



Perspectieven voor sturing van groei van glastuinbouw- gewassen door de lichttransmissie- eigenschappen van het kasdek

Literatuuronderzoek ten behoeve van DLO Strategisch Expertise Onderzoeksproject
Materiaaltechnologie

F.M. Maas, L.F.M. Marcelis & J.A. Dieleman

Plant Research International B.V., Wageningen
februari 2001

Nota 61

Probleem en doelstelling SEO Materiaaltechnologie

De huidige kasuinbouw heeft veel fossiele energie nodig om hoogwaardige producten voort te brengen. Dit is maatschappelijk steeds minder aanvaardbaar. Om in de toekomst te kunnen blijven voldoen aan de marktbehoefte aan hoogwaardige producten zal de energiebehoefte sterk moeten worden gereduceerd. Omdat hierbij de beschikbaarheid van licht cruciaal is, moeten nieuwe systemen worden ontwikkeld waarin een optimaal lichtklimaat wordt gecombineerd met een hoge isolatiewaarde. De materiaaltechnologie levert sterke aanknopingspunten voor deze ontwikkeling.

Het project ontwikkelt daarom strategische expertise:

- Op het gebied van materiaaltechnologie gericht op innovatie van transparante materialen en integratie in de kasconstructie waardoor een hoge lichttransmissie met gewenste lichtkwaliteit wordt gecombineerd met een hoge isolatiewaarde,
- Op het gebied van gewasfysiologie gericht op de interactie tussen groei en ontwikkeling van een kasgewas en het lichtklimaat waardoor de optimale criteria voor de te ontwikkelen materialen kunnen worden vastgelegd.

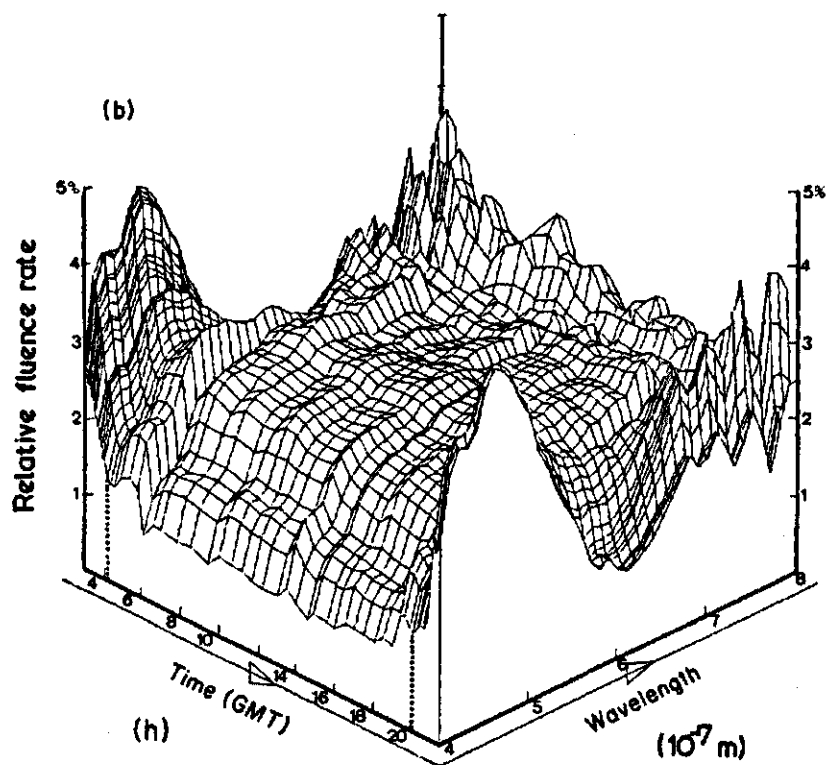
1. Inleiding

Licht is een onmisbare factor voor de groei en ontwikkeling van planten. Voor de meeste in Nederland geteelde kasgewassen geldt dat de groei gedurende een groot deel van het jaar wordt beperkt door de hoeveelheid zonlicht die de kas binnenkomt. Voor gesloten gewassen met meerdere bladlagen geldt dit zelfs voor zonnige dagen in de zomerperiode (Nederhoff & Vegter 1994). Omdat groei in eerste instantie wordt bepaald door de efficiëntie waarmee zonlicht wordt omgezet in chemische energie die wordt gebruikt voor de assimilatie van CO₂ in suikers (fotosynthese) is het meeste onderzoek naar lichttransmissie door het kasdek vooral gericht op verbetering van de totale transmissie, zonder dat hierbij veel aandacht wordt geschonken aan het spectrum van het licht. Vanwege het grote effect van bepaalde lichtkleuren op de ontwikkeling van planten (fotomorfogenese) dient bij het ontwerpen van nieuwe kasdekmaterialen niet alleen rekening te worden gehouden met de totale lichttransmissie, maar ook met mogelijke spectrale verschillen in lichttransmissie die tot verandering van lichtkwaliteit in de kas kunnen leiden. Aan de andere kant kunnen ook de algemeen bekende morfogenetische reacties van planten op verandering in lichtkwaliteit gebruikt worden om kasdekmaterialen te ontwerpen die via selectieve verandering van het zonlichtspectrum de plantontwikkeling in een gewenste richting kunnen sturen. In dit literatuuroverzicht wordt ingegaan op de effecten van zowel lichtkwantiteit als -kwaliteit op de fotosynthese, groei en de morfogenese van de planten. Naast deze effecten van licht op productie en uitwendige kwaliteit van planten zal ook ingegaan worden op effecten van licht op inhoudsstoffen en de gevoeligheid van planten voor ziekten en plagen.

2. Licht en plantengroei

2.1 Fotosynthese

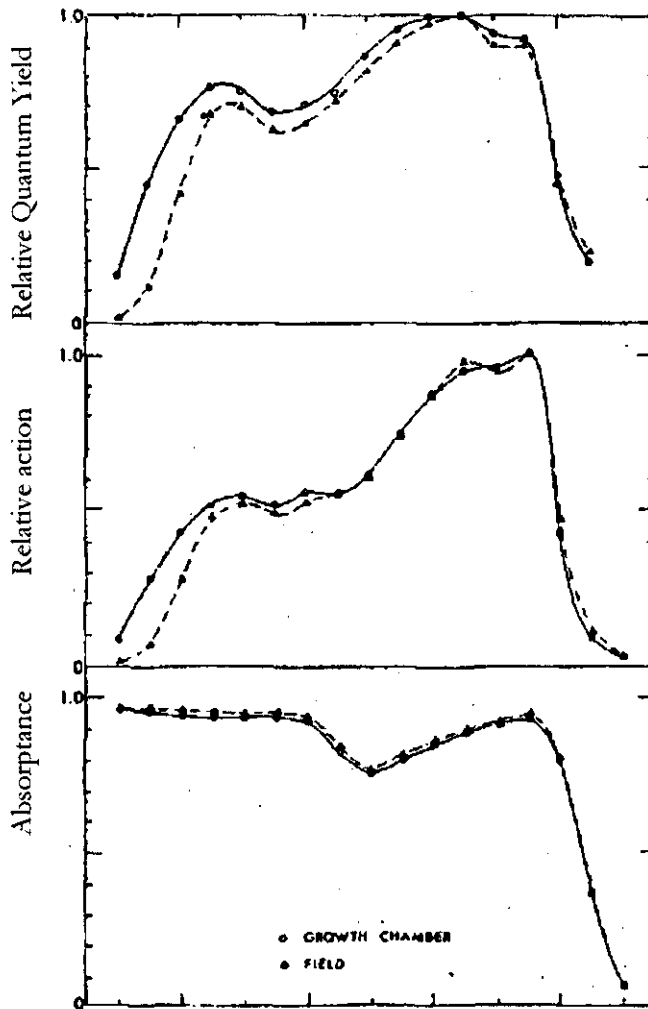
De zon is de voornaamste lichtbron voor kasgewassen. De spectrale samenstelling van het zonlicht wordt nauwelijks beïnvloed door bewolking of door de zonnestand. Alleen bij een invalshoek van minder dan 10 graden, zoals tijdens de ochtend- of avondschemering, zijn er lichte spectrale verschuivingen waarneembaar (figuur 1).



Figuur 1. Spectrale verdeling van het zonlicht gedurende de dag op 7 juli 1981 in Leicester gemeten als fotonenflux en uitgedrukt als het percentage van het totaal aantal fotonen tussen 400 en 800 nm. De stippellijnen geven de tijdstippen van zonsopgang en -ondergang aan (uit: Hughes et al. 1984).

De relatieve hoeveelheden blauwe en verrode straling nemen dan tijdelijk iets toe (Hughes et al. 1984). Aangezien glas alle golflengtes van het zonlicht groter dan ongeveer 350 nm ongeveer evengoed doorlaat, zullen kasgewassen ook aan geringe veranderingen in lichtkwaliteit worden blootgesteld. Met betrekking tot het licht wordt de groei van planten in de eerste plaats vooral bepaald door hoeveelheid straling met golflengtes tussen 400 en 700 nm, de zogenaamde fotosynthetisch actieve straling (PAR). Het lichtverzadigingsniveau van de fotosynthese wordt voor bladeren van een C3 plant bereikt bij een instralingniveau 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, Nederhoff & Vegter 1994).

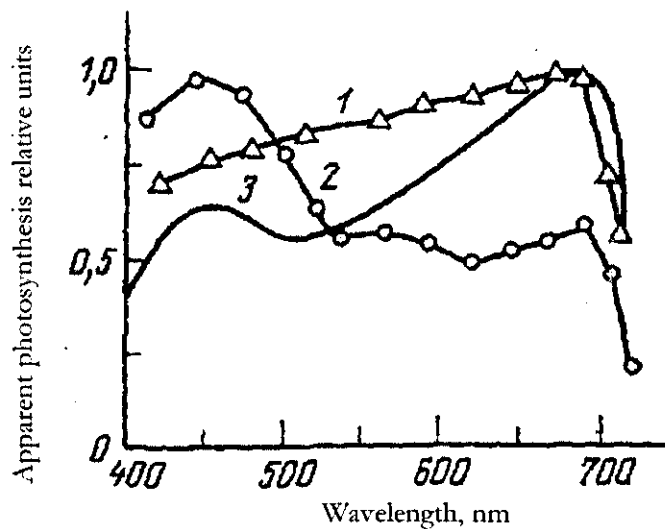
Studies naar de efficiëntie waarmee fotonen met verschillende golflengtes worden gebruikt voor de CO₂ fixatie hebben aangetoond dat weliswaar alle golflengtes tussen 400 en 700 nm voor de fotosynthese gebruikt kunnen worden, maar dat de efficiëntie waarmee dit gebeurt niet voor elk foton gelijk is. McCree (1972) bepaalde van 22 plantensoorten de kwantumefficiëntie van de fotosynthese en vond voor alle soorten een vergelijkbaar actiespectrum (figuur 2). De kwantumefficiëntie 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 bladeren die zich in daglicht of licht van TL-buizen + gloeilampen hadden ontwikkeld en waarvan de pigmentsamenstelling was aangepast aan het betreffende lichtspectrum.



Figuur 2. Actiespectra CO₂ fixatie gebaseerd op het aantal geabsorbeerde lichtkwanta (relative quantum yield) of de geabsorbeerde hoeveelheid energie (relative action) door bladeren van in het veld of in de klimaatkamer opgekweekte planten (uit: McCree, 1972).

Lichtenthaler et al. (1980) toonden aan dat de hoeveelheid chlorofyl en carotenoïden en de verhouding van deze pigmenten in een blad afhankelijk is van de lichtkwaliteit waarin het blad zich heeft ontwikkeld. Zij vonden meer chlorofyl en carotenoïden 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 zon-

type chloroplasten door het bezit van meer grana, een hoger gehalte aan chlorofyl en carotenoiden en een lagere Hill-activiteit. Ook Barro et al. (1989) vonden dat sojabonen opgekweekt in rood licht een hoger chlorofylgehalte bezaten dan planten geteeld in een zelfde hoeveelheid blauw licht. Ook het carotenoidengehalte was hoger in de rood-licht planten. Intermediare gehalten chlorofyl en carotenoiden werden waargenomen bij in wit licht geteelde sojabonen. Siedlecka & Romanowska (1993) vonden daarentegen dat in erwten blauw licht leidde tot een 60% hoger chlorofylgehalte ten opzichte van in wit licht geteelde planten. In gerst is waargenomen dat een relatieve toename van blauw ten opzichte van rood licht leidt tot een toename in chlorofyl en tot een hogere fotosynthesesnelheid in blauw dan in rood licht (Bukhov et al. 1992). Mortensen & Stromme (1987) en McMahon et al. (1991) vonden dat planten geteeld in zonlicht gefilterd door een kopersulfaatoplossing (relatief hoger aandeel blauw en hogere rood/verrood verhouding) een hoger gehalte chlorofyl bezaten. Teelt in geel en groen licht leidde tot bleekgroene bladeren in chrysant, tomaat en sla (Mortensen & Stromme 1987).



Figuur 3. Gegeneraliseerd actiespectrum voor de fotosynthese van radijsbladeren opgekweekt in afzonderlijke delen van het P-AR gebied (400-500 nm, 500-600 nm of 600-700 nm) en een P-AR niveau van 50 W m^{-2} (O; geen lichtverzadiging) of 200 W m^{-2} (Δ; lichtverzadiging). De lijn zonder symbolen is het actiespectrum van McCree (1972). (uit: Tikhomirov et al. 1987).

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 wijkt duidelijk af van het gegeneraliseerde actiespectrum op basis van de metingen van McCree (1972) (figuur 2). 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 kwantumefficiëntie 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 kwantumefficiëntie voor blauw en rood licht zoals die door Tikhomirov et al. (1987)

werden waargenomen in radijs en door Bukhov et al. (1992) in gerst. Deze tegenstrijdige resultaten geven aan dat plantensoorten kunnen verschillen in de mate waarin zij zich kunnen aanpassen aan veranderingen in lichtkwaliteit. Voor niet-adaptieve soorten met een optimale kwantumefficiëntie 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.

Wellicht belangrijker dan verandering in pigmentsamenstelling en kwantumefficiëntie voor de fotosynthese en groei van de plant, zijn lichtkwaliteit-geïnduceerde veranderingen in bladmorphologie en bladstand. Lichtkwaliteiten die de stengelstrekking bevorderen ten koste van de bladgroei en leiden tot een vermindering van het totale lichtonderscheppende bladoppervlak kunnen hierdoor een groot effect hebben op de groei. Over het algemeen worden experimenten naar effecten van lichtkwaliteit op de morfogenese van planten zo opgezet dat alleen de spectrale samenstelling van het licht wordt veranderd door middel van filters of bijbelichting met bepaalde lichtkleuren en dat de lichthoeveelheid, gemeten als hoeveelheid fotonen in het 400-700 nm golflengtegebied, gelijk blijft. De groeisnelheid of de biomassatoename van de plant over meerdere dagen of weken is daarom een betere parameter voor de effecten van lichtkwaliteit op de groei van een plant dan bladfotosynthese, omdat hierin niet alleen de effecten op de pigmentsamenstelling en CO₂ fixatie worden meegenomen, maar ook de morfogenetische effecten zoals veranderingen in bladoppervlakte en bladstand. De groei van *Paphiopedilum* spp. orchideeën kon bij eenzelfde lichthoeveelheid worden gestimuleerd door een hoger aandeel blauw licht (Zeiger et al. 1985). Net als gevonden voor veel andere plantensoorten (Zeiger 1984), gaan ook bij deze orchideeën de huidmondjes verder open bij meer blauw licht. De planten konden hierdoor meer CO₂ opnemen en assimileren en hierdoor sneller groeien dan in licht met minder blauw.

2.2 Fotomorfogenese

Het meeste onderzoek naar effecten van lichtkwaliteit op morfogenese en groei van planten is verricht in klimaatkamers, waarin lichtkwaliteit en lichtkwantiteit onafhankelijk van elkaar en de buitenlichtcondities kunnen worden geregeld. Slechts enkele onderzoeken zijn beschreven waarin planten in kassen in verschillende lichtkleuren zijn opgekweekt door het selectief uitsfilteren van bepaalde delen van het zonlichtspectrum.

2.2.1 Plantengroei in kunstlicht

Veel studies naar effecten van lichtkwaliteit op de groei en ontwikkeling van planten zijn verricht in klimaatkamers met uitsluitend kunstlicht om te achterhalen welke lamptypen het geschiktst zijn om planten normaal op te kweken in kunstlicht. Uit dit type onderzoek is veel duidelijk geworden over de rol van lichtkwaliteit bij de groei en ontwikkeling van planten. Lampen die een optimaal spectrum leken te hebben voor de fotosynthese, dwz. een spectrum dat goed aansluit bij een of meerdere pieken van het fotosynthetisch actiespectrum zoals bijv. de lage druk natriumlampen die monochromatisch licht uitzenden van 589 nm en zeer efficiënt zijn in de omzetting van elektriciteit in fotosynthetisch actieve straling, bleken ongeschikt als enige lichtbron voor plantengroei. Gebrek aan blauw licht (golflengtegebied 400 tot 500 nm) leidt bij de meeste onderzochte plantensoorten tot een overmatige strekkingsgroei en soms ook tot chlorose.

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 PPFD 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 plantensoorten 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 μmol m⁻² s⁻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 plantensoorten in versnillen in droge stofverdeling tussen blad en stengel en beïnvloedden de zijscheutvorming (Warrington & Mitchell 1976). Zijscheutontwikkeling in tomaten geteeld in wit TL licht kon worden verminderd door een eind-van-de-dag nabelichting met verrood licht (Tucker 1975), waardoor de planten minder gedieft hoeven te worden. Eventuele effecten van een dergelijke nabelichting op de vruchtontwikkeling van de tomatenplanten worden echter niet vermeld.

Abnormale morfogenetische verschijnselen tijdens de groei van planten in kunstlicht worden over het algemeen 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 toonden aan 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 slaplantjes 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 plantensoort en vertoont bovendien in sommige plantensoorten een interactie met de hoeveelheid fotosynthetisch actieve straling (Ritter et al. 1981). 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 plantensoorten 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, 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 duurder en in minder uitvoeringen verkrijgbare) TL-buizen ontwikkeld voor plantengroei zoals bijv. de grolux TL-buis.

2.2.3 Lichtkwaliteit in de kas

Glas laat alle golflengtes vanaf ca. 350 nm tot 3000 nm evengoed door, maar is ondoorlaatbaar voor de UV-B straling (280-320 nm) die het aarde bereikt. Plastic kassen laten over het algemeen deze UV-B

straling wel door. Het grootste verschil in spectrale verdeling van licht buiten en binnen een glazen kas is derhalve de hoeveelheid ultraviolette straling waaraan de planten worden blootgesteld. De meeste onderzoeken naar de effecten van UV-B straling op planten zijn de laatste decennia uitgevoerd in verband met de verwachte toename van deze straling door het dunner worden van de ozonlaag in de atmosfeer. UV-B heeft met name een effect op de synthese van flavanoïden in de bladeren die het fotosynthese apparaat beschermen tegen de hoogenergetische UV straling (Tevini 1993). Andere beschreven effecten zijn verandering van de samenstelling en van dikte van de cuticula en de remming van de strekkingsgroei van stengels en bladeren. Er zijn vrijwel geen experimenten beschreven waarin de groei en ontwikkeling van tuinbouwgewassen in kassen die wel en niet doorlaatbaar zijn voor UV-B worden vergeleken. Wel is een aantal onderzoeken gepubliceerd over effecten van het gebruik van gekleurde kasdekken die de spectrale samenstelling in het 400 tot 800 nm golflengtegebied beïnvloeden. Mortensen & Stromme (1987) en Rajapakse & Kelly (1991, 1992) gebruikten een kasdek van dubbelwandige polyacrylaatplaten met een daartussen circulerende pigmentoplossing als selectief kleurfilter om het lichtklimaat in de kas te veranderen. Vermindering van de hoeveelheid blauw ten opzichte van zonlicht leidde tot een toename in strekkingsgroei bij zowel tomaat als chrysanth. Het grootste effect op de ontwikkeling van de planten werd bereikt door het gebruik van een kopersulfaatoplossing in het kasdek. Kopersulfaat leidde niet alleen tot een sterke toename in de relatieve hoeveelheid blauw licht, maar ook tot een vier maal zo hoge rood/verrood verhouding van het licht. Deze verandering in lichtkwaliteit resulteerde bij de meeste geteste plantensoorten tot een aanzienlijke reductie van de strekkingsgroei van stengels en bladeren en tot een verminderde biomassatoename van de planten. Deze verminderde groei wordt waarschijnlijk veroorzaakt door van het lagere lichtonderscheppend vermogen van de planten ten gevolge van minder gestrekte bladeren.

Ook zonder gebruik van filters in het kasdek kunnen er lokaal in een kas veranderingen in lichtkwaliteit optreden die de plantontwikkeling beïnvloeden. Als gevolg van onderlinge beschaduwing en selectieve transmissie en reflectie van het zonlicht door de bladeren neemt de rood/verrood verhouding in een gewas af in basipetale richting. Deze afname in de rood/verrood verhouding en de als gevolg daarvan geïnduceerde stengelstrekkingsgroei is sterker naarmate de plantdichtheid hoger is. In veldproeven is aangetoond dat ook de oriëntatie in rijen geteelde planten een effect kan hebben op de ontwikkeling en productie van de planten. Zowel voor sojabonen (Hunt et al. 1985) als voor stamslabonen (Kaul en Kasperbauer 1988) werd gevonden dat planten in noord-zuid georiënteerde rijen beter groeiden en een hogere productie hadden dan die in oost-west georiënteerde rijen. De hiervoor gegeven verklaring is dat bij een noord-zuid oriëntatie meer planten aan de lagere rood/verrood verhouding van het licht van de ondergaande zon worden blootgesteld dan bij een oost-west oriëntatie. Tengevolge van deze lagere rood/verrood verhouding aan het eind van de dag investeren de planten assimilaten in stengelgroei, zoals ook door Kasperbauer et al. (1984) in eerdere experimenten in klimaatkamers was aangetoond. Om dezelfde reden werden in oost-west rijen geplante tabaksplanten groter aan de westzijde dan aan de oostzijde (Kasperbauer 1971).

3. Lichtkwaliteit en inhoudstoffen

In een aantal plantensoorten en algen is waargenomen dat de kleur van het licht de chemische samenstelling van de plant beïnvloedt. De gewijzigde samenstellingen kunnen zowel visueel waarneembaar zijn door veranderingen in de aanmaak van chlorofyl, carotenoïden of anthocyanen, of in het geval van groeiregulatoren door de verandering in morfogenese. Sommige veranderingen in samenstelling leiden echter alleen tot verschuivingen in de gehalten van bepaalde componenten die alleen m.b.v. chemische analyseapparatuur waarneembaar zijn, maar desondanks grote effecten kunnen hebben op de smaak, voedingswaarde of aantrekkelijkheid voor bepaalde plagen en ziekten.

3.1 De kleur van de plant

Lichtkwaliteit kan grote effecten hebben op de kleur van bladeren, stengels en bloemen van planten. Anthocyaansynthese in de kroonblaadjes van petunia bloemen is afhankelijk van licht, waarbij blauw licht effectiever is dan groen of rood licht. Verrood alleen heeft geen effect (Weiss & Halevy 1991). De anthocyaansynthese in de schil van appels wordt gestimuleerd door UV-B en deze reactie is sterker in de aanwezigheid van rood licht (Arakawa 1988). Een toename in flavanoiden in bladeren en stengels van planten die worden blootgesteld aan UV-B en/of UV-A is waargenomen in een groot aantal plantensoorten en wordt beschouwd als een beschermingsmechanisme tegen deze hoogenergetische straling om beschadiging van DNA en het fotosyntheseapparaat te voorkomen (Tevini 1993). In zowel planten (Buhkov et al. 1992, Tibbits et al. 1993, Mortensen & Stromme 1987) als algen (Kowallik & Schürmann 1984, Thielmann et al. 1991) is waargenomen dat chlorofylgehalten hoger zijn als het licht meer blauw bevat.

3.2 Inhoudstoffen

De spectrale verdeling van het licht is van invloed op de verdeling van de primaire producten richting koolhydraat- en eiwitsynthese. Blauwrijk licht stimuleert de synthese van aminozuren en eiwitten en resulteert in lagere koolhydraatgehalten (Voskresenskaya 1979), terwijl licht met veel rood en weinig blauw leidt tot lagere eiwitgehalten en juist meer oplosbare suikers en zetmeel. Eskins et al. (1996) hebben gevonden dat de lichtkleur waarin jonge slaplantjes worden opgekweekt van invloed is op het gehalte bitterstoffen. Planten die gedurende de eerste 7 dagen na kieming in rood licht werden geteeld waren, zelfs indien ze daarna gedurende 9 tot 35 dagen in wit licht waren verder geteeld, minder bitter dan slaplantjes die vanaf kieming in wit licht waren geteeld.

De synthese van plantengroeiregulatoren wordt eveneens beïnvloed door de kleur van het licht. Veranderingen in de synthese of afbraak van groeiregulatoren worden verondersteld een belangrijke rol te spelen bij fototropische en fotomorogenetische reacties van planten op veranderingen in lichtkwaliteit. Er zijn aanwijzingen dat verschillen in stengelstrekking door verandering in de rood/verrood verhouding van het licht een gevolg zijn van een verandering in de synthese van gibberellinen (Martínez-García & García-Martínez 1992). Ook de biosynthese van auxinen betrokken bij onder andere apicale dominantie, fototropische reacties van stengels en beworteling van planten is gevoelig voor de spectrale verdeling van het licht (Reynolds et al. 1985). De synthese van ethyleen, een gasvormige groeiregulator die betrokken is bij veroudering en abscissie van bladeren en bloemen, wordt in bladeren van *Begonia* gestimuleerd door verrood licht, d.w.z. door dezelfde lichtkwaliteit die ook de veroudering van de bladeren stimuleert (Rudnicki et al. 1993).

4. Effecten van lichtkwaliteit op ziekten en plagen in kasgewassen

In diverse kasgewassen is waargenomen dat het optreden en de verspreiding van een aantal ziekten en plagen in belangrijke mate wordt beïnvloed door de spectrale verdeling van het licht. Hierdoor kunnen veranderingen in het lichtspectrum, bedoeld om de ontwikkeling van de plant in een bepaalde richting te sturen, het ongewenste neveneffect hebben dat zij de planten gevoeliger maken voor een bepaalde plaag of ziekte. Omgekeerd kunnen lichtkwaliteiten die een bepaalde ziekte of plaag onderdrukken juist weer tot een ongewenste ontwikkeling van de planten leiden. Een aantal effecten van lichtkwaliteit op het optreden van zowel gebreksziekten als aantastingen door schimmels, bacteriën, virussen, aaltjes en witte vlieg zijn hieronder samengevat.

4.1 Nutriëntenopname en gebreksziekten

In (1964) vermeldt dat lichtkleur de opname en assimilatie van nitraat, ammonium, calcium, sulfaat en kalium kan beïnvloeden. Blauw licht resulteerde in een hogere opname van deze ionen door maïsplanten dan een zelfde hoeveelheid rood licht. Volgens In (1964) was dit effect te verklaren door de hogere activiteit van oxidatieve processen (gemeten als een hogere wortelademhaling) in de wortels van in blauw licht geteelde maïsplanten. Ook Tremblay et al. (1988) vonden dat de opname van calcium hoger was in tomaten geteeld in het blauwrijkere licht van TL buizen dan in het blauwarme licht van hoge-druk natriumlampen. Een tekort of volledig ontbreken van blauw licht en UV-A straling leidde bij de teelt van katoen tot het ontstaan van chloroseverschijnselen in de bladeren overeenkomstig aan die van ijzerchlorose (Brown et al. 1979). Deze chlorose was het gevolg van een verminderde fotochemische reductie van Fe^{3+} ionen tot Fe^{2+} ionen die nodig zijn bij de synthese van chlorofyl.

4.2 Infecties door schimmels, bacteriën en virussen

De sporulatie van veel phytopathogene schimmelsoorten wordt gestimuleerd door UV-B. In *Alternaria chichorii* kon het stimulerende effect van UV-B op de sporenkieming ongedaan gemaakt worden door blauw licht (Vakalounakis & Christias 1981). Dit effect van beide lichtkleuren is reversibel en wordt net als de rood/verrood reversibele stimulatie van de kieming van slazaden bepaald door de laatst gegeven lichtkwaliteit. Pangopoulos et al. (1992) namen waar dat UV-B het negatieve effect van *Cercospora leaf spot disease* op de opbrengst van suikerbieten met versterkte. Een drietal komkommercultivars werd onder kascondities blootgesteld aan UV-B voorafgaand of na afloop van een besmetting met *Colletotrichum lagenarium* of *Cladosporium cucumerinum*. Twee cultivars waren resistent tegen beide schimmels. In de derde, gevoelige cultivar leidde UV-B bestraling voorafgaand aan de besmetting tot een sterkere ontwikkeling van de ziektesymptomen. UV-B straling gegeven na de besmetting veranderde de ontwikkeling van de ziekte niet (Orth et al. 1990). Onderzoekers aan de Universiteit van Reading in Engeland hebben gevonden dat het gebruik van UV-absorberende folies in vergelijking met niet UV absorberende folies leidde tot een vermindering van het aantal *Botrytis* sporen met bijna 25% (Anonymus 1998). De bladvlekziekte veroorzaakt door *Drechslera sorokiniana* in bladeren van *Poa pratensis* door de kleur van het licht en ontwikkelde zich sneller in blauw-verrijkt licht (Nilsen et al. 1979ab). De ontwikkeling van *Fusarium solani* in *Vigna radiata* werd daarentegen niet beïnvloed door de kwaliteit van het licht (Schuergel & Mitchell 1992).

Guo et al. (1993) en Smith & Kennedy (1970) hebben waargenomen dat de ziekteverschijnselen veroorzaakt door de bacteriën *Xanthomonas oryzae* in rijst en *Pseudomonas glycinea* in sojaboon een interactie vertonen met de lichtomstandigheden waarin de planten groeien.

4.3 Aantasting door plagen

Ook de ontwikkeling van plaagdieren zoals bijvoorbeeld aaltjes en witte vlieg kan worden beïnvloed door de kwaliteit van het licht. Fortnum & Kasperbauer (1992) vonden dat de wortels van tomatenplanten geteeld in grond die was afgedekt met een rood licht reflecterend materiaal sterker aangetast waren door de nematoden dan planten in dezelfde bodem afgedekt met een wit reflecterend materiaal. Ook de aantasting van kerststerren (*Euphorbia pulcherrima*) door witte vlieg werd beïnvloed door de lichtreflecterende eigenschappen van de bodembedekking (Kelly & Adler 1989). Meer larven en volwassen witte vliegen werden waargenomen op planten gekweekt in met rood of zwart folie bedekte grond dan op planten geteeld op een witte ondergrond. Een veranderde chemische samenstelling van de planten geteeld in de verschillende lichtkwaliteit wordt verondersteld een rol te spelen bij de ontwikkeling van deze plaagdieren.

5. Samenvatting en conclusies

De ontwikkeling van kasgewassen wordt net als die van de meeste andere onderzochte plantensoorten in sterke mate beïnvloed door de hoeveelheid blauw licht en de rood/verrood verhouding van het licht. De grote plantdichtheid in kassen leidt tot een afname in de rood/verrood verhouding in het zonlicht tengevolge van een grotere transmissie en reflectie van verrood licht dan van rood licht door de bladen. Deze afname in rood/verrood leidt tot een toename van de stengelstrekking t.o.v. die van vrijstaande planten. De mate van toename in stengelstrekking is afhankelijk van de plantensoort en vertoont een interactie met de hoeveelheid blauw licht. Veel blauw licht onderdrukt de stengelstrekkingrespons. Langere planten kunnen worden verkregen door het selectief wegfilteren van het blauwe deel van het zonlichtspectrum, terwijl kortere planten kunnen worden geteeld door een relatieve toename in de hoeveelheid blauw licht t.o.v. de andere golflengtes in het 400-700 nm golflengtegebied en het wegfilteren van de verrode straling. Een oplossing van kopersulfaat (>4% w/v) gebruikt als filter resulteert zowel in een toename het aandeel blauw licht als een sterke toename in de rood/verrood verhouding van het licht.

De tot dusver in proeven geteste materialen hebben allemaal als nadeel dat ze behalve het veranderen van de spectrale samenstelling van het licht de totale lichttransmissie tussen 400 en 700 nm vermindert, waardoor de groeisnelheid van de planten vermindert en de productieduur wordt verlengd.

Bijbelichting van kasgewassen met UV-B en UV-A straling biedt perspectieven om de synthese van bladpigmenten als flavanoiden te stimuleren, te strekkingsgroei te remmen, de planten stress-toleranter te maken (minder schade door overgang kas- naar buitencondities). Een nadelig neveneffect van het gebruik van UV straling in de kas is dat het de verspreiding van een aantal pathogenen kan stimuleren.

6. Aanbeveling voor onderzoek

Verandering van de spectrale verdeling van het licht in de kas biedt mogelijkheden tot sturing van de ontwikkeling en kwaliteit van groenten en sierteeltgewassen. Selectieve filters die het verrode deel van het zonlichtspectrum tegenhouden en die leiden tot een relatieve verrijking van het aandeel blauw licht kunnen worden gebruikt als alternatief voor chemische groeiremming bij de teelt van pot- en perkplanten. Gezocht moet worden naar kasdekmaterialen die verrood licht tegenhouden zonder hierbij de transmissie van fotosynthetisch actieve straling te verminderen, omdat dit leidt tot vertraging van de groei van de planten en derhalve tot een verlenging van de teeltduur. Schaduwminnende gewassen kunnen bij hoge instralingniveaus beschermd worden met schermdoeken die relatief meer blauw dan groen of rood licht doorlaten en hierdoor leiden tot blauwverrijkt licht in de kas, waardoor een compactere plantontwikkeling optreedt.

Selectief reflecterende folies op de bodem van de kas kunnen, zolang het gewas nog niet gesloten is, de spectrale verdeling in het gewas veranderen en hiermee de strekkingsgroei van stengels en bladeren. Onderzocht zou kunnen worden in hoeverre het mogelijk is via reflectie van rood licht een snellere bladstrekking van de bladeren in een jonge planten te realiseren en hiermee een versnelling van de plantontwikkeling.

De mogelijkheden om in kassen geteelde perkplanten af te harden door ze te telen onder UV-B doorlatende kasdekken verdient nader onderzoek, waarbij wel gelet dient te worden op de grotere kans op de ontwikkeling van pathogene schimmelziekten. Andere toepassingen van UV-B verrijkt licht in de kas zouden kunnen zijn de stimulatie van de synthese van flavanoiden, waardoor de sierwaarde van bloemen en planten toeneemt en, vanwege hun gezondheidsbevorderende werking, de kwaliteit van groentegewassen groter wordt.

Literatuur

- Acock B., Charles-Edwards D.A., Fitter D.J., Hand D.W., Ludwig L.J., Wilson J.W. & 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.
- Anonymus 1988.
UV-absorberende folie zet rem op Botrytis. *Groenten en Fruit* 3: 8-9.
- Arakawa O. 1988.
Photoregulation of anthocyanin synthesis in apple fruit under UV-B and red light. *Plant Cell Physiol.* 28: 1385-1389.
- Barro F., De La Haba P., Malsonado J.M. & Fontes A.G. 1989.
Effect of light quality on growth, contents of carbohydrates, protein and pigments and nitrate reductase activity in soybean plants. *J. Plant Physiol.* 134: 586-591.
- Brown J.C., Foy C.D., Bennett J.H. & Christiansen M.N. 1979.
Two light sources differentially affected iron reduction and growth of cotton. *Plant Physiol.* 63: 692-695.
- Bukhov N.G., Drozdova I.S., Bondar V.V. & Mokronosov A.T. 1992.
Blue, red and blue plus red light control chlorophyll content and CO₂ gas exchange in barley leaves: quantitative description of the effects of light quality and fluence rate. *Physiol. Plant.* 85: 632-638.
- Cathey H.M. & 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. & 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.
- Downs R.J. & Hellmers H. 1975.
Light. - In: *Environment and the experimental control of plant growth.* Downs R.J and Hellmers H. (eds): 31-82. Academic Press, London.
- Eskins K., Warner K. & Felker F.C. 1996. Light quality during early seedling development influences the morphology and bitter taste intensity of mature lettuce (*Lactuca sativa*) leaves. *J. Plant Physiol.* 147: 709-713.
- Fortnum B.A. & Kasperbauer M.J. 1992.
Biomass partitioning and root-nematode development in tomato plants under end-of-day red or far-red light. *Crop Sci.* 32: 408-411
- Gaastra P. 1959.
Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide and stomatal diffusion resistance. *Med. Landbouwhogeschool Wageningen* 59: 1-68.
- Hughes J.E., Morgan D.C., Lambton P.A., Black C.R. & Smith H. 1984.
Photoperiodic time signals during twilight. *Plant Cell Env.* 7: 269-277.
- Hunt P.G., Sojka R.E., Matheny T.A. & Wollum A.G. II. 1985.
Soybean response to *Rhizobium japonicum* strain, row orientation, and irrigation. *Agron. J.* 77: 720-725.
- Guo A., Reimers P.J. & Leach J.E. 1993.
Effect of light on incompatible interactions between *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* and rice. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 42: 413-425.
- 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 colour 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 Phys.* 47: 775-778.

Kasperbauer M.J., Hunt P.G. & 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. *Phys. Plant.* 61: 549-554.

Kaul K. & Kasperbauer M.J. 1988.

Row orientation effects on FR/R light ratio, growth and development of field-grown bush bean. *Phys. Plant.* 74: 415-417.

Kelly J.W., Adler P., Decoteau D.R. & Lawrence S. 1989.

Coloured reflective surfaces to control whitefly on poinsettia. *Hortsci.* 24: 1045.

Kowallik W. & Schürmann R. 1984.

Chlorophyll a / chlorophyll b ratios of *Chlorella vulgaris* in blue or red light. In: Blue light effects in biological systems. H. Senger (ed.): 352-358. Springer Verlag, Berlin.

Lampe J.E.M. & 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. & Ramsdorf U. 1980.

The importance of blue light for the development of sun-type chloroplasts. In: The blue light syndrome. H. Senger (ed.): 485-494. Springer Verlag, Berlin.

Martínez-García J. & García-Martínez JL (1992).

Phytochrome modulation of gibberellin metabolism in cowpea epicotyls. In: Progress in Plant Growth Regulation, CM Karssen, LC van Loon and D Vreugdenhil (eds): 585-590. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht

McCree K.J. 1972.

The action spectrum, absorptance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. *Agric. Meteorol.* 9: 191-216.

McMahon M.J., Kelly J.W., Decoteau D.R., Young R.E. & Pollock R.K. 1991.

Growth of *Dendranthema x grandiflorum* (Ramat.) Kitamura under various spectral filters. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 116: 950-954.

Mortensen LM & Strømme E (1987)

Effects of light quality on some greenhouse crops *Sci. Hort.* 33: 27-36

Nederhoff E.M. & Vegter J.G. 1994.

Photosynthesis of stands of tomato, cucumber and sweet pepper measured in greenhouses under various CO₂-concentrations. *Ann. Bot.* 73: 353-361.

Nilsen K.N., Hodges C.F. & Madsen J.P. 1979a.

Pathogenesis of *Drechslera sorokiniana* leaf spot on progressively older leaves of *Poa pratensis* as influenced by photoperiod and light quality. *Physiol. Plant Pathol.* 15: 171-176.

Nilsen K.N., Madsen J.P. & Hodges C.F. 1979b.

Enhanced *Drechslera sorokiniana* leaf spot expression on *Poa pratensis* in response to photoperiod and blue-biased light. *Physiol. Plant Pathol.* 14: 57-69.

Orth A.B., Teramura A.H. & Sisler H.D. 1990.

Effects of ultraviolet-B radiation on fungal disease development in *Cucumis sativus*. *Am. J. Bot.* 77: 1188-1192.

Panagopoulos I., Bornman J.F. & Björn L.O. 1992.

Response of sugar beet plants to ultraviolet-B (280-3320 nm) radiation and *Cercospora* leaf spot disease. *Physiol. Plant.* 84: 140-145.

Rajapakse N.C. & Kelly J.W. 1991.

Influence of CuSO₄ filters and exogenous gibberellic acid on growth of *Dendranthema grandiflorum* (Ramat.) Kitamura 'Bright Golden Anne' *J. Plant Growth Regul.* 10: 207-214.

- Rajapakse N.C. & Kelly J.W. 1992.
Regulation of chrysanthemum growth by spectral filters. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 117: 481-485.
- Reynolds J.D., Kimbrough T.D. & Weekly L.B. 1985. The effect of light quality on 5-hydroxyindole metabolism in leaves of *Sedum morganianum* (Crassulaceae). *Biochem. Physiol. Pflanzen* 180: 345-351.
- Ritter A., Wagner E. & 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.
- Rudnicki R.M., Fjeld T. & Moe R. 1993.
Effect of light quality on ethylene formation in leaf and petal discs of *Begonia x hiemalis* Fotsch cv. Schwabenland. *Plant Growth Regul.* 13: 281-286.
- Schuerger A.C. & Mitchell D.J. 1992.
Effects of temperature, hydrogen ion concentration, humidity, and light quality on disease caused by *Fusarium solani* f. sp. phaseoli in mung bean. *Can. J. Bot.* 70: 1798-1808.
- Siedlecka M. & Romanowska E. 1993.
Effect of abscisic acid and blue radiation on photosynthesis and growth of pea plants. *Photosynth.* 28: 583-587.
- Smith M.A. & Kennedy B.W. 1970.
Effect of light on reactions of soybean on *Pseudomonas glycinea*. *Phytopath.* 60: 723-725.
- Tevini 1993.
UV-B radiation and ozone depletion: effects on humans, animals, plants, microorganisms and materials. Boca Raton; Lewis Publishers, 248 pp.
- Thielmann J., Galland P. & Senger H. 1991.
Action spectra for photosynthetic adaptation in *Scenedesmus obliquus*. *Planta* 183: 334-339.
- Thomas B. & 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., Zolotuklin I.G., Lisovskii G.M. & Sid'ko F.Y. 1987.
Specificity of responses to the spectral composition of PAR in plants of different species under artificial illumination. *Fiz. Rast.* 34: 774-785.
- Tremblay N., Gasia M.C., Ferauge M.Th., Gosselin A. & 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.
- Vakalounakis D.J. & Christias C. 1981.
Sporulation in *Alternaria cichorii* is controlled by a blue and near ultraviolet reversible photoreaction. *Can. J. Bot.* 59: 626-628.
- 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): 174-180. Springer-Verlag, Berlin.
- Warrington I.J. & 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. & Halligan G. 1976.
Comparisons of plant growth under four different lamp combinations and various temperature and irradiance levels. *Agric. Meteorol.* 16: 231-245.
- Weiss D. & Halevy A.H. 1991.
The role of light reactions in the regulation of anthocyanin synthesis in *Petunia* corollas. *Phys. Plant.* 81: 127-133.

Zeiger E. 1984.

Blue light and stomatal function. In: Blue light effects in biological systems. H. Senger (ed.): 484-494. Springer Verlag, Berlin.

Zeiger E., Grivet C., Assmann S.M., Deitzer G.F. & Hannegan M.W. 1985.

Stomatal limitation to carbon gain in *Paphiopedilum* spp. and its reversal by blue light. *Plant Phys.* 77: 456-460.