

Plantengroei in kunstlicht

Literatuuroverzicht ten behoeve van verlichting nieuwe klimaatkamers CABO

F.M. Maas

Cabo.Verslag nr. 127
1989



Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek
Postbus 14, 6700 AA Wageningen

Inhoud

Voorwoord

Inleiding	2
Licht als jaargetijdeklok	7
Effecten van lichtkwaliteit op groei en ontwikkeling van planten	8
Effecten van verschillende lamptypen op de groei en ontwikkeling van planten	14
Effecten van lichtkwaliteit op biochemische en fysiologische processen	17
Conclusies	19
Literatuur	20

VOORWOORD

Verklarend plantenfysiologisch en gewasfysiologisch onderzoek vereist het onder gecontroleerde klimaatsomstandigheden kunnen opkweken van planten. Factoren als temperatuur, luchtvochtigheid en licht moeten onafhankelijk van elkaar kunnen worden gevarieerd. Aangezien de meeste studies op het CABO worden verricht met land- en tuinbouwgewassen, is het gewenst dat de groei en ontwikkeling van in de klimaatkamer opgekweekte planten zoveel mogelijk overeen komen met die van de in het veld of in de kas gekweekte planten. Voor de factor licht betekent dit dat de lengte van de lichtperiode, de hoeveelheid licht en de kwaliteit van het licht gevarieerd moeten kunnen worden om de groei en ontwikkeling van de planten te kunnen beïnvloeden en het natuurlijk lichtklimaat te kunnen simuleren.

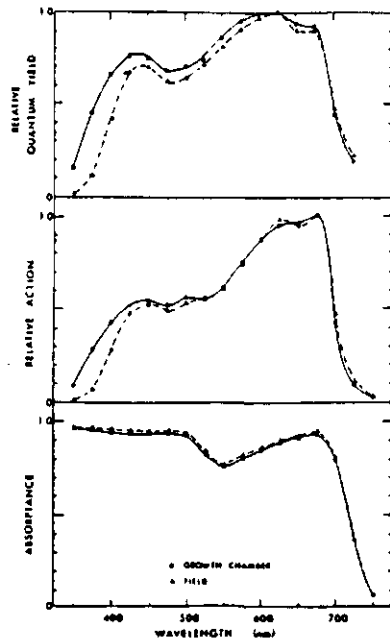
In dit overzicht worden de verschillende lamptypen die voor dit doeleinde gebruikt worden of gebruikt kunnen worden vergeleken met betrekking tot de effecten die deze lampen hebben op de groei en ontwikkeling van planten in vergelijking met daglicht of daglicht aangevuld met kunstlicht. In de inleiding wordt een beknopte samenvatting gegeven over de rol van licht bij de groei en ontwikkeling van een plant. Daarnaast wordt een beschrijving gegeven van het natuurlijk lichtklimaat waarin planten in verschillende biotopen groeien. Een goede kennis van verschillen in lichtklimaat tussen verschillende biotopen vormt de basis voor het begrijpen van de oecologische betekenis van de verschillende aspecten van het lichtklimaat hebben voor de groei en ontwikkeling van een plant. Deze kennis is ook nodig om de voor- en nadelen van verschillende lampen en de meest geschikte lamp of combinatie van lampen te kunnen bepalen om planten in volledig kunstlicht overeenkomstig hun natuurlijk ontwikkelingspatroon te kunnen opkweken.

INLEIDING

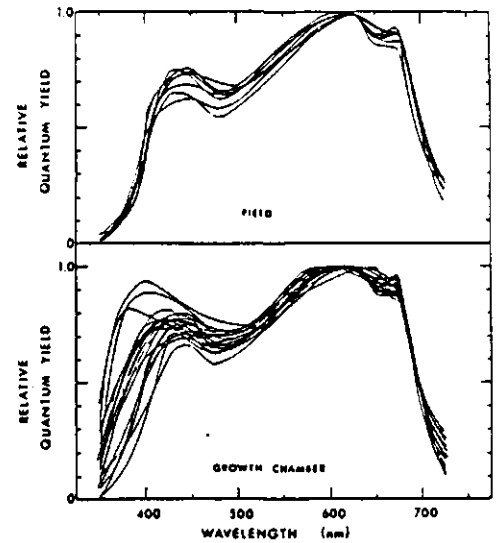
Licht is een essentiële factor voor de groei en ontwikkeling van planten. Enerzijds fungeert licht als energiebron voor de fotosynthese waardoor de synthese van van suikers en andere assimilaten mogelijk is en anderzijds verstrekt het licht de plant belangrijke informatie over de omgeving en het seizoen waarin zij groeit. Op grond van deze informatie kunnen, al of niet in combinatie met andere omgevingsfactoren als temperatuur en nutriëntenaanbod, bepaalde morfogenetische veranderingen of adaptaties in de plant optreden die belangrijk zijn voor het overleven van de plant.

Fotosynthese is een fotochemisch proces dat wordt aangedreven door de energie van door chlorofyl en carotenoiden geabsorbeerde fotonen in het golflengtegebied van 400 tot 700 nm (figuur 1). Hoewel de energieinhoud van een 400-nm foton 1,75 maal hoger is dan die van een 700-nm foton, maakt het theoretisch gezien voor de snelheid van de lichtreactie van de fotosynthese niets uit of deze wordt aangedreven door een 400-nm foton of door een 700-nm foton. Het teveel aan energie van kortgolvlige fotonen dissipeert in de vorm van warmtestraling of fluorescentie (Pearcy 1989). Indirect kunnen verschillen in bladtemperatuur als gevolg van absorptie van fotonen met een verschillende energieinhoud wel van invloed zijn op de fotosynthesesnelheid. Omdat fotosynthese wordt bepaald door het aantal fotonen tussen 400 en 700 nm dat wordt geabsorbeerd en niet door de som van de energieinhouden van deze fotonen is het aantal fotonen de meest geschikte maat waarin de hoeveelheid licht voor een fotochemische proces kan worden uitgedrukt. Voor de fotosynthese wordt hiervoor vrijwel universeel het golflengtegebied van 400 tot 700 nm gebruikt met de aanduiding PPF (Photosynthetic Photon Flux Density) en uitgedrukt in $\mu\text{mol fotonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Een andere vaak gebruikte maat is de energieinhoud van het licht met golflengten tussen 400 en 700 nm, uitgedrukt in W m^{-2} en aangeduid als PAR (Photosynthetic Active Radiation). Niet alleen vanwege de aard van fotochemische reacties, maar ook vanwege de geringere afwijking van de quantumsensor dan de energiesensor voor verschillende golflengten met betrekking tot de snelheid van de fotosynthese per hoeveelheid licht (tabel 1; Pearcy 1989), verdient de quantumsensor de voorkeur bij het meten van licht ten behoeve van fotosynthese en andere fotochemische processen. Lichthoeveelheden zullen hierom in dit overzicht voor zover mogelijk worden weergegeven in $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ eventueel tussen haakjes gevolgd door de lichte-hoeveelheid in W m^{-2} .

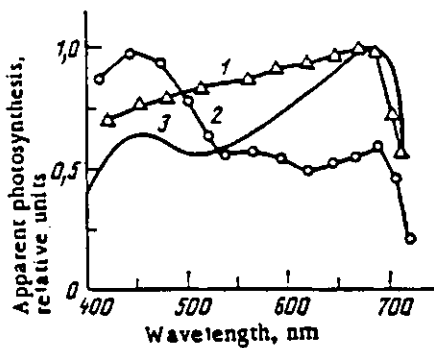
Studies naar de efficiëntie waarmee fotonen met verschillende golflengten worden gebruikt voor de CO_2 fixatie hebben aangetoond dat weliswaar alle golflengten tussen 400 en 700 nm voor de fotosynthese gebruikt kunnen worden, maar dat de efficiëntie waarmee dit gebeurt niet voor elk foton gelijk is. McCree (1972) bepaalde van 22 plantesoorten de quantumefficiëntie van de fotosynthese en vond voor alle soorten een vergelijkbaar actiespectrum (figuur 2). De quantumefficiëntie van licht met golflengten rond de 650 nm (rood licht) was hoger dan die van licht met een golflengte rond de 450 nm (blauw licht). Deze actiespectra werden echter bepaald aan



Figuur 1. Actiespectra CO_2 fixatie gebaseerd op het aantal geabsorbeerde lichtquanta (relative quantum yield) of de geabsorbeerde hoeveelheid energie (relative action) door bladeren van in het veld of in de klimaatkamer opgekweekte planten (McCree 1972)



Figuur 2. Spectrale quantum efficiëntie CO_2 fixatie van 22 verschillende landbouwgewassen opgekweekt in het veld of een klimaatkamer (McCree 1972)



Figuur 3. Gegeneraliseerd actiespectrum voor de fotosynthese van radijsbladeren opgekweekt in afzonderlijke delen van het PAR gebied (400-500 nm, 500-600 nm of 600-700 nm) van verschillende intensiteit (Tikhomirov et al. 1987). 1) 50 W m^{-2} (geen lichtverzadiging fotosynthese); 2) 200 W m^{-2} (lichtverzadiging fotosynthese); 3) gegeneraliseerd actiespectrum gebaseerd op metingen van McCree (1972).

Tabel 1. Photosynthetic rate per unit of light flux calculated for an 'average plant' for light from different sources and for different units of light flux measurement. Values are normalized to 1.00 for sun and sky light. Adapted from McCree (1972b)

Light source	PPFD ($\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	PAR (W m^{-2})	Photometric (lux)
Sun and sky	1.00	1.00	1.00
Blue sky	0.98	0.93	1.14
High-pressure sodium vapor	1.06	1.14	0.80
Metal halide	1.0	1.02	0.80
Mercury vapor	1.01	1.03	0.78
Warm white fluorescent	1.02	1.01	0.65
Cool white fluorescent	0.99	0.97	0.67
Quartz-iodine	1.04	1.15	1.14
Range	8%	22%	49%

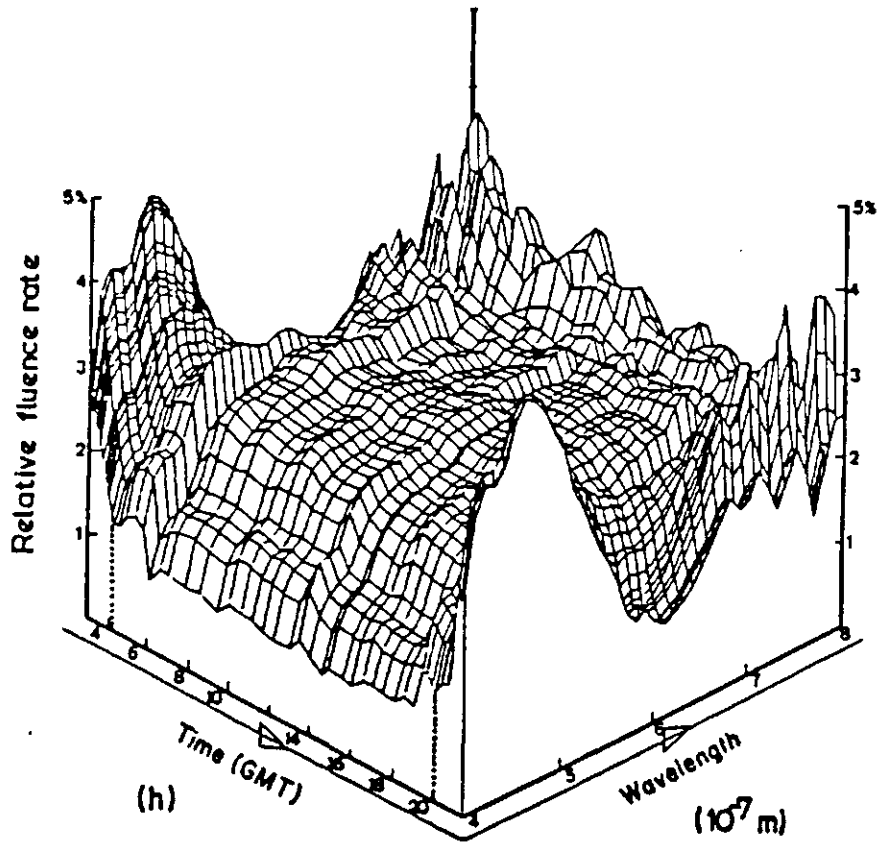
(uit Percy 1989)

bladeren die zich in daglicht of licht van TL-buizen + gloeilampen hadden ontwikkeld en waarvan de pigmentsamenstelling was aangepast aan het betreffende lichtspectrum. Lichtenthaler et al. (1980) toonden aan dat de hoeveelheid chlorofyl en carotenoiden en de ratio van deze pigmenten in een blad afhankelijk is van de lichtkwaliteit waarin het blad zich heeft ontwikkeld. Zij vonden meer chlorofyl en carotenoiden in bladeren opgekweekt in rood licht dan in bladeren opgekweekt in blauw licht. Rood licht induceerde de vorming van "schaduwtype" chloroplasten en blauw licht die van "zontype" chloroplasten. Schaduwtype chloroplasten onderscheiden zich van zontype chloroplasten door het bezit van meer grana, een hoger gehalte aan chlorofyl en carotenoiden en een lagere Hill-activiteit. Tikhomirov et al. (1987) construeerden een actiespectrum voor de fotosynthese dat gebaseerd was op een drietal actiespectra voor de fotosynthese gemaakt voor bladeren van planten opgekweekt in blauw (400-500 nm), groen (500-600 nm) of rood (600-700 nm) licht, d.w.z. zij gebruikten voor het blauwe, groene en rode deel van het spectrum bladeren die optimaal waren aangepast aan het betreffende deel van het spectrum. Dit actiespectrum van de fotosynthese week duidelijk af van het gegeneraliseerde actiespectrum op basis van de metingen van McCree (1972) (figuur 1). Het actiespectrum van Tikhomirov et al. (1987) (figuur 3), gemaakt voor radijsplanten opgekweekt in blauw, groen of rood licht met een intensiteit van 50 W m^{-2} , laat een hogere efficiëntie zien voor blauw dan de actiespectra van McCree. Radijsplanten opgekweekt in dezelfde lichtkwaliteiten maar met een voor de fotosynthese lichtverzadigende intensiteit (200 W m^{-2}) vertoonden zelfs een maximale quantumefficiëntie voor blauwlicht fotonen. Het voorkomen van zontype chloroplasten (hogere Hill-activiteit) in blauw-licht planten en schaduwtype chloroplasten in rood-licht planten, zoals waargenomen door Lichtenthaler et al. (1980), zou hiervoor een verklaring kunnen zijn. Niet voor alle planten leidt de lichtkwaliteit waarbij de planten worden opgekweekt tot een verandering in het fotosynthetisch actiespectrum. Tarweplanten (Tikhomirov et al. 1987), noch rijstplanten (Inada 1977) vertoonden bij opkweek in blauw of rood licht veranderingen in quantumefficiëntie voor blauw en rood licht zoals die door Tikhomirov et al. (1987) werden waargenomen in radijs. Deze tegenstrijdige resultaten geven aan dat plantesoorten kunnen verschillen in de mate waarin zij zich kunnen aanpassen aan veranderingen in lichtkwaliteit. Voor niet-adaptieve soorten met een optimale quantumefficiëntie in het rode deel van het spectrum betekent dit dat lampen die hun maximale emissie tussen 600 en 700 nm hebben, zullen resulteren in de hoogste fotosynthese en groeisnelheid van de plant.

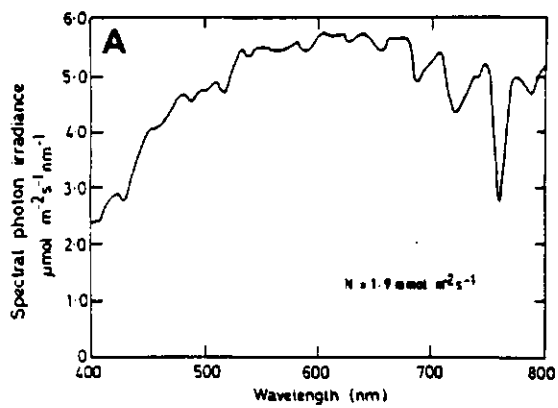
Het lichtverzadigingsniveau van de fotosynthese wordt voor bladeren van een C3 plant bereikt bij een instralingsniveau van ongeveer $460 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (100 W m^{-2}) (Gaastra 1959). Voor een gesloten gewas met meerdere lagen bladeren boven elkaar wordt ook bij maximale zomerse daglichtintensiteiten ($1600\text{-}1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $350\text{-}370 \text{ W m}^{-2}$) geen lichtverzadiging van de fotosynthese bereikt (Acock et al. 1978). Behalve de lichtintensiteit is ook de daglengte bepalend voor de totale dagelijkse fotosynthese. De hoeveelheid gefixeerd CO_2 per dag wordt in belangrijke mate bepaald door de daglichtsom (de integraal van alle lichtintensiteiten gedurende de lichtperiode). Ter illustratie: de gemiddelde daglichtsom, gebaseerd op de gemeten globale straling (300-3000 nm) gedurende de jaren 1951-1980 in de Bilt en met de aanname dat 45 % van deze straling tussen

de 400 en 700 nm licht (PAR), varieerde van circa 82 J cm^{-2} in december tot circa 837 J cm^{-2} in juni. Bij een gemiddelde daglengte van 7,7 uur in december en 16,3 uur in juni betekent dit een gemiddelde lichtintensiteit per uur van respectievelijk 30 en 143 W m^{-2} . Voor een kas met een doorlaatbaarheidspercentage van 70 % bedragen deze waarden respectievelijk 21 en 100 W m^{-2} . Bovengenoemde waarden kunnen als een goede richtlijn worden beschouwd voor lichtintensiteiten die in een klimaatkamer gerealiseerd moeten kunnen worden om planten met een vergelijkbare groeisnelheid te kunnen kweken als in het veld of in de kas. Het is vrijwel onmogelijk om in klimaatkamers het dagelijks verloop in lichtintensiteit te simuleren waar op zonnige dagen maximum intensiteiten van circa $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (370 W m^{-2}) worden bereikt. Dergelijke intensiteiten kunnen in klimaatkamers alleen worden bereikt door gebruik te maken van speciale metaalhalogeen of xenonlampen. Een dergelijke belichting is veel te duur voor een standaard klimaatkamer en wordt alleen toegepast voor speciale doeleinden. Xenonlampen worden bijvoorbeeld toegepast in het onderzoek naar de effecten van zure regen op hellingbossen in gebergten, waar het voorkomen van schadelijke gassen zoals ozon gekoppeld is aan hoge lichtintensiteiten en dat wordt uitgevoerd in speciaal voor dit onderzoek gebouwde klimaatkamers bij het Gesellschaft für Stralen- und Umweltforschung in Neuherberg bij München.

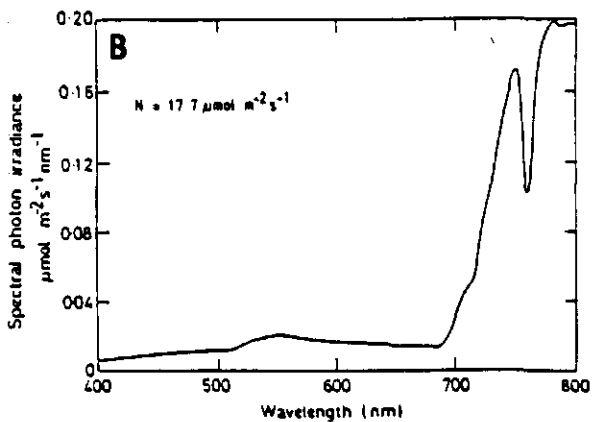
Niet alleen de hoeveelheid licht, maar ook de lengte van de dagelijkse lichtperiode en de spectrale verdeling of lichtkwaliteit van het licht zijn belangrijk voor de groei en ontwikkeling van de plant. De kwaliteit van het daglicht wordt nauwelijks beïnvloed door bewolking of door de stand van de aarde ten opzichte van de zon. Alleen wanneer bij zonsopgang of -ondergang de invalshoek van de zonnestralen kleiner dan 10 graden wordt zijn er duidelijke veranderingen in lichtkwaliteit waarneembaar. De meest opvallende veranderingen in lichtkwaliteit tijdens de ochtend- en avond-schemering zijn een relatieve toename in de hoeveelheden blauw en verrood licht (Hughes et al. 1984, figuur 4). Verandering in lichtkwaliteit treedt ook op als gevolg van absorptie van bepaalde delen van het daglichtspectrum door bladeren van planten. Hierdoor ontvangen planten of delen van een plant die groeien in de schaduw van andere planten of bladeren (vegetatie-schaduw) licht met een andere spectrale verdeling dan planten of bladeren die aan direct zonlicht of neutrale schaduw (schaduw als gevolg van muren e.d.) staan blootgesteld (Smith 1986). Vegetatie-schaduw bevat relatief meer verrood licht, omdat de bladpigmenten voornamelijk licht absorberen met golflengten tussen 400 en 700 nm (vergelijk figuur 5A en B en tabel 2). Vanwege deze natuurlijke veranderingen in lichtkwaliteit die gecorreleerd zijn aan het begin of einde van de lichtperiode of de aanwezigheid van andere planten, is het evolutionair gezien niet verwonderlijk dat de meeste effecten van lichtkwaliteit op de groei en ontwikkeling van planten worden bepaald door de relatieve veranderingen in de hoeveelheden blauw, rood en verrood licht (zie blz. 6).



Figuur 4. Lichtkwaliteitsverdeling daglicht gedurende op 7 juli 1981 in Leicester gemeten als de fotonenflux per 10 nm en uitgedrukt als percentage van het totaal aantal fotonen tussen 400 en 800 nm. De stippellijnen geven de tijdstippen van zonsopgang en -ondergang aan. (Hughes et al. 1984).



Figuur 5. Spectrum daglicht boven (A) en onder (B) een dicht bladerdek. N is de fotonenflux tussen 400 en 800 nm. (Smith 1986).



LICHT ALS JAARGETIJD KLOK

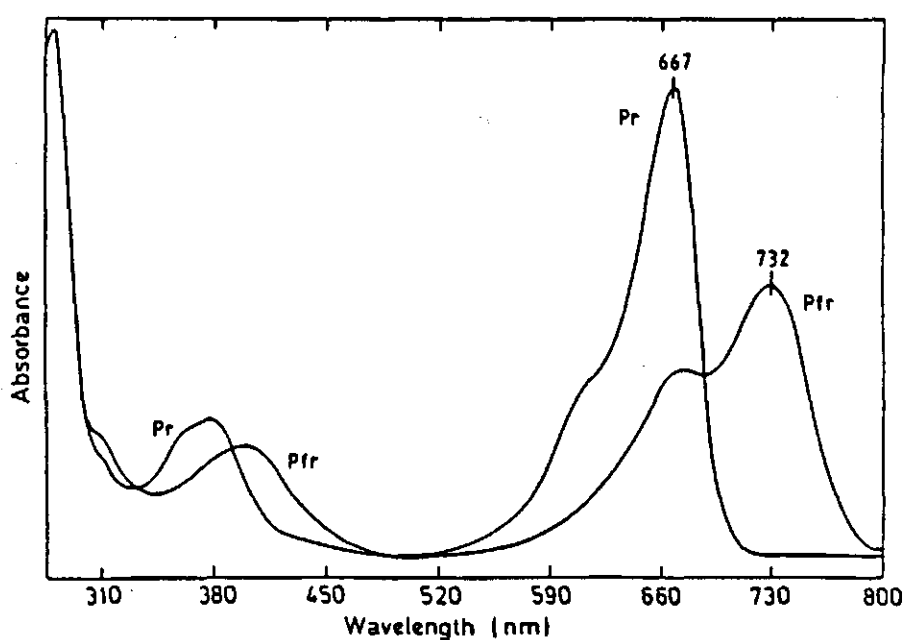
In gematigde streken vertonen temperatuur en daglengte een seizoensafhankelijk patroon gedurende de loop van een jaar. De jaarlijkse variatie in daglengte op een bepaalde dag van het jaar is echter veel geringer dan die van de temperatuur en is daarom een betrouwbaardere maat om seizoensafhankelijke processen te sturen dan de temperatuur. Fotoperiodische regulatie van de bloei in een groot aantal plantesoorten en de bladval van loofbomen in gematigde streken zijn hiervan goede voorbeelden. Hierdoor is synchronisatie van de bloei van de afzonderlijke individuen van een plantesoort mogelijk (een voorwaarde voor kruisbestuiving), evenals synchronisatie van energetisch dure processen zoals bijvoorbeeld zaad- en vruchtvorming aan perioden met de hoogste lichtintensiteit. Ook bladval en knoprust in de herfst in verband met de naderde winterperiode zijn processen die behalve door de temperatuur ook in belangrijke mate door de daglengte worden gereguleerd. Sinds de ontdekking van de fotoperiodiciteit door Garner en Allard (1920) is er zeer veel onderzoek gedaan naar de biologische klok bij planten en de mogelijkheid deze met licht te beïnvloeden. Dit onderzoek heeft mede geleid tot de ontdekking van het fytochroom (zie blz. 6) en de functie die dit pigment heeft bij het waarnemen van dag- en nachtlengte door de plant. Bloeiïnductie bij korte- en langedag planten vindt alleen plaats als de daglengte respectievelijk een minimum aantal uren licht per etmaal overschrijdt (de kritische daglengte) of minder is dan de kritische daglengte. De inductie van de bloei van een korte dagplant, zoals bijvoorbeeld de chrysaant, tijdens perioden met korte dagen kan worden voorkomen door verlenging van de natuurlijke korte dag met behulp van kunstlicht of door gedurende de lange donkerperiode het gewas één of enkele malen te belichten (nachtonderbreking), waarbij lichtintensiteiten van $0.025 - 0.15 \text{ W m}^{-2}$ voldoende zijn (Cockshull 1984). Rood licht (660 nm) is hiervoor het meest effectief, maar vanwege de lage prijs en eenvoudige installatie worden voor nacht- onderbrekingen in de kas of in het veld meestal gloeilampen toegepast. Toepassing van kunstlicht voor de bloeiïnductie van langedag planten tijdens perioden met korte dagen door middel van dagverlenging of nachtonderbreking zijn minder goed mogelijk en vereisen ook een hogere lichtintensiteit, hetgeen duidt op een grotere behoefte aan assimilaten voor de bloei dan die in de korte dagen geproduceerd kunnen worden. In tegenstelling tot het actiespectrum voor nacht- onderbreking bij kortedagplanten vertoont dat voor nachtonderbreking en dagverlenging van langedag planten een optimum voor licht met een golflengte rond de 710 nm (Deitzer 1984).

EFFECTEN VAN LICHTKWALITEIT OP GROEI EN ONTWIKKELING VAN PLANTEN

De meeste experimenten met betrekking tot effecten van verschillende kleuren licht op planten zijn verricht met geëtiolerde kiemplanten en met lage intensiteiten gekleurd licht. Omdat kiemplanten voor de eerste fase van hun groei reservestoffen uit het zaad gebruiken, kunnen fotomorfogenetische experimenten worden uitgevoerd met lichtintensiteiten beneden het lichtcompensatie punt van de fotosynthese, zodat waargenomen morfogenetische veranderingen onafhankelijk zijn van verschillen in fotosynthese. Deze experimenten zijn zeer waardevol voor het bestuderen van de rol van specifieke lichtreceptoren in de fotomorfogenese van deze planten, maar moeilijk te extrapoleren naar situaties waarbij planten langdurig worden opgekweekt in hogere lichtintensiteiten van verschillende spectrale samenstelling. In het laatste geval is het moeilijk om aan te tonen of effecten van een lichtbehandeling op de groei en ontwikkeling van een plant uitsluitend een gevolg zijn van een verschil in lichtkwaliteit, en dus per definitie het resultaat van fotomorfogenese, of dat deze effecten mede of uitsluitend tot stand zijn gekomen door verschillen in fotosynthese tijdens de verschillende lichtbehandelingen die van invloed zijn geweest op de groei van de plant. In discussies over fotomorfogenese versus fotosynthese wordt over het algemeen de fotosynthese beschouwd als het proces dat de energie en de bouwstenen levert voor de groei van de plant en waarvan de snelheid wordt bepaald door de hoeveelheid fotonen met een golflengte tussen 400 en 700 nm die door de plant wordt geabsorbeerd. De fotomorfogenese bepaalt daarentegen het ontwikkelingspatroon van een plant en wordt hoofdzakelijk bepaald door de spectrale verdeling van het licht in het golflengtegebied van 400 tot 800 nm, met name door de hoeveelheden blauw, rood en verrood licht. De tot dusver beste methode om langdurige fotomorfogenetische experimenten te verrichten waarbij het licht van verschillende spectrale samenstelling tevens nodig is voor de fotosynthese van de planten, is die waarbij de PPF constant wordt gehouden terwijl relatieve hoeveelheden fotonen in het 400-700 nm golflengtegebied verschillen (Warrington & Mitchell 1976, Morgan & Smith 1981). De aanname die hierbij wordt gemaakt is dat in dit golflengtegebied ieder foton evengoed gebruikt kan worden voor de fotosynthese en dat de planten bij gelijke PPF ongeacht de spectrale samenstelling daarvan dezelfde groeisnelheid zullen vertonen. Metingen van McCree (1972) en Tikhomirov et al. (1987) hebben aangetoond dat dit niet geheel juist is (zie het fotosynthetisch actiespectrum, figuren 1, 2 en 3), tenzij de planten bij langdurige blootstelling aan een bepaalde lichtkwaliteit de pigmentsamenstelling van hun bladeren aan deze lichtkwaliteit aanpassen (Tikhomirov et al. 1987, figuur 3)

Op grond van een groot aantal experimenten, waarvan de meeste met geëtiolerde kiemplanten, wordt aangenomen dat de fotomorfogenese van planten wordt gereguleerd door een drietal fotoreceptoren: fytochroom, blauwlicht/UV-A receptor en UV-B receptor. Al naar gelang het bestudeerde proces werken deze receptoren onafhankelijk of samen bij het tot stand komen van de fotomorfogenetische respons.

De meest bestudeerde en qua moleculaire structuur en fysiologische werking best onderzochte fotoreceptor is fytochroom. Fytochroom is een bichromatisch pigment, d.w.z. een pigment dat in twee vormen voorkomt die door licht in elkaar kunnen worden omgezet. Absorptie van rood licht door de rood-licht absorberende vorm van fytochroom (Pr) leidt tot de vorming van de fysiologisch actieve en verrood-absorberende vorm van fytochroom (Pfr). Omdat het absorptiespectrum van beide vormen van fytochroom elkaar ten dele overlappen (figuur 6), zijn in het licht altijd beide vormen van fytochroom in de plant aanwezig. De maximum verhouding van $Pfr:(Pfr+Pr)$ die kan worden bereikt door belichting van het pigment met monochromatisch rood licht met een golflengte van ca. 660 nm is ongeveer 0,86 (Vierstra & Quail 1986). De minimum $Pr:(Pfr+Pr)$ ratio die kan worden bij belichting met verrood licht met een golflengte van 730 nm is ongeveer 0,14. Behalve rood en verrood licht worden ook blauw en een deel van het UV-licht door fytochroom geabsorbeerd (figuur 6). Dit maakt het vaak moeilijk een blauwlicht- of UV-licht effect op een plant toe te schrijven aan een speciale blauwlicht of UV-B licht receptor. Fytochroom stelt planten in staat de verhouding rood:verrood van het licht waarin ze groeien waar te nemen en op basis hiervan talrijke processen zoals bijv. veroudering, apicale dominantie, stengelstrekking, etc. te reguleren. De grootste veranderingen in fytochroom evenwicht treden op binnen het traject waarin de rood:verrood verhouding van het licht in het natuurlijk lichtmilieu varieert (figuur 7; Smith 1982).

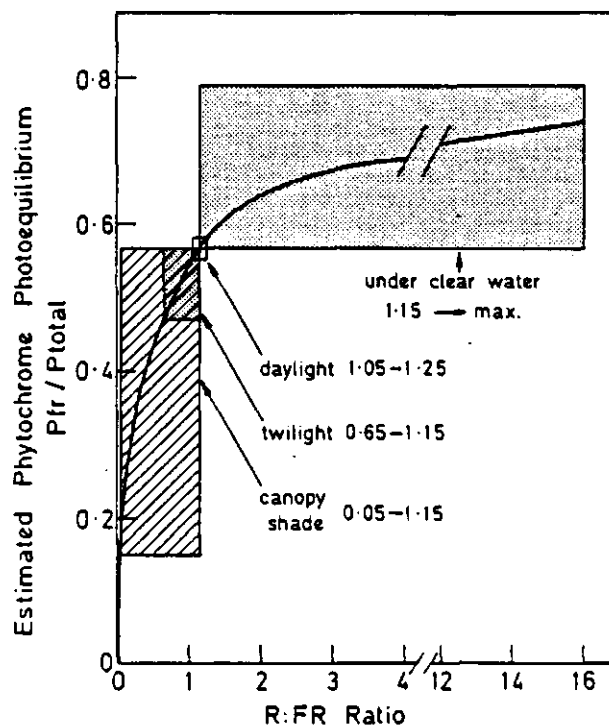


Figuur 6. In vitro absorptiespectrum van fytochroom geïsoleerd uit haverkiemplanten (Smith 1986).

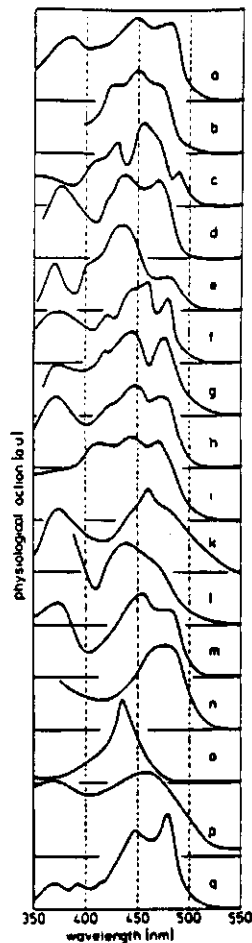
Op de tweede plaats onderscheidt men de blauwlicht/UV-A receptor of cryptochroom, waardoor de plant in staat is licht in het golflengtegebied van 320 tot 500 nm waar te nemen. De exacte moleculaire structuur van dit pigment is onbekend en op grond van de grote verschillen in actiespectra tussen de diverse beschreven blauwlichteffecten in planten (figuur 8) is het vrijwel uitgesloten dat er een universele blauwlichtreceptor in planten voorkomt (Senger & Schmidt 1986). Flavoproteïnen worden als de meest waarschijnlijke kandidaat voor de perceptie van blauw licht

gezien. Er zijn geen aanwijzingen dat de blauwlicht-receptor een bichromatische receptor is en om deze reden wordt algemeen aangenomen dat de blauwlicht-receptor niet is staat is relatieve veranderingen in lichtkwaliteit waar te nemen op de manier zoals fytochroom dit voor rood en verrood licht kan. De blauwlicht-receptor wordt dan ook meer gezien als een pigment dat de plant informatie verschaft over de absolute hoeveelheid blauw licht ("photon irradiance counter" of licht-intensiteitsmeter). Indien de blauwlicht-receptor, zoals voorgesteld door Mohr (1986), samenwerkt met fytochroom dan zouden planten in staat informatie te krijgen over de verhouding blauw:rood licht waaraan zij staan blootgesteld en zou ook deze ratio in lichtkwaliteit een rol kunnen spelen in de fotomorgonese.

De derde en minst bekende fotoreceptor is de UV-B receptor (280-320 nm). Het aantal specifieke UV-B effecten op planten is zeer beperkt en het is daarom allerm minst zeker of een UV-B receptor in alle planten voorkomt en welke rol deze fotoreceptor speelt in de fotomorfogenese van planten. In een aantal plantesoorten is de betrokkenheid van een UV-B receptor aangetoond bij de inductie en synthese van anthocyanen (Beggs et al. 1986). In de meeste gevallen is voor anthocyaansynthese echter ook blauw en/of rood licht noodzakelijk. Deze waarnemingen hebben Mohr et al. er toe gebracht een theorie van pigmentsamenwerking bij de fotomorfogenese van planten op te stellen. Volgens deze theorie komen bepaalde responsen van planten op rood licht, geabsorbeerd door fytochroom, slechts of beter tot expressie als ook blauw of UV-B licht door de blauwlicht- of UV-B-receptor is geabsorbeerd. Een voorbeeld van een dergelijke respons is de anthocyaanvorming in *Sorghum vulgare* (Mohr 1987).



Figuur 7. De relatie tussen de rood : verrood ratio (R:FR) van het licht en het fytochroom evenwicht. De gearceerde blokken geven de waargenomen R:FR ratio's onder ecologisch belangrijke omgevingscondities weer (Smith 1982).



Figuur 8.

Blue (B)/UV-A light action spectra (physiological action in arbitrary units, a.u.) demonstrating the diversity of B/UV-A responses: (a) Phototropism *Phycomyces* (Lipson *et al.* 1984), (b) Light-induced absorbance change (LIAC) (Widell *et al.* 1983), (c) Hair whorl formation *Acetabularia* (Schmid, 1984), (d) Photoreactivation of nitrate reductase (Roldan and Butler, 1980), (e) Germination of spores of *Pteris vittata* (Suga *et al.* 1984), (f) Penthecial formation in *Gelasinospora reticulisporea* (Inoue and Watanabe 1984), (g) Formation of S-aminolevulinic acid (Oh-hama and Senger 1978), (h) Phototropism in *Avena*, 10 degrees, and (i) 0 degrees (Shropshire Jr. and Withrow 1958), (k) Respiration enhancement in *Secedezmus*, (Brinkmann and Senger 1978a), (l) Inhibition of indole acetic acid (Galston and Baker 1949), (m) Chloroplast rearrangement in *Funaria* (Zurzycki 1967), (n) Cortical fibre reticulation in *Vaucheria* (Blatt and Briggs 1980), (o) DNA-photoreactivation (Saito and Werbin 1970), (p) Loss of carbohydrate in *Chlorella* (Kowalik and Schänzle 1980), (q) Carotenogenesis in *Neurospora* (DeFabo *et al.* 1976).

In vergelijking met het aantal beschreven experimenten over effecten van lichtkwaliteit op de fotomorfogenese van geëtiolerde planten, is er slechts zeer weinig bekend over effecten van langdurige belichting van planten met kwalitatief verschillend fotosynthetisch actief licht. Toch zijn er op grond van dit beperkt aantal studies wel enige conclusies te trekken met een zekere mate van algemene geldigheid voor de morfogenese van planten. De rood:verrood verhouding van het licht, bepaald als de foton flux tussen 655 en 665 nm gedeeld door die tussen 725 en 735 nm, heeft een groot effect op de apicale dominantie en stengelstrekking. Een afname van de rood:verrood verhouding in het licht stimuleert de stengelstrekking en remt het uitlopen van zij scheuten. De mate van stengelstrekking op een afname in rood:verrood licht is sterk afhankelijk van de soort plant en de hoeveelheid fotosynthetisch actief licht of blauw licht. Smith (1982) heeft voor een aantal wilde plantesoorten aangetoond dat de snelheid van stengelstrekking als reactie op een afname in rood:verrood ratio van het licht wordt bepaald door de lichtkwaliteit waaraan de planten in hun natuurlijke standplaats staan blootgesteld, d.w.z. de lichtkwaliteit waaraan de planten zich gedurende de evolutie genetisch hebben aangepast. Schaduwtolerante planten, zoals bijv. *Mercurialis perennis* en *Teucrium scorodonia* die zijn aangepast aan het groeien in de schaduw van bomen, reageren met een veel kleinere toename in stengelstrekking bij een verlaging van de rood:verrood ratio van het licht dan schaduwvrijde planten als *Scenecio vulgaris* en *Chenopodium album* (figuur 9). Het adaptief voordeel van beide strategieën is duidelijk. In het

bosmilieu is het zinloos om als kruidachtige met bomen om licht te concurreren en daartoe zoveel mogelijk assimilaten in stengelgroei te investeren, terwijl in een kruidachtige vegetatie de plant die het snelst zijn bladeren boven zijn buurplanten weet te krijgen meer licht voor fotosynthese kan onderscheppen.

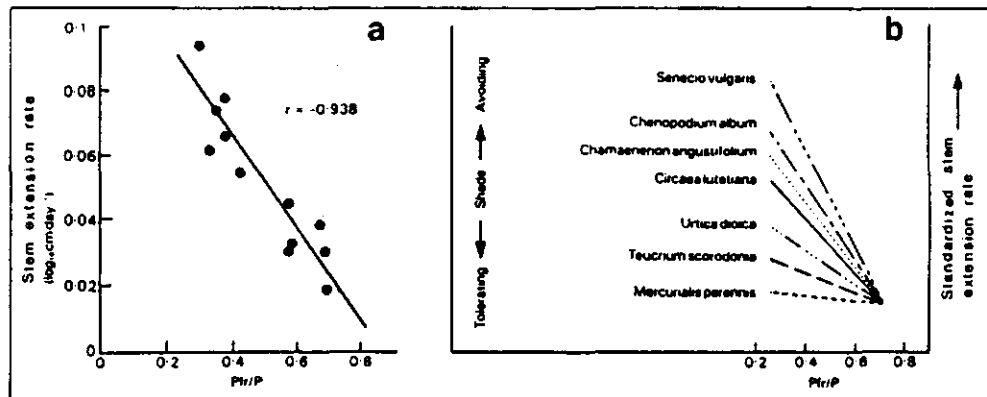


Fig. 9. Relationship between estimated phytochrome photoequilibrium (Pfr/P , ϕ_p) and extension growth. (a) Shows the detailed data for the *C. album* seedlings in Fig. 11. (b) Similar data for a range of herbaceous seedlings, normalized at $\phi_p = 0.7$. Note that all the species tested displayed a linear relationship between ϕ_p and extension growth rate, but that the slope of the line was much greater for shade avoiding, than for shade tolerating species. From Smith (1982).

In het natuurlijk lichtmilieu is een verlaging van rood:verrood licht als gevolg van beschaduwing door andere planten gekoppeld aan een verlaging van de hoeveelheid fotosynthetisch actief licht (PPFD). In zo'n situatie kan een toename in stengelstrekking zowel een reactie zijn op een verandering in lichtkwaliteit (rood:verrood ratio) als in lichtkwantiteit (PPFD). Morgan and Smith (1981) hebben echter aangetoond dat bij gelijkblijvende PPFD de rood:verrood ratio van het licht bepalend is voor de snelheid en mate van stengelstrekking. *Chenopodium album* planten opgekweekt in licht met een gelijke PPFD maar met verschillende rood:verrood ratio's vertoonden geen verschil in vers- of drooggewicht (aanwijzing voor gelijke fotosynthesesnelheden bij gelijke PPFD van verschillende lichtkwaliteit), maar een toename in stengelstrekking en stengelgewicht ten koste van de hoeveelheid bladgewicht (het aantal bladeren bleef constant) (figuur 10). Uit experimenten van McLaren en Smith (1978) en Morgan en Smith (1981) bleek dat stengelstrekking niet afhankelijk is van de PPFD. Stengelstrekking in *Rumex obtusifolius* werd alleen gestimuleerd door een verlaging van de rood:verrood ratio als de planten in voldoende hoge PPFD waren opgekweekt (McLaren en Smith 1978). Morgan en Smith (1981) toonden aan dat ook in *Chenopodium album* de mate van stengelstrekking als reactie op een verlaging van de rood:verrood ratio minder was in planten die groeiden in een lagere PPFD. De laatstgenoemde onderzoekers suggereerden dat in vegetatieschaduw de hoeveelheid blauw licht bepalend is voor de uiteindelijke mate van stengelstrekking bij verlaging van de rood:verrood ratio. Deze veronderstelling wordt ondersteund door de waarneming van Ritter et al. (1981) die vonden dat de mate van stengelstrekking in *Chenopodium rubrum* in neutrale schaduw (verlaging PPFD zonder verandering in lichtkwaliteit) werd bepaald door de hoeveelheid blauw licht. Bovengenoemde waarnemingen ondersteunen de fotoreceptor samenwerking in de fotomorfogenese zoals voorgesteld door Mohr (1986, 1987) en

de rol van de blauwlicht receptor als lichtintensiteitsmeter (Smith 1986). Bovengenoemde resultaten suggereren dat de mate van een fotomorfogenetische groeirespons wordt bepaald door de hoeveelheid assimilaten die voor deze groeirespons beschikbaar is. Verschillen in lengtegroei tussen dezelfde planten van dicht op elkaar groeiende akkergewassen aan de rand en in het midden van het gewas, tussen rand- en middenplanten in een kastabiet en tussen planten in noord/zuid of oost/west geïoriënteerde rijen planten (Kasperbauer 1971, Kasperbauer et al. 1984) kunnen ook verklaard worden op grond van gemeten verschillen in rood:verrood ratio waaraan de planten op verschillende plaatsen in het gewas staan blootgesteld.

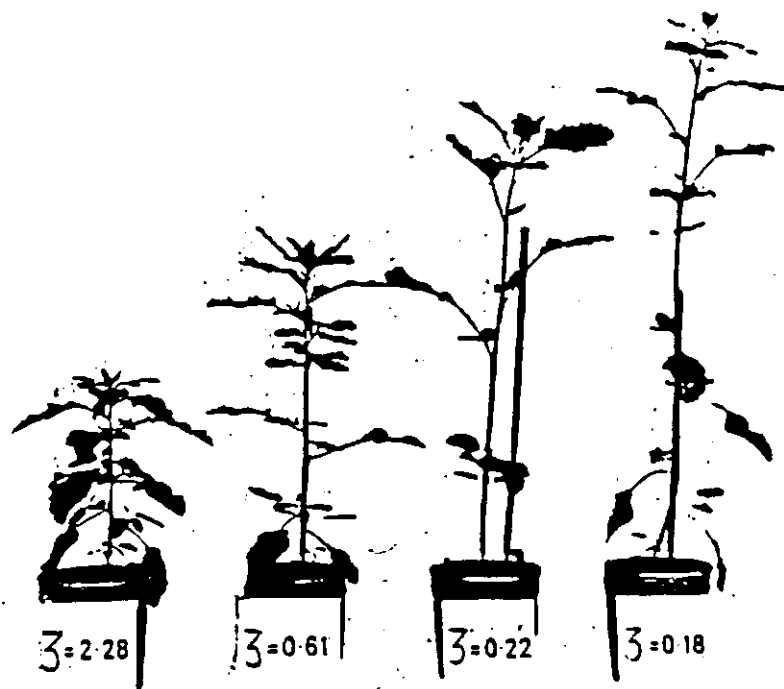


Fig. 10. Effect of red (R): far-red (FR) photon ratio (ζ) on plant growth. These *Chenopodium album* seedlings were grown in 4 growth chambers which provided uniform photosynthetically active radiation (400-700 nm) but different amounts of additional FR so as to vary R:FR, thereby simulating the light quality within a canopy, but keeping light quantity for photosynthesis constant. Unpublished photograph taken by D.C. Morgan (1982) Leicester, UK.

EFFECTEN VAN VERSCHILLENDE LAMPTYPEN OP DE GROEI EN ONTWIKKELING VAN PLANTEN.

Effecten van een bepaald type lamp op de groei en ontwikkeling van een plant zijn het best waarneembaar wanneer lampen de enige lichtbron zijn, maar kunnen ook optreden als gevolg van bijbelichting van planten in kassen (Barker et al. 1989). Morfogenetische reacties van planten in kassen die worden bijbelicht met kunstlicht zijn veel moeilijker te interpreteren, omdat in dergelijke experimenten de hoeveelheid daglicht en hierdoor ook de spectrale verdeling van het licht sterk varieert. De keuze van lamptypen voor belichting van planten in klimaatkamers is vrij beperkt. Verreweg het meest toegepast worden de TL- of fluorescentiebuis, metaal halide lampen (bijv. de HPI lampen van Philips) en hogedruk natrium lampen (bijv. de SON-T lamp van Philips), al of niet in combinatie met gloeilampen voor aanvulling van het aandeel verrood licht dat vrijwel ontbreekt in het emissiespectrum van de eerder genoemde lampen. Factoren die een belangrijke rol spelen bij de keuze van een bepaald lamptype zijn de efficiëntie waarmee elektrische stroom in fotosynthetisch actieve straling (400-700 nm) wordt omgezet, de maximale lichthoeveelheid die kan worden bereikt, de spectrale verdeling van het licht in vergelijking met zonlicht, de hoeveelheid warmtestraling, de levensduur en constantheid van lichtemissie van de lamp en de mogelijkheid tot regelen van de lichthoeveelheid en -verdeling in de klimaatruimte. Voor zeer speciale doeleinden, zoals bijvoorbeeld het verkrijgen van lichtintensiteiten die de maximale zonlichtintensiteit midden op een zomerse dag evenaren (ongeveer $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPF, 370 W m^{-2} PAR of 100.000 lux) kunnen speciale metaalhalogeenlampen of xenonlampen worden gebruikt, maar deze lampen zijn duur in aanschaf en vereisen een bijzondere installatie met speciale voorzieningen om warmtestraling en vrijkomende gassen als ozon af te voeren. Tabel 2 geeft een overzicht van een aantal belangrijke eigenschappen van de meest gebruikte lamptypen.

Diverse onderzoekers hebben in de afgelopen decennia de groei en ontwikkeling van verschillende planten opgekweekt in licht van verschillende lampen of combinaties van lampen vergeleken om tot de juiste keuze van lampen voor klimaatkamers te komen zodat de planten opgekweekt in de klimaatkamer qua groei en ontwikkeling zoveel mogelijk overeenkwamen met die in het veld of de kas. Tibbits et al. (1983) hebben in klimaatkamers de groei van sla, spinazie, mosterd en tarwe in licht van een viertal lampen en combinaties daarvan bij een PPF van 320 of $700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ onderzocht. De gebruikte lampen en lampcombinaties waren: metaalhalide lampen, hogedruk natrium lampen, metaalhalide lampen + tungsten halogeen lampen (1:1 geïnstalleerd vermogen) en metaalhalide + hoge druk natrium lampen (1:1 geïnstalleerd vermogen). Na een groeiperiode van 29 dagen (sla, spinazie en mosterd) en 57 dagen (tarwe) werd bij geen van de plantesoorten een abnormaal groeipatroon waargenomen. Wel werd bij spinazie, sla en mosterd gevonden dat de mate van hypocotylstrekking groter was bij gebruik van hogedruk natriumlampen dan die bij gebruik van metaalhalide lampen of metaalhalide + tungsten halogeenlampen. Tibbits et al. concludeerden dat er een duidelijk negatief verband bestond tussen de hoeveelheid blauw licht en de hypocotylengte. *Sorghum bicolor*, *Glycine max*, *Lolium perenne* en *Trifolium repens* opgekweekt

in licht van metaalhalide + tungsten halogeen (2:3 of 5:2 geïnstalleerd vermogen), metaalhalide + hoge druk kwik jodide + tungsten halogeen (3:2:1 geïnstalleerd vermogen) of hogedruk kwikjodide + tungsten halogeen (3:2 geïnstalleerd vermogen) bij een PAR niveau van 140 of 60 W m⁻² (ca. 640 of 275 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{m}^{-1}$) vertoonden eveneens geen abnormale groei en morfogenetische verschijnselen (Warrington et al. 1976). Warrington et al. concludeerden op grond van hun experimenten dat normale groei en ontwikkeling van planten onder uitsluitend kunstlicht goed mogelijk is indien de spectrale verdeling van de gebruikte lampen of combinaties van lampen uitgebalanceerd is, d.w.z. met betrekking tot de relatieve hoeveelheden blauw, rood en verrood licht redelijk overeenkomen met die van daglicht. Lampcombinaties die ten opzicht van het daglicht verrijkt waren in het rode of blauwe deel van het spectrum resulteerden bij dezelfde plantesoorten in verschillen in droge stofverdeling tussen blad en stengel en beïnvloedden de zijscheutvorming (Warrington & Mitchell 1976).

Tabel 2. Lichtintensiteit en spectrale verdeling van zonlicht op een onbewolkte en bewolkte dag in juni, van schaduwlicht onder een eikeboom en van licht van een aantal verschillende lamptypen. Voor de TL 58W buis werd de lichtintensiteit bepaald op 50 cm onder het lampplafond van een klimaatcel met in totaal 168 van deze lampen. De intensiteit van de overige lampen is gemeten op 50 cm afstand van een enkele lamp. Lichtintensiteit en spectrale verdeling werden bepaald met een LICOR LI-1800 spectroradiometer.

LICHTBRON	PPFD ¹	PAR ²	BLAUW ³	GROEN ⁴	ROOD ⁵	VERROOD ⁶	B:R ⁷	R:FR ⁸
Zon (onbewolkt)	1670	364	20,3	26,5	27,7	25,4	0,73	1,15
Zon (bewolkt)	168	37	21,0	26,1	25,8	27,1	0,82	1,27
Zon (onder eik)	96	22	29,5	24,7	16,9	28,2	1,74	0,72
TL58W kleur 84	371	80	17,9	40,4	37,7	4,4	0,48	8,39
HPI-T	333	73	16,9	57,7	18,4	7,0	0,92	2,18
SON-T	333	68	6,4	57,0	28,9	7,7	0,22	2,70
Gloeilamp	21	4,2	3,4	14,6	31,8	50,2	0,11	0,72

¹ Photosynthetic Photon Flux Density: fotonen flux 400-700 nm ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

² Photosynthetic Active Radiation: energie flux 400-700 nm (W m^{-2})

³ Fotonen flux 400-500 nm (% van fotonen flux 400-800 nm)

⁴ Fotonen flux 500-600 nm (% van fotonen flux 400-800 nm)

⁵ Fotonen flux 600-700 nm (% van fotonen flux 400-800 nm)

⁶ Fotonen flux 700-800 nm (% van fotonen flux 400-800 nm)

⁷ Fotonen flux ratio 400-500 nm : 600-700 nm

⁸ Fotonen flux ratio 655-665 nm : 725-735 nm

Abnormale morfogenetische verschijnselen tijdens de groei van planten in kunstlicht worden o.h.a. alleen waargenomen bij het gebruik van lampen met een sterk afwijkende spectrale verdeling ten opzichte van daglicht. Experimenten met sla kiemplanten die werden gekweekt in het vrijwel monochromatische geel/oranje licht van lagedruk natrium lampen hebben aangetoond dat deze kiemplanten voor een normale morfogenese een absolute behoefte aan blauw licht hebben (Thomas & Dickinson 1979). Bij gebrek aan blauw licht vertoonden de jonge slaplantjes een overmatige hypocotylstrekking. Een onderzoek van Lampe & Blom (1985) toonde aan dat er geen morfogenetische verschillen en slechts minimale verschillen in chemische samenstelling optraden tussen slaplanten opgekweekt in licht van hogedruk kwik lampen of licht van hogedruk natriumlampen. In tegenstelling tot de lagedruk natriumlamp bezit het emissiespectrum van de hogedruk natrium lamp wel enig blauw licht, hetgeen kennelijk voldoende is voor een normale fotomorfogenese van de slaplant. De blauwlichtbehoefte varieert echter sterk per plantesoort. Hierdoor kunnen sommige planten zonder morfogenetische problemen gekweekt worden in licht met weinig blauw licht zoals dat van hogedruk natrium lampen, terwijl andere soorten meer blauwlicht vereisen en beter groeien in licht van metaalhalide lampen of een combinatie van metaalhalide en hoge druk natrium lampen. Cathey en Campbell (1979) vonden nauwelijks enig verschil in groei en ontwikkeling van een negental plantesoorten in licht van lage- of hogedruk natriumlampen. Zij gebruikten deze lampen echter als aanvulling van het natuurlijke daglicht in de kas gedurende de winterperiode dat waarschijnlijk voldoende blauw licht bevatte voor een normale ontwikkeling van de planten. Over het algemeen worden TL-buizen vanwege hun betere kleurbalans dan de metaalhalide of hogedruk natrium lamp (zie tabel 2), hun geringe warmteproductie en hun gelijkmatige lichtverdeling beschouwd als de meest geschikte kunstlichtbron voor de opkweek van planten in klimaatkamers (Downs & Hellmers 1975). Een vergelijkend onderzoek van Cathey et al. (1978) naar de geschiktheid van een aantal soorten TL-buizen toonde aan dat er over het algemeen niet veel verschillen in groei en ontwikkeling optraden en dat de "cool white" en "warm white" typen het meest geschikt waren en de voorkeur verdienden boven de speciale (en daardoor duurdere en in minder uitvoeringen verkrijgbare) TL-buizen ontwikkeld voor plantengroei zoals bijv. de grolux TL-buis.

EFFECTEN VAN LICHTKWALITEIT OP BIOCHEMISCHE EN FYSIOLOGISCHE PROCESSEN

In tegenstelling tot het aantal beschreven effecten van lichtkwaliteit op groei en morfogenese van planten, is er slechts weinig bekend over effecten van lichtkwaliteit op de fysiologische en biochemische processen die leiden tot deze veranderingen in groei en morfogenese. Fotomorfogenetische reacties van planten worden geacht onafhankelijk te zijn van veranderingen in fotosynthesesnelheid. Hoewel tussen 400 en 700 nm alle golflengten gebruikt kunnen worden voor de fotosynthese is het onmogelijk om zonder in vivo fotosynthesemetingen een morfogenetische reactie van planten, opgekweekt in licht met een gelijke PPF_D maar met een verschillende spectrale verdeling, met honderd procent zekerheid een fotomorfogenetische respons te noemen. Op basis van metingen van McCree en anderen (zie blz. 3) is immers gebleken dat de efficiëntie waarmee licht van verschillende golflengte voor de fotosynthese wordt gebruikt niet gelijk is (figuren 1 en 3). Rood licht (600-700 nm) wordt in de meeste gevallen efficiënter gebruikt voor de CO₂ fixatie dan de golflengten binnen het 400-700 nm gebied. Niet alleen de efficiëntie waarmee CO₂ wordt gefixeerd, maar ook de verdere assimilatie van het gefixeerde CO₂ wordt beïnvloed door de spectrale verdeling van het licht. Belichting van in wit licht opgekweekte planten met blauw licht leidt bij een gelijkblijvende PPF_D binnen een paar minuten tot een verhoging van het aandeel gefixeerd CO₂ dat wordt gebruikt voor de synthese van aminozuren en organische zuren en bij langere blootstelling ook tot een toename in eiwitsynthese (Voskresenskaya 1979). Rood licht daarentegen leidde tot een toename in het koolhydraatgehalte in de plant ten opzichte van wit licht (Voskresenskaya 1979). Dezelfde effecten werden ook waargenomen door Warrington en Mitchell (1976) in *Sorghum bicolor* en *Glycine max* opgekweekt in rood- of blauw-verrijkt licht ten opzichte van een uitgebalanceerd daglichtspectrum (wit licht). Kowallik en Ruyters hebben veel onderzoek gedaan naar de effecten van blauw licht op het koolhydraatmetabolisme van de alg *Chlorella*. In deze alg stimuleert blauw licht de ademhaling (Kowallik 1982) en de synthese of activatie van een aantal sleutelenzymen van het koolhydraatmetabolisme, zoals o.a. fosfoënoylpyruvaatcarboxylase, pyruvaatkinase en hexokinase (Ruyters 1987).

Naast effecten van lichtkwaliteit op de relatieve hoeveelheden gefixeerd CO₂ die worden gebruikt voor de synthese van koolhydraten of eiwitten, is de spectrale verdeling van het licht ook van invloed op het transport en de verdeling van gevormde assimilaten in de plant en als gevolg hiervan op de ontwikkeling en groei van de verschillende organen van een plant. Rood licht stimuleert de knop- en zij scheutontwikkeling bij een groot aantal plantesoorten (Mor et al. 1980, Casal et al. 1987), een effect dat ook verkregen kan worden door deze knoppen met cytokininen te behandelen (Mor et al. 1981). Zowel rood licht als cytokininen vergroten het vermogen van de knop assimilaten naar zich toe te trekken (de sinkactiviteit). De activiteit van invertase, het enzym dat betrokken is bij de splitsing van het transportsuiker sucrose in hexoses die gebruikt worden voor het cellulair koolhydraatmetabolisme, speelt mogelijk een belangrijke rol bij de regulatie van de sinkactiviteit van een planteorgaan. Stimulatie van invertase is waargenomen zowel als gevolg van rood licht (Zouaghi 1976) als na behandeling met groeiregulatoren (Morris 1982). Stimulatie van stengelstrekking in *Phaseolus vulgaris* in rood-verrijkt licht ten opzichte van blauw-verrijkt licht

(Maas 1989) of door toediening van auxine (Morris & Arthur 1984) was eveneens gecorreleerd met een toename in invertase activiteit.

Beëindiging van de lichtperiode met een 5 minuten durende puls gloeilamplicht (voornamelijk verrood licht) remde het uitlopen van okselknopen in tomatenplanten (Tucker 1975). In sojabonen leidde dezelfde lichtbehandeling tot een remming van het assimilaten transport naar de wortels van de plant, waardoor zich aan de wortels van deze planten ook minder wortelknolletjes ontwikkelden dan aan die van planten die 5 minuten rood licht aan het einde van de dag kregen (Kasperbauer et al. 1984).

De lichtafhankelijk opening van huidmondjes is een van de best bestudeerde blauwlichteffecten in hogere planten. Zeiger (1984) vonden dat de opening van de huidmondjes afhankelijk is van de fotosynthese van de chloroplasten in de sluitcellen, maar dat zelfs onder rood licht verzadiging voor de fotosynthese belichting met blauw leidde tot een nog verdere toename in de huidmondjesopening. *Paphiopedilum* spp. planten die van nature voorkomen in voedsel- en waterarme biotopen groeien, ook indien ze onder geconditioneerde omstandigheden worden gekweekt en voldoende water krijgen aangeboden, erg langzaam. Het opkweken van deze planten onder blauw-verrijkt licht leidde tot een toename in de stomataire geleidbaarheid en een toename in CO₂ fixatie. In een periode van 3 tot 4 weken hadden de planten in het blauw-verrijkte licht een 50-70 % hoger versgewicht bereikt dan de planten opgekweekt onder daglicht (Zeiger et al. 1985).

Een toename in verdamping en Ca²⁺ opname door tomatenplanten opgekweekt in TL licht ten opzichte van planten in hogedruk natrium licht werd door Tremblay et al. (1988) toegeschreven aan een hogere stomataire geleidbaarheid van de huidmondjes van de planten in het TL licht als gevolg van het grotere aandeel blauw licht in het emissiespectrum van de TL buis in vergelijking met dat van de hogedruk natrium lamp. De opname van nitraat, ammonium, sulfaat, calcium en kalium de assimilatie van nitraat, ammonium en sulfaat door wortels van het graan (*Zototaya rannyaya*) was hoger in planten gekweekt in blauw dan in rood licht (In 1964). De in het blauwe licht gekweekte planten vertoonden ook een hogere wortelademhaling. Op grond van deze resultaten suggereerde In dat blauw licht het transport van assimilaten naar de wortels van dit graan stimuleerde waardoor ze over meer energie beschikten voor de opname en assimilatie van ionen. Activatie van nitraatreductase door blauw licht is gevonden in algen en hogere planten. Het nitraatreductase-complex bevat een riboflavine, waardoor directe absorptie van blauw licht mogelijk is en waardoor het enzym geactiveerd kan worden (zie Ruyters 1987 en referenties hierin).

CONCLUSIES

De meeste plantesoorten kunnen zonder grote morfogenetische problemen gedurende langere tijd of gedurende hun complete levenscyclus in uitsluitend kunstlicht worden gekweekt. Het al of niet optreden van morfogenetische afwijkingen ten opzicht van planten in het veld is sterk afhankelijk van de bestudeerde plantesoort of cultivar, maar ook van andere omgevingsfactoren als temperatuur en nutriëntenaanbod. Veel plantesoorten groeien zonder problemen in licht van hogedruk natriumlampen, van metaalhalide lampen of een combinatie van deze beide lampen. Het nadeel van beide lampen is hun afwijkende spectrale verdeling (het meeste licht wordt geëmitterd in een paar nauwe golflengtegebieden) ten opzicht van daglicht (continu spectrum) en gezien het feit dat gelijkmatigheid en regeling van de intensiteit over oppervlak en hoogte in de klimaatkamer met deze lampen veel moeilijker te realiseren is dan met TL-verlichting. Vanwege hun betere spectrale verdeling en betere mogelijkheden voor een regelbare gelijkmatige belichting van de planten verdienen de TL-buizen de voorkeur als lichtbron in klimaatkamers, hoewel zij in energetisch opzicht minder efficiënt zijn dan metaalhalide of hogedruk natrium lampen. De hoeveelheid stroom die in fotosynthetisch actieve straling wordt omgezet bedraagt voor TL-buizen, metaalhalide en hogedruk natriumlampen respectievelijk 20, 21,4 en 25%. De maximale lichtintensiteit die bij gebruik van normale daglichttype TL-buizen in een klimaatkamer kan worden bereikt bedraagt ongeveer $370 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (80 W m^{-2}) op een halve meter onder het lichtplafond. Door gebruik te maken van de zogenaamde "very high output" (VHO) type TL-buizen kunnen bij toepassing van een goed buizenwisselschema (noodzakelijk vanwege de in vergelijking met de normale TL-buis snellere terugloop in lichtafgifte) lichtintensiteiten gerealiseerd worden van ruim $700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (ca. 150 W m^{-2}) (Downs & Hellmers 1976), hetgeen voldoende is om zomerse daglichtsommen in de klimaatkamer te kunnen realiseren. Omdat zowel metaalhalide lampen, hogedruk natrium lampen en TL-buizen vrijwel geen verrood licht uitstralen verdient het de voorkeur om als aanvulling op deze verlichting gloeilamplicht te geven, hoewel dit niet voor alle onderzochte plantesoorten tot een verbetering van de groei en ontwikkeling leidt. De aanwezigheid van gloeilampen in een klimaatkamer heeft niet alleen als voordeel dat hierdoor het spectrum in morfogenetische zin meer op dat van zonlicht lijkt, maar het maakt ook fotoperiodische experimenten mogelijk zoals bijvoorbeeld nachtonderbreking om bloei van korte dag planten te voorkomen of einde van de dagbelichting met verrood ter voorkoming van zijscheutvorming. Gloeilamplicht is ook noodzakelijk om het natuurlijke lichtmilieu van schaduwplanten te kunnen simuleren in een klimaatruimte. Als vuistregel voor de hoeveelheid gloeilamplicht wordt door Downs & Hellmers (1975) een aandeel van 30% van het geïnstalleerd lampvermogen genoemd. Voor de simulatie van vegetatieschaduw is echter een groter aandeel verrood nodig. Morgan & Smith (1978) gebruikten voor de simulatie van vegetatieschaduw bij een achtergrond belichting van zes 40W TL-buizen in het meest extreme geval gebruik van veertig 150W gloeilampen (96% van het geïnstalleerd vermogen) waarvan het licht werd gefilterd door een waterfilter en een infrarood filter om zoveel mogelijk warmtestraling weg te filteren. Een andere mogelijkheid om de

hoeveelheid verrood licht in een klimaatcel met witte TL verlichting te vergroten is de toepassing van speciale verrood emitterende fluorescentiebuizen (Deitzer et al. 1979).

LITERATUUR

- Acock B., Charles-Edwards D.A., Fitter D.J., Hand D.W., Ludwig L.J., Wilson J.W. and Withers A.C. 1978. The contribution of leaves of different levels within a tomato crop canopy to photosynthesis: an experimental examination of two canopy models. - *J. Exp. Bot.* 29: 815-827.
- Barker A.V., Corey K.A. and Craker L.E. 1989. Nutritional stresses in tomato genotypes under high pressure sodium vapor lamps. - *HortSci.* 24: 255-258
- Beggs C.J., Wellmann E. and Grisebach H. 1986. Photocontrol of flavonoid synthesis. - In: *Photomorphogenesis in plants*. R.E. Kendrick and G.H.M. Kronenberg (eds), pp. 467-499. Martinus Nijhoff/Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. ISBN 90-247-3317-0.
- Casal J.J., Sánchez R.A. and Deregibus V.A. 1987. Tillering responses of *Lolium multiflorum* plants to changes of red/far-red ratio typical of sparse canopies. - *Journal of Experimental Botany* 38: 1432-1439.
- Cathey H.M. and Campbell L.E. 1979. Relative efficiency of high- and low-pressure sodium and incandescent filament lamps used to supplement natural winter light in greenhouses. - *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 104: 812-825.
- Cathey H.M., Campbell L.E. and Thimijan R.W. 1978. Comparative development of 11 plants grown under various fluorescent lamps and different durations of irradiation with and without additional lighting. - *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 103: 781-791.
- Cockshull K.E. 1984. The photoperiodic induction of flowering in short-day plants. - In: *Light and the flowering process*. D. Vince-Prue, B. Thomas and K.E. Cockshull (eds), pp. 33-49, Academic Press, London. ISBN 0-12-721960-9.
- Deitzer G.T. 1984. Photoperiodic induction in long-day plants. - In: *Light and the flowering process*. D. Vince-Prue, B. Thomas and K.E. Cockshull (eds), pp. 51-63. Academic Press, London. ISBN 0-12-721960-9.
- Deitzer G.F., Hayes R. and Jabben M. 1979. Kinetics and time dependence of the effect of far red light on the photoperiodic induction of flowering in wintex barley. - *Plant Physiology* 64: 1015-1021.
- Downs R.J. and Hellmers H. 1975. Light. - In: *Environment and the experimental control of plant growth*. Downs R.J and Hellmers H. (eds), pp. 31-82. Academic Press, London. ISBN 0-12-221450-1.
- Downs R.J. and Hellmers H. 1976. Controlled climate and plant research. - *World Meteorological Organization Technical Note No. 148*, 60 pp. ISBN 92-63-10436-8.
- Gaastra P. 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide and stomatal diffusion resistance. - *Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen* 59: 1-68.
- Garner W.W. and Allard H.A. 1920. Effect of relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. - *J. Agric. Res.* 18: 553-606.
- Hughes J.E., Morgan D.C., Lambton P.A., Black C.R. and Smith H. 1984. Photoperiodic time signals during twilight. - *Plant, Cell and Environment* 7: 269-277.

- In C. 1964. Effect of the spectral composition of light on the absorption of mineral nutrients by plant roots. - *Sov. J. Plant Physiol.* 11: 699-701.
- Inada K. 1977. Effects of leaf color and the light quality applied to leaf-developing period on the photosynthetic response spectra in crop plants. - *Japan. Jour. Crop Sci.* 46: 37-44.
- Kasperbauer M.J. 1971. Spectral distribution of light in tobacco canopy and effects of end-of-day light quality on growth and development. - *Plant Physiology* 47: 775-778.
- Kasperbauer M.J., Hunt P.G. and Sojka R.E. 1984. Photosynthate partitioning and nodule formation in soybean plants that received red or far-red light at the end of the photosynthetic period. - *Physiologia Plantarum* 61: 549-554.
- Kowallik W. 1982. Blue light effects on respiration. - *Annu. Rev. Plant Physiol.* 33: 51-72.
- Lampe J.E.M. en Blom G. 1985. Effect van het licht van twee lamptypen op de morfologie en fysiologie van sla-planten. - CABO Misc. paper M624, 85 pp.
- Lichtenthaler H.K., Buschmann C. and Ramsdorf U. 1980. The importance of blue light for the development of sun-type chloroplasts. - In: *The blue light syndrome*. H. Senger (ed.), pp. 485-494. Springer Verlag, Berlin. ISBN 3-540-11075-X.
- Maas F.M. 1989. Effects of light quality on the growth and carbon metabolism of *Phaseolus vulgaris* L. - CABO verslag nr. 100, 31 pp.
- McCree K.J. 1972. The action spectrum, absorptance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. - *Agricultural Meteorology* 9: 191-216.
- McLaren J.S. and Smith H. 1978. Phytochrome control of the growth and development of *Rumex obtusifolius* under simulated canopy light environments. - *Plant, Cell and Environment* 1: 61-67.
- Mohr H. 1986. Coaction between pigment systems. - In: *Photomorphogenesis in plants*. R.E. Kendrick and G.H.M. Kronenberg (eds), pp. 547-564. Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht. ISBN 90-247-3317-0.
- Mohr H. 1987. Regulation from without: darkness and light. - *Annals of Botany* 60: 139-155.
- Mor Y., Halevy A.H. and Porath D. 1980. Characterization of the light reaction promoting the mobilizing ability of rose shoot tips. - *Plant Physiology* 66: 996-1000.
- Mor Y., Spiegelstein H. and Halevy A.H. 1981. Translocation of ¹⁴C-assimilates in roses. II. The effect of shoot darkening and cytokinin application. - *Physiologia Plantarum* 52: 197-200.
- Morgan D.C. and Smith H. 1981. Control of development in *Chenopodium album* L. by shadelight: The effect of light quantity (total fluence rate) and light quality (red:far-red ratio). - *The New Phytologist* 88: 239-248.
- Morris D.A. 1982. Hormonal regulation of sink invertase activity: implications for the control of assimilate partitioning. - In: *Plant growth substances*. P.F. Wareing (ed.), pp. 659-668. Academic Press, London. ISBN 0-12-735380-1.
- Morris D.A. and Arthur E.D. 1984. Invertase and auxine-induced elongation in internodal segments of *Phaseolus vulgaris* L. - *Phytochemistry* 23: 2163-2167.
- Pearcy R.W. 1989. Radiation and light measurement. - In: *Plant physiological ecology: field methods and instrumentation*. R.W. Pearcy (ed.), pp. 97-116. Chapman and Hall, London. ISBN 0-412-23230-8.

- Ritter A., Wagner E. and Holmes M.G. 1981. Light quantity and quality interactions in the control of elongation growth in light-grown *Chenopodium rubrum* L. seedlings. - *Planta* 153: 556-560.
- Ruyters G. 1987. Control of enzyme capacity and enzyme activity. - In: *Blue light responses: phenomena and occurrence in plants and microorganisms*. H. Senger (ed.), Vol. 2, pp. 71-88. CRC Press, Inc., Boca Raton. ISBN 0-8493-5236-3.
- Senger H. and Schmidt W. 1986. Diversity of photoreceptors. - In: *Photomorphogenesis in plants*. R.E. Kendrick and G.H.M. Kronenberg (eds), pp. 137-183. Martinus Nijhoff/Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. ISBN 90-247-3317-0.
- Smith H. 1982. Light quality, photoperception and plant strategy. - *Annu. Rev. Plant Physiol.* 33: 481-518.
- Smith H. 1986. The perception of light quality. - In: *Photomorphogenesis in plants*. R.E. Kendrick and G.H.M. Kronenberg (eds), pp. 187-217. Martinus Nijhoff/Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. ISBN 90-247-3317-0.
- Thomas B. and Dickinson H.G. 1979. Evidence for two photoreceptors controlling growth in de-etiolated seedlings. - *Planta* 146: 545-550.
- Tibbits T.W., Morgan D.C. and Warrington I.J. 1983. Growth of lettuce, spinach, mustard, and wheat plants under four combinations of high pressure sodium, metal halide, and tungsten halogen lamps at equal PPFD. - *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 108: 622-630.
- Tikhomirov A.A., Zolotukhin I.G., Lisovskii G.M. and Sid'ko F. Ya. 1987. Specificity of responses to the spectral composition of PAR in plants of different species under artificial illumination. - *Fiziologiya Rastenii* 34: 774-785.
- Tremblay N., Gasia M.-C., Ferauge M.-Th., Gosselin A. and Trudel M.J. 1988. Effects of light spectral quality on nutrient uptake by tomato. - *Can. J. Plant Sci.* 68: 287-289.
- Tucker D.J. 1975. Far-red light as a suppressor of side shoot in the tomato. - *Plant Sci. Lett.* 5: 127-130.
- Vierstra R.D. and Quail P.H. 1986. Phytochrome. The protein. - In: *Photomorphogenesis in plants*. R.E. Kendrick and G.H.M. Kronenberg (eds), pp. 35-60. Martinus Nijhoff/Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. ISBN 90-247-3317-0.
- Voskresenskaya N.P. 1979. Effect of light quality on carbon metabolism. - In: *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 6, Photosynthesis II*. M. Gibbs and E. Latzko (eds), pp. 174-180. Springer-Verlag, Berlin. ISBN 3-540-09288-9.
- Warrington I.J. and Mitchell K.J. 1976. The influence of blue- and red-biased light spectra on the growth and development of plants. - *Agric. Meteorol.* 16: 247-262.
- Warrington I.J., Mitchell K.J. and Halligan G. 1976. Comparisons of plant growth under four different lamp combinations and various temperature and irradiance levels. - *Agric. Meteorol.* 16: 231-245.
- Zeiger E. 1984. Blue light and stomatal function. - In: *Blue light effects in biological systems*. H. Senger (ed.), pp. 484-494. Springer-Verlag, Berlin. ISBN 3-540-13642-X.
- Zeiger E., Grivet C., Assmann S.M., Deitzer G.F. and Hannegan M.W. 1985. Stomatal limitation to carbon gain in *Paphiopedilum* spp. and its reversal by blue light. - *Plant Physiol.* 77: 456-460.
- Zouaghi M. 1976. Phytochrome-induced changes of β -fructosidase activity in radish cotyledons. - *Planta* 131: 27-31.