light emitting diodes affects plant growth of *Chrysanthemum x morifolium* ramat. 'Coral charm'. *Hortscience*, **42**: 1609-1611.
- Lund JB, Korner O, Aaslyng JM, Blom TJ. 2008.** Stem elongation of *Chrysanthemum* in response to end-of-day light treatments and photoperiod. *Acta Hort.* **766**:109-114.
- McClung CR. 2006.** Plant circadian rhythms. *The Plant cell* **18**: 792–803.
- Morgan DC, Smith H. 1978.** The relationship between phytochrome photoequilibrium and development in light grown *Chenopodium album* L. *Planta* **142**: 187–193.
- Pot CS, Trouwborst G. 2011.** LED-tussenbelichting bij Roos: Praktijkonderzoek bij Van den Berg Roses. Wageningen: Plant Dynamics B.V., 24.
- Rausenberger J, Tscheuschler A, Nordmeier W, Wüst F, Timmer J, Schäfer E, Fleck C, Hiltbrunner A. 2011.** Photoconversion and nuclear trafficking cycles determine phytochrome A's response profile to far-red light. *Cell* **146**: 813–25.
- Raven PH, Evert RF, & Eichhorn SE. 2011.** Biology of plants. Macmillan.
- Salter MG, Franklin KA, Whitelam GC. 2003.** Gating of the rapid shade-avoidance response by the circadian clock in plants. **426**: 1–4.
- Sellaro R, Pacín M, Casal JJ. 2012.** Diurnal Dependence of Growth Responses to Shade in *Arabidopsis*: Role of Hormone, Clock, and Light Signaling. *Molecular Plant* **5**, 619-628.
- Sellaro R, Yanovsky MJ, Casal JJ. 2011.** Repression of shade-avoidance reactions by sunfleck induction of HY5 expression in *Arabidopsis*. *The Plant journal : for cell and molecular biology* **68**: 919–28.
- Smith, H. 1994.** Phytochrome-mediated responses - Implications for controlled environment research facilities, p 57-67. In: T.W.Tibbitts (ed.). International Lighting in Controlled Environments Workshop, NASA-CP-95-3309.
- Smith H. 1995.** Physiological and Ecological Function within the Phytochrome Family. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **46**, 289-315.
- Smith H. 2000.** Phytochromes and light signal perception by plants—an emerging synthesis. *October*.
- Takano M, Inagaki N, Xie X, Yuzurihara N, Hihara F, Ishizuka T, Yano M, Nishimura M, Miyao A, Hirochika H, Shinomura T. 2005.** Distinct and cooperative functions of

- phytochromes A, B, and C in the control of de-etiolation and flowering in rice. *Plant Cell* **17**:3311–3325
- Todd MP, Breton G, Hazen SP, Priest H, Mockler TC, Kay S a, Chory J. 2008.** A morning-specific phytohormone gene expression program underlying rhythmic plant growth. *PLoS biology* **6**: 1887-1898.
- Toth R, Hall A, Millar AJ, Nagy F, Kozma-Bognar L. 2001.** Circadian Clock-Regulated Expression of Phytochrome and Cryptochrome Genes in Arabidopsis 1. *Plant physiology* **127**: 1607–1616.
- Trouwborst G, Pot CS, Schapendonk AHCM. 2010.** Haalbaarheid van LED-tussenbelichting bij roos: Praktijkonderzoek op Marjoland. Wageningen: Plant Dynamics B.V., 35.
- Trouwborst G, Pot CS, Schapendonk AHCM. 2010.** Spectraal effect van LED tussenbelichting op scheutuitloop van roos in de zomer. Wageningen: Plant Dynamics B.V., 16.
- Trouwborst G, Pot CS, De Vries DP. 2012.** Knopuitloop bij roos: effecten van stuurlicht en temperatuur. Wageningen: Plant Dynamics B.V., 33p.
- van Ieperen W, & Heuvelink E. 2012.** Compacte planten door geïntegreerde groeiregulatie. Wageningen Universiteit. 44p.
- van Ieperen W, Hogewoning SW, ten Dam E. 2011.** Bloei-inductie bij Chrysant onder lange dag: Toepassing van LED-licht technologie. Wageningen Universiteit, 23p.
- Whitelam GC, Halliday KJ. 2007.** *Light and plant development*: Blackwell Publishing Ltd.
- Yanovsky MJ, Kay SA. 2003.** Living by the calendar: how plants know when to flower. *Nature Rev. Mol. Cell Biol.* **4**, 265-276.